

Paleodistribución del alerce y ciprés de las Guaitecas durante períodos interestadiales de la Glaciación Llanquihue: provincias de Llanquihue y Chiloé, Región de Los Lagos, Chile

Carolina Villagrán

Ana León

Fidel A. Roig

Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile
cvillagr@abello.dic.uchile.cl
anylecan@esfera.cl

Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental, IANIGLA-
CONICET, CC 330, Mendoza (5500), Argentina
froig@lab.cricyt.edu.ar

RESUMEN

Este estudio tiene como propósito dar a conocer recientes hallazgos paleobotánicos en el Seno de Reloncaví y costas oriental y norte de la isla Grande de Chiloé. Se trata de ocho sitios con troncos subfósiles de alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) y ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin), *in situ* y en muy buen estado de preservación. De acuerdo a seis dataciones radiocarbónicas preliminares, con edades finitas entre 42.600 y 49.780 C¹⁴ años AP, los depósitos con los troncos corresponderían a lapsos interestadiales del período Llanquihue medio de la última glaciación (estadio isotópico 3). Se analizó la estratigrafía y el contenido de polen fósil de dos de estos sitios, Isla Tenglo en la Provincia de Llanquihue (41°30'S) y Punta Pirquén, en la costa oriental de la isla Grande de Chiloé (42°13'S). En ambos sitios los troncos de coníferas se encuentran asociados a depósitos de limo orgánico y turba, los cuales subyacen a potentes secuencias (2-4 m) de limo gris laminado (ritmitas lacustres), seguidos de la arena y grava glaciofluvial del Último Máximo Glacial. El espectro polínico, contenido en el depósito orgánico con troncos de la base de las secuencias, exhibe dominancia de polen arbóreo, principalmente representado por *Nothofagus* tipo *dombeyi* y una serie de especies de coníferas, como *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin, *Saxe-gothaea conspicua* Lindl., *Podocarpus nubigena* Lindl. y *Lepidothamnus fonkii* (Phil.) Ball. El espectro sugiere que durante los interestadiales relativamente cálidos y húmedos del período medio de la glaciación Llanquihue, los bosques con coníferas habrían tenido una distribución más amplia y continua que en la actualidad, poblando los sitios bajos de la Depresión Intermedia de las provincias de Llanquihue y Chiloé, antes de los lapsos estadiales fríos del período Llanquihue tardío (30.000-14.000 ¹⁴C años AP, estadio isotópico 2). Actualmente, los bosques de coníferas exhiben distribución disyunta, en las cimas y en sitios de mayor altitud de ambas cordilleras de la Región de Los Lagos, y pequeñas poblaciones aún persisten en los sitios bajos. La distribución montañosa moderna es atribuida al ascenso de las temperaturas durante el Tardiglacial y Holoceno y, así, las poblaciones de sitios bajos serían relictos de épocas glaciales, como lo sugiere su mayor grado de divergencia genética, en comparación con las poblaciones de altura.

Palabras claves: Glaciación Llanquihue medio, *Fitzroya*, *Pilgerodendron*, *Polen*, Troncos subfósiles, Chile.

ABSTRACT

Paleodistribution of the alerce and cypress of the Guaitecas during the interstadial stages of the Llanquihue Glaciation: Llanquihue and Chiloé provinces, Los Lagos Region, Chile. The purpose of this study is to contribute with new paleobotanical knowledge of the Seno de Reloncaví and the adjacent eastern and northern coast of Isla Grande de Chiloé. The authors have collected at eight different sites subfossil tree trunks of *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst. and Guaitecas cypress (*Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin). The tree trunks were *in situ* and very well preserved. According to six preliminary radiocarbon dates showing finite ages between 42.600 and 49.780 ^{14}C yr BP, the deposits with the tree trunks would correspond to interstadial stages of middle Llanquihue glaciation (isotopic stage 3). The authors have analyzed the stratigraphy and fossil pollen content at two of these sites, Isla Tenglo in the Llanquihue Province (41°30'S) and Punta Pirquén, along the eastern coast of Isla Grande de Chiloé (42°13'S). Conifer tree trunks at both sites are associated with organic silt and peat underlying a thick succession (2-4 m) of laminated grey silt (lacustrine rhythmite) and capped by fluvioglacial sand and gravel which correspond to the Last Glacial Maximum. The pollen spectra of the tree-containing organic deposits at the base of the succession are dominated mainly by arboreal forest taxa: *Nothofagus dombeyi*-type and several conifers, *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin, *Saxegothaea conspicua* Lindl., *Podocarpus nubigena* Lindl. and *Lepidothamnium foenicifolium* (Phil.) Ball. The spectra suggest a relatively warm and wet interstadial during middle Llanquihue glaciation. Conifer forests probably had wider and more continuous distribution than today, occupying lowland sites in the Central Depression of Llanquihue and Chiloé provinces before the onset of the cold stadials of late Llanquihue glaciation (30.000-14.000 ^{14}C yr BC, isotopic stage 2). These forests have a disjunct distribution at present, with populations present on the summits and high elevation sites of both mountain ranges (Andes and Coastal) in the Lake Region, and small isolated populations present at lower elevations. This montane distribution is attributed to increasing temperatures since the late glacial and during the Holocene, and hence, the populations at lower elevations would be relicts from glacial stages, as it is suggested by a greater degree of genetic divergence present in these relicts as compared to the high elevation populations.

Key words: Middle Llanquihue Glaciation, *Fitzroya*, *Pilgerodendron*, Pollen, Subfossil trunks, Chile.

INTRODUCCIÓN

La historia del clima y de la vegetación de la Región de los Lagos es una de las mejor conocidas en Chile, ya que allí se han concentrado los estudios palinológicos y glaciológicos durante ya varias décadas. En años recientes, Denton *et al.* (1999) han llevado a cabo investigaciones interdisciplinarias en la misma región y han establecido, con mucha precisión, la cronología glacial del período tardío de la última glaciación (Glaciación Llanquihue, GLL), con énfasis en el fechado radiocarbónico de los cambios climáticos abruptos asociados al lapso pleniglacial, entre 29.400 y 14.805 ^{14}C años AP (estadio isotópico 2). En contraste, se conoce muy poco acerca del clima, los avances glaciares y la vegetación de los períodos correspondientes al Llanquihue medio (30.000-60.000 años) y temprano (> 60.000 años) de la GLL (estadios isotópicos 3 y 4), períodos caracterizados por una serie de lapsos interstadiales, con predominio de vegetación de bosques y condiciones de temperaturas relativamente cálidas. Uno de los hallazgos paleobotánicos más notables durante estos lapsos interesta-

diales de la GLL media corresponden a maderas subfósiles de alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.), destacadas por primera vez en la literatura por Klohn (1976), en Playa Pelluco, 6 km al sureste de Puerto Montt. De acuerdo a este autor, los troncos de alerce de Pelluco, de más de un metro de diámetro, datados posteriormente entre 42.600 y 45.600 ^{14}C años AP por Heusser (1981) y entre 49.370 y 49.780 ^{14}C años AP por Roig *et al.* (2001), *in situ* y en muy buen estado de preservación, quedaron expuestos en la playa como consecuencia de los cambios tectónicos determinados por el sismo de 1960. Recientemente, Roig *et al.* (2001) han analizado y cofechado los anillos de la población subfósil de alerce de Pelluco, estableciendo que algunos componentes del clima interstadial fueron análogos al imperante actualmente en las cimas de la Cordillera de la Costa, sectores en los cuales hoy se desarrollan poblaciones aisladas de alerce, asociados a tundras magallánicas y otras coníferas, en discontinuidad con las poblaciones andinas de la especie.

En los últimos dos años, en colaboración con investigadores chilenos y argentinos, los presentes autores han prospectado la costa oriental de la isla Grande de Chiloé, Seno de Reloncaví y las islas Tranqui, Quinchao y Grupo Butachauques, localizando ocho nuevos sitios con troncos subfósiles de alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) y ciprés (*Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin), con edades y condiciones de deposición similares a las de los troncos de la playa Pelluco. Estos registros ponen de manifiesto la antigua existencia de comunidades de bosques de coníferas con amplia distribución geográfica en la Depresión Intermedia de la Región de los Lagos y abren interesantes perspectivas a la investigación biogeográfica relacionada

con la paleodistribución de los bosques chilenos durante las glaciaciones. Este trabajo preliminar tiene como propósito dar a conocer estos notables hallazgos de troncos de coníferas, inferir la vegetación y clima asociado, sobre la base del análisis palinológico de las matrices sedimentarias que portan los troncos en dos localidades, Isla Tenglo y Punta Pirquén, describir su posición estratigráfica y establecer una cronología de las secuencias, de acuerdo con la datación radiocarbónica de los troncos y la correlación con otras secuencias palinológicas interestadiales documentadas para las provincias de Llanquihue y Chiloé, de la Región de Los Lagos.

ÁREAS DE ESTUDIO Y METODOLOGÍAS

En el mapa de la figura 1 se muestra la situación geográfica de los sitios con troncos de coníferas subfósiles *in situ* registrados para las provincias de Llanquihue y Chiloé de la Región de Los Lagos. En la tabla 1 se proporcionan las coordenadas geográficas, altitudes y fechados disponibles para estos hallazgos.

