

## UNA NUEVA HIPOTESIS ACERCA DEL ORIGEN Y EDAD DEL BOSQUE DE FRAY JORGE (COQUIMBO, CHILE)

A. TRONCOSO (\*), C. VILLAGRÁN (\*\*), y M. MUÑOZ (\*)

### RESUMEN

El objetivo de este trabajo es formular una hipótesis acerca de la edad y origen del bosque relicto de Fray Jorge (30° 30' S; 71° 35' W) en base al análisis de la distribución y relaciones de parentesco de los taxa allí presentes, comparación fitosociológica con otros bosques relictuales de Chile central y antecedentes paleobotánicos, paleoclimáticos y geomorfológicos.

El análisis de la distribución de los taxa, sus relaciones sistemáticas y la información paleobotánica muestran que el elemento florístico del bosque de Fray Jorge tiene origen mixto a partir de ancestros boreales, australes y diversificados en Chile central y sur. Dichos ancestros habrían llegado a Chile durante el período Cretácico-Eoceno.

De acuerdo con la comparación fitosociológica, la comunidad tipo Fray Jorge habría ocupado un área mayor en el pasado. En Chile central dicha comunidad se desestructura florísticamente al mezclarse con el elemento esclerófilo. Los antecedentes palinológicos y paleoclimáticos sugieren que tal desestructuración comenzó a principios del Holoceno. Sin embargo, el clima Pleistocénico más húmedo habría favorecido el desarrollo de la comunidad tipo Fray Jorge. Estudios geomorfológicos del área de los Altos de Talinay indican que la edad más antigua posible del bosque en Fray Jorge sería el Cuaternario antiguo a medio.

En conclusión, se propone que los bosques relictos de Fray Jorge y Talinay representarían remanentes de una vegetación que se habría extendido en forma continua durante el Pleistoceno en la costa de Chile central.

### ABSTRACT

The aim of this paper is to formulate a hypothesis concerning the age and origin of the relict forest of Fray Jorge (30° 30' S; 71° 35' W), on the basis of an analysis of the distribution and systematic relationships of the relict taxa and floristic comparisons with other relict forest of central Chile. Paleobotanic, paleoclimatic and geomorphologic data are also reviewed.

The systematic relations, the present distribution of the taxa and paleobotanic evidences show that the Fray Jorge's floristic element has a mixed origin from boreal, austral and southern and central Chile diversified ancestors. These ancestors would have arrived into Chile during the Cretaceous Eocene period.

According to phytosociological comparisons, the Fray Jorge-type community would have occupied in the past a more extensive area. In central Chile, such community type would have been floristically disorganized due to the mixture with sclerophyllous elements. Palynological and paleoclimatic data suggests that such event began in the early Holocene. In the Pleistocene, however, a wetter climate would have favoured the development of the Fray Jorge community type in central Chile. Geomorphological studies in the area of Altos de Talinay indicate the early and middle Quaternary as the oldest possible age for the forest in Fray Jorge.

In conclusion, the relict forest of Fray Jorge and Talinay are proposed to be conservative remnants from a vegetation type continuously extended along the coastal range of central Chile during the Pleistocene.

(\*) Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile.

(\*\*) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

## ANTECEDENTES

Probablemente ningún problema biogeográfico en el país ha suscitado tanto interés de parte de los naturalistas como aquel referente al origen y subsistencia de los bosques relictos de Fray Jorge y Talinay (30° 3ú' S; 71° 35' W y 30° 50' S; 71° 40' W, respectivamente).

El análisis de los antecedentes reunidos a la fecha constituye un buen ejemplo de como han evolucionado las ideas a medida que aumenta el conocimiento del problema y se aplican nuevas metodologías a su solución. No ha sido por falta de interés que la interrogante permanezca hasta hoy en día enigmática, sino que la complejidad del problema mismo requiere un enfoque múltiple y ligado ineludiblemente a las explicaciones que se emitan sobre el origen, desarrollo y distribución de la flora y vegetación chilena en particular, y de las Angiospermas en general.

PHILIPPI (1884, trad. FUENTES 1930: 12-13), es quien plantea concreta y ampliamente el problema cuando se pregunta: "...¿Cómo se puede explicar que estas plantas aparezcan aquí tan lejos de su verdadera habitación? ¿Han sido traídas tal vez las semillas del lejano sur por el viento, o han sido transportadas por los pájaros que han comido los frutos y sembrado las semillas? Ninguna de estas razones se pueden admitir, porque no hay ninguna entre esas plantas cuyos frutos o semillas son adaptables a la distribución por el viento y ni una sola que sea comida por pájaros... ¿O el clima de Chile ha sido en otros tiempos diferente de lo que es ahora? ... ¿O hay forestas de origen muy antiguo, resto de aquel tiempo, en las que solamente la actual orilla de la costa emerge del mar... y el solevantamiento de la alta cordillera ha cambiado el clima a lo que es ahora?..." Con estas interrogantes PHILIPPI descarta la posibilidad de transporte a larga distancia de las semillas, supone que el clima del norte de Chile pudo haber sido diferente en otros tiempos y sugiere un posible origen terciario del bosque, ligado al mayor solevantamiento de los Andes.

Con posterioridad a PHILIPPI, diversas hipótesis han sido planteadas para explicar el problema, las que pueden sintetizarse en dos posiciones alternativas: (i) aquella susten-

tada por LOOSER (1935), SKOTTSBERG (1948) y, con algunas variantes, por MUÑOZ y PISANO (1947) y por WOLFFHUGEL (1949), que considera a los bosques de Fray Jorge y Talinay como relictos cuaternarios, glaciales o postglaciales, de vegetación austral; (ii) la sustentada por SCHMITHUSEN (1956), que postula un origen terciario y tropical para estos bosques.

LOOSER, refiriéndose a Fray Jorge y Talinay afirma (1935, p. 850): "...¿Cómo explicar este extraordinario fenómeno de distribución geográfica? Creo que la única explicación posible es que las plantas vinieron del sur a consecuencia de las migraciones que deben de haberse producido durante el glacial. Es lógico suponer que la flora magallánica al huir de los hielos, empujó hacia el norte la flora valdiviana y debe de haberse establecido en una forma bastante continua en Chile central hasta el sur de Coquimbo por lo menos. Este avance supone para Chile central un clima más frío y más húmedo que el actual, principalmente en la costa quizás. Al comenzar el retroceso de los hielos, el clima en Chile central osciló en sentido contrario, y la vegetación llegada del sur pereció. Algunos representantes, empero, gracias a un verdadero milagro se salvaron en Fray Jorge. La explicación está en ciertas condiciones climáticas muy favorables que reinan en esa localidad..." en la página 853, afirma... "Considero que hoy ya no se puede hablar de un hueco absoluto entre Fray Jorge y las selvas australes... Nuevos hallazgos demuestran que en Chile central existen muy aisladas vanguardias de la flora austral... Son verdaderos eslabones aislados de una cadena rota que antes unió a la vegetación del sur con la de Fray Jorge, cuando el clima era más adecuado a sus necesidades..." Finalmente, agrega en la página 854: "Como todas las especies que he mencionado viven en la actualidad en forma perfectamente próspera, esta oscilación climática debe haberse producido conjuntamente y a continuación de la época glacial, es decir, en una época geológica muy moderna y reciente...". Indudablemente, LOOSER supone origen austral y postglacial al bosque. Es interesante destacar que LOOSER menciona, por primera vez, la existencia de reducidos de flora relictual en Chile central.

SKOTTSBERG (1948) sostiene en lo esencial

la misma tesis que LOOSER, pero no decide entre una edad postglacial o glacial para el bosque. En la página 122-123 afirma: "Todavía no es posible fijar la fecha cuando los elementos del sur llegaron hasta la latitud de Fray Jorge, tal vez durante la época glacial sin fijar en cuál subperíodo, tal vez en la época postglacial. . . Es poco probable que la flora templada o higrófila del sur habrá invadido la costa coquimbana antes del último período glacial".

Por el contrario, MUÑOZ y PISANO (1947) asignan una edad glacial más antigua al bosque, al afirmar (p. 79): "No es difícil fijar la fecha de migración de los componentes de estos bosques en uno de los últimos períodos preglaciales. Es, sin embargo, difícil establecer con exactitud, durante cuál período preglacial ocurrió esta migración, pero se puede suponer que ella se produjo antes de algunas de las últimas glaciaciones del Pleistoceno". Indudablemente, MUÑOZ y PISANO, se refieren a alguno de los primeros períodos interglaciales pleistocénicos y al referirse al bosque como "reliquia preglacial" están entendiendo reliquia interglacial. Es interesante destacar que estos últimos autores señalan como significativo el hecho que (p. 77) "un apreciable número de las especies que se encuentran en estos bosques sean elementos tropicales dentro de la flora chilena".

Una hipótesis novedosa ha sido formulada por WOLFFHUGEL (1949, p. 58): "Durante la época glacial cuaternaria los desiertos y semi-desiertos entre Chile y Perú-Bolivia gozaron, sin duda, de lluvias suficientes para permitir a la *Notohylea* de avanzar hacia el norte y a la flora peruviiana y boliviana de extenderse hacia el sur". . . (cf. SKOTTSBERG 1948: 125): . . . "La *Notohylea* avanzó durante la época glacial no sólo hasta los Altos de Talinay, sino mucho más al norte hasta la región del desierto y de la Puna, donde las plantas australes se mezclaron con las tropicales, y alguna de estas —en nuestro caso *Aextoxicon*, *Myrceugenia*, *Rhaphithamnus*, *Griselinia*, etc.—, migraron al sur con los verdaderos elementos de la *Notohylea* durante la época postglacial, quedándose en el camino en los Altos de Talinay y en otras localidades en el centro de Chile como relictos tropicales". . . "con excepción de *Drimys* los árboles de Fray Jorge no exis-

tían en Valdivia en tiempos preglaciales sino que han inmigrado con la reinmigración de *Nothofagus* y *Drimys* durante la época postglacial".

SCHMITHUSEN (1956), en contradicción con la mayoría de los botánicos, considera a Fray Jorge un relicto terciario tropical. Refiriéndose a la procedencia de la flora de Fray Jorge, este autor enfatiza las relaciones florísticas de los elementos de Fray Jorge con el bosque valdiviano y con los bosques montañosos tropicales (p. 76) (\*): "Las reiteradas relaciones de la flora de Fray Jorge con el sur, destacadas ya desde PHILIPPI, son en primer término relaciones con el bosque valdiviano. De las 54 especies de plantas, incluidos los musgos, que SKOTTSBERG ha presentado como características para el bosque de Fray Jorge, sólo 14 se extienden también hasta Magallanes o Tierra del Fuego, y no es seguro que ellos hayan estado allí antes de las glaciaciones. Una asociación florística similar a la del bosque de Fray Jorge con sus componentes más importantes, sólo se encuentra hacia el sur hasta Chiloe". . . "no debe subestimarse el hecho que, florísticamente, el bosque de Fray Jorge, además de sus estrechas relaciones con el bosque lluvioso valdiviano, también presente un alto grado de parentesco con los bosques montañosos de los Andes tropicales separados por varios miles de kilómetros". SCHMITHUSEN descarta la posibilidad de un origen glacial o postglacial para Fray Jorge en base a las siguientes argumentaciones (p. 78-79) (\*): "¿Cómo es posible imaginarse que una comunidad completa haya migrado desde el sur a través de la zona esclerófila sin tomar de esta última elementos florísticos?" . . . "la ausencia de asociaciones esclerófilas en los bosques de Fray Jorge y Talinay sería por el contrario comprensible si estas últimas comunidades tuviesen edad preglacial". El concluye que los principales componentes de la flora del bosque valdiviano, de la zona esclerófila y del bosque de Fray Jorge estarían emparentados, en cuanto a origen, y se dejan retrotraer a la flora terciaria neotropical.

CROIZAT (1962) integra el parámetro biogeográfico al análisis y separa tres problemas diferentes respecto de Fray Jorge, edad

(\*) en alemán en el original.

del bosque en Fray Jorge, edad de la comunidad vegetal de Fray Jorge y edad y origen de los elementos florísticos que integran el bosque.

El objetivo del presente trabajo es proponer una hipótesis acerca del origen del bosque de Fray Jorge, basada en los antecedentes citados y utilizando los aportes provenientes de otras áreas de la ciencia, nuevos enfoques acerca de la historia de las Angiospermas y el análisis detallado de cada componente del problema.

### ANALISIS DEL PROBLEMA

Algunos hechos e interpretaciones de los autores que ya han estudiado el problema del origen de Fray Jorge nos parecen particularmente interesantes de destacar: (i) la evidente relación de la flora del bosque con la austral (destacando, por cierto, la ausencia de *Nothofagus*), (ii) la escasa probabilidad de diseminación a larga distancia de las especies leñosas, (iii) la ausencia del elemento esclerófilo de Chile central, (iv) la existencia, en Chile central, de reductos con flora relictual relacionada a la de Fray Jorge, (v) el rol que ha jugado el clima y las migraciones vegetacionales pasadas en la historia del bosque, (vi) la importancia del elemento tropical en la flora del bosque y (vii) la distinción de las diferentes cuestiones involucradas en la problemática.

Conjugar estos hechos a una explicación coherente sobre el origen del bosque implica necesariamente la integración al problema de los aspectos geológicos y paleontológicos, así como de una concepción global del desarrollo histórico de la flora y vegetación chilenas. Tal explicación también requiere la distinción clara, expresa y neta de los diferentes componentes del problema. Respecto a este último punto es preciso distinguir cuatro instancias: (i) origen del elemento florístico del bosque, (ii) edad de llegada de dicho elemento al territorio, (iii) origen y edad de la comunidad tipo Fray Jorge y (iv) edad del bosque en Fray Jorge. En una secuencia temporal lógica, el orden de ocurrencia de los fenómenos sería el mismo enunciado. Es difícil imaginar que los elementos florísticos hayan llegado a Chile ya organizados en una comunidad que se localizó en Fray Jorge y subsiste hasta hoy; más factible es suponer edades diferentes a cada

una de las instancias mencionadas y concluir que ellas no son contemporáneas entre sí.

Considerando las instancias señaladas se analiza, en los capítulos siguientes, la distribución geográfica, las relaciones sistemáticas y el registro paleobotánico de los árboles, arbustos, epífitas vasculares y hierbas más conspicuas del bosque de Fray Jorge, a fin de determinar su posible origen y edad (instancias i y ii). Para responder a las preguntas planteadas en las instancias iii y iv se compara la estructura florística de la comunidad de Fray Jorge y Talinay con las formaciones relictuales descritas en la literatura para Chile central y con las asociaciones del bosque valdiviano, todo ello integrado a una concepción global del desarrollo de la vegetación de Chile central y al conocimiento geológico y paleoclimático del área en cuestión.

### EL ORIGEN DE LA FLORA PRESENTE EN FRAY JORGE

La distribución actual de las plantas responde a numerosos factores; entre ellos tal vez los más importantes son los que dicen relación con la evolución, filogenia y paleofitogeografía. En efecto, la distribución actual de las plantas no corresponde sino a un corte transversal en el tiempo y es una consecuencia tanto de la evolución particular de cada grupo, como de su distribución (y/o la de sus ancestros) en el pasado, así como de los posibles caminos migratorios de que hayan podido disponer (esto último íntimamente ligado a la deriva continental y eventos paleogeográficos). Presentando lo anterior de manera inversa, podemos postular que, analizando la distribución actual de un taxon, sus posibles rutas migratorias pasadas y sus relaciones más directas, es posible determinar su lugar de origen y los caminos seguidos hasta ocupar el área en que actualmente se distribuye. Si a lo anterior agregamos el conocimiento paleobotánico, tendremos el antecedente necesario para apoyar o negar hipotéticos movimientos florísticos.

