

Historia evolutivo-biogeográfica de la flora de bosques subtropicales de Chile Central

Evolutionary-biogeographic history of the flora of subtropical forests in Central Chile

Carolina Villagrán^{1,*} & Luis Felipe Hinojosa²

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago.

²Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago.

*Corresponding author: carolinavillagran.moraga@gmail.com

RESUMEN

Chile Central exhibe una combinación biogeográfica única de componentes florísticos neotropicales y austral-antárticos, carácter mixto reconocido en la distinción de una "Provincia Chilena" y en su condición de interfaz entre dos grandes biotas de raíz Gondwánica. Usando evidencias filogenéticas, filogeográficas y paleobotánicas se examinan los principales géneros leñosos del bosque esclerófilo de Chile Central pertenecientes a estos dos elementos biogeográficos y se examina su diferenciación asociada a los complejos factores tectónico-climáticos acaecidos durante el Cenozoico. El aislamiento geográfico asociado a la fragmentación del Gondwana durante el Paleógeno se ilustra con los ejemplos de *Drimys*, *Aextoxicon* y *Gayella*, y se comentan casos similares. El componente neotropical, diferenciado durante el Neógeno, se ilustra con *Myrceugenia*, *Escallonia*, *Azara* y *Jubaea/Cocoseae*, hoy disyuntos con el este de los Andes, y se comentan discontinuidades análogas. Para finales del Neógeno, a través de *Archidasphyllum/Barnadesioideae*, *Porlieria* y *Vasconcellea*, se considera la radiación del Elemento Neotropical xérico vinculado al levantamiento andino y desarrollo de la Diagonal Árida de Sudamérica y Desierto de Atacama. Se discute el rol de los cambios climáticos del Pleistoceno en la distribución de los bosques de Chile Central, lapso marcado por la expansión hacia latitudes menores de poblaciones de diversas especies austral-antárticas durante los períodos glaciales más húmedos, particularmente especies de *Nothofagus* y Coníferas. Sobre la base de evidencias filogeográficas se reseña la fragmentación de comunidades esclerófilas y de neblina durante los períodos áridos del Holoceno, proceso ejemplificado por *Cryptocarya alba*, *Myrceugenia correifolia*, *Aextoxicon punctatum* y *Drimys winteri*.

Palabras clave: Cenozoico, disyunciones, diagonal árida, Gondwana.

ABSTRACT

Central Chile exhibits a unique biogeographic combination of Neotropical and Austral-Antarctic floristic components, a mixed character recognized by the distinction of a "Chilean Province" and its status as an interface between two major biotas with Gondwanan roots. Using phylogenetic, phylogeographic, and paleobotanical evidence, we examine the main woody genera of the sclerophyllous forest of Central Chile belonging to these two biogeographic elements, and their differentiation associated with the complex tectonic-climatic factors that occurred during the Cenozoic. The geographic isolation associated with the fragmentation of Gondwana during the Paleogene is illustrated by *Drimys*, *Aextoxicon*, and *Gayella*, and similar cases are discussed. The Neotropical component, differentiated during the Neogene, is exemplified by *Myrceugenia*, *Escallonia*, *Azara*, and *Jubaea/Cocoseae*, now disjunct with the eastern Andes, and analogous discontinuities are discussed. By the end of the Neogene, through the cases of *Archidasphyllum/Barnadesioideae*, *Porlieria*, and *Vasconcellea*, the radiation of the xeric Neotropical

Element linked to the Andean uplift and development of the Arid Diagonal of South America and the Atacama Desert is considered. The role of Pleistocene climate changes in the distribution of forests in Central Chile is discussed. This period was marked by the expansion of populations of various Austral-Antarctic species, particularly *Nothofagus* and conifer species, to lower latitudes during the wetter glacial periods. Based on phylogeographic evidence, the fragmentation of sclerophyll and fog communities during the arid periods of the Holocene is described, a process exemplified by *Cryptocarya alba*, *Myrceugenia correifolia*, *Aextoxicon punctatum*, and *Drimys winteri*.

Keywords: arid diagonal, Cenozoic, disjunctions, Gondwana.