En la figura 2 se muestran los troncos de la isla de Tenglo, los ya conocidos para la playa de Pelluco, ambos en el litoral del seno de Reloncaví y aledaños a la ciudad de Puerto Montt, y los de Punta Pihuío, en la costa norte de la isla Grande de Chiloé, adyacente al canal de Chacao. En la figura 3 se muestra el sitio de Punta Pirquén, en la costa oriental de la isla Grande de Chiloé, al noreste de Castro, entre los poblados de Quicaví y Quemchi. En la figura 4 se señalan los sitios de Punta Detico y Molulco, en las costas norte y sur del golfo de Compu, respectivamente, y de Río Aituy, en la costa suroriental de la isla Grande de Chiloé. Varios de estos sitios se están estudiando también desde el punto de vista dendrocronológico por equipos argentinos del Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental (IANIGLA-CONICET, Mendoza).

Todos los sitios son aledaños a la costa y, preferentemente, situados en puntas aparentemente levantadas tectónicamente, procesos que parecen haber afectado a la región durante el Holoceno (Klohn, 1976). Sobre la base de la datación de conchas en terrazas marinas elevadas, Hervé y Ota (1993) han documentado un rápido levantamiento

de Chiloé continental y Fiordo de Reloncaví durante el Holoceno tardío, con tasas entre 4,3 y 10,5 m/ka (antes del megasismo de 1960). Aunque los autores no descartan que este levantamiento posglacial pueda deberse, en parte, a rebote isostático después del retiro de los glaciares, atribuyen también un rol importante a la deformación cosísmica del Holoceno. Esto porque las mayores tasas de levantamiento, observadas en la costa pacífica de la isla Grande de Chiloé y a lo largo de la línea de falla Liquiñe-Ofqui en Chiloé continental, coinciden con el patrón espacial de levantamiento y subsidencia cosísmica documentada para las regiones de Los Lagos y de los Canales durante el terremoto de 1960 (Plafker y Savage, 1970; Bartsch-Winkler y Schmoll, 1993). Los hallazgos de troncos subfósiles del seno de Reloncaví y costa oriental de la isla Grande de Chiloé corresponden a la interfase entre el eje de máxima subsidencia a lo largo de la mitad occidental de la isla Grande de Chiloé, durante el terremoto de 1960, y la zona de máximo alzamiento registrada en Chiloé continental, a lo largo de la línea de Falla Liquiñe-Ofqui (Fig. 1).

Además de las cinco dataciones finitas disponibles para Punta Pelluco, cinco de los nuevos sitios han sido datados por el método de radiocarbono en Beta Analytic Inc., USA, y S. Woodborne, Sudáfrica (Tabla 1), obteniéndose solamente para Punta Leibun una datación finita (47.800¹⁴C años AP, SW 23065).

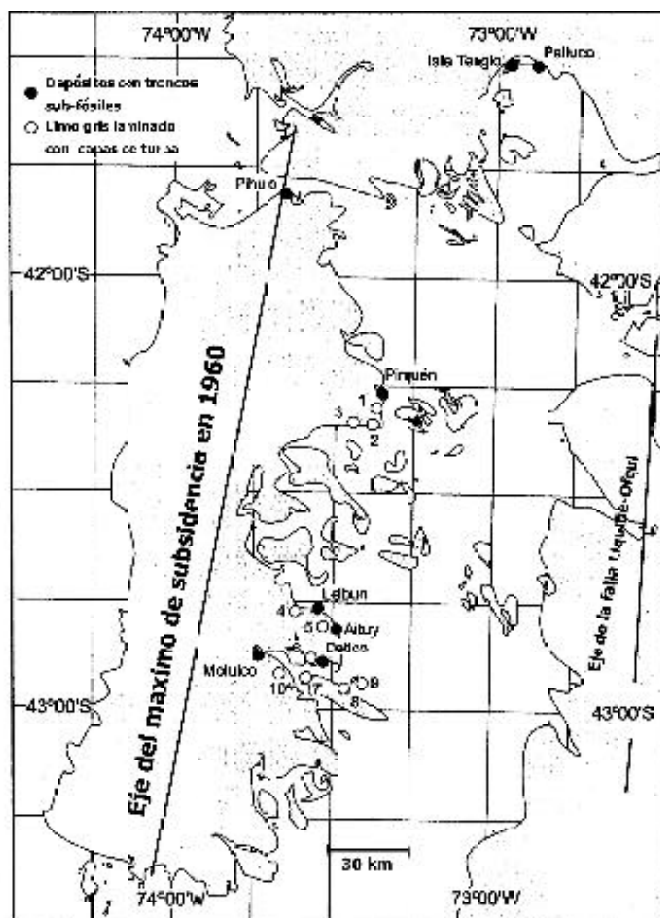


FIG. 1. Área de estudio. En la isla Grande de Chiloé se muestra el eje aproximado de la máxima subsidencia registrada durante el terremoto de 1960, de acuerdo a Bartsch-Winkler y Schmolli (1993). En Chiloé continental, el eje principal de la zona de falla Llanquihue-Ofqui, a lo largo de la cual se han registrado alzamientos durante el Holoceno tardío y también durante el terremoto de 1960, de acuerdo a Hervé y Ota (1993). Con círculos negros se muestran y nombran los depósitos con troncos subfósiles, *in situ*, del seno de Reloncaví y de la isla Grande de Chiloé. Con círculos blancos numerados se muestran los afloramientos con limo gris laminado (que sobreyacen a los depósitos con troncos), con delgadas capas de turba y limo orgánico muy compactados, observados en las islas Grande de Chiloé, Tranqui y Ácui: 1. Punta Tenaún; 2. Punta Pélu; 3. Calen; 4. Leibun; 5. Punta Aituy; 6. Detico; 7. Bahía Leutepe en Isla Tranqui; 8. Punta Quilún en Isla Tranqui; 9. Isla Ácui; 10. Trayecto Compu-Chaildad.

TABLA 1. SITIOS CON TRONCOS SUBFÓSILES DE CONÍFERAS *IN SITU* EN LAS PROVINCIAS DE LLANQUIHUE Y CHILOÉ, REGIÓN DE LOS LAGOS.

Sitios	Latitud Sur	Longitud W	m s.n.m.	¹⁴ C Edad
Punta Pelluco, Llanquihue	41°29'00"	72°53'45"	Nivel playa	42.600 ; 45.6001; 49.7802; 49.7702; 49.370
Isla Tenglo, Llanquihue	41°30'	72°58'	Nivel playa	>45.6503
Punta Pihúo, Chiloé	41°49'06"	73°41'46"	Nivel playa	-
Punta Pirquén, Chiloé	42°12'59"	73°21'23"	Nivel playa	>45.000 ; >50.0003
Punta Leibun, Chiloé	42°45'17"	73°32'55"	Nivel playa	47.8003
Punta Aituy, Chiloé	42°49'10"	73°28'31"	Nivel playa	-
Río Aituy, Chiloé	42°49'40"	73°28'41"	Nivel playa	-
Punta Detico, Chiloé	42°53'08"	73°31'32"	Nivel playa	>44.4303; >45.0003
Molulco, Chiloé	42°51'08"	73°44'59"	20	>45.000



FIG. 2. Depósitos con troncos subfósiles de coníferas adyacentes al Seno de Reloncaví y Canal de Chacao: 1-2, Isla Tenglo; 3-4, Punta Pelluco; 5-6, Punta Pihúo.