Las premisas básicas para nuestro análisis son las siguientes: (i) no se puede considerar a todos los taxa de una flora como relacionados a una historia común, es pre-

ciso analizar taxon por taxon; cada taxon representa una historia particular y el conjunto vegetacional que ellos conforman se ha integrado por partes y en diferentes tiempos; (ii) al referirnos a un taxon lo hacemos en sentido amplio, como realidad temporal, incluyendo sus posibles ancestros inmediatos, los cuales hoy en día podrían ser considerados por un taxónomo como entidades diferentes, integradas a un rango sistemático más amplio; (iii) adoptamos los principios generales establecidos por RAVEN y AXELROD (1974), en el sentido que la distribución de las Angiospermas indicaría que ellas se originaron en Gondwana occidental (Sudamérica + Africa), y por CRONQUIST (1968), que las Angiospermas primitivas fueron leñosas, siempreverdes y tropicales.

Para la selección de los taxa nos hemos basado en MUÑOZ y PISANO (1947) considerando sólo aquellas especies presentes en las parcelas muestreadas en el interior del bosque. Hemos descartado un elevado número de especies citadas para el área de Fray Jorge por considerar que constituyen aportes muy recientes y marginales a la comunidad y su historia es necesariamente diferente.

El área de distribución de las especies tratadas se ha determinado en base a la revisión de los Herbarios del MNHN, Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile de Santiago y Valparaíso, Instituto de Biología de la Universidad de Concepción, Instituto de Botánica de la Universidad Austral e Instituto de la Patagonia y de los trabajos específicos sobre cada taxon (\*). Las relaciones de parentesco de las especies tratadas fueron establecidas en base a la revisión de monografías específicas para los taxa analizados.

A continuación se trata las especies en particular:

*Aextoxicon punctatum* R. et PAV.

La familia Aextoxicaceae es monotípica y endémica de Chile. Sus relaciones filogenéticas son hasta el momento desconocidas; se ha sugerido su parentesco con la familia Euphorbiaceae o Sapindaceae, de origen tropical. Si las Aextoxicaceae derivaron de al-

gunas de estas dos familias, sus ancestros deberían haber llegado a Chile desde los trópicos (Gondwana occidental). El requerimiento, por parte de *A. punctatum* de temperaturas relativamente cálidas bajo condiciones de clima de tendencia oceánica sería remanente del posible origen tropical de la familia. Una vía antártica para los ancestros de la familia parece impracticable.

En Chile, *A. punctatum* presenta distribución continua desde Coquimbo a Chiloé (fig. 1), esencialmente por la zona litoral y cordillera de la costa, distribuyéndose hacia los Andes sólo en el sur de Chile, amparado por la humedad que ofrece el bosque de *Nothofagus*; ya cerca del límite sur de su distribución pasa también al sector argentino limítrofe; en Chiloé la especie ocupa habitats nuevos después que el bosque ha sido raleado; no crece en Aysén y Magallanes ni tampoco en las asociaciones del bosque nortpatagónico.

La sociabilidad de la especie es aparentemente heterogénea. Se le puede considerar como componente florístico básico de asociaciones templadas de origen tropical, como lo indica su combinación con *Myrceugenia* en Fray Jorge y en las comunidades relictuales de Chile central. En su confrontación con las comunidades boscosas templado-frías de *Nothofagus* se asocia sólo parcialmente al bosque valdiviano constituyendo un tipo dominante en los sectores bajos de esta comunidad, especialmente favorecidos por precipitaciones.

La conexión a un ambiente húmedo-oceánico y la ausencia de hiatos importantes en su distribución, indican que el área que *A. punctatum* ocupa actualmente es más o menos reciente; más nueva aún sería su expansión hacia Argentina y Chiloé, como lo demuestra su ausencia en los perfiles polínicos postglaciales de Chiloé (GODLEY y MOAR 1973) y su presencia esporádica en los de Nahuel-Huapí, en Argentina (AUER 1958).

Por otro lado, su carácter de familia monotípica nos habla de severas barreras aislantes de sus ancestros.

En base a estos antecedentes, creemos que esta especie puede considerarse originaria de la costa de Chile central, a partir de ancestros neotropicales. Su expansión al sur se habría producido durante el Cuaternario, proceso que aún continuaría.

(\*) En particular se usó ENGLER (1891, 1894, 1896, 1897, 1898) para taxa supragenéricos, a menos que se indique otro autor.



Fig. 1  
Distribución de *Aextoxicon punctatum* en Chile.

*Drimys winteri* FORST.

La familia Winteraceae se halla representada en América, Eurasia y Australasia. La mayor diversificación de géneros de la familia se da en esta última región. Todos los géneros de la familia crecen allí; solamente una sección del género *Drimys* (Sección *Wintera*) lo hace en Sudamérica (SMITH, 1943). Esto parecería indicar a la región australasiana como el centro de origen y dispersión de la familia.

*Drimys* crece en Australasia (Sección Tasmania) y en Sudamérica (Sección *Wintera*). En Sudamérica crece en forma discontinua formando 4 áreas (fig. 2): Juan Fernández (*D. confertifolia*); Chile-Argentina (*D. winteri* con 3 variedades); norte de Argentina, Paraguay, Brasil y límite Venezuela-Brasil y Guyana Inglesa (*D. brasiliensis*, con 4 variedades); y Norte de Sudamérica y América central (*D. granadensis*, con 5 variedades).

La única especie chilena continental, *Drimys winteri*, presenta distribución más o menos continua desde Coquimbo a Cabo de Hornos en el país, y desde Neuquén a Tierra del Fuego, en Argentina (fig. 2). La distribución de las tres variedades reconocidas para la especie es la siguiente: (i) *D. winteri* FORST. var. *chilensis* (DC.) A. GRAY, desde Coquimbo hasta Aysén, generalmente cerca de la costa (700-1000 m.s.m.); (ii) *D. winteri* FORST. var. *punctata* (LAM.) DC., desde Chiloé a Cabo de Hornos y en Argentina; (iii) *D. winteri* FORST. var. *andina* REICHE, desde Cautín a Llanquihue, por la región andina y en los territorios argentinos adyacentes. La forma presente en Fray Jorge corresponde a la var. *chilensis*, pero exhibe también algunos caracteres de la var. *punctata*, lo que nos sugiere que si la migración que originó las actuales poblaciones del Norte Chico se produjo desde el sur, ésta tuvo lugar en una época en que todavía no habían diversificado las variedades que hoy se reconocen.

La sociología de *Drimys winteri* en Chile es extremadamente heterogénea, debido a su amplio rango ecológico, hecho que sumado a lo anterior, indicaría antigüedad del taxon. Frecuente polen de la especie se presenta en los perfiles del último interglacial

en la provincia de Llanquihue (HEUSSER 1974, 1976), lo que reafirmaría su presencia en el Cuaternario del sur de Chile.

De la distribución americana de *Drimys* podemos deducir que el género en un elemento templado-frío, ya que todas las localidades del ámbito tropical son montañosas, por sobre 1000 m de altitud, característica ecológica que estaría corroborando la procedencia austral del género.

En base a la distribución del género creemos que éste se originó en Australasia, llegó a Chile y Argentina vía Antártica y desde acá se habría dispersado hacia el resto de Sud y Centroamérica por dos vías migratorias no necesariamente coetáneas; (i) hacia el sur de Brasil y desde allí a Venezuela, (ii) hacia el norte de Sudamérica y Centroamérica hasta México, a través del corredor andino.

La hipótesis alternativa de RAVEN y AXEL-ROD (1974) acerca de un origen gondwánico occidental para el género nos parece poco probable. Ella se basa en la presencia de una especie de *Bubbia* en Madagascar, como posible remanente de una distribución africana de la familia, sin embargo, también puede explicarse la presencia de este género en Madagascar por migración desde Australasia, lo que estaría avalado por la mayor diversificación del género en esta última región. La familia tiene una historia muy antigua en Australasia, como lo señala su presencia allí ya en el Cretácico superior (MARTIN 1978).

Respecto del origen de la especie misma, pensamos que ésta se originó en el sur de Chile, a partir de los stocks que atravesaron el continente Antártico, y migró posteriormente hacia el norte del país. Evidentemente no creemos que el paso de *Drimys* de Australasia a Chile implicó inmediatamente el origen de *D. winteri*, pensamos más bien que ancestros de éste y de las otras especies americanas diversificaron y se desarrollaron en Chile para, más tarde, migrar al N de Sudamérica (según VAN DER HAMMEN 1972, el género llega a Colombia en la transición Plio-pleistoceno, merced al levantamiento andino que crea condiciones más templadas). Si pensamos que en Chile el género parece haber existido desde mucho antes y si analizamos la distribución de las variedades

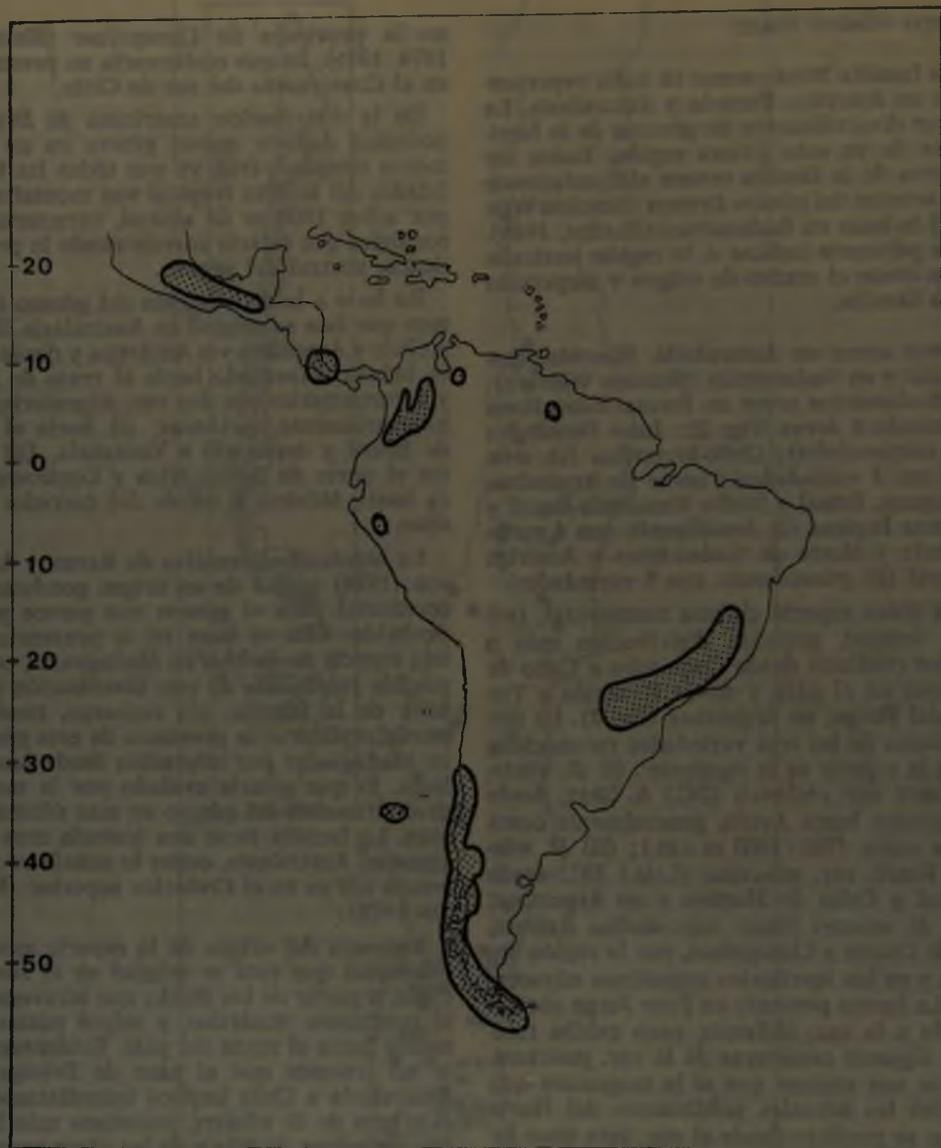


Fig. 2  
Distribución americana de *Drimys*.

de *D. winteri*, parece lógico pensar en un origen de éste en el sur de Chile.

En base a los antecedentes expuestos, se considera a la especie en Chile central y norte como un aporte austral de ancestros de origen australasiano.

*Myrceugenia correaefolia*  
(HOOK. et ARN.) BERG

La familia Myrtaceae en América está representada exclusivamente por la tribu Myrteae, a excepción del género monotípico chi-

leno *Tepualia*, que pertenece a la subfamilia Leptospermoideae. Sólo uno, o posiblemente dos, géneros de Myrteae se conocen para el Viejo Mundo (Mc VAUGH 1968). Probablemente entonces, la tribu Myrteae se originó y diversificó en América. Entre sus géneros primitivos, es *Myrceugenia*, con 19 especies en Chile y 34 en el sur del Brasil y regiones adyacentes (fig. 3), el más diversificado. Tanto la primitiva morfología, como la distribución de *Myrceugenia*, sustentan la hipótesis de un probable origen brasilero, así como una edad antigua para el género.

*Myrceugenia* se distribuye en Chile desde Coquimbo hasta Aysén. La concentración de las especies así como las áreas de hibridación, indican a la región central, comprendida entre Santiago y Ñuble, como probable centro de dispersión y diversificación del género en Chile (fig. 4) (KAUSEL 1942 a y b, 1944, 1947).

La especie presente en Fray Jorge, *Myrceugenia correaefolia*, se distribuye de manera más o menos continua desde Coquimbo a Colchagua, estrechamente ligada a un clima oceánico y con marcada influencia de neblinas. Es ella la especie más boreal del género en Chile y puede haber diversificado a partir de *Myrceugenia exsucca*, con la cual hibridiza.

Se puede considerar, con toda probabilidad, a *Myrceugenia correaefolia* como un aporte de Chile central a la flora de Fray Jorge y al género *Myrceugenia* como aporte neotropical a la flora chilena.

#### *Rhaphithamnus spinosus* (A. JUSS.) MOLD.

La familia Verbenaceae parece ser muy antigua dada la existencia de algunas subfamilias comunes a África y Sudamérica, como de otras de distribución restringida a un continente o a parte de un continente.

La subfamilia Verbenoideae, a la cual pertenece el género *Rhaphithamnus*, presenta, en parte, distribución subcosmopolita, pero es predominante sudamericana. La distribución de algunas tribus de esta subfamilia testimonian antiguas relaciones entre África y Sudamérica (tribu Lantaneae), pero la mayoría son sudamericanas. Este último hecho implica varias posibilidades de origen para la subfamilia: (i) ella se originó en algún territorio sudamericano del Gondwana Oc-

cidental, radiando así preferentemente a Sudamérica y secundariamente hacia África; (ii) la tribu más heterogénea y de distribución más amplia, Lantaneae, se podría considerar como el stock primario de diversificación de la subfamilia; posteriormente a la separación de los territorios del Gondwana, el stock sudamericano habría experimentado mayor diversificación que el stock sudafricano y (iii) la subfamilia se originó en Sudamérica tropical cuando Sudamérica y África estaban ya separados, pero aún persistían posibilidades de migración, y sólo algunas tribus fueron capaces de franquear la barrera oceánica. En cualquiera de los casos, parece claro que la diversificación de la subfamilia ocurrió en el Gondwana Occidental.