INTRODUCCIÓN

Desde hace ya un par de siglos se vienen proponiendo organizaciones biogeográficas de las biotas globales, sobre la base de los patrones de distribución geográfica de especímenes a distintos niveles taxonómicos. La relevancia de las propuestas más recientes de clasificaciones biogeográficas reside en la integración de los datos de distribución con las numerosas evidencias filogenéticas, evacuadas mayormente durante las dos últimas décadas. Así, por ejemplo, Carta y colaboradores (2022), sobre la base de c. de 8,7 millones de registros geográficos de Plantas Vasculares, y la consideración de filogenias que incluyen 67,269 especies, han reconstruido una regionalización filogenética global e identificado tres grandes biotas, consignadas como Reinos Holártico, Holotropical y Austral. En este esquema, la flora del territorio de Chile queda incluido tanto en la Región “Andean–Argentinian” (distribuciones andino-patagónicas) del Sub-Reino Neotropical, como asimismo en la Región “Neozealandic–Patagonian” (distribuciones austral-antárticas) del Sub-Reino Antártico.

Muy recientemente, Liu y colaboradores (2023) propusieron una nueva clasificación biogeográfica global, integrando datos de distribución y filogenias de c. del 85% del total de géneros de Angiospermas. Adicionalmente, con métodos de agrupamiento de β -diversidad filogenética, se examinaron temporalmente los factores tectónicos y climáticos causales que han operado en la diferenciación entre regiones. De las ocho unidades mayores reconocidas, el centro-sur de Chile y el sur de Argentina quedan incluidas en el Reino Chileno-Patagónico (“Chile-Patagonian”), con estrecha vinculación florística con el Reino Neotropical, que abarca el resto de Sudamérica y Mesoamérica. Sobre la base del árbol de relaciones ancestro-descendientes, obtenido

en el examen de diversidad filogenética entre regiones y para distintos lapsos temporales, los autores enfatizan la relevancia de la raíz común de las biotas del Hemisferio Sur durante el Cretácico inferior, entre 100 y 140 Ma. Sobre este fundamento, postulan la existencia de una nueva supra-categoría biogeográfica que denominan Gondwánica (“Gondwanan Super-Realm”). De la consideración de los factores causales de la paulatina diferenciación de esta biota ancestral, en distintos lapsos del Cenozoico, concluyen que el aislamiento geográfico por factores tectónicos antiguos, asociados a la ruptura de Gondwana, habría jugado un rol dominante en la actual singularidad de las grandes unidades biogeográficas del Hemisferio Sur. Particularmente en Sudamérica, dada la continua conexión geográfica de todo este territorio durante la mayor parte del Cenozoico, los cambios climáticos ocurridos a partir del Eoceno habrían jugado un rol más preponderante en las delimitaciones biogeográficas que el aislamiento geográfico originado por causas tectónicas. Ello se expresaría en las mayores afinidades filogenéticas y en los límites geográficos más difusos que se observan entre los Reinos Neotropical y Chileno-Patagónico. En menor grado, pero con mayor profundidad temporal, se evidencian relaciones austral-antárticas del territorio chileno con los Reinos Novazelándico y Australiano (“Novazealandic” and “Australian”).

La región de Chile Central (32° - 39°S) tiene una condición única en la costa Pacífica subtropical de Sudamérica (Husen 1967), no solamente por su situación de interfase climática entre la zona mediterránea semi-árida nor-central y la templado-lluviosa central-sur, sino también por su condición de transición entre dos grandes unidades biogeográficas, como se ha destacado antes. En esta zona, la vegetación está dominada por el bosque esclerófilo de hoja dura, en concordancia con las condiciones dominantes del clima

mediterráneo imperante, con lluvias invernales y sequías estivales. La composición de la flora esclerófila se caracteriza por una singular mezcla de componentes biogeográficos, tanto de distribución austral-antártica como neotropical. Muy tempranamente Cabrera y Willink (1973), en su clasificación biogeográfica de Sudamérica, reconocen este carácter mixto de la flora de bosques de la región de Chile Central y establecen formalmente su singularidad como “Provincia Chilena”, dentro del Dominio Andino-Patagónico de la flora neotropical. El antes citado esquema biogeográfico de Liu y colaboradores (2023) acredita también la distintividad de la flora del Cono Sur de Sudamérica, la cual es incluida en el Reino Chileno-Patagónico. La mayor afinidad de la flora de bosques de la región de Chile central-Sur con el Neotrópico ha sido destacada principalmente por Schmithüsen (1956), quien enfatiza la historia evolutiva común de las floras del Cono Sur de Sudamérica durante el Cenozoico. En concordancia con esta hipótesis, las clasificaciones biogeográficas más recientes recalcan que todas las grandes unidades biogeográficas del Hemisferio Sur comparten una antigua raíz Gondwánica (Carta *et al.* 2022).