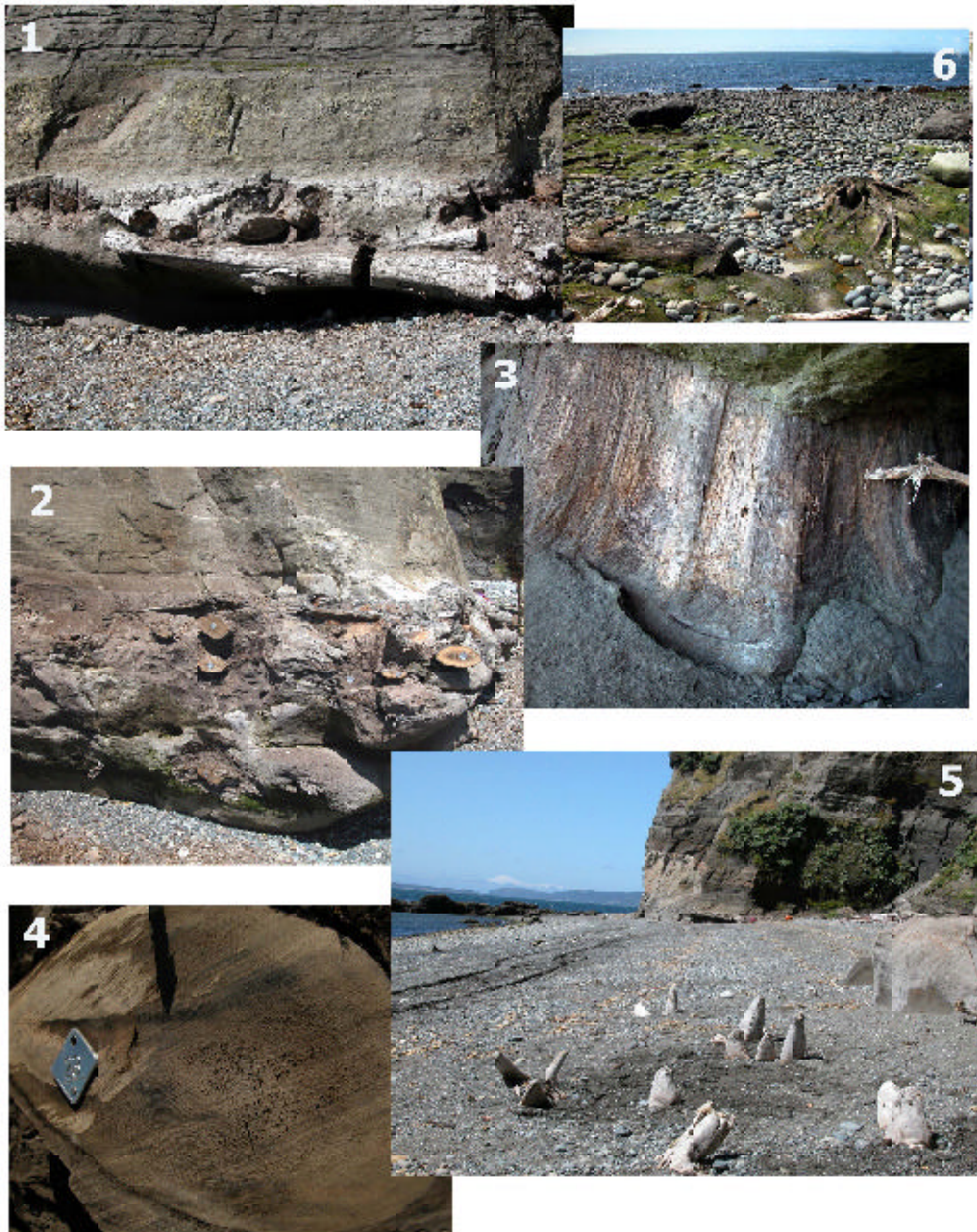


FIG. 3. Depósitos con troncos subfósiles de coníferas en Punta Pirquén, noreste de la isla Grande de Chiloé: 1-2: capa orgánica con troncos estudiada palinológicamente; 3-4: detalles de los troncos subfósiles de alerce; 5: troncos subfósiles de ciprés de las Guaitecas; 6: capas orgánicas con troncos subfósiles, al nivel de la playa y subyacentes al depósito estudiado.

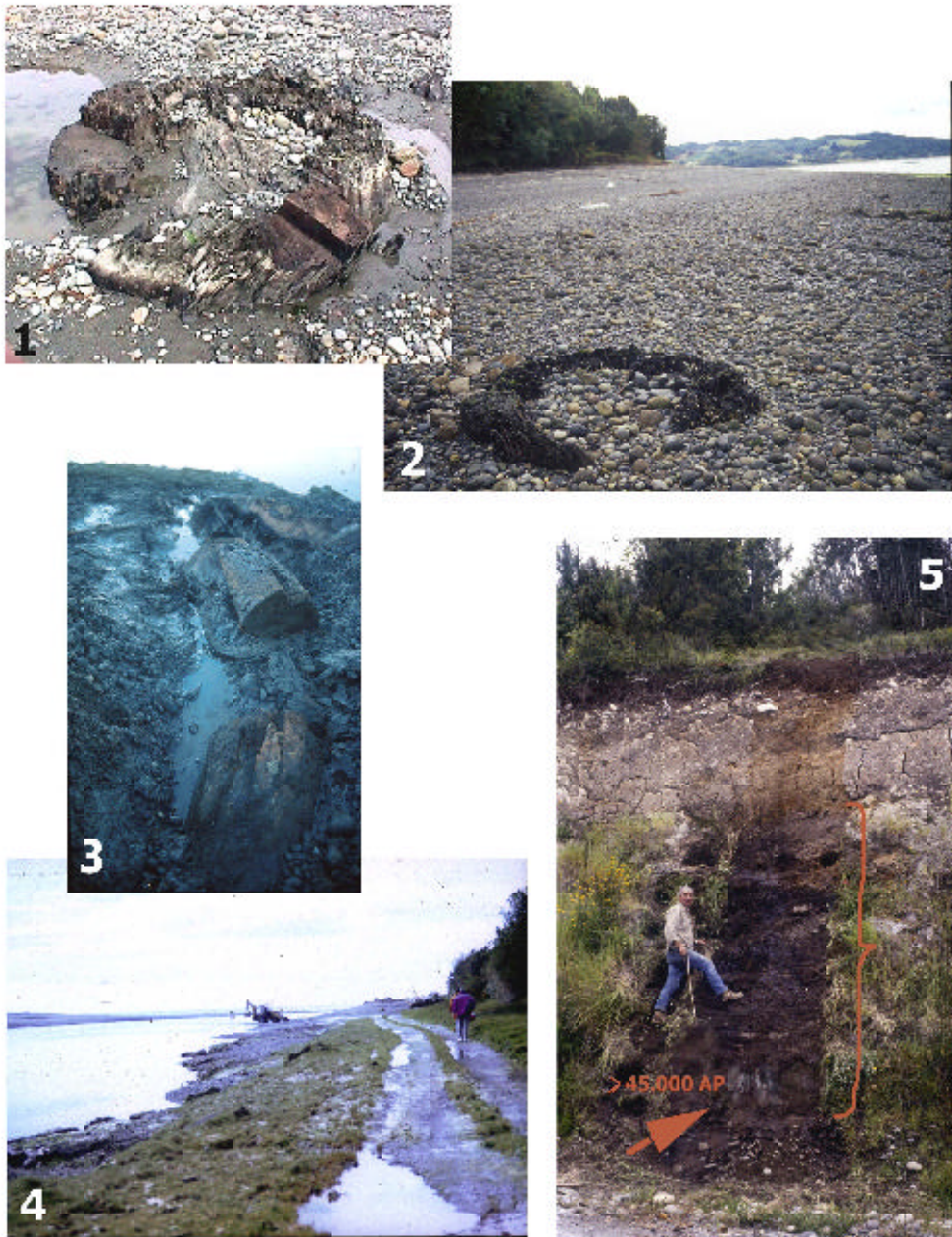


FIG. 4. Depósitos con troncos subfósiles de coníferas adyacentes al golfo de Compu, sureste de la isla Grande de Chiloé: 1-2: Punta Detico; 3-4: desembocadura del río Aituy; 5: Molulco, que muestra con corchete una sucesión de 3,70 m de turba, intercalada entre till, ya estudiada palinológicamente (Villagrán *et al.*, 1995). Con una flecha se indica un tronco de alerce en la base de la turba.

Las edades infinitas obtenidas para los restantes sitios son las siguientes: Isla Tenglo, >45.650 ¹⁴C años AP (Beta 168522); Punta Detico, >44.430 ¹⁴C años AP (Beta 168523); >45.000 ¹⁴C años AP (SW23242/SW8977); Molulco, >45.000 ¹⁴C años A.P (Beta 52908 y 52909); Punta Pirquén, >45.000 y >50,000 ¹⁴C años AP (SW8998 y SW23066).

En los depósitos de Punta Pirquén e Isla Tenglo se analizó el contenido polínico de los limos y turbas portadoras de los troncos de coníferas, de acuerdo a métodos convencionales (Faegri e Iversen, 1989). Además, se describieron las secuencias estratigráficas del acantilado costero donde se encuentran los troncos, con énfasis en los depósitos basales a