La tribu Citharexileae, con cuatro géneros, parece haberse originado claramente en América tropical, ya que sus dos géneros más diversificados, *Citharexylum* y *Duranta*, se distribuyen desde Bolivia a México con centro en Brasil; los otros dos géneros que conforman la tribu, *Coelocarpus* (1 especie) y *Rhaphithamnus* (2 especies), son endémicos de Socotra y Chile respectivamente.

Las dos especies chilenas de *Rhaphithamnus* son: *R. venustus*, de Juan Fernández, y *R. spinosus*, con distribución más o menos continua desde Coquimbo hasta Aysén y en Argentina (Los Alerces y Puelo) (Fig. 5).

En el sur de Chile, *R. spinosus* ocupa una posición marginal en las asociaciones del bosque valdiviano; abunda especialmente en los claros donde el bosque ha sido raleado. Dos hallazgos en el sur del Perú son dudosos y parecen referirse más bien al norte de Chile.

Conforme a estos antecedentes, creemos que *Rhaphithamnus spinosus* es un aporte boreal a la flora de Fray Jorge, tal vez diferenciado en el norte de Chile; lo que se vería reafirmado por la ausencia de géneros que se le emparenten en el extremo austral del continente.

#### *Azara microphylla* Hook. f.

La distribución general de la familia Flacourtiaceae, así como la de su tribu más primitiva, Oncobeeae (a la cual pertenece el otro género chileno, *Berberidopsis*), en África y



Fig. 3

Distribución sudamericana de *Myrceugenia*

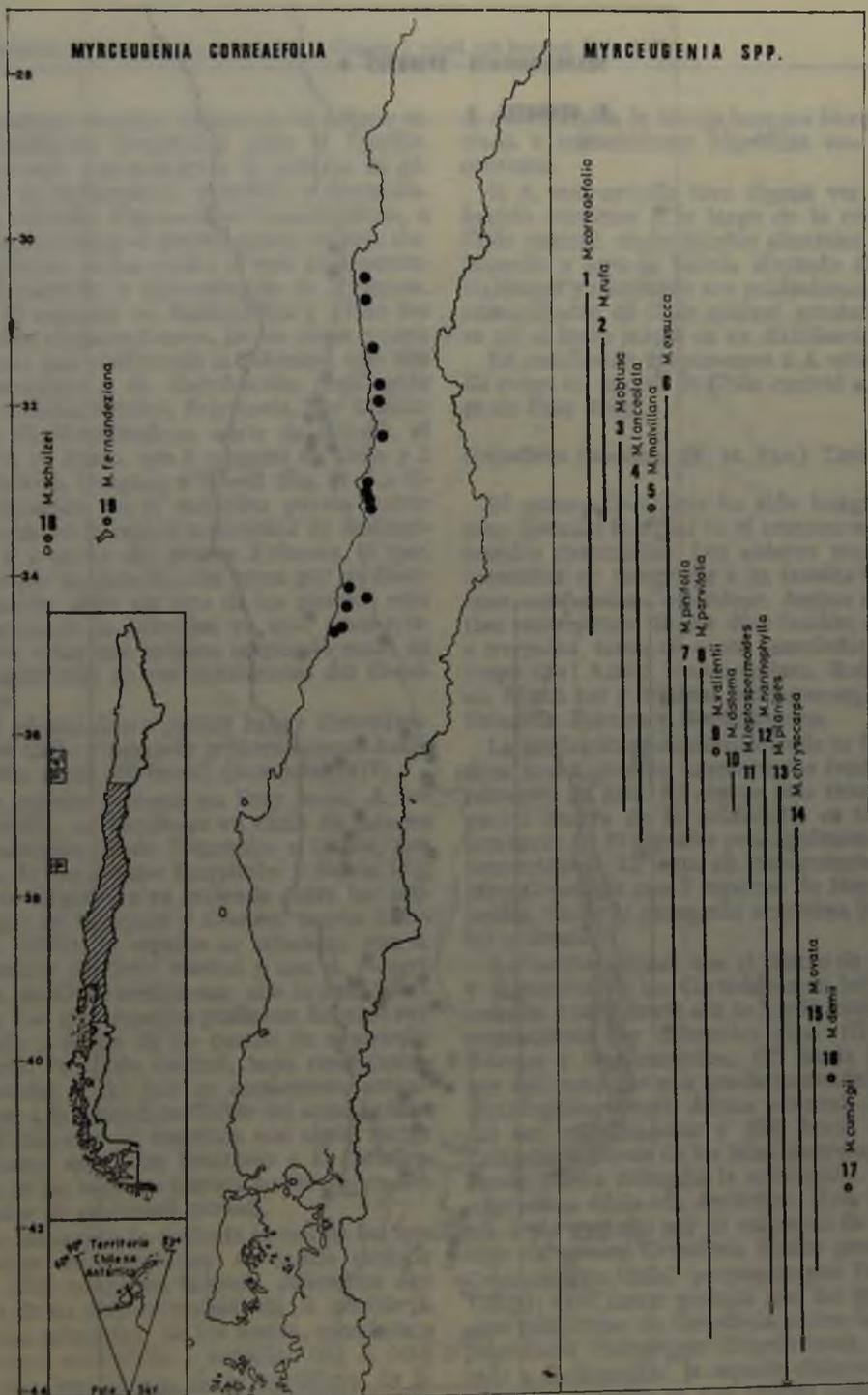


Fig. 4  
Distribución de *Myrceugenia correaefolia* y rangos latitudinales de las restantes especies chilenas en Chile.

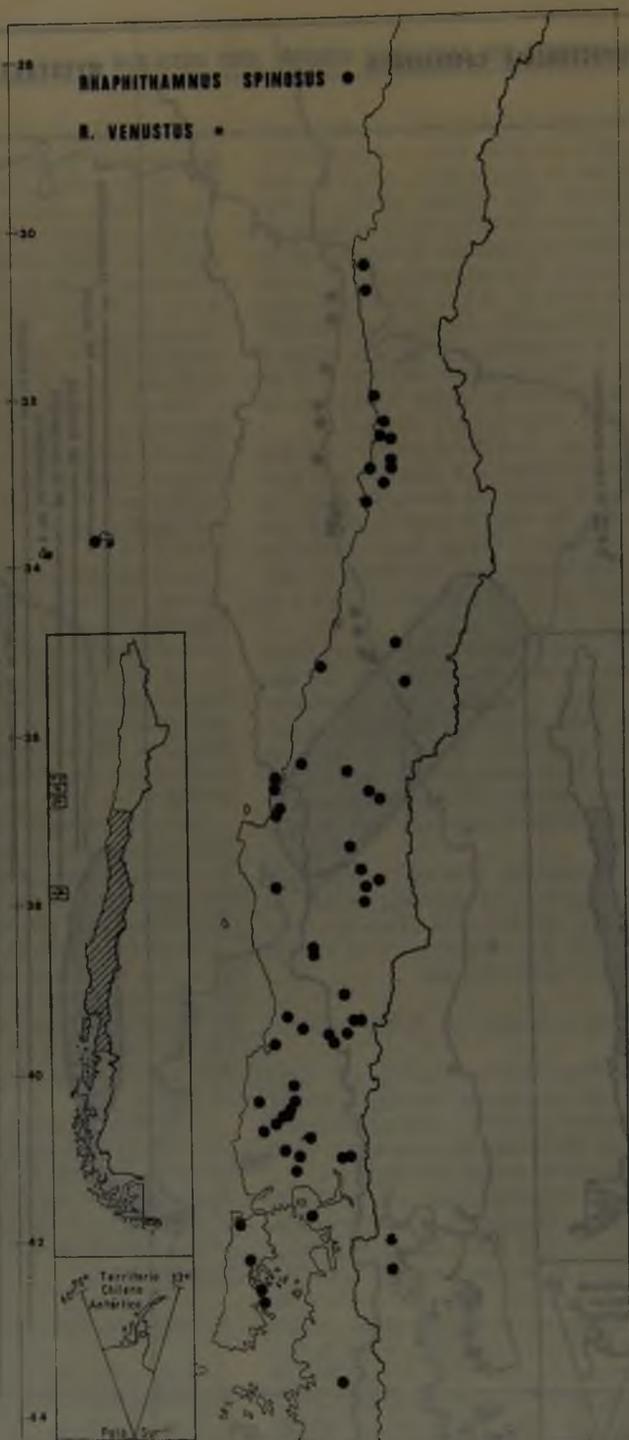


Fig. 5

Distribución chilena de las especies de *Rhaphithamnus*.

en América tropical indicarían un origen en el Gondwana Occidental para la familia. Apoya esta interpretación la pobreza de géneros en Sudamérica templada y Australia.

La subtribu Flacourtiaceae-Flacourtiaceae, a la que pertenece el género *Azara*, incluye cinco géneros, de los cuales el más ampliamente distribuido y diversificado es *Xylosma*, con 40 especies en Sudamérica y 20 en los trópicos extramericanos. De los otros cuatro géneros que conforman la subtribu, tres son monotípicos y de distribución restringida (*Olmediella*, México; *Priamosia*, Sto. Domingo y *Eichlerodendron*, norte de Brasil), el cuarto es *Azara*, con 8 especies en Chile y 2 en Bolivia, Uruguay y Brasil (fig. 6). La diversificación de la subtribu parece haber ocurrido en la región amazónica de Sudamérica y a partir del género *Xylosma*, el que, tanto por su distribución como por su diversificación, debe ser uno de los géneros más antiguos de la subtribu ya que, necesariamente, tiene que haberse originado antes de la separación de los continentes del Gondwana.

El género *Azara* parece haber diversificado en Chile y migrado posteriormente hacia Bolivia y sur del Brasil (SLEUMER 1977).

La especie presente en Fray Jorge, *A. microphylla*, se distribuye en Chile de manera discontinua, desde Coquimbo a Chiloé, con zona de hiato entre Coquimbo y Ñuble (fig. 7); en Argentina se extiende entre las provincias de Neuquén y Chubut. Según SLEUMER (1977), la especie se relaciona con *A. petiolaris* de Chile central y con *A. integrifolia*, de Chile central-sur, con la cual hibridiza. Las tres especies pudieron haberse originado a partir de un centro de desarrollo común, en Chile central, bajo condiciones parecidas a las que se encuentran actualmente a la latitud de Ñuble (el actual clima de Ñuble está en conexión con algún factor limitante que pone fronteras a la distribución de las especies y actúa como centro acelerador de evolución actual).

De acuerdo a la ecología actual de las tres especies emparentadas, se puede deducir que ellas ocuparon habitats diferentes después de su diversificación: (i) *A. petiolaris*, el piso subandino de los Andes, mezclada a matorral esclerófilo y xerófilo; (ii) *A. integrifolia*, los faldeos de la cordillera de la Costa, asociada a bosque esclerófilo y (iii)

*A. microphylla*, la franja boscosa litoral asociada a comunidades higrófilas con clima oceánico.

Si *A. microphylla* tuvo alguna vez distribución continua a lo largo de la costa de Chile central, algún cambio climático desde húmedo a seco la habría afectado diferencialmente y eliminado sus poblaciones de las comunidades de Chile central, produciéndose así el hiato actual en su distribución.

En conclusión proponemos a *A. microphylla* como un aporte de Chile central a la flora de Fray Jorge.

*Griselinia scandens* (R. et. PAV.) TAUB.

El género *Griselinia* ha sido integrado a muy diversas familias en el transcurso de su estudio sistemático. Los autores modernos coinciden en integrarlo a la familia Cornaceae, subfamilia Cornoideae. Ambas categorías sistemáticas tienen distribución amplia e irregular, tanto en zonas templadas como tropicales: Asia a Nueva Guinea, Sudamérica, África sur y oriental, Madagascar, Nueva Zelanda, Europa y Norteamérica.

La subfamilia más diversificada es Cornoideae, con 8 géneros concentrados fundamentalmente en Asia. El género más rico en especies dentro de la subfamilia es *Cornus*, con cerca de 30 especies principalmente Norteamericanas. Le sigue en importancia el género *Griselinia* con 7 especies de Nueva Zelanda, Chile (y patagonia argentina limítrofe) y Brasil.

Es factible pensar que el centro de origen y dispersión de las Cornoideae se haya ubicado en Asia y desde allí se hayan producido migraciones por diferentes vías: (i) hacia Europa y Norteamérica; (ii) hacia África, por una ruta que aún queda marcada por la distribución actual: África oriental - África del sur - Madagascar y (iii) hacia Nueva Zelanda, a través de las islas australasianas. Desde Nueva Zelanda la subfamilia habría migrado a Chile vía Antártica. Esta última vía sería avalada por el esquema de evolución del género *Griselinia* (único género de Cornaceae en Chile) propuesto por TAUBERT (1893); este autor postula que las especies más primitivas de *Griselinia* serían las neozelandesas (subgénero *Eugriselinia*), *G. lucida* y *G. littoralis*; la especie chilena *G. jodiniifolia*, incluida en este mismo subgénero,

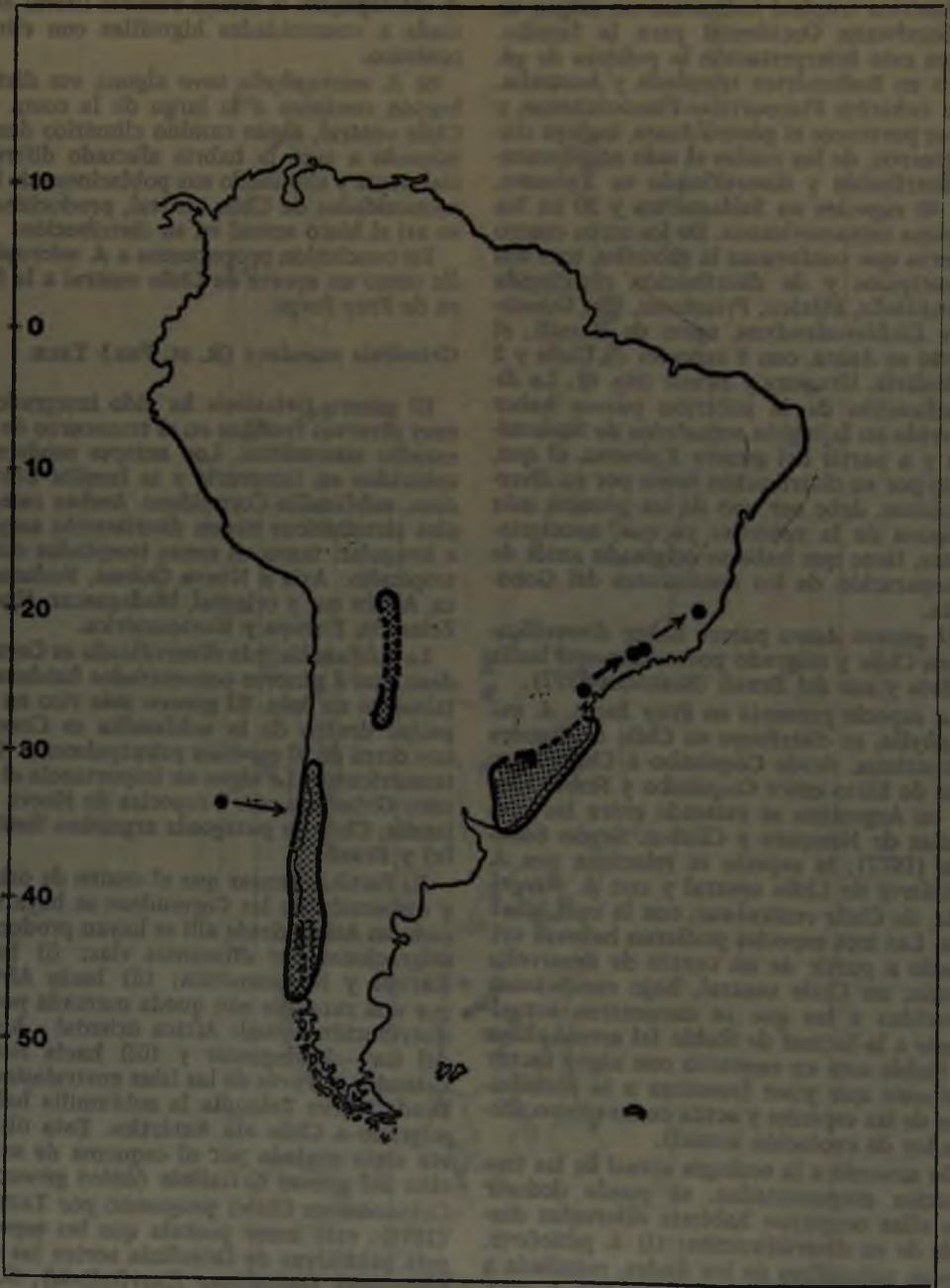


Fig. 6

Distribución sudamericana de Azara.