Reconocida la peculiar condición de interfaz biogeográfica de la flora de bosques de Chile Central-sur, el propósito de este estudio es destacar la relevancia evolutivo-biogeográfica de la flora leñosa de los bosques mediterráneos de Chile Central, a la luz de recientes evidencias procedentes de filogenias moleculares y del registro fósil. Teniendo en consideración los distintos escenarios geo-climáticos y biogeográficos acaecidos durante el Cenozoico, se tratan con particular énfasis las disyunciones austral-antárticas, determinadas por los factores tectónicos que operaron durante el Paleógeno, las interconexiones de esta flora con la diferenciación y radiación del elemento neotropical durante el Neógeno y las discontinuidades distribucionales con el este de Sudamérica, acaecidas durante el Neógeno – Cuaternario, y asociadas al levantamiento andino, desarrollo de la Diagonal Árida y glaciaciones.

CLIMA, VEGETACIÓN, FLORA Y COMPONENTES BIOGEOGRÁFICOS DE “LA PROVINCIA CHILENA”

«...en ambos flancos de los Andes, las lluvias sostienen una especie de compensación, de manera que a la sequedad de Atacama corresponden las copiosas lluvias de Salta, y a las muy abundantes de Valdivia y Chiloé, las escasas de la Patagonia» (Vicuña Mackenna 1877, p. 154)

La costa subtropical del oeste de Sudamérica (25°-38° S) se caracteriza por un clima semiárido con influencia

predominante de los vientos del Oeste, cuyo flujo impone surgencia de aguas frías ricas en nutrientes a lo largo del litoral (Garreaud & Falvey 2008). La variabilidad de los vientos del sistema de los Oeste está asociada a los cambios en posición e intensidad del Anticiclón del Pacífico Suroriental. El actual aislamiento geográfico de los bosques chilenos está determinado por una barrera de aridez para el crecimiento arbóreo que se extiende al norte de la latitud 32° S, producto del efecto desecante combinado de la acción Anticiclónica y la Corriente fría de Humboldt a lo largo de la costa Pacífica, reforzado por la sombra de lluvias que ejercen los Andes a la circulación subtropical procedente del este, donde la cordillera actúa como una efectiva barrera que separa a Chile de la influencia de masas de aire de origen en el océano Atlántico y en el continente (Müller 1976; Aceituno 1993; Garreaud 2009; Garreaud *et al.* 2009). En la región templada de Chile se produce el efecto contrario: Los Andes ejercen ahora sombra de lluvia a los vientos predominantes procedentes del cinturón de los Oeste. La interacción de estos factores determina el desarrollo de la Diagonal Árida (DA) de Sudamérica, una franja de clima y vegetación xérica que se extiende desde el extremo SE del continente, atraviesa los Andes en Chile Central, y se extiende a lo largo de los desiertos y semidesiertos de la costa Pacífica hasta casi el Ecuador (Garleff *et al.* 1991; Garleff & Stingl 1998; Abraham de Vázquez *et al.* 2000; Villagrán & Hinojosa 1997, 2005; Vicuña Mackenna 1877). El efecto de la Diagonal árida en la distribución espacial de la vegetación chilena se expresa en un nítido quiebre florístico a nivel de Chile central, donde la franja cruza el continente, con formaciones áridas y semiáridas al norte de 32°S y distintas comunidades de bosques subtropicales y templado-lluviosos hacia el sur, en concordancia con el gradiente de lluvias procedentes del Cinturón de los Oeste.