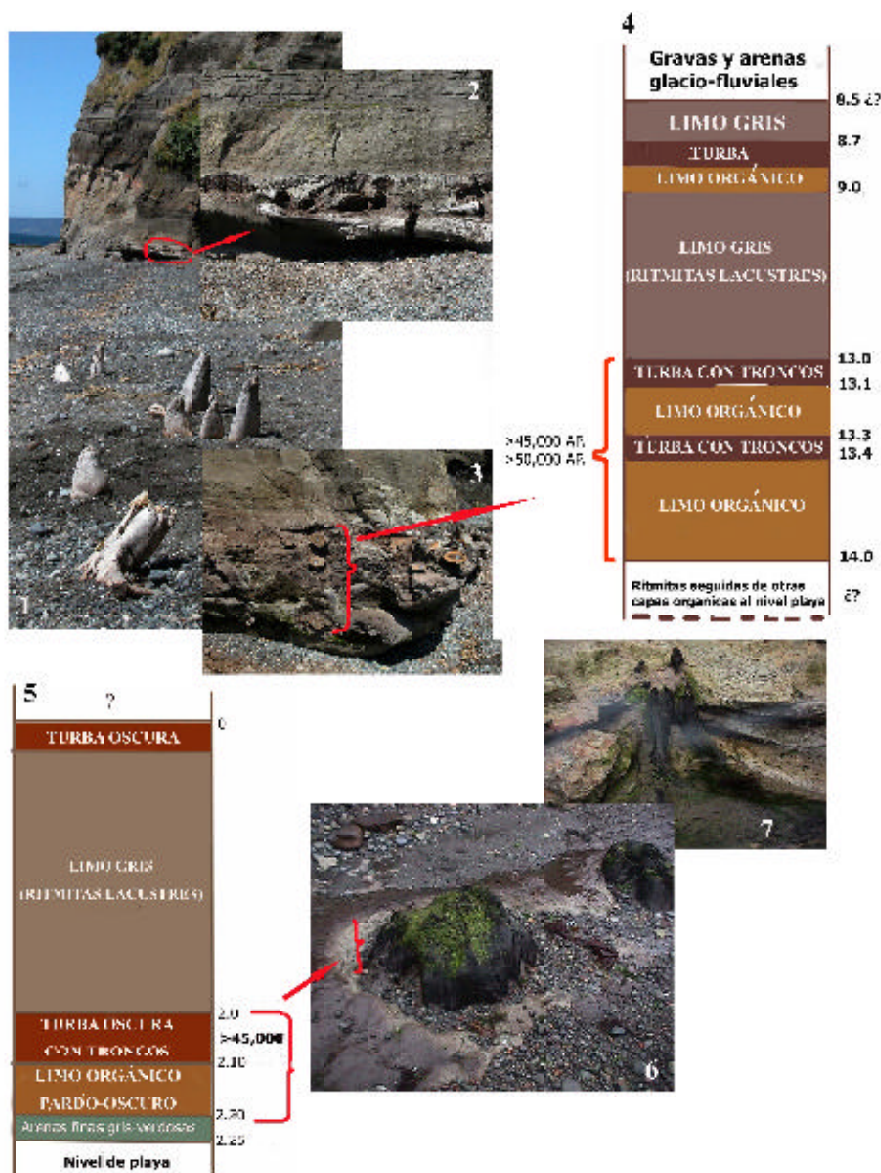


FIG. 5. 1: Troncos subfósiles de ciprés de las Guaitecas y, al fondo, acantilado de Punta Pirquén en cuya base se realizó el análisis de polen; 2: Detalle de la base del acantilado de Punta Pirquén que muestra el depósito basal con troncos; 3: Detalle de la base de la secuencia Pirquén en la que se observa el área del depósito con troncos en donde se realizó el estudio palinológico (corchete); 4: Estratigrafía de la secuencia Pirquén; 5-7: Estratigrafía de la secuencia Isla Tenglo y detalle del depósito basal portador de troncos estudiados palinológicamente (corchete).

nivel de playa que son los portadores de turbas y limos orgánicos con troncos y restos leñosos.

En la figura 5 se muestran las secuencias estratigráficas de Punta Pirquén e Isla Tenglo. En Punta Pirquén los troncos de coníferas (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) y *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin se encuentran asociados a un depósito de limo orgánico y turba oscura de 100 cm de espesor, y que representan un ambiente deposicional con base arenosa y a nivel de playa correspondiente a un pantano o turbera subaérea. El depósito de limo orgánico subyace a una unidad de limo laminado de color gris claro (ritmitas lacustres), de 330 cm de espesor, el cual contiene en su tercio superior una delgada capa de limo orgánico y turba con madera muy compactada, de alrededor de 23

cm de espesor, que ha sido interpretado como un breve episodio de pantano o turbera en ambiente subaéreo. Por sobre el limo color gris se depositaron alrededor de hasta 9 m de arena de grano fino y grava glaciofluvial. En Isla Tenglo los troncos de alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) están asociados a una capa de limo orgánico y turba color pardo oscuro de 25 cm de grosor, a nivel de playa, que subyacen a una secuencia de 200 cm de limo gris, lacustre y laminado. Estos últimos culminan en una capa orgánica delgada en su techo constituida por madera y turba muy compactada. Los materiales de arena y grava glaciofluvial, que se depositaron comúnmente sobre el limo, y que se observan en sitios aledaños, se encuentran desmoronados y cubiertos por vegetación en el sitio de estudio.

ESTRATIGRAFÍA POLÍNICA

En las figuras 6 y 7 se muestran los diagramas de polen de los depósitos portadores de troncos de Isla Tenglo y Punta Pirquén. Los porcentajes polínicos fueron calculados sobre la base de una suma total de 300 granos de polen y esporas y graficados utilizando el programa Tilia.

Secuencia polínica Punta Pirquén (Fig. 6). Del depósito basal de la secuencia Punta Pirquén, de 1 m de potencia, se extrajeron a intervalos regulares y se analizaron por polen, ocho muestras de sedimentos: una extraída del techo de turba compactada del depósito, seis procedentes de limo orgánico castaño a pardo oscuro que portan los troncos y maderas subfósiles, y una procedente del limo arenoso basal del depósito, adyacente a la playa. La distribución de los taxa polínicos a lo largo de la secuencia es bastante homogénea y la que se subdivide en dos zonas polínicas:

Zona Pirquén 1 (PI-1): se caracteriza por el predominio del polen arbóreo (60-70%). El espectro polínico se caracteriza por los altos valores porcentuales y de frecuencias de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, Myrtaceae y coníferas tales como *Fitzroya/Pilgerodendron*, *Podocarpus nubigena* Lindl. y *Saxegothaea conspicua* Lindl. Otras leñosas son escasas con trazas de *Drimys winteri* J.R. et G. Forster, *Escallonia* e *Hydrangea*. En el polen no arbóreo destacan proporciones relativamente más altas de las Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae y Empetrum/

Ericaceae, asociadas a trazas de especies de tundras magallánicas tales como *Astelia pumila* (G. Forster) R.Br. y *Lepidothamnus fonkii* (Phil.) Ball. Entre los helechos, el taxón polínico más recurrente es una espora monolete, no identificada.

Zona Pirquén 2 (PI-2): corresponde al techo de la secuencia portadora de troncos y se caracteriza por un cambio en la composición arbórea, determinado por la disminución de todos los árboles y la dominancia de *Nothofagus* tipo *dombeyi*.

Secuencia polínica Isla Tenglo (Fig. 7). Se analizaron diez muestras de polen, seis de las cuales proceden de los depósitos de limo y turba que portan los troncos de coníferas, dos de los limos grises laminados sobreyacentes y dos de la turba compactada situada en el techo de la unidad de limo lacustre. De acuerdo a la composición polínica el diagrama se subdivide en tres zonas polínicas:

Zona Tenglo 1 (T-1): la zona integra los espectros polínicos procedentes del depósito de turba y limo de la secuencia portadora de los troncos y se caracteriza por el predominio de polen arbóreo (60 a 85%), principalmente *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Fitzroya/Pilgerodendron*, *Podocarpus nubigena* Lindl., *Saxegothaea conspicua* Lindl., Myrtaceae, *Escallonia* y *Nothofagus* tipo *obliqua*. Varios otros taxa leñosos que caracterizan la zona se registran solamente en trazas (e.g., *Tepualia*, *Azara*, *Lomatia*, *Desfontainea*, *Maytenus* y *Berberis*). Entre los

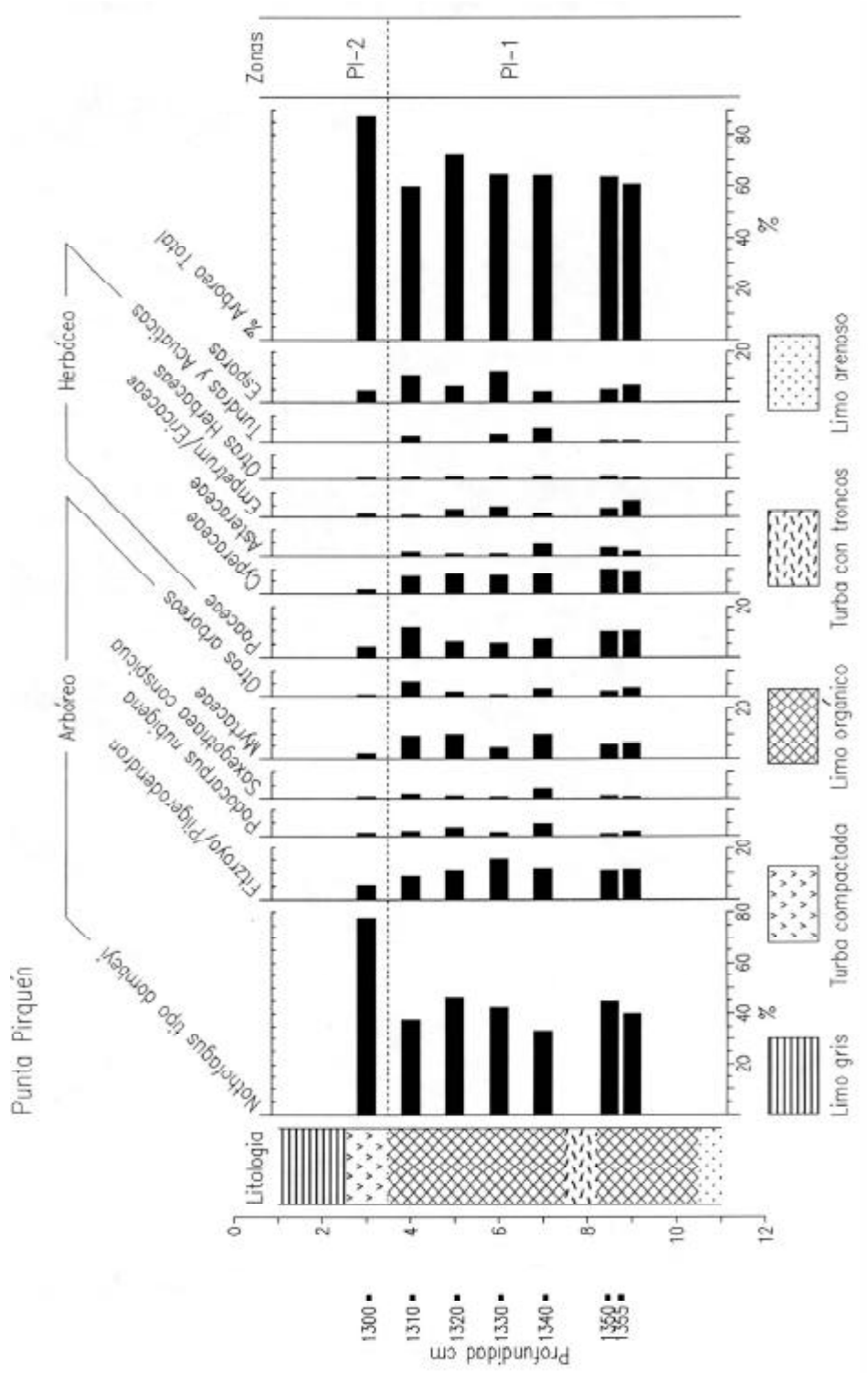


FIG. 6. Diagrama de polen de Punta Pirquén.