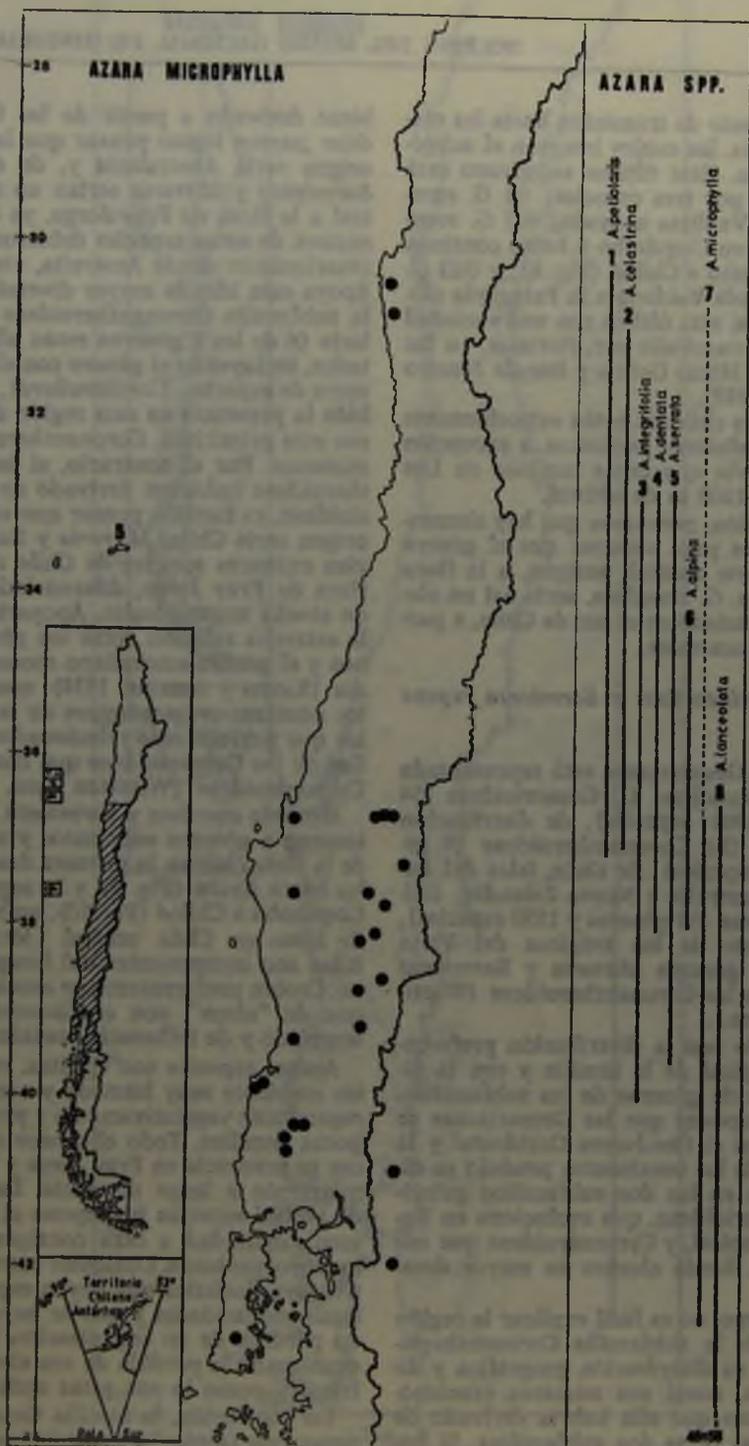


Fig. 7

Distribución de *Azara microphylla* y rangos latitudinales de las restantes especies del género en Chile.

sería una especie de transición hacia las restantes especies, las cuales integran el subgénero *Decostea*. Este último subgénero está representado por tres especies: (i) *G. racemosa*, desde Valdivia a Aysén; (ii) *G. scandens*, aislada en Coquimbo y luego continúa desde Valparaíso a Chiloé (Fig. 8); y (iii) *G. ruscifolia*, desde Valdivia a la Patagonia chileno-argentina; esta última con una variedad brasileña, *G. ruscifolia* var. *itatiaiae*, en las montañas de Minas Gerais y Río de Janeiro (WANGERIN 1910).

Las especies chilenas están estrechamente ligadas a condiciones oceánicas, a excepción de *G. ruscifolia* que crece también en Los Andes hasta 1000 m de altitud.

En conclusión, pensamos que hay elementos suficientes para suponer que el género sería un aporte austral, antiguo, a la flora de Fray Jorge. *G. scandens*, sería así un elemento diferenciado en el sur de Chile, a partir de stocks australes.

*Mitraria coccinea* CAV. y *Sarmienta repens* R. et PAV.

La familia Gesneriaceae está representada por tres subfamilias: (i) Gesnerioideae (54 géneros y 1300 especies), de distribución neotropical; (ii) Coronantheroideae (9 géneros y 20 especies), de Chile, islas del Pacífico sur, Australia y Nueva Zelandia; (iii) Cyrtandroideae (63 géneros y 1550 especies), principalmente de los trópicos del Viejo Mundo. Los géneros *Mitraria* y *Sarmienta* pertenecen a las Coronantheroideae (WIBHLER, com. pers.).

De acuerdo con la distribución preferentemente tropical de la familia y con la diversificación de géneros de las subfamilias, es posible suponer que las Gesneriaceae se originaron en el Gondwana Occidental y la separación de los continentes produjo su diversificación en las dos subfamilias principales: Gesnerioideae, que evoluciona en Sudamérica tropical, y Cyrtandroideae que migra al Asia, donde alcanza su mayor desarrollo.

Sin embargo, no es fácil explicar la región de origen de la subfamilia Coronantheroideae; tanto su distribución geográfica y diversificación, como sus números cromosómicos, indican que ella habría derivado de alguna de las otras dos subfamilias. Si hu-

biese derivado a partir de las Cyrtandroideae parece lógico pensar que la región de origen sería Australasia y, de este modo, *Sarmienta* y *Mitraria* serían un aporte austral a la flora de Fray Jorge, ya que los ancestros de estas especies debieron pasar necesariamente desde Australia, vía antártica. Apoya esta idea la mayor diversificación de la subfamilia Coronantheroideae en Australasia (6 de los 9 géneros están allí representados, incluyendo el género con el mayor número de especies, *Coronanthera*), como también la presencia en esta región de los géneros más primitivos, *Coronanthera* y *Rhabdothamnus*. Por el contrario, si las Coronantheroideae hubiesen derivado de las Gesnerioideae, es factible pensar que su región de origen sería Chile; *Mitraria* y *Sarmienta* serían entonces aportes de Chile central a la flora de Fray Jorge, diferenciados a partir de stocks neotropicales. Apoyaría esta idea la estrecha relación entre los géneros chilenos y el género australiano monotípico *Fielidia* (RAVEN y AXELROD 1974), como también los números cromosómicos de la subfamilia los que parecen más relacionados con aquellos de las Gesnerioideae que con los de las Cyrtandroideae (WIBHLER com. pers.).

*Mitraria coccinea* y *Sarmienta repens* pertenecen a géneros endémicos y monotípicos de la flora chilena, la primera desde Coquimbo hasta Aysén (Fig. 9) y la segunda desde Coquimbo a Chiloé (Fig. 10), ambas con área de hiato en Chile central (MUÑOZ 1966). Ellas son componentes del bosque valdiviano. Crecen preferentemente asociados al bosque de "ulmo", con condiciones de clima templado y de influencia oceánica.

Ambas especies son epífitas, requieren de un ambiente muy húmedo y sombreado, se reproducen vegetativamente y producen muy pocas semillas. Todo ello hace difícil explicar su presencia en Fray Jorge y Talinay por migración a larga distancia. La migración de ambas especies presupone el paso desde una comunidad a otra contigua y similarmente organizada. Cualquier cambio en la estructura florística que hayan experimentado estas comunidades y que se haya expresado en pérdida de su organización pudo haber ocasionado la pérdida de sus elementos más frágiles, como lo son estas epífitas.

En conclusión, la familia Gesneriaceae es netamente tropical y se originó con gran pro-

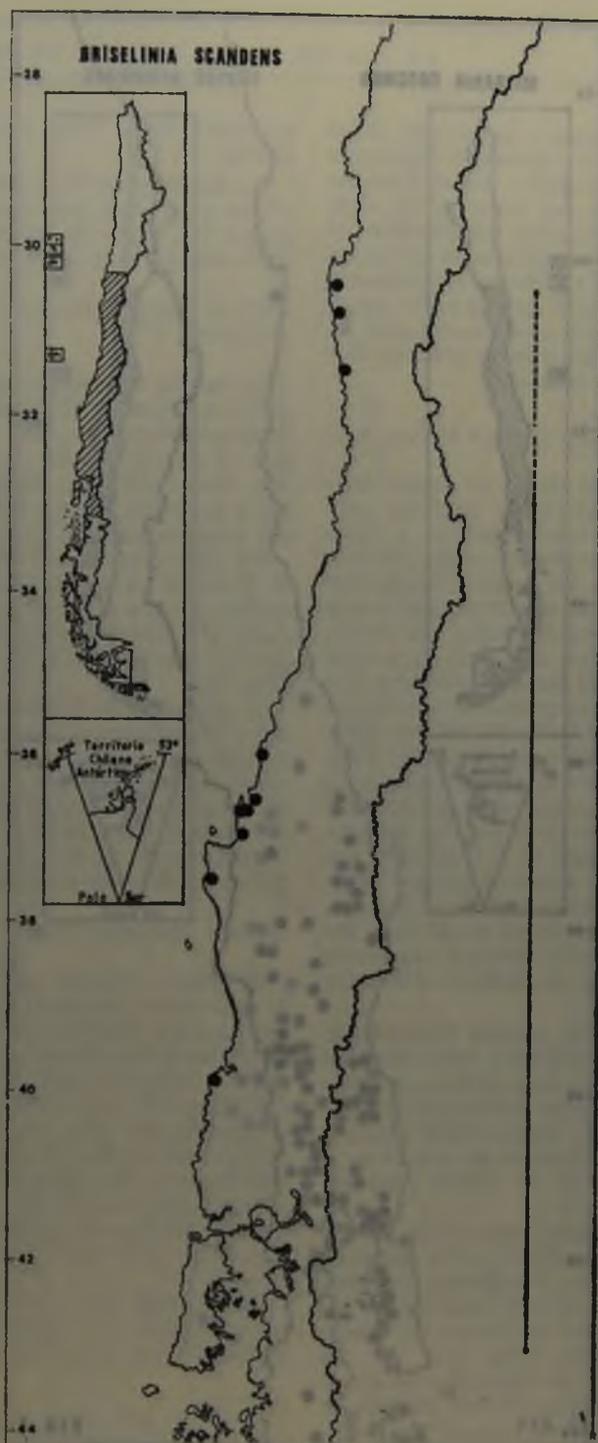


Fig. 8  
Distribución chilena de *Griselinia scandens*



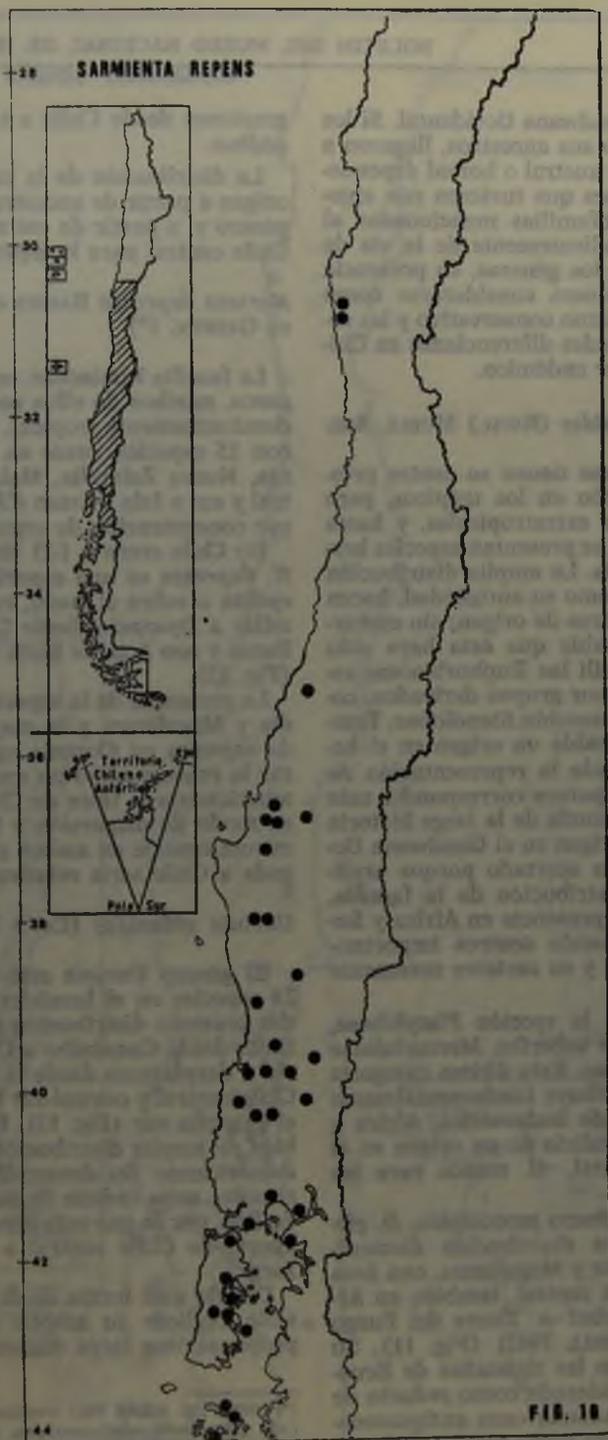


Fig. 10  
Distribución chilena de *Sarmienta repens*

babilidad en el Gondwana Occidental. Si los géneros chilenos, o sus ancestros, llegaron a Chile por el sector austral o boreal dependería de las relaciones que tuviesen con alguna de las dos subfamilias mencionadas al principio. Independientemente de la vía de llegada a Chile de los géneros, su presencia en Fray Jorge debiera considerarse como ejemplo de endemismo conservativo y las especies, como entidades diferenciadas en Chile, dado su carácter endémico.