La región con clima mediterráneo de Chile Central (32°-39° S) permanece solamente en invierno bajo la influencia del flujo de los Oeste, mientras que en verano la fuerte presencia del Anticiclón Subtropical del Pacífico SE genera sequía estival (Husen 1960). Las mayores alturas de la Cordillera de la Costa y Andes a lo ancho de la región determinan diferencias en el gradiente térmico y de humedad, factores que se manifiestan en una marcada zonación altitudinal y longitudinal de la vegetación. Schmithüsen (1956) y Oberdorfer (1960) describen la flora y la vegetación de las dos formaciones forestales dominantes del territorio: el Bosque Esclerófilo de duro follaje siempreverde y el Bosque Maulino de follaje deciduo. De acuerdo a la estructura florística, ambos autores reconocen dos grandes unidades o Alianzas representativas dentro del Bosque Esclerófilo: i) *Cryptocaryon*, los bosques de peumo, que agrupa las asociaciones más higrófilas, y ii)

Lithraeion, los bosques del litre, que incluye las más xéricas.

- (i) Los bosques de peumo, Alianza *Cryptocaryon*: Los bosques esclerófilos húmedos se desarrollan preferentemente en cerros y quebradas del litoral y son dominados por el "peumo", *Cryptocarya alba* (Molina) Looser, que confiere el nombre a la Alianza. El peumo se asocia principalmente a "boldo" *Peumus boldus* Molina, "belloto del norte" *Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm., "molle" *Schinus latifolius* (Gillies ex Lindl.) Engl. y "rarán" *Myrceugenia obtusa* (DC.) O. Berg.; ocasionalmente el "corontillo" *Escallonia pulverulenta* (Ruiz & Pav.) Pers. y la "huillipatagüa" *Citronella mucronata* (Ruiz & Pav.) D. Don. En quebradas favorecidas por neblinas litorales subsisten poblaciones fragmentadas de "olivillo" *Aextoxicon punctatum* Ruiz & Pav. y "petrilla" *Myrceugenia correifolia* (Hook. & Arn.) O. Berg. En fondo de quebradas con suelos pantanosos dominan asociaciones azonales de "canelo" *Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst. y Mirtáceas, como la "pitra" *Myrceugenia exsucca* (DC.) O. Berg, "chequén" *Luma chequen* (Molina) A. Gray, y "temu" *Blepharocalyx cruckshanksii* (Hook. & Arn.) Nied. En las laderas húmedas de exposición sur de la Cordillera de la Costa varias especies higrófilas se asocian a los bosques de peumo, como la "patagüa" *Crinodendron patagua* Molina, "trevo" *Archidasphyllum excelsum* (D. Don) P.L. Ferreira, Saavedra & Groppo, "lingue" *Persea lingue* (Ruiz & Pav.) Nees, especies de Azara, como el "corcolén" *A. petiolaris* (D. Don) I.M. Johnst. y el "lilén" *A. celastrina* D. Don., "bollén" *Kageneckia oblonga* Ruiz & Pav., entre otras. Pequeñas poblaciones de especies arbóreas catalogadas como raras y en estado de conservación precario crecen discontinuamente en las áreas más xéricas del litoral, como el "lúcumo" *Gayella valparadisaea* (Molina) Pierre, el "palo gordo o papayo silvestre" *Vasconcellea chilensis* Planch. ex A.DC. y *Myrceugenia rufa* (Colla) Skotts. ex Kausel. (Villagrán et al. 1980; Pérez & Villagrán 1985; Villagrán, Marticorena & Armesto 2007).
- (ii) Los bosques de litre, Alianza *Lithraeion*: En laderas más secas de exposición norte y faldeos andinos prevalecen bosques y matorrales esclerófilos de carácter más xérico dominados por el "litre", *Lithrea caustica* (Molina) Hook. & Arn., que confiere el nombre a la Alianza. El "litre" se asocia frecuentemente al "quillay" *Quillaja saponaria* Molina, ocasionalmente al "guayacán" *Porlieria chilensis* I.M. Johnst. Pertenecen también a las asociaciones xéricas del matorral esclerófilo los Palmares, poblaciones discontinuas de "lilla o palma chilena", *Jubaea chilensis* (Molina) Baill. distribuidas desde la región de Coquimbo a la del Maule. En el Llano Longitudinal y en laderas asoleadas de exposición norte de ambas cordilleras se

desarrolla el Espinal, una extensa sabana arbustiva xérica dominada por el "espino", *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger, asociada ocasionalmente al "algarrobo del centro" *Neltuma chilensis* (Molina) C.