indicadores de polen no arbóreo destacan las Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Empetrum/ Ericaceae y taxa de tundra tales como *Gaimardia australis* Gaud., *Donatia fascicularis* J.R. et G. Forster, *Lepidothamnus fonkii*(Phil.) Ball, *Nanodea muscosa* Banks ex C. Forster y *Tribeles australis* Phil. Entre los helechos destaca una espora monoete no identificada y la presencia de especies actualmente escasas correspondientes, con alguna duda, a taxa como *Botrychium ylo* *Ophioglossum* y *Huperzia fuegiana*(Roiv.) Holub.

Zona Tenglo 2 (T-2): integra el polen de las dos muestras de limo gris que sobreyacen al depósito con troncos y que exhiben el mismo espectro polínico

de este último, pero con abundancias relativamente menores de coníferas y mirtáceas y dominancia de *Nothofagus* tipo *dombeyi*.

Zona Tenglo 3 (T-3): integra las dos muestras procedentes de la turba compactada del techo de la unidad de limo gris y se caracteriza por el retroceso de los indicadores arbóreos (50%) y concomitante aumento de los taxa herbáceos. Entre estos últimos se observa un aumento relativo de las Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Empetrum/Ericaceae y disminución de los taxa de tundras magallánicas. Entre las esporas aumenta la proporción de la espora de un musgo, probablemente *Sphagnum*, el taxón formador de las turberas.

CORRELACIÓN ESTRATIGRÁFICA CON OTRAS SECUENCIAS POLÍNICAS

En la tabla 2 se muestran los registros documentados para la última glaciación de la Región de los Lagos que predatan el Último Máximo Glacial y que, probablemente, se correlacionan estratigráficamente con las dos secuencias estudiadas en este trabajo.

Entre estos registros, dos secuencias discontinuas estudiadas en cortes expuestos de la isla Grande de Chiloé parecen concordar cronológica y vegetacionalmente con los depósitos estudiados en este trabajo: Punta Tentén (Heusser *et al.*, 1995) y Molulco (Villagrán *et al.*, 1995) del golfo de Compu, en el centro y el sur de la isla, respectivamente (Tabla 2). El registro de Punta Tentén corresponde a un depósito de 123 cm de potencia constituido por limo orgánico y turba que contienen en su techo troncos de hasta 10 cm de grosor, para los cuales se han obtenido fechas de >49.700¹⁴C años AP. El espectro polínico exhibe dominancia del polen arbóreo, específicamente *Nothofagus* tipo *dombeyi* y coníferas tales como *Podocarpus nubigena* Lindl., *Saxe-gothea conspicua* Lindl. y *Lepidothamnus fonkii*(Phil.) Ball, composición análoga a la registrada en Isla Tenglo y Punta Pirquén. El registro Molulco (Fig. 4) corresponde a un depósito de 370 cm de turba, intercalada entre depósitos de 'till', y que contiene abundancia de madera y, en su base, troncos *in situ* de alerce. Troncos de la base y del techo del depósito de turba han sido fechados en >45.000 ¹⁴C años AP. El espectro polínico está dominado por polen arbóreo de *Nothofagus* tipo

dombeyi, *Podocarpus nubigena* Lindl., *Fitzroya/Pilgerodendron*, Myrtaceae y *Drimys winteri* J.R. et G. Forster, asociados a indicadores de tundras magallánicas. Otra secuencia similar a Molulco, con un espectro polínico también análogo, ha sido registrado en Pidpid (Tabla 2), en el centro de la isla Grande de Chiloé. Se trata de un depósito de 170 cm de turba y arcilla orgánica con abundante madera, datado entre >33.000 y 36.230 ¹⁴C años AP e intercalado entre potentes estratos de grava y arena fluvio-glacial (Villagrán, 1985).

Entre los sitios destacados en la tabla 2, se han documentado para el seno de Reloncaví otras tres secuencias palinológicas concordantes estratigráfica, cronológica y vegetacionalmente con los depósitos estudiados que contienen troncos. Ellas son Punta Pelluco (Heusser, 1981), Punta Penas (Heusser, 1981; Heusser *et al.*, 1999) y Canal Tenglo (Heusser *et al.*, 1999). En Punta Pelluco, inmediatamente por encima del nivel con troncos de alerce, se ha descrito una secuencia de 400 cm de turba y limo con fragmentos de madera fechados entre 42.600 y >45.600 años. La base de esta secuencia, datada en >45.600¹⁴C años AP, registra un espectro polínico con predominio de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst., *Podocarpus nubigena* Lindl., Myrtaceae, *Embotrium* y *Drimys*. El registro de Punta Penas, 2,5 km al oeste de Punta Pelluco, corresponde a dos horizontes de arcilla turbosa, el inferior de los cuales ha sido fechado en 42.400 años AP y exhibe un espec-

TABLA 2. REGISTROS POLÍNICOS QUE PREDATAN EL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL EN LA REGIÓN DE LOS LAGOS, CHILE.

Lóbulos de glaciares de piedemonte	Sitios	Lat. S	Long. W	m s.n.m.	Edad ¹⁴ C	Referencias
Lago Ranco	Río Ignao (C)	40°18'	72°37'	200	56.000	Heusser, 1976
Lago Rupanco	Rupanco	40°53'	72°36'	340	36.300	Heusser, 1974
Lago Llanquihue	Puerto Octay (C)	40°58'25"	72°53'50"	100	37.400	Heusser, 1981
	Puerto Varas (C)	41°19'	73°00'		>39.900	Heusser, 1981
	Panamericana (C)	41°19'	73°00'	140	>39.900	Heusser, 1974
	Frutillar Bajo (C)	41°08'10"	73°01'10"	100	36.960	Heusser <i>et al.</i> , 1999
Seno Reloncaví	Punta Pelluco (C)	41°29'00"	72°53'45"	10	42.600	Heusser, 1981
					>45.600	
					49.700	Roig <i>et al.</i> , 2001
	Punta Penas	41°29'00"	72°53'45"	10	42.400	Heusser, 1981
						Heusser <i>et al.</i> , 1999
	Canal Tenglo (C)	41°28'56"	72°58'45"	75	39.660	Heusser <i>et al.</i> , 1999
Golfo de Ancud	Taiquemó (T)	42°10'25"	73°35'50"	170	47.110	Heusser y Flint, 1977
						Heusser, 1990
						Heusser <i>et al.</i> , 1999
	Río Negro (T)	42°03'56"	73°49'03"	60	30.590	Villagrán, 1988
	Pidpid (C)	42°24'	73°46'	130	36.230	Villagrán, 1985
Golfo Corcovado	Teguaco (C)	42°17'55"	73°35'30"	100	30.000	Heusser, 1990
						Heusser <i>et al.</i> , 1999
	Punta Tentén (C)	42°20'20"	73°44'45"		>49.700	Heusser <i>et al.</i> , 1995
	Dalcahue (T)	42°20'28"	73°39'10"	135	30.070	Heusser <i>et al.</i> , 1999
Golfo de Compu	Molulco (C)	42°51'08"	73°44'59"		>45.000	Villagrán <i>et al.</i> , 1995

C = corte expuesto; T = turbera).

tro polínico similar. La secuencia Canal Tenglo, 2 km al oeste de Puerto Montt y frente al depósito de Isla Tenglo, está constituida por varias capas de turba intercaladas con arena y limo, turbas que han sido datadas entre 31.000 y 40.000 ¹⁴C años AP. Esta secuencia palinológica registra una vegetación dominada por *Nothofagus* tipo *dombeyi* e indicadores de tundras magallánicas, como *Lepidothamnus fonckii* (Phil.) Ball, *Astelia pumila* (G. Foster) R.Br. y *Donatia fascicularis* J.R. et G. Forster. Patrones similares se observan en otras secciones expuestas y documentadas para la Depresión Inter-

media de la Región de Los Lagos (Tabla 2), en torno a los lagos Ranco (Sección Río Ignao; Heusser, 1976), Lago Rupanco (Sección Rupanco; Heusser, 1974) y Lago Llanquihue (Secciones Puerto Octay, Puerto Varas, Panamericana y Frutillar Bajo; Heusser, 1981, 1974; Heusser *et al.*, 1999). Todas estas secciones se acumularon durante lapsos interestadiales entre 36.960 y 56.000 ¹⁴C años AP y registran espectros polínicos dominados por elementos arbóreos tales como *Nothofagus* (tipo *dombeyi* y tipo *obliqua*) y distintas especies de coníferas.