#### *Dysopsis glechomoides* (RICH.) MUELL. ARG.

Las Euphorbiaceae tienen su centro principal de distribución en los trópicos, pero en todas las zonas extratropicales, y hasta los límites polares, se presentan especies herbáceas de la familia. La amplia distribución de la familia, así como su antigüedad, hacen difícil precisar su área de origen; sin embargo, parece improbable que ésta haya sido Australia, ya que allí las Euphorbiaceae están representadas por grupos derivados, correspondientes a la sección *Stenolobae*. También parece improbable un origen en el hemisferio Norte donde la representación de las Euphorbiaceae parece corresponder más bien a una consecuencia de la larga historia de la familia. Un origen en el Gondwana Occidental parece más acertado porque explicaría la amplia distribución de la familia, como asimismo su presencia en África y Sudamérica, conformando centros importantes de distribución, y su carácter netamente tropical.

*Dysopsis* integra la sección *Platylobeae*, tribu *Acalyphaeae* y subtribu *Mercurialinae* de las Euphorbiaceae. Esta última categoría sistemática se distribuye fundamentalmente entre los trópicos de Sudamérica, África y Asia, lo que sería indicio de un origen en el Gondwana Occidental, al menos para las *Mercurialinae*.

*Dysopsis* es un género monotípico, *D. glechomoides* presenta distribución discontinua entre Coquimbo y Magallanes, con área de hiato en la zona central, también en Argentina desde Chubut a Tierra del Fuego (LOURTEIG y O'DONELL 1942) (Fig. 11). Su presencia aislada en las montañas de Ecuador puede ser considerada como reducto de una distribución sudamericana antiguamente más amplia, o bien como producto de mi-

graciones desde Chile a través del corredor andino.

La distribución de la subtribu sugiere un origen a partir de ancestros boreales para el género y, a partir de ese stock, un origen en Chile central para la especie.

*Nertera depressa* BANKS et SOL.  
ex GAERTN. (\*)

La familia Rubiaceae, con cerca de 400 géneros, muchos de ellos monotípicos, es predominantemente tropical. El género *Nertera* con 15 especies, crece en Australia, Tasmánia, Nueva Zelanda, Malaya, América central y sur e Isla Tristán d'Acunha, con la mayor concentración de especies en Oceanía.

En Chile crece 1 (-2) especies del género; *N. depressa* es una especie que crece como epífita o sobre el suelo, con distribución similar a *Dysopsis*, desde Coquimbo a Magallanes y con área de hiato en la zona central (Fig. 12).

La presencia de la especie en Nueva Zelanda y Magallanes y la mayor concentración de especies en Oceanía apuntan a considerar la especie como un aporte austral extraamericano a la flora de Chile. Considerando su modo de dispersión y la presencia de la misma especie en ambos continentes, su llegada a Chile sería relativamente reciente.

*Uncinia phleoides* (CAV.) PERS.

El género *Uncinia* está representado por 24 especies en el hemisferio Sur. *U. phleoides* presenta distribución más o menos continua desde Coquimbo a Chiloé, con tendencia a desplazarse desde la franja costera en Chile central y central-sur hacia el oriente en el extremo sur (Fig. 13). La especie es también de amplia distribución en los Andes sudamericanos. Su desarrollo montano hacia el norte sería indicio de su carácter templado frío, por lo que esta especie podría ser un aporte de Chile austral a la flora de Fray Jorge.

Debido a su forma de diseminación es posible explicar su amplia distribución por propagación a larga distancia.

(\*) DRUCE (cf. ALLAN 1961) considera a *Gomozia granadenata* (= *N. granadenata*), centroamericana, conspecifica con *N. depressa*, pero ALLAN (l.c) las mantiene separadas.

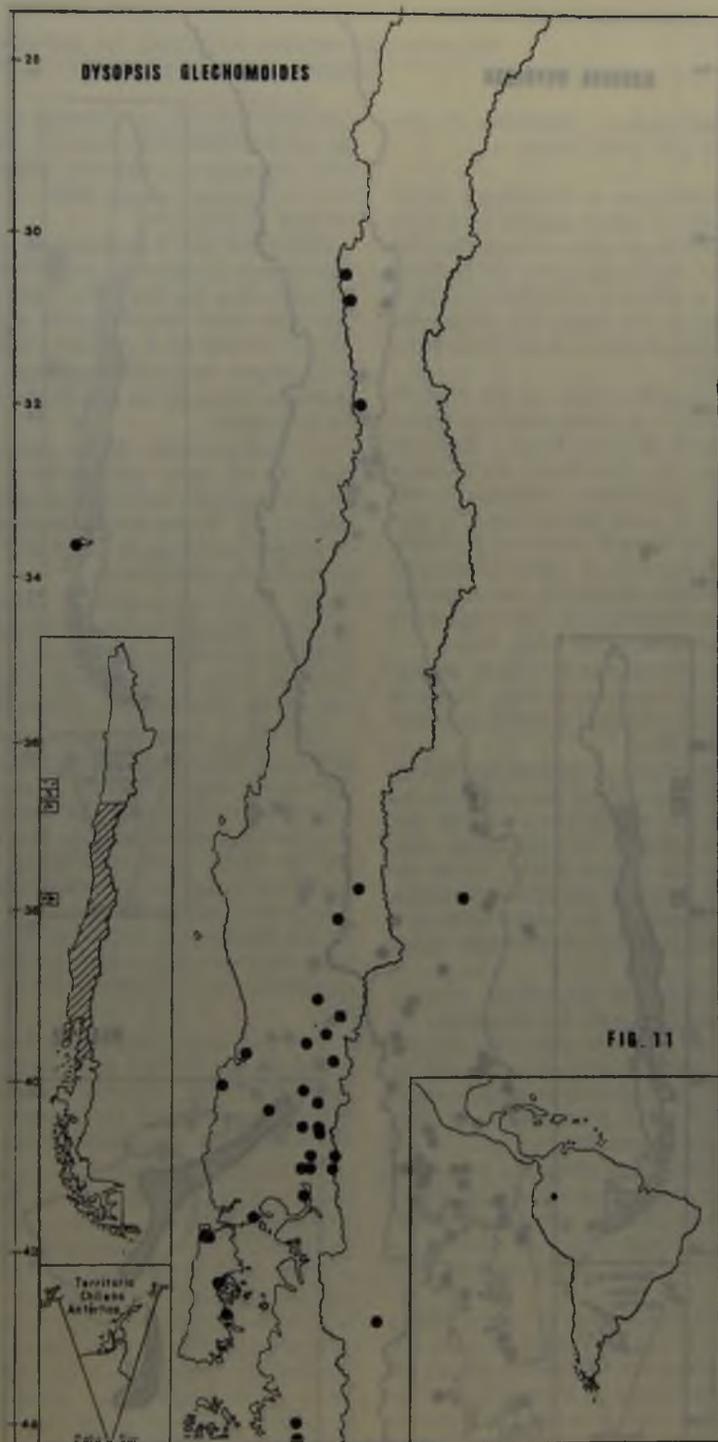


Fig. 11  
Distribución chilena y sudamericana de *Dysopsis glechomoides*



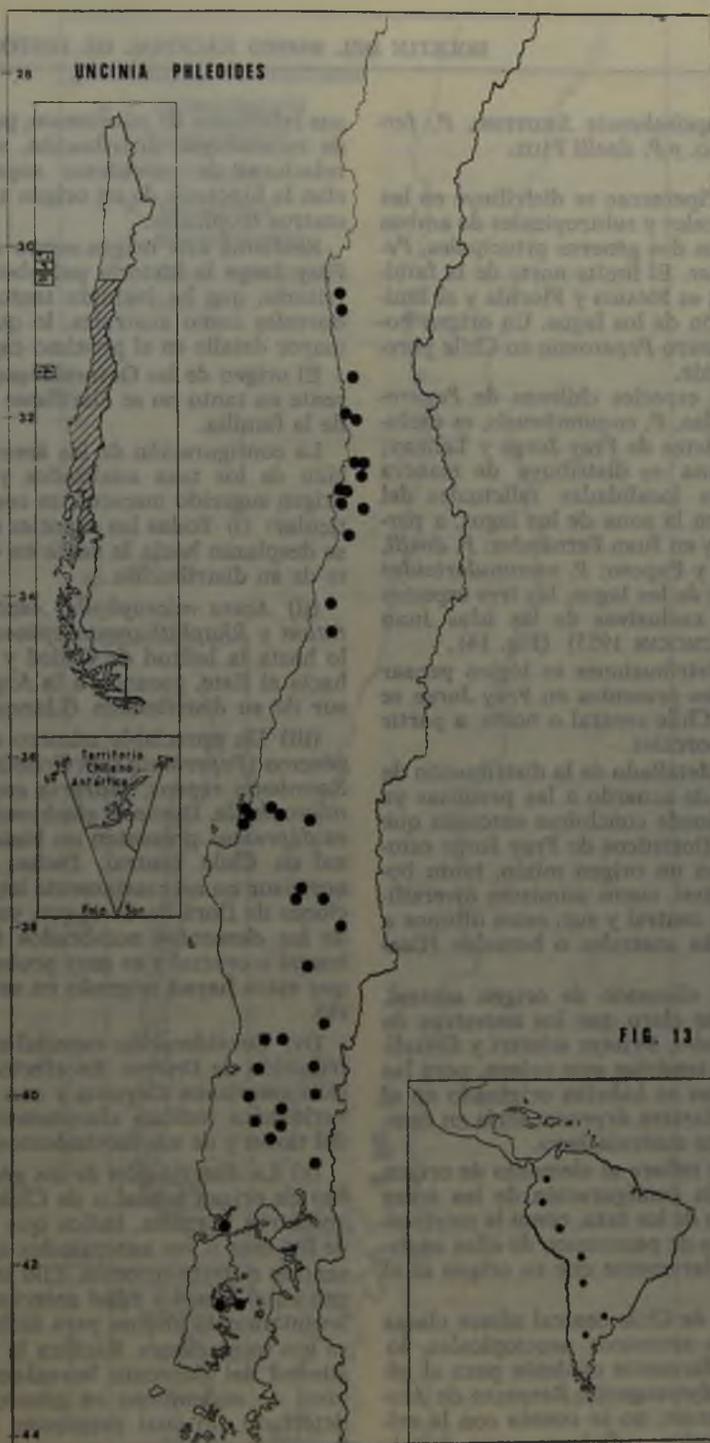


Fig. 13  
Distribución chilena y sudamericana de *Uncinia pheloides*

*Peperomia coquimbensis* SKOTTSB., *P. fernandeziana* MIQ. y *P. doelli* PHIL.

La familia Piperaceae se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios con dos géneros principales, *Peperomia* y *Piper*. El límite norte de la familia en América es México y Florida y el límite sur, la región de los lagos. Un origen boreal para el género *Peperomia* en Chile parece muy probable.

De las siete especies chilenas de *Peperomia*, una de ellas, *P. coquimbensis*, es exclusiva de los relictos de Fray Jorge y Talinay; *P. fernandeziana* se distribuye de manera discontinua en localidades relictuales del Norte Chico, en la zona de los lagos, a partir del Ranco, y en Juan Fernández; *P. doelli*, en Fray Jorge y Paposo; *P. nummularioides* es de la región de los lagos; las tres especies restantes son exclusivas de las islas Juan Fernández (YUNCKER 1953) (Fig. 14).

Por estas distribuciones es lógico pensar que las especies presentes en Fray Jorge se originaron en Chile central o norte, a partir de ancestros boreales.

Del análisis detallado de la distribución de cada taxón, y de acuerdo a las premisas ya establecidas, puede concluirse entonces que los elementos florísticos de Fray Jorge estudiados tendrían un origen mixto, tanto boreal como austral, como asimismo diversificados en Chile central y sur, estos últimos a partir de stocks australes o boreales (Cuadro 1).

Respecto al elemento de origen austral, parece bastante claro que los ancestros de *Uncinia phleoides*, *Drimys winteri* y *Griselinia scandens* tendrían este origen, pero las especies mismas se habrían originado en el sur de Chile. *Nertera depressa* sería en cambio un elemento australasiano.

En lo que se refiere al elemento de origen boreal, tanto la configuración de las áreas de distribución de los taxa, como la morfología y relaciones de parentesco de ellas sugieren bastante claramente que su origen es el postulado.

El elemento de Chile central ofrece claras relaciones con ancestros neotropicales, lo que es particularmente evidente para el género *Azara* y *Myrceugenia*. Respecto de *Aextoxicon punctatum*, no se cuenta con la evidencia taxonómica suficiente para definir

sus relaciones de parentesco, pero el análisis de su ecología, distribución, sociabilidad y relaciones de parentesco sugeridas, apoyarían la hipótesis de un origen a partir de ancestros tropicales.

Reafirma este origen mixto de la flora de Fray Jorge la historia paleobotánica del territorio, que ha incluido tanto migraciones boreales como australes, lo que se verá en mayor detalle en el próximo capítulo.

El origen de las Gesneriaceae no será aparente en tanto no se clarifique la taxonomía de la familia.

La configuración de las áreas de distribución de los taxa analizados y el probable origen sugerido merecen un comentario particular: (i) Todas las especies aquí tratadas se desplazan hacia la costa en el sector norte de su distribución.

(ii) *Azara microphylla*, *Aextoxicon punctatum* y *Rhaphithamnus spinosus* llegan sólo hasta la latitud de Chiloé y se desplazan hacia el Este, pasando a la Argentina, en el sur de su distribución (Llanquihue).

(iii) Un apreciable número de especies y géneros (*Peperomia* spp. *Griselinia scandens*, *Sarmienta repens*, *Mitraria coccinea*, *Azara microphylla*, *Dysopsis glechomoides* y *Nertera depressa*) presentan un hiato distribucional en Chile central. Dichas disyunciones norte-sur no necesariamente implican migraciones de flora desde el sur, ya que muchos de los elementos nombrados tienen origen boreal o central y es muy probable entonces que estos hayan migrado en sentido contrario.

(iv) Consideración especial merece la distribución de *Drimys*. En efecto, su distribución americana disyunta y con profusión de variedades indican claramente antigüedad del taxón y de sus movimientos migratorios.

(v) La distribución de los géneros y familias de origen boreal o de Chile central con ancestros boreales, indica que la migración de los taxa o sus antepasados se produjo en sentido noreste-suroeste. Ello implicaría origen en el Brasil y edad anterior al supremo levantamiento andino para dichos taxa y para sus migraciones. Ratifica la relativa antigüedad del elemento boreal-central el alto nivel de endemismo en géneros y especies detectado (lo cual presupone barreras aislantes).