DISCUSIÓN

Heusser y colaboradores (Heusser y Flint 1977; Heusser, 1990; Heusser *et al.*, 1999) han documentado los cambios vegetacionales y climáticos de la Región de Los Lagos sobre la base del análisis polínico de la turbera Taiquemó en Chiloé, una

secuencia continua de sedimentos que van desde >60.000 ¹⁴C años hasta el presente. En la discusión de este trabajo se considerará la cronología de cambios registrada en este depósito para integrar todas las evidencias documentadas en este estu-

dio, en consideración a que éste es el único registro continuo y suficientemente antiguo como para ilustrar el escenario climáticovegetacional imperante durante el Llanquihue temprano a medio de la zona. En la figura 8 se muestra una reconstrucción de las temperaturas medias de verano en la Región de Los Lagos del sur de Chile (Denton *et al.*, 1999). La curva de paleotemperaturas muestra durante el tramo medio de la glaciación Llanquihue, lapso temporal reconstruido sobre la base de las fluctuaciones polínicas definidas en la secuencia Taiquemó, tres episodios interestadiales con temperaturas relativamente cálidas, los cuales han sido fechados en torno a >49.000-57.000, 50.000- >47.000 y 45.000-35.000 ^{14}C años AP.

Un escenario temporal interestadial del Llanquihue medio para el material de estudio es consistente con las seis dataciones con edades finitas obtenidas para los depósitos con troncos de la región (Tabla 1). Pese al hecho de que otras seis dataciones obtenidas son de edad infinita, las evidencias climáticovegetacionales ya presentadas, y que se resumen a continuación, no son coherentes con la posibilidad de que los sitios aquí estudiados sean más antiguos, por ejemplo correspondientes al último interglacial. Por una parte, en la turbera de Taiquemó, el espectro polínico de todos los lapsos interestadiales enunciados se caracteriza por el nítido predominio de polen arbóreo representado básicamente por *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Fitzroya*, *Pilgerodendron*, *Podocarpus nubigena* Lindl., *Drimys winteri* J.R. et G. Forster, *Pseudopanax laetevirens* (Gay) Franchet y Myrtaceae. Este espectro polínico interestadial es análogo al registrado en los depósitos con troncos de coníferas documentados para Isla Tenglo, Punta Pirquén y Molulco, así como al de varias otras secuencias palinológicas de edades similares ya comentadas para las provincias de Llanquihue y Chiloé (Tabla 2). Además, como ya se destacó en la Introducción, los estudios de anillos de crecimiento de los troncos de alerce de Pelluco son consistentes con un clima interestadial relativamente cálido aunque más frío que el moderno, equivalente al imperante en las cimas de cerros donde se distribuyen las coníferas en la actualidad (Roig *et al.*, 2001). Por otra parte, los sedimentos orgánicos y turbas asociados a los troncos sugieren un ambiente pantanoso subaéreo, en un área que ahora es un mar interior. Un escenario continental para estos depósitos es congruente con los nota-

bles descensos que experimentó el mar durante la última glaciación (Denton *et al.*, 1999). El único sitio que podría ser más antiguo es Punta Pihuío (Fig. 2), donde hay varias capas orgánicas con troncos de alerce y ciprés, con intercalaciones de limos lacustres laminados y arcillas marinas con niveles de coquina. Los depósitos marinos sugieren ingreso fluctuante del mar, en alternancia con episodios de playa (indicados por la dominancia del picoroco, *Balanus*) y episodios de bosques emergidos, condiciones coherentes con una transición interglacial-glacial.

Después de 35.000 años, la secuencia Taiquemó muestra un notable retroceso de las coníferas y otros árboles y un concomitante aumento de herbáceas como Poaceae, especies de tundras magallánicas (*Lepidothamnus fonkii* (Phil.) Ball, *Donatia fascicularis* J.R. et G. Forster) y acuáticas (*Isoetes savatieri* Franchet, *Sagittaria*) indicadores de turbera (*Sphagnum* sp.), espectro que traduce claramente la tendencia de descenso de las temperaturas de verano (Fig. 8) y el reemplazo del bosque por un mosaico de tundras magallánicas. En la tabla 2, también, se muestran otros sitios de la Región de Los Lagos, procedentes de cortes expuestos, que posdatan los depósitos con troncos estudiados en este trabajo y que corresponden a secuencias de limo gris laminado con delgadas capas de turba (dominadas por polen herbáceo), tal como la secuencia que sobreyace a los depósitos. Estos sitios exhiben edades entre 25.000 y 35.000 ^{14}C años AP, lapso que corresponde a la interfase entre el Llanquihue medio y las condiciones estadiales relativamente más frías del Llanquihue tardío, previas al Último Máximo Glacial en torno a los 22.000 ^{14}C años AP. Ellas son las secciones Teguaco y Dalcahue, en la costa oriental del centro de la isla Grande de Chiloé (Tabla 2; Heusser, 1990; Heusser *et al.*, 1999), y corresponden a arena limosa orgánica y 'gyttja' datada entre 30.000 y 25.000 ^{14}C años AP, con contenido polínico dominado por *Nothofagus* tipo *dombeyi*, taxa de tundras magallánicas y abundantes especies acuáticas, espectro que sugiere la presencia de turberas y lagos de agua dulce. Estos sedimentos orgánicos subyacen a limo gris laminado, dominado por gramíneas y datados entre 25.000 y el Último Máximo Glacial, en torno a los 22.000 ^{14}C años AP. En los sitios de Isla Tenglo y Punta Pirquén, las muestras procedentes de las capas turbosas intercaladas en el limo gris,

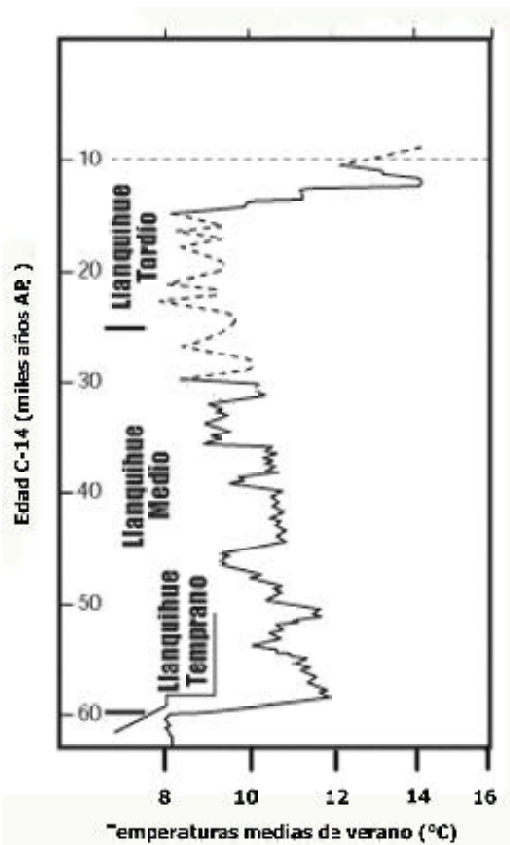


FIG. 8. Reconstrucción de las temperaturas medias de verano durante la glaciación Llanquihue que muestra los lapsos con temperaturas relativamente cálidas (interestadiales) del Llanquihue temprano a medio, entre 30.000 y 60.000 años AP (línea llena basada en las fluctuaciones de las gramíneas del registro polínico de Taiquemó). La línea de puntos de la curva corresponde a las temperaturas frías estadiales durante el Llanquihue tardío, <30.000 años AP, basada en los máximos de expansión glacial del cinturón morrénico Llanquihue. El transcurso superior de la curva, con línea llena, corresponde al lapso 14.600-10.000 años AP y está construida sobre la base de los registros polínicos de Taiquemó, Fundo Llanquihue, Canal de la Puntilla y Huelmo (modificado de Denton *et al.*, 1999).

superpuesto a los depósitos con maderas, también muestran un espectro polínico con dominancia de polen no arbóreo y acuáticas como *Isoetes savatieri* Franchet, *Sagittaria* e indicadores de turbera como *Sphagnum*.

La vegetación imperante durante los estadiales (períodos relativamente más fríos) de la última glaciación, entre 30.000 y 14.000 ^{14}C años AP

(Denton *et al.*, 1999), es documentada, además de Taiquemó, por otro registro polínico continuo procedente de una turbera situada en un sitio bajo del norte de la isla Grande de Chiloé (Tabla 2, Río Negro, Villagrán, 1990, 1988). Ambos registros muestran el desarrollo de vegetación abierta, más tolerante a las condiciones frías imperantes, con un espectro polínico que sugiere un paisaje de mosaico, con tundras magallánicas, dominadas por *Asteria pumila* (G. Foster) R.Br., *Donatia fascicularis* J.R. et G. Forster, *Lepidothamnus fonkii* (Phil.) Ball, gramíneas, compuestas, que alternan con bosquetes de *Nothofagus* (Mirb.) Oerst. y coníferas.