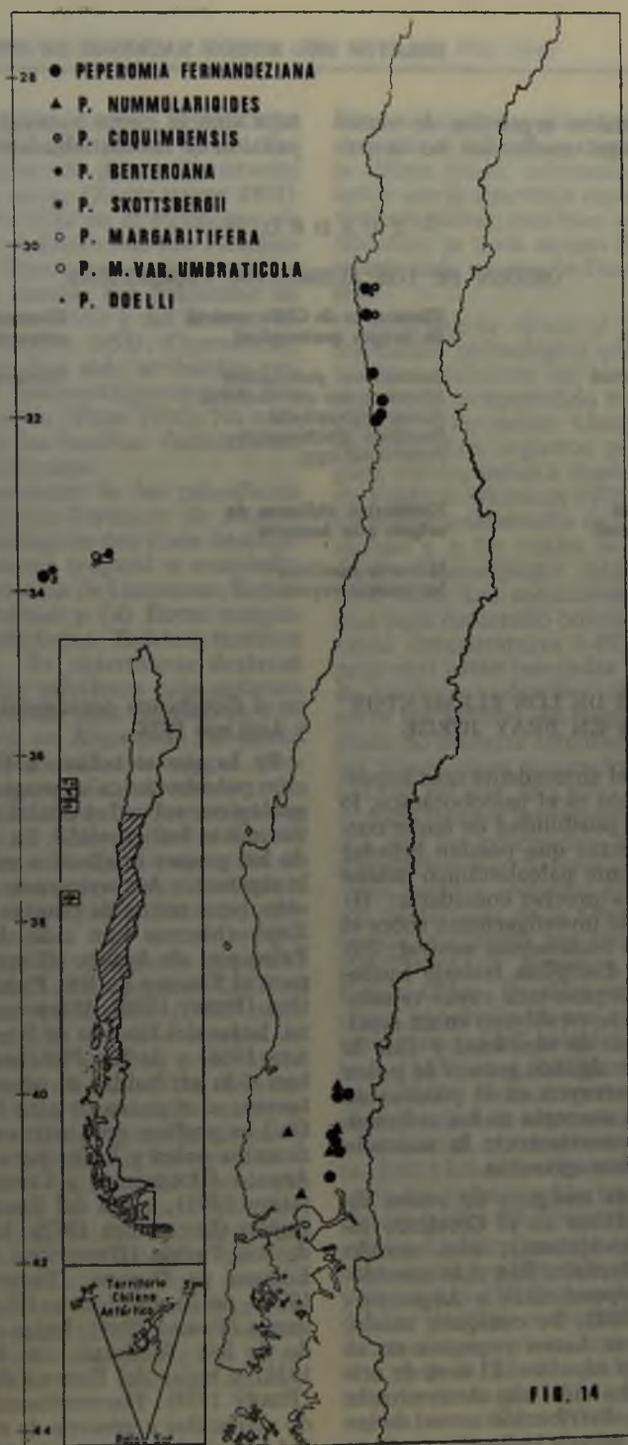


Fig. 14  
 Distribución chilena de las especies de *Peperomia*

(vi) La distribución argentina de varias de las especies aquí analizadas no consti-

tuye sino el cierre natural y/o áreas de expansión de las distribuciones chilenas.

### CUADRO 1

#### ORIGEN DE LOS ELEMENTOS FLORISTICOS

| Elementos boreales  | Elementos de Chile central de origen neotropical  | Elementos australes extramericanos |
|---|---|------------------------------------|
| <i>Raphithamnus spinosus</i>  | <i>Aextoxicon punctatum</i><br><i>Myrceugenia correaefolia</i><br><i>Azara microphylla</i><br><i>Dysopsis glechomoides</i><br><i>Peperomia</i> spp. | <i>Nertera depressa</i>            |
| Elementos del sur de Chile de origen austral                                    | Elementos chilenos de origen aún inclerto   |                                    |
| <i>Drimys winteri</i><br><i>Griselinia scandens</i><br><i>Uncinia phleoides</i> | <i>Mitraria coccinea</i><br><i>Sarmienta repens</i>   |                                    |

#### EDAD EN CHILE DE LOS ELEMENTOS PRESENTES EN FRAY JORGE

Evidentemente, el antecedente más importante en este sentido es el paleobotánico, lo que no descarta la posibilidad de hacer consideraciones indirectas que puedan brindar ayuda. El antecedente paleobotánico exhibe limitaciones que es preciso considerar: (i) el escaso número de investigaciones sobre el tema en Chile y en Sudamérica austral; (ii) el hecho que esta disciplina trabaje fundamentalmente con órgano-taxa cuyas relaciones a taxa actuales se establecen en un sentido de afinidad y no de identidad y (iii) la frágil estructura de algunos granos de polen y hojas, que se destruyen en el proceso de fosilización, y cuya ausencia en los sedimentos no implica necesariamente la ausencia del taxon en la paleovegetación.

Los registros más antiguos de restos de Angiospermas se sitúan en el Cretácico inferior (Barremiano-Aptiano), aún cuando ciertos fósiles del Jurásico han sido considerados como correspondientes a Angiospermas (CRONQUIST 1968). De cualquier modo, las Angiospermas se hacen comunes en el Aptiano y Cretácico superior. El área de origen del grupo no ha sido aún determinada con certeza, pero la distribución actual de las plantas con flores parece indicar un origen

en el Gondwana occidental tropical (RAVEN y AXELROD 1974).

En lo que se refiere a Chile, la información paleobotánica es magra y hay períodos geológicos sobre los cuales no se tiene prácticamente información. La situación acerca de los grupos analizados en este trabajo es la siguiente: Aextoxicaceae: no hay información, pero restos de plantas atribuibles a las Euphorbiaceae han sido descritos para el Paleoceno de Arauco (ENGELHARDT 1891) y para el Eoceno de Río Pichileufú, en Argentina (BERRY 1938). Winteraceae: en Argentina, hojas del Eoceno de Río Turbio (HUNICKEN 1966) y de Río Pichileufú (BERRY 1938) han sido atribuidas al género *Drimys*. Myrtaceae: el registro de esta familia al estado fósil es profuso en Austrosudamérica; se ha descrito polen y hojas para el Paleoceno de Arauco (DOUBINGER y CHOTIN 1975, ENGELHARDT 1891), polen del Eoceno de la misma región (DOUBINGER 1972), hojas del Eoceno de Río Turbio (HUNICKEN 1966), polen del Eoceno de Osorno (TRONCOSO y BARRERA 1979), polen del Eoceno-Oligoceno de Magallanes (FASOLA 1969), hojas del mismo período de Río Niriuhau, en Argentina (FIORI 1938) y hojas del Eoceno de Río Pichileufú (BERRY 1938). Flacourtiaceae: hojas han sido atribuidas a géneros de esta familia en el Paleoceno de Arauco (ENGELHARDT 1891) y

en el Eoceno de Río Turbio (HUNICKEN 1966) y de Río Pichileufú (BERRY 1938). Rubiaceae: se ha registrado polen (DOUBINGER y CHOTIN 1975) y hojas (ENGELHARDT 1891) referibles a esta familia en el Paleoceno de Arauco y hojas en el Eoceno de Río Pichileufú (BERRY 1938). Piperaceae: existe registro de hojas de esta familia del Paleoceno de Arauco (ENGELHARDT 1891) y del Eoceno de Río Turbio (HUNICKEN 1955). Cyperaceae: a esta familia sólo han sido atribuidos restos de hojas del Eoceno-Oligoceno de Río Niriuhau en Argentina (FIORI 1938). No existe registro fósil de las familias Verbenaceae, Cornaceae y Gesneriaceae.

En cuanto al carácter de las paleofloras del Cretácico superior-Terciario de Austrosudamérica, se distinguen dos tipos básicos: (i) floras de carácter tropical o templado-cálidas, con abundancia de Lauraceae, Sapindaceae y hasta Palmae y (ii) floras templado-frías, con *Nothofagus*. Existen también floras de mezcla. Es interesante destacar que, en general, las taflofloras más antiguas corresponden al primer tipo (Arauco en Chile y Cerro Bororó en Argentina); a partir del Eoceno las floras con *Nothofagus*, portando elementos de mezcla, parecen avanzar hacia el norte (palinoflora de Osorno y tafloflora del Arrayán en Chile y de Río Turbio en Argentina). Sin embargo, la situación en Magallanes no parece seguir este esquema, pues desde antiguo esta región ha estado poblada por *Nothofagus*.

Una idea general del desarrollo temporal de las floras Cretácico-Terciarias en Chile es proporcionado por DOUBINGER (1972) para la región de Arauco\*: "En la evolución de la flora de Arauco, se diseñan tres etapas principales bastante nítidas: a) En el Cretácico superior, la flora presenta los caracteres de una vegetación tropical-húmeda en que dominan los helechos arborescentes... con granos de Gimnospermas de tipo arcaico, algunos granos de Monocotiledóneas, probablemente palmeras; las Dicotiledóneas están representadas esencialmente por triporados tipo-Proteaceae; esta flora persiste hasta el Paleoceno; b) la segunda etapa corresponde a la llegada de las Gimnospermas más modernas, Myricaceae, Myrtaceae y Proteaceae, persistiendo sin embargo algunas

formas tropicales más antiguas; esta etapa va desde el Paleoceno superior al Eoceno; c) la última etapa, esbozada en el Eoceno inferior con la aparición esporádica del género *Nothofagidites*, está bien caracterizada en el Mioceno; se trata de una flora directamente relacionada ya con la flora actual de la región".

En lo que se refiere al Cuaternario, la información palinológica para Chile proviene fundamentalmente del sur del país y abarca el período comprendido desde la última glaciación (Glaciación Llanquihue) hasta el presente. Los registros polínicos más antiguos corresponden a depósitos de Río Ignao en Valdivia (HEUSSER 1976) que representan el primer interstadío de la Glaciación Llanquihue y a los cuales se ha asignado una edad radiocarbónica mínima de  $56.000 \pm 2000$  años. Las condiciones climáticas óptimas para desarrollo boscoso durante este período (temperaturas  $3-4^{\circ}\text{C}$  más frías que el presente) están marcadas por la dominancia de *Nothofagus dombeyi*, *Drimys* y Myrtaceae entre los árboles. La vegetación de este período no muestra afinidades con ninguna de las formaciones vegetacionales actuales del bosque del sur de Chile. En la flora representada figuran los siguientes taxa relacionados con los relictuales: *Drimys*, *Griselinia*, *Rhaphithamnus*, *Nertera* y Myrtaceae. Varios otros perfiles polínicos provenientes de etapas posteriores de la Glaciación Llanquihue fueron analizados por HEUSSER (1974) para localidades de Rupanco, Puerto Varas y Puerto Octay. De ellos se desprende que el clima imperante en esa época fue frío (con temperaturas  $8^{\circ}\text{C}$  más frías que las actuales hace 19.450 años,  $5^{\circ}\text{C}$  hace 36.300 años y  $4^{\circ}\text{C}$  hace 10.000 años, al término de la época glacial) y con una vegetación tipo tundra alpino-antártica, predominantemente no boscosa. Entre los taxa relictuales aparecen representados *Drimys* y Myrtaceae y, en la época glacial tardía (HEUSSER 1966), *Nertera* y *Griselinia*. La flora postglacial aparece bien documentada por HEUSSER (1966), AUER (1958) y VILLAGRÁN (1980) para la zona de los lagos del sur de Chile y Argentina. Entre los taxa relictuales aparecen representados durante este período, además de los ya mencionados para la época glacial, *Sarmienta*, *Azara*, *Dysoxis*, *Aextoxicon* (VILLAGRÁN 1980) y *Myrcogenia* (AUER 1958). Los componentes flo-

\* En francés en el original.

rísticos de las actuales asociaciones de la selva valdiviana y nordpatagónica aparecen representados en los perfiles polínicos desde comienzos del Postglacial (Holoceno). No hay registro polínico cuaternario de *Mitria*, *Peperomia* y *Uncinia*.

En general, parece ser entonces que ha habido migraciones de flora tropical, o al menos boreal, al territorio de Chile y ellas se habrían producido durante el Cretácico superior. No estamos en condiciones de asegurar desde cuándo ni cuántas veces se produjeron dichas migraciones. En el Eoceno ya comienza a dominar el género austral *Nothofagus* (con especies diferentes a las actuales con polen tipo-brassi) con elementos de mezcla de floras boreales (TRONCOSO y BARRERA 1979).

En lo referente a los aportes boreales que nos interesan, el registro fósil muestra que las familias Myrtaceae, Flacourtiaceae y Piperaceae estaban ya presentes en el centro-sur de nuestro país en el Paleoceno y es probable que ellas hayan llegado en las migraciones boreales ocurridas durante el Cretácico superior. La edad de las Aextoxicaceae es difícil de precisar por su carácter monotípico y endémico. Creemos que sus límites de edad estarían fijados por los siguientes hechos: (i) ellas conforman una familia independiente y este hecho nos indicaría que ellas no pueden haberse originado muy recientemente, vale decir en el Cuaternario; (ii) su distribución más o menos continua y ligada a un ambiente oceánico y la ausencia de diversificación, nos indicaría, por el contrario, relativa juventud del taxón (alternativamente, la suposición de que las Aextoxicaceae hubiesen estado más diversificadas en otros tiempos y actualmente el taxón estuviese en regresión, se contradice con el hecho de que *Aextoxicon* sea actualmente una especie en expansión territorial). Parece probable una edad terciaria (Plioceno) para el taxón. El parentesco sugerido con las Euphorbiaceae, presentes en el Paleoceno de Arauco, y con las Sapindaceae, profusamente representadas en las tafofloras paleocenas y posteriores de Chile, indicaría que sus ancestros habrían llegado con las migraciones boreales pre-terciarias y Paleogenas.

En lo que se refiere a los aportes australes de posible origen en Oceanía que nos interesan, RAVEN y AXELROD (1974) afirman que la última migración directa entre Australia

y Sudamérica vía Antártica sólo fue posible hasta fines del Eoceno. En consecuencia, pensamos que los ancestros de los taxa de origen austral que nos interesan habrían llegado al territorio chileno en el Eoceno o antes. En el caso de *Drimys*, su distribución actual amplia y discontinua y su pertenencia al primitivo orden Magnoliales nos sugiere que su migración a Sudamérica vía Antártica se produjo mucho antes del Eoceno. No sería contemporánea esta migración con aquella que trajo los otros elementos australes analizados en este trabajo; estos últimos habrían llegado a nuestro continente en una época más tardía, pero siempre antes del Eoceno superior. En lo que se refiere a *Nertera depressa*, presente tanto en Sudamérica como en Oceanía, el hecho que sus frutos sean dispersados por pájaros y su carácter invasor nos sugieren que su llegada a nuestro continente es bastante nueva (Cuaternario) y producto de migración a larga distancia.

En consecuencia, podemos concluir que los grupos que se emparentan con los actuales elementos florísticos del bosque de Fray Jorge ya estaban presentes en Chile en el Terciario inferior (con excepción de *Nertera* y de las Aextoxicaceae; los ancestros de esta última familia, sin embargo, sí parecen haberlo estado) y que su arribo al territorio se habría producido en el lapso Cretácico superior-Eoceno. Esto, por supuesto, no implica necesariamente que los grupos presentes en el registro fósil sean ancestros directos de las especies presentes en Fray Jorge; así, a pesar de que las Rubiaceae parecen tener una antigua historia en Sudamérica, *N. depressa* no parece estar relacionada con estos fósiles, sino haberse originado a partir de otros stocks en Australia.