En el mapa de la figura 9 se muestra la máxima extensión del hielo durante el Último Máximo Glacial (UMG), las morrenas de la glaciación Llanquihue y la dirección del flujo principal de los lóbulos glaciares, de acuerdo a Denton *et al.* (1999). Los depósitos lacustres documentados por Heusser (1990) para la costa oriental del centro norte de la isla Grande de Chiloé, tendrían correspondencia con los afloramientos de limo gris laminado, con capas delgadas de turba compactada y abundante madera (Fig. 1: Punta Tenaún, Punta Pelu y Calen). Estos mismos depósitos lacustres, que sobreyacen a los depósitos con troncos subfósiles investigados, afloran también repetidas veces en la costa oriental del sur de la isla, entre Punta Leibun y la playa de Leibun y en Punta Aituy, como asimismo en el golfo de Compu, entre la playa de Detico y Punta Detico y entre Compu y Chumildén. También se les encuentra en Isla Tranqui, en Ensenada Leutepe y entre el sector Tranqui y Punta Quilún y en la isla Acui (Fig. 1). En el mapa de la figura 9, se observan las bajas profundidades del mar en torno al seno de Reloncaví y a lo largo de la costa oriental de la isla Grande de Chiloé. En consideración a que todos los depósitos con troncos, así como los afloramientos del limo gris laminado que los sobreyacen (Fig. 1), son adyacentes a áreas con profundidades someras del mar (<100 m), es muy probable que cuando los niveles del mar descendieron durante la edad glacial, ambas unidades pudieron haber tenido una mayor extensión areal en la Depresión Intermedia de la isla Grande de Chiloé, ahora ocupada por mar interior y pequeños grupos de islas (Fig. 9: golfos de Ancud y Corcovado, grupos de islas Chaulinec, Desertoires y Butachauques).

De los presentes resultados, tomando en cuenta la geomorfología glacial, se desprenden impor-

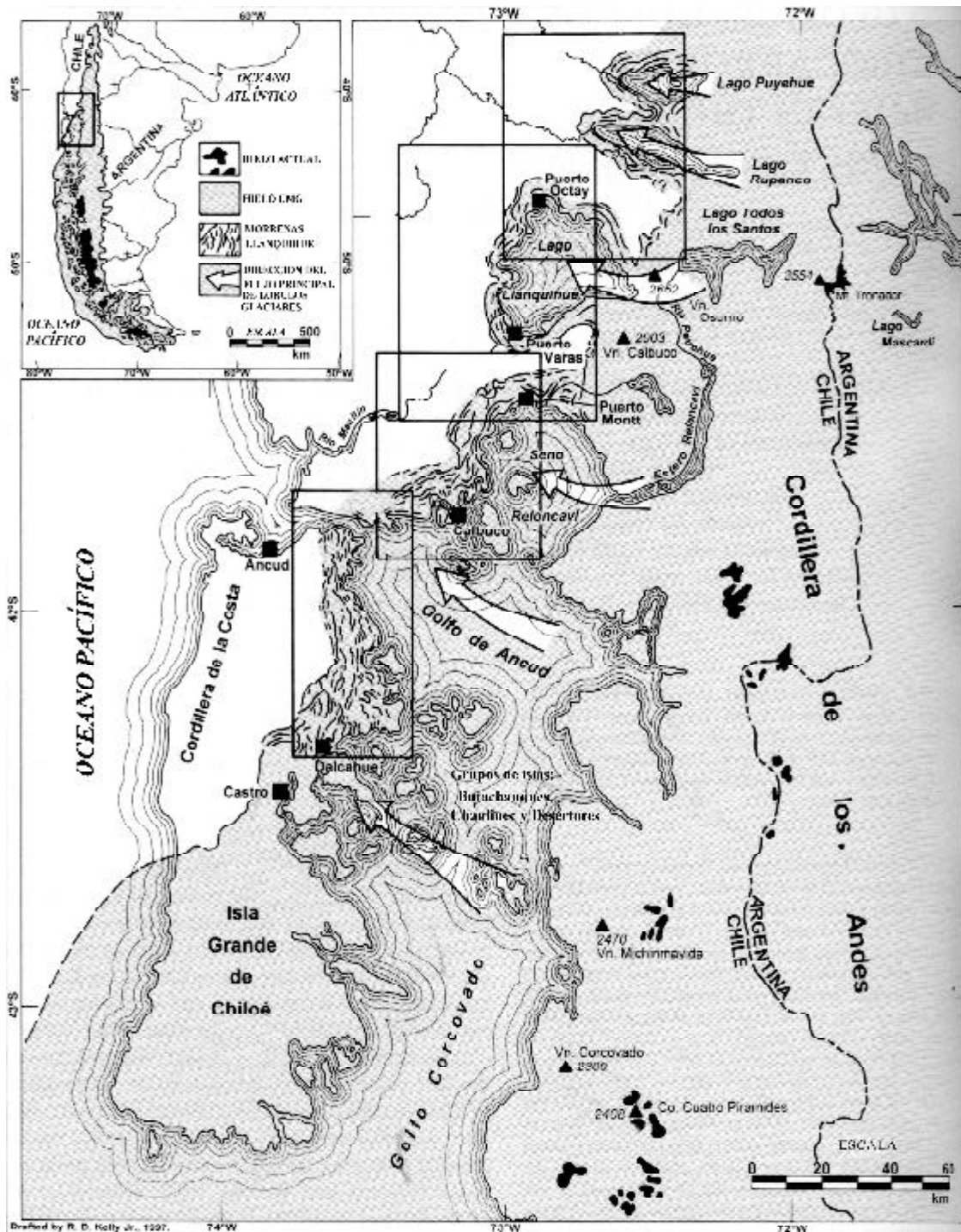


FIG. 9. Mapa de parte de la Región de Los Lagos que muestra el hielo andino actual (en negro); la extensión del hielo durante el Último Máximo Glacial (UMG) y las morrenas de la Glaciación Llanquihue tardío (en gris); y la dirección del flujo principal de los lóbulos glaciares (con flechas blancas), modificado de Denton *et al.* (1999). Los recuadros indican las áreas cuya geomorfología glacial ha sido mapeada por estos autores. Se muestran las líneas batimétricas correspondientes a las áreas con profundidades someras del mar (< 200 m).

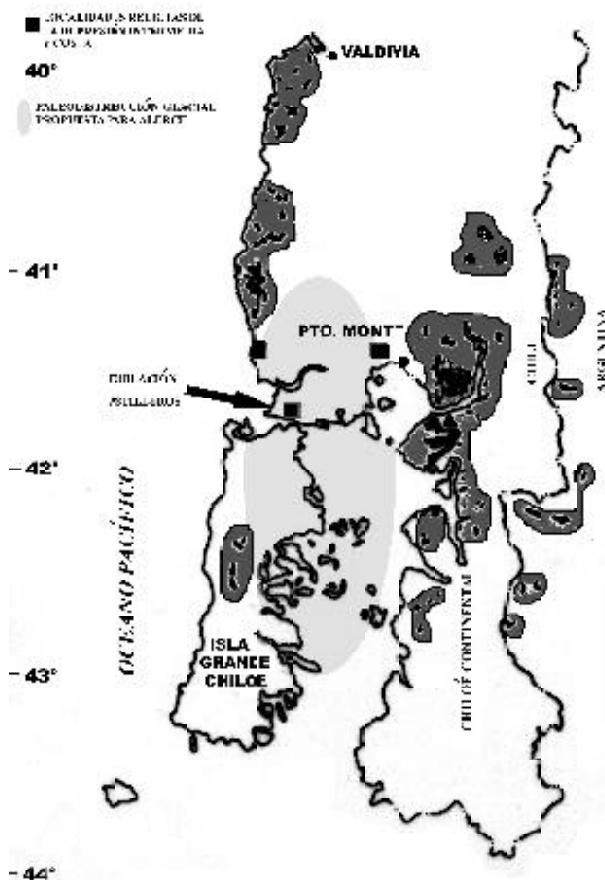


FIG. 10. Mapa que muestra las áreas discontinuas de las poblaciones modernas del alerce (color negro), en la Cordillera de la Costa y de los Andes. En gris oscuro se integran las áreas aisladas de grupos poblacionales contiguos. Los cuadrados negros señalan las poblaciones modernas de la Depresión Intermedia y la costa de Llanquihue, aledañas a Puerto Montt. Círculo gris oscuro Puerto Montt. La flecha destaca la población de Astilleros, por su mayor divergencia genética. De acuerdo a las evidencias presentadas, con una elipse gris clara se señala la posible paleodistribución del alerce en el Depresión Intermedia de la Región de Los Lagos, durante los interstadiales de los períodos Llanquihue temprano y medio de la última glaciación, con bajos niveles del mar y antes del máximo avance de los glaciares (UMG) del período Llanquihue tardío.