Evidentemente, por las limitaciones propias de la paleobotánica y por su escaso desarrollo en nuestros países, por ahora no podemos precisar la época en que se habrían originado los componentes mismos del bosque.

#### ORIGEN Y EDAD DE LA COMUNIDAD TIPO FRAY JORGE

Como se mostró en los capítulos precedentes, la comunidad de Fray Jorge está estructurada florísticamente en base a diversos

aportes: uno de origen boreal, otro austral y un tercero de origen chileno central y sur con ancestros boreales o australes. Esto nos lleva a suponer que en algún período hubo contacto de floras tropicales y australes, lo que produjo aportes recíprocos. Ya en el Eoceno se acusa esta mezcla en Arauco (DOUBINGER 1972) y en Osorno (TRONCOSO y BARRERA 1979), así como en Río Turbio, Argentina (HUNICKEN 1966); en cambio, las floras paleocenas no acusan esta mezcla de elementos (en ello no se considera a la región de Magallanes por lo ya expuesto). Obviamente, esto implica que solamente a partir del Eoceno hay posibilidades de mezcla de ancestros de los elementos en cuestión, sin perjuicio que algunos elementos australes, vgr. *Drimys* ya estuvieran mezclados a las floras tropicales.

Hasta el presente no hay tafo o palinofloras terciarias o cuaternarias descritas para el norte de Santiago, por lo que la historia vegetacional de esta área sólo puede ser inferida indirectamente a través del análisis de la vegetación actual y de los antecedentes geomorfológicos y paleoclimáticos que se discuten a continuación.

MUÑOZ y PISANO (1947) analizaron la estructura florística del bosque de Fray Jorge y establecieron que su composición, en lo que se refiere al estrato arbóreo, no es uniforme. Ellos describieron las siguientes asociaciones para el bosque (Cuadro 2): (i) *As. Aextoxicon-Drimys-Myrceugenia correaefolia* (ii) *As. Aextoxicon-Drimys* (iii) *As. Aextoxicon-Myrceugenia correaefolia* y (iv) *As. Aextoxicon*. Estos autores distinguen a *Drimys winteri* como la especie más higrofila de la comunidad y a *Myrceugenia correaefolia* como la más xerófila. En el Cerro Talinay, al norte de Huentelaquén, existe un bosquecillo homogéneo de *M. correaefolia* cuya composición florística total muestra claras relaciones con el bosque de Fray Jorge (VILLAGRÁN y ARMESTO 1980). El área que ocupa este bosque es pequeña y la comunidad se encuentra disgregada y con claras evidencias de perturbación humana por lo que *A. punctatum* pudo haber sido eliminado durante la fragmentación de la comunidad. En el cerro La Silla del Gobernador, junto a Pichidangui, KUMMEROW, MATTE y SCHLEGEL (1961) describieron una nueva comunidad de bosque de neblina estructurada florísticamente por

la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia correaefolia*. El elemento esclerófilo ya está presente en los márgenes de la asociación representado por *Cryptocarya alba* y *Peumus boldus*. En quebradas ubicadas en la zona costera de Chile central existen comunidades boscosas que difieren en su estructura florística del bosque esclerófilo climácico. Entre las asociaciones descritas para el área entre Cachagua y Zapallar (VILLAGRÁN y SEIREY 1979) dos de ellas presentan claras afinidades con el bosque de Fray Jorge: (i) *As. de Aextoxicon punctatum*, presente en forma discontinua en las quebradas Cadillos y El Tigre a altitudes promedio de 250 m s.m. y (ii) *As. de Myrceugenia correaefolia* en los sectores altos de todas las quebradas del área, por sobre 300 m de altitud. En esta última se mezclan elementos esclerófilos y relictuales, siendo la especie dominante entre los primeros *Cryptocarya alba*. En quebradas con vegetación perturbada de los sectores de Curaumilla y El Quisco también se encuentran segregadas espacialmente las asociaciones boscosas con *M. correaefolia* de las con *A. punctatum*. Mas al sur, en las quebradas Córdoba en El Tabo y El Roble al norte de Pichilemu, nuevamente se encuentra la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia correaefolia* (Cuadro 2, datos no publicados). En el Embalse de Bullileo, al interior de Parral, reaparece la asociación más higrofila del bosque de Fray Jorge, *Aextoxicon-Drimys*, integrada ahora a la comunidad caducifolia maulina con *Nothofagus* (Cuadro 2, datos no publicados).

Estos antecedentes fitosociológicos nos permiten concluir que: (i) la comunidad tipo Fray Jorge habría ocupado un área mayor que la actual en tiempos pasados, como lo atestigua la relativa cercanía y actual estructura florística de los remanentes boscosos descritos para la costa del norte Chico y Chile central; (ii) el bosque de Fray Jorge corresponde a la comunidad de mayor complejidad, en lo referente a estructura florística, de todas las comunidades relictuales conocidas a la fecha; (iii) al sur de las particulares localidades de Fray Jorge y Talinay, la comunidad relictual se desorganiza quedando representada, en el Norte Chico y en El Roble y Córdoba, sólo por su asociación más xerófila (*Aextoxicon-Myrceugenia correaefolia*) y (iv) la máxima desestructuración flo-

C U A D R O 2

ASOCIACIONES FLORISTICAS DEL ESTRATO ARBOREO DEL BOSQUE DE FRAY JORGE Y SU COMPARACION CON OTRAS COMUNIDADES DE CHILE CENTRAL

| LOCALIDADES  | F                | F   | F                                     | F                | H                | P                | Z-O   | Z-O              | C-R                | B                 |
|--|------------------|-----|---------------------------------------|------------------|------------------|------------------|---|------------------|--------------------|-------------------|
| ASOCIACIONES   | A-D-M            | D-A | A                                     | A-M              | M                | A-M              | A   | M                | A-M                | D-A               |
| Nº DE CENSOS   | 5                | 1   | 3                                     | 3                | 2                | 10               | 8   | 14               | 14                 | 7                 |
| <i>Drimys winteri</i> Forst.                         | V <sup>2,3</sup> | 3   |                                       |                  |                  | V <sup>2,3</sup> | V <sup>1,3</sup>  | V <sup>1,4</sup> | V <sup>1,3</sup>   | IV <sup>1,4</sup> |
| <i>Aextoxicon punctatum</i> R. et Pav.               | V <sup>2,3</sup> | 4   | V <sup>3</sup>                        | V <sup>5</sup>   |                  | V <sup>2,3</sup> | V <sup>1,3</sup>  | V <sup>1,4</sup> | V <sup>1,3</sup>   | V <sup>1,4</sup>  |
| <i>Myrceugenia correaefolia</i> (Hook. et Arn.) Berg | V <sup>1,2</sup> |     | V <sup>1,2</sup>                      | V <sup>1,2</sup> | V <sup>2,3</sup> | V <sup>1,3</sup> |   |                  | III <sup>1,2</sup> |                   |
| I Frecuencia hasta 20%                               |                  |     | 5 = 75-100% cobertura                 |                  |                  | A-D-M =          | As. <i>Aextoxicon</i> - <i>Drimys</i> - <i>Myrceugenia correaefolia</i> |                  |                    |                   |
| II Frecuencia 20.1 - 40%                             |                  |     | 4 = 50-75% cobertura                  |                  |                  | D-A =            | As. <i>Drimys</i> - <i>Aextoxicon</i>                                   |                  |                    |                   |
| III Frecuencia 40.1 - 60%                            |                  |     | 3 = 25-50% cobertura                  |                  |                  | A =              | As. <i>Aextoxicon punctatum</i>   |                  |                    |                   |
| IV Frecuencia 60.1 - 80%                             |                  |     | 2 = 5-25% cobertura                   |                  |                  | M =              | As. <i>Myrceugenia correaefolia</i>                                     |                  |                    |                   |
| V Frecuencia 80.1 - 100%                             |                  |     | 1 = <5% cobertura (muchos individuos) |                  |                  | A-M =            | As. <i>Aextoxicon</i> - <i>Myrceugenia correaefolia</i>                 |                  |                    |                   |
|  |                  |     | + = <5% cobertura (pocos individuos)  |                  |                  |                  |   |                  |                    |                   |

F = Fray Jorge (MUSCÓZ Y PISANO 1947); H = Cerro Talmapu, Huastacas (datos no publicados); P = Cerro La Silla del Gobernador, Pichidampi (KUMMERSON, MATTE Y SCHLEGEL 1961 y datos no publicados); Z = Quebradas entre Zapallar y Casapúa (VILLAGRAN Y SEREY 1979; O = El Oso, Pucón Seminario (datos no publicados); C = Olla. Córdoba, El Tabo (datos no publicados); R = Oña, El Roble, Nave de Pichilman (datos no publicados); B = Imboise de Bulibon, Intero Patral (datos no publicados).

rística y mezcla con el elemento esclerófilo se da en las localidades de Cachagua y Zapallar, Curaumilla y El Quisco, en donde los elementos relictuales se segregan espacialmente y se integran separadamente a las asociaciones esclerófilas más higrofilas.

VILLAGRÁN y ARMESTO (1980) determinaron la similitud florística entre los bosques relictuales del norte Chico y Chile central con el bosque valdiviano y correlacionaron los valores de similitud obtenidos con la distancia geográfica entre localidades. Ellos demostraron que, tomando como localidad de referencia a Fray Jorge, el decrecimiento de la similitud florística con la distancia geográfica es mayor que el esperado en las localidades de Chile central. Este resultado y la actual desestructuración florística mencionada ya para la vegetación relictual de Chile central, reafirma la distinción de esta región geográfica como un área de discontinuidad florística acentuada.

Lo anterior puede explicarse suponiendo que en Chile central, y muy particularmente hacia la costa, la comunidad original en otros tiempos era del tipo Fray Jorge y que ella fue desestructurada florísticamente y luego parcialmente reemplazada por la comunidad esclerófila, ya antes presente en el valle longitudinal (RAVEN 1973, SCHMITHUSEN 1956), que actualmente ocupa gran parte de la zona costera; la expansión del elemento esclerófilo habría restringido a la comunidad original a aquellos hábitats particularmente favorecidos por las neblinas que ocupan actualmente los bosques relictuales.

Esta interpretación explicaría satisfactoriamente las notables discontinuidades (hiatos) en la distribución de aquellas especies presentes actualmente en Fray Jorge y en el sur del país. Al producirse la desestructuración florística de la comunidad original, las especies más frágiles (por ejemplo las epífitas) serían eliminadas de las áreas intermedias y sólo sobrevivirían en las comunidades más estables, Fray Jorge y la selva valdiviana, dejando un hiato en su distribución. También se desprendería de esta interpretación que *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia correaefolia*, en Chile central, serían relictos conservativos en vías de desaparición lo que explicaría su presencia discontinua y limitada a pequeñas áreas en esta zona.

En cuanto al establecimiento de la edad de la comunidad tipo Fray Jorge es obvio

que el mayor aporte lo habría constituido el análisis palinológico de sedimentos presentes en el área; lamentablemente, muestreos realizados en el bosque de Fray Jorge han dado resultados negativos (HERNÁNDEZ y AZCÁRATE, com. pers.). De este modo, sólo podemos postular hipótesis en base a antecedentes indirectos. Convergamos previamente que la actual comunidad vegetacional presente en Fray Jorge es el eslabón actual de una realidad espacial y temporal eminentemente dinámica; no es fácil suponer que ella se mantuvo inalterada a través de un tiempo relativamente largo durante el cual hubieron cambios en la paleogeografía y en el clima; así, debe entenderse que previa a la actualmente existente hubo otras comunidades antecesoras directamente emparentadas.

Algunos hechos e interpretaciones que contribuyen a fijar la edad de la comunidad tipo Fray Jorge son los siguientes:

(i) Esta comunidad tiene que haber estado vigente y en pleno vigor al momento de poblar los Altos de Fray Jorge y Talinay. Por lo tanto, tiene que haber existido durante el Cuaternario, edad que hemos asignado a este evento (ver capítulo siguiente).

(ii) Según VILLAGRÁN y ARMESTO (1980), las relaciones florísticas que aún perduran entre el bosque valdiviano y los relictos de Chile central y Norte Chico, se remontan a una época anterior a la diversificación de las actuales asociaciones del bosque valdiviano. El análisis palinológico cuaternario proveniente del sur de Chile indica que tales asociaciones se generaron en el postglacial (VILLAGRÁN 1980, HEUSSER 1974). Por lo tanto, la edad de origen de la comunidad tipo Fray Jorge debe ser pre-Holocénica (Pleistocénica).

(iii) La actual desestructuración florística de la comunidad tipo Fray Jorge observada en Chile central es un fenómeno que se desprende del análisis fitosociológico de las comunidades relictuales de esta región, lo que implica que estamos en presencia de una situación que está sucediendo en el postglacial.

(iv) La desestructuración florística de la comunidad tipo Fray Jorge, si nuestra hipótesis es correcta, está marcada por la edad del desarrollo del hiato distribucional de algunas especies (*Peperomia* spp., *Griselinia scandens*, *Sarmienta repens*, *Mitraria cocci-*

nea, *Azara microphylla*, y *Dysopsis glechomoides*), hiato que no puede ser muy antiguo puesto que las especies a ambos lados de él no han tenido tiempo de diversificarse ni siquiera en variedades.

(v) Las localidades con vegetación relicto tipo Fray Jorge no son pocas ni muy distantes unas de otras, lo que reafirmaría la idea de que no ha transcurrido demasiado tiempo desde el momento que constituía dicha vegetación una sola unidad.

Todo lo anterior apunta a la conclusión que la comunidad tipo Fray Jorge debe haber prosperado hacia la costa de Chile central durante el Pleistoceno. Según PASKOFF (1977) durante el Pleistoceno hubo cambios climáticos pronunciados en la región costera semiárida (30-33° S), con sucesión de períodos húmedos y períodos más secos como el actual. En la Cordillera de la Costa de Chile central (33-39° S) durante el Pleistoceno habría habido un clima más frío y húmedo que el presente. Siendo el factor humedad aquel que determina la existencia actual de los bosques relictos, como lo señalan todos los autores que se han referido al problema, es perfectamente compatible la presencia de este tipo de comunidad en Chile central con el clima postulado para el Pleistoceno.

Si este tipo de comunidad existía ya en el Plioceno, no podemos asegurarlo por la carencia de registro paleobotánico; sin embargo, pensamos que ello no sería muy factible debido a la aridez del clima reinante durante este período (PASKOFF 1970, ZINSMEISTER 1978).

#### EDAD DEL BOSQUE DE FRAY JORGE

Los aportes básicos en este sentido provienen de la Geología y Geomorfología. PASKOFF (1970), quien ha estudiado la historia del río Limarí en el área de los Altos de Talinay, ha mostrado que los grandes bloques solevantados del complejo metamórfico, sobre los que se ubican los bosques de Fray Jorge y Talinay y que se hallaban emergidos durante el Plioceno inferior, fueron progresivamente invadidos por el océano durante el Plioceno medio. Esta transgresión alcanzó su máximo durante el Plioceno superior, dejando estos bloques sumergidos y encontrándose entonces la ribera en las cercanías de la longitud de Chalinga (71° 25' W). A partir del Cuater-

nario antiguo el océano retrocede y vuelven a aflorar los bloques constitutivos de los Altos de Talinay que desde entonces, habrían estado emergidos; las posteriores transgresiones, de menor importancia, habrían labrado las terrazas litorales que se hallan bajo los citados bloques hacia el océano.