tantes evidencias sobre la paleodistribución del alerce y otras coníferas chilenoargentinas. *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst. presenta hoy poblaciones importantes, aunque discontinuas, en las cimas de la Cordillera de la Costa, entre las provincias de Chiloé y Valdivia (40-42°S), así como en las estribaciones medias de la Cordillera de los Andes de Chile y Argentina (Fig. 10), con escasas y pequeñas poblaciones remanentes en la Depresión Intermedia de la Provincia de Llanquihue. Durante la última glaciación, las poblaciones de coníferas de la Región de Los Lagos de Chile habrían tenido una distribución más amplia y continua que en la actualidad (Fig. 10), en contraste con los bosques

templadolluviosos de Angiospermas que habrían contraído sus areales y refugiado en sitios del litoral y Cordillera de la Costa (Villagrán, 2001). Así, de acuerdo a los resultados presentados, durante los interstadiales de los períodos Llanquihue temprano y medio de la última glaciación, con bajos niveles de mar y antes del máximo avance de glaciares del período Llanquihue tardío, el centro de la distribución del alerce habrían sido las zonas bajas de la Depresión Intermedia de las provincias de Llanquihue y Chiloé, esta última área actualmente representada, en gran parte, por un mar interior (Figs. 9 y 10). Esta zona de paleodistribución propuesta habría llegado más hacia el este del límite occiden-

tal que alcanzaron los lóbulos glaciares durante el Último Máximo Glacial (Fig. 9). Esto puede ser inferido de las evidencias palinológicas y estratigráficas analizadas sobre la base de los hallazgos de troncos fósiles estudiados, como asimismo los datos que han comunicado, verbalmente, los buzos de la región, acerca de la existencia de capas con troncos y madera sumergidas, a profundidades someras y en varios puntos del seno de Reloncaví, canal de Chacao y mar oriental de la isla Grande de Chiloé. La actual distribución montañosa, aislada y discontinua (Fig. 10) se habría alcanzado después del retiro de los hielos, durante el Tardiglacial y Holoceno, cuando las cumbres cordilleranas fueron colonizadas por la flora de tundras magallánicas y de bosques mixtos con coníferas, como lo muestran los pocos registros polínicos procedentes de las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile (Villagrán, 2001). Así, la actual disyunción entre los bosques con coníferas (Fig. 10), aislados en las cordilleras, costera y andina, sería la expresión de los ascensos altitudinales de la vegetación que durante los períodos glaciales, ocupó los ámbitos de menor altitud. Como remanentes de esta paleodistribución han quedado unas pocas y pequeñas poblaciones en el litoral y Depresión Intermedia de las provincias de Llanquihue y Chiloé, las cuales deberían considerarse como relictos glaciales.

Una amplia paleodistribución de coníferas en los sitios bajos de la Depresión Intermedia de la Región de los Lagos, durante los períodos tempra-

no y medio de la glaciación Llanquihue, es concordante con los resultados de estudios recientes en coníferas del sur de Chile y Argentina, mediante el uso de técnicas de genética molecular (RAPDs), y el empleo de isoenzimas (Allnutt *et al.*, 1999; Premoli *et al.*, 2000). Así, estos estudios destacan la alta variabilidad genética de las poblaciones de coníferas chilenas actuales, en comparación con las poblaciones de Angiospermas (e.g., *Drimys winteri* J.R. et G. Forster, *Aextoxicon punctatum* R. et P.), estado coherente con su continuidad y mayor extensión areal durante la última glaciación. Por otra parte, los exámenes de los niveles de variación genética, dentro y entre poblaciones de alerce de Chile y Argentina, muestran que una de las pocas poblaciones remanentes de la Depresión Intermedia de la Provincia de Llanquihue, la localidad Astillero (Fig. 10), ubicada en el margen oeste del lóbulo glacial Llanquihue, presenta mayor divergencia genética, en relación a todas las restantes poblaciones de alerce chilenoargentinas, representando probablemente a las poblaciones ancestrales de sitios bajos que dominaron en la edad glacial (Allnutt *et al.*, 1999). Estos resultados abren interesantes perspectivas para una mejor protección de las coníferas, en consideración a que la conservación de las poblaciones con mayor variabilidad genética tiene gran relevancia en la mantención del potencial de las especies para responder a rápidos cambios climáticos (Premoli *et al.*, 2000).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a J. Boninsegna, S. Londero, R. Bottero y A. Ripalta (Laboratorio de Dendrocronología del IANIGLA-CONICET, Argentina), con quienes los autores realizaron las prospecciones del archipiélago de Chiloé. Se agradece muy especialmente a R. Bottero y a M. Pino (Universidad Austral de Chile), por la colaboración prestada en la descripción de las secuencias estratigráficas. A C. Heusser, M. Pino y E. Pérez d'A., evaluadores de la Revista Geológica de Chile, por la cuidadosa revisión del manuscrito y valiosas sugerencias. A M. Pino y C. Le-Quesne (Universidad Austral de Chile), con que-

nes se realizó la prospección de Isla Tenglo. Al personal de la Oficina Técnica de Puerto Varas del Servicio Nacional de Geología y Minería, por facilitar una embarcación durante la prospección de Isla Tenglo. A R. Casanova (Universidad Arcis), por las fotografías de puntas Pihuío y Pirquén. A Fondecyt (Proyecto 1000905), por el financiamiento de algunas de las dataciones de radiocarbón y procesamiento de las muestras por polen. Al Proyecto No. 7345-02 de 'National Geographic Society', por el financiamiento parcial de las prospecciones de terreno y algunas de las dataciones de radiocarbón.

REFERENCIAS

- Allnutt, T.R.; Newton, A.C.; Lara, A.; Premoli, A.; Armesto, J.J.; Vergara, R.; Gardner, M. 1999. Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (alerce), a threatened South American conifer. *Molecular Ecology*, Vol. 8, p.975-987.
- Bartsch-Winkler, S.; Schmoll, H.R. 1993. Evidence for Late Holocene relative sea-level fall from reconnaissance stratigraphical studies in an area of earthquake-subsided intertidal deposits, Isla Grande de Chiloé, southern Chile. *International Association of Sedimentologists, Special Publications*, Vol. 20, p. 91-109.
- Denton, G.H.; Heusser, C.J.; Lowell, T.V.; Moreno, P.I.; Andersen, B.G.; Heusser, L.E.; Schlüchter, C.; Marchant, D.R. 1999. Interhemispheric linkage of paleoclimate during the Last Glaciation. *Geografiska Annaler*, Vol. 81A, 2, p.107-153.
- Fægri, K.; Iversen, J. 1989. Textbook of Pollen Analysis. *Wiley y Sons Ltd.*, 327 p. London.
- Hervé, F.; Ota, Y. 1993. Fast Holocene uplift rates at the Andes of Chiloé, southern Chile. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 20, p. 15-23.
- Heusser, C.J. 1974. Vegetation and climate of the Southern Chilean Lake District during and since the Last Interglaciation. *Quaternary Research*, Vol. 4, p. 290-315.
- Heusser, C.J. 1976. Palynology and depositional environment of the Río Ignao nonglacial deposit, Province of Valdivia, Chile. *Quaternary Research*, Vol. 6, No. 2, p. 273-279.
- Heusser, C.J. 1981. Palynology of the Last Interglacial-Glacial Cycle in midlatitudes of Southern Chile. *Quaternary Research*, Vol. 16, p. 293-321.
- Heusser, C.J. 1990. Chilotan piedmont glacier in the southern Andes during the last glacial maximum. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 17, No. 1, p. 3-18.
- Heusser, C.J.; Flint, R.F. 1977. Quaternary glaciations and environments of northern Isla Chiloé, Chile. *Geology*, Vol. 5, p. 305-308.
- Heusser, C.J.; Denton, G.H.; Hauser, A.; Andersen, B.; Lowell, T.V. 1995. Quaternary pollen records from the chilotan Archipelago in the context of glaciation and climate. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 22, No. 1 p. 25-46.
- Heusser, C.J.; Heusser, L.E.; Lowell, T.V. 1999. Paleoeecology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue Glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler*, Vol. 81, 2, p. 231-284.
- Klohn, C. 1976. Beobachtungen über die Reste eines späteiszeitlichen Alercewaldes. *Zeitschrift für Naturfreunde und Wanderer*, p. 75-78.
- Premoli, A.C.; Kitzberger, T.; Veblen, T.T. 2000. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography*, Vol. 27, p. 251-260.
- Plafker, G.; Savage, J. 1970. Mechanism of the Chilean Earthquakes of May 21 and 22, 1960. *Geological Society of America, Bulletin*, Vol. 81, p. 1001-1030.
- Roig, F.A.; Le-Quesne, C.; Boninsegna, J.A.; Briffa, K.R.; Lara, A.; Grudd, H.; Jones, P.D.; Villagrán, C. 2001. Climate variability 50,000 years ago in mid-latitude Chile as reconstructed from tree rings. *Nature*, Vol. 410, p. 567-570.
- Villagrán, C. 1985. Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 58, p. 57-69.
- Villagrán, C. 1988. Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: palynological evidence from Northern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research*, Vol. 30, p. 304-314.
- Villagrán, C. 1990. Glacial, late glacial and post-glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, southern Chile. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Vol. 8, p. 1-15.
- Villagrán, C. 2001. Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 74, p. 793-803.
- Villagrán, C.; Moreno, P.; Villa, R. 1995. Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (Armesto, J.J.; Villagrán, C.; Kalin Arroyo, M.; editores). *Editorial Universitaria*, 470 p. Santiago.