De este modo, la edad más antigua posible de los bosques de Fray Jorge y Talinay en esos lugares, sería el Cuaternario antiguo a medio. Esta edad parece coherente con la idea de que en el mismo período, este tipo de vegetación cubría gran parte de la costa de Chile central.

En conclusión, el bosque de Fray Jorge es un relicto que data del Cuaternario y representa un tipo de vegetación que tuvo su mayor desarrollo durante el Pleistoceno.

#### CONFRONTACION CON OTRAS HIPOTESIS

Como se vio en el capítulo antecedentes, respecto del lugar de origen de la comunidad actualmente presente en Fray Jorge y Talinay se ha propuesto tanto un origen austral cuaternario, debido a migraciones de la flora valdiviana por efecto de glaciaciones, como uno tropical terciario; a ello debe agregarse la hipótesis de WOLFFHUGEL que mezcla las dos anteriores.

Tanto la primera como la última de ellas no explican en absoluto la ausencia de *Nothofagus* en los relictos, particularmente en los más meridionales. Esto es importante puesto que *Nothofagus* es el elemento más conspicuo y dominante de la flora del sur del país desde el Terciario y el avance postulado tendría que incluir representantes de este género; no pueden argumentarse razones climáticas limitantes para ello, puesto que actualmente el límite norte de la distribución de *Nothofagus* llega a la ribera sur del río Aconcagua (a sólo 2° 30' al sur de Fray Jorge).

Tampoco explican las mismas hipótesis, la dominancia de elementos boreales o de origen boreal en la comunidad de Fray Jorge. Podría argumentarse que éstos, que crecían en Chile central, fueron incorporados al paso de la flora valdiviana por esta región, pero por supuesto cabe preguntarse por qué no fueron también asociados los elementos esclerófilos. Por lo demás, con tal argumento ya no podría afirmarse que la comunidad

tenga su origen, ni siquiera básico, en la flora valdiviana.

Por otro lado, los elementos australes son pocos y, entre ellos el más frecuente, *Drimys winteri*, es posible que haya alcanzado las latitudes de Fray Jorge mucho antes del establecimiento de este tipo de comunidad. Su adaptabilidad ecológica es amplia y no hay inconveniente para suponer que no necesitó de migraciones de la flora valdiviana para distribuirse hacia el norte.

Tampoco explican estas hipótesis el hecho de que muchas de las especies de Fray Jorge estén expandiendo su área de distribución hacia el sur o sureste, lo que se compadece más con una posible migración norte-sur de estos elementos que con una en sentido contrario. La posición marginal que ocupan algunos de estos elementos en las actuales asociaciones de la selva valdiviana nos indicaría una llegada posterior a la estructuración florística de dichas asociaciones que sabemos son relativamente nuevas (Holoceno).

A la hipótesis de WOLFFHUGEL habría también que acotar que, hasta el momento, no hay ningún antecedente que permita suponer que *Nothofagus* u otros de los componentes más conspicuos del bosque austral se hayan desarrollado alguna vez al norte del río Aconcagua y menos aún en el desierto y la puna.

Respecto a la hipótesis de SCHMITHUSEN que sustenta un origen tropical y terciario para la comunidad de Fray Jorge, creemos que ella es parcialmente correcta en lo que se refiere a origen y edad del elemento florístico del bosque de Fray Jorge. Es indudable que una edad terciaria para el bosque en Fray Jorge es incompatible con un concepto dinámico de comunidad y con los antecedentes aportados por la geomorfología y paleoclimatología. La edad más antigua para él debe fijarse en el Cuaternario. Esta hipótesis tampoco explica suficientemente la presencia de elementos australes en Fray Jorge ni tampoco el hiato distribucional de las especies que lo presentan.

Pensamos que nuestra hipótesis da cuenta de las objeciones planteadas a las otras hipótesis en este capítulo. Seguramente, su punto más débil es la suposición de una hipotética paleocomunidad tipo Fray Jorge en todo Chile central costero y norte Chico; sin embargo, ella se ve sugerida por la presen-

cia de numerosos relictos del mismo tipo entre Fray Jorge y Constitución, vale decir en el área que habría ocupado esta hipotética paleocomunidad.

## CONCLUSIONES

Evidentemente, las conclusiones de este trabajo no pueden ser otras que la formulación de la hipótesis sobre el origen y edad de la comunidad presente en Fray Jorge, que se desprende de los antecedentes y evidencias que hemos discutido en los capítulos precedentes.

De acuerdo a éstos, los bosques relictos de Fray Jorge y Talinay, presentes allí desde el Pleistoceno, representarían los remanentes de una vegetación que habría prosperado durante todo ese período en las cercanías del mar y la Cordillera de la Costa desde, al menos, la provincia de Coquimbo por el norte hasta, al menos, la de Colchagua por el sur. Esta vegetación habría sido favorecida por el clima húmedo predominante durante el Pleistoceno entre esas latitudes.

Florísticamente, las asociaciones presentes en esta vegetación tendrían un origen mixto, a partir de elementos boreales, elementos diversificados en Chile central con ancestros boreales y en Chile austral con ancestros australasianos. Los ancestros de este stock florístico habrían llegado durante el Cretácico superior-Paleógeno al territorio chileno. A partir de entonces, las sucesivas migraciones, mezclas vegetacionales y especiación, ligadas a los cambios climáticos, habrían conducido hacia la estructuración de una comunidad antecesora de la actual comunidad de Fray Jorge.

A fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno el clima osciló hacia la aridez como consecuencia del término de las glaciaciones. Este cambio climático favoreció el mayor desarrollo y la expansión del bosque esclerófilo, presente desde el Plioceno en el valle central, el cual se habría distribuido hacia las áreas ocupadas por la comunidad tipo Fray Jorge, a su vez afectada por la menor humedad. La mezcla con el elemento esclerófilo habría provocado la desestructuración florística de la comunidad original y su restricción a aquellas localidades favorecidas por las neblinas costeras, en especial quebradas. La expansión del bosque esclerófilo y los correspondientes niveles de deses-

tructuración florística de las asociaciones que conforman comunidades relictuales, son procesos perceptibles aún en la actualidad en Chile central. Ello explicaría el que esta región sea menos conservativa florísticamente que los bosques de Fray Jorge y Talinay y también los ostensibles hielos distribucionales de algunas especies en esta zona.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los encargados de los siguientes herbarios, quienes gentilmente proporcionaron los antecedentes de sus colecciones: Sres. C. MARTICORENA y M. QUEZADA del Instituto Central de Biología de la Universidad de Concepción; Sra. M. ROMERO del Instituto de Botánica de la Universidad Austral de Valdivia; Sr. E. PISANO del Instituto de la Patagonia de Punta Arenas; Sr. A. MESA de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile de Valparaíso, y Sr. J. SAN MARTÍN de la Universidad Católica de Talca.

Agradecemos también al colega JUAN ARMESTO, quien leyó y criticó el manuscrito, a la Sra. SERENA MANN, quien puso su arte en la confección de las figuras que acompañan este texto, y a la Sra. ISABEL DONAIRE quien mecanografió el original.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALLAN, H. H.  
1961 Flora of New Zealand, Vol. I 1085 págs. R. E. Owen. Govern. Print, Wellington, N. Z.
- AUER, V.  
1958 The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part. II: The history of the Flora and Vegetation. Ann. Acad. Sci. Fenn. Series A. III. 50, 1-239.
- BERRY, E.  
1938 Tertiary flora from the Río Pichileufú, Argentina. Geol. Soc. America. Special Papers 12. 149 pp. 56 láms.
- CASTRI, F. DI y H. A. MOONEY  
1973 Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure. 405 págs, 88 figs. Springer - Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- CROIZAT, L.  
1962 On the age of the floras of Fray Jorge and Talinay in Chile. Rev. Universitaria 47: 57-61.
- CRONQUIST, A.  
1968 The evolution and classification of flowering plants. 396 págs. Houghton Mifflin Company Boston.
- DOUBINGER, J.  
1972 Evolution de la flore (pollen et spores) au Chili central, du Crétacé supérieur au Miocène. C. R. Soc. Biogéogr. Paris 427: 17-25.
- DOUBINGER, J. y CHOTÍN, P.  
1975 Etude palynologique de lignites tertiaires du bassin d'Arauco-Concepción (Chili). Rev. Española Micropaleontología 7(3): 549-565.
- ENGELHARDT, H.  
1891 Über Tertiärpflanzen von Chile. Senckenb. Naturf. Gesell., Abh. Bd. 16, Heft 4: 629-692.
- ENGLER, A. y K. PRANTL  
Die natürlichen Pflanzenfamilien. Magnoliaceae, III 2. 12-19, 273. 1891. Flacourtiaceae, III 6<sup>a</sup>. 1-56. 1894. Gesneriaceae, IV 3b. 133-185, 1895. Aextoxicon, III 5. 26, 27, 29, 1896. Euphorbiaceae, III 5. 1-119, 456-458, 1896. Verbenaceae, IV 3a. 132-182, 377-379, 1897. Cornaceae, III 8. 250-270, 1898.
- FASOLA, A.  
1969 Estudio palinológico de la formación Loreto (Terciario Medio), provincia de Magallanes, Chile. Ameghiniana 6(1): 3-49.
- FIORI, A.  
1938 Filliti terziare della Patagonia. Parte II. Filliti del río Niriuhau. Giornale di Geologia 13: 41-66. 1 lám.
- FUENTES, F.  
1930 Una visita al bosque más boreal de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 13: 96-109 (Trad. del trabajo de F. PHILIPPI, 1884).
- GODLEY, E. J. y N. T. MOAR  
1973 Vegetation and pollen analysis of two bogs on Chiloé. New Zealand Journ. Bot. 11(2): 255-268.
- HAMMEN, T. VAN DER  
1972 Historia de la vegetación y el medio ambiente del norte sudamericano. I. Congr. Latinoam., V. Mexicano de Botánica (Soc. Bot. México ed.) México. Memorias de Symposia: 119-134.
- HEUSSER, C. J.  
1966 Late-Pleistocene Pollen diagrams from the province of Llanquihue, Southern Chile. Proc. of the Amer. Phil. Soc. 110(4): 269-305.  
1974 Vegetation and Climate of Southern Chilean Lake District during and since the last Interglaciation. Quaternary Research 4: 290-315.

- 1976 Palynology and Depositional Environment of the Río Ignao Nonglacial Deposit, Province of Valdivia, Chile. *Quaternary Research* 6(2): 273-279.
- HUNICKEN, M.
- 1955 Depósitos neocretácicos y terciarios del extremo S.S.W. de Santa Cruz (Cuenca carbonífera de Río Turbio). *Rev. Inst. Nac. Invest. Cs. Nat. y Mus. Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, Bs. Aires. Cs. Geol.* 4(1): 1-164, 6 láms.
- KAUSEL, E.
- 1942a Contribución al estudio de las Mirtáceas chilenas. *Rev. Argentina de Agronomía* 9(1): 39-68.
- 1942b Contribución al estudio de las Mirtáceas chilenas. *Rev. Argentina de Agronomía* 9(3): 221-243.
- 1944 Contribución al estudio de las Mirtáceas chilenas. *Rev. Argentina de Agronomía* 11(4): 320-327.
- 1947 Notas mirtológicas. *Lilloa* 13: 125-149.
- KUMMEROW, J., MATTE, V. y F. SCHLEGEL
- 1961 Zum Problem der Nebelwälder an der zentralchilenischen Küste. *Bericht d. Deutch. Bot. Ges.* 74(4): 135-145.
- LOOSER, G.
- 1935 Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile central en tiempos geológicos recientes. *Rev. Universitaria* 20 (6-7): 843-857.
- LOURTEIG, A. y C. A. O'DONELL
- 1942 Acalyphaeae Argentinae (Euphorbiaceae). *Lilloa* 8 (1era. ent.): 273-333, 9 lám.
- MARTIN, H.
- 1978 Evolution of the Australian Flora and Vegetation through the Tertiary: evidence from pollen. *Alcheringa* 2: 181-202.
- Mc VAUGH, R.
- 1968 The genera of american Myrtaceae. *Taxon* 17: 354-418.
- MUÑOZ, P. C.
- 1966 Flores silvestres de Chile. 245 págs. Edic. Univ. Chile.
- MUÑOZ, C. y E. PISANO
- 1947 Estudio de la vegetación y flora de los Parques Nacionales de Fray Jorge y Talinay. *Agricultura Técnica* 7(2): 71-190.
- PASKOFF, R.
- 1970 Recherches géomorphologiques dans le Chili semiaride. 420 págs. Biscaye Frères Imp., Bordeaux.
- 1977 Quaternary of Chile: The State of Research. *Quaternary Research* 8(1): 2-31.
- PHILIPPI, F.
- 1884 A visit to the Northernmost forest of Chile. *Journal of Botany* 22: 202-211.
- RAVEN, P. H. y D. I. AXELROD
- 1974 Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals Missouri Bot. Gard.* 61(3): 539-673.
- SCHMITHUSEN, J.
- 1956 Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.
- SLEUMER, H.
- 1977 Revision der Gattung *Azara* R. et P. (Flacourtiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 98(2): 151-175.
- SKOTTSBERG, C.
- 1948 Apuntes sobre la Flora y Vegetación de Frai Jorge (Coquimbo, Chile). *Acta Horti Gotoburgensis* 18: 91-184, 20 lám.
- SMITH, A. C.
- 1943 The American species of *Drimys*. *Journ. Arn. Arb.* 24(1): 1-33.
- TAUBERT, P.
- 1893 Revision der Gattung *Griselinia*. *Engler, Bot. Jahrb.* 16: 386-392.
- TRONCOSO, A. y E. BARRERA
- 1979 Estudio palinológico de tres testigos del pozo Río Blanco N° 1 (Osorno, Chile). *Actas 2º Congr. Geol. chileno, Arica. T. 3: H1-H14*. Ed. Inst. Invest. Geol. Santiago, Chile.
- VILLAGRÁN, C.
- 1978 Vegetationsgeschichtliche and pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). *Dissertationes Botanicae*, 54: 1-165.
- VILLAGRÁN, C. y J. ARMESTO
- 1980 Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte chico y la Zona central con el bosque del sur de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* (en prensa).

VILLAGRÁN, C. e I. SEREY

- 1979 La vegetación boscosa de Cachagua y Zapallar y su relación con comunidades de neblina de Chile central. Bol. Agronomía (en prensa).

WANGERIN, W.

- 1910 Cornaceae in ENGLER, A Das Pflanzenreich IV. 229: 1-110.

WIEHLER, H.

- 1979 Classification of the family Gesneriaceae. Selbyana Journ. Marie Selby Bot. Gard.

WOLFFHÜGEL, K.

- 1949 Rätsel der Notohylaea. Rev. Sudam. de Botánica 8 (1-2): 45-58.

YUNCKER, T. G.

- 1953 The Piperaceae of Argentina, Bolivia and Chile. Lilloa 27: 97-303, 165 lám.

ZINSMEISTER, W. J.

- 1978 Effect of formation of the west antarctic ice sheet on shallow-water marine faunas of Chile. Antarc. Journ. of the United States 13 (4): 25-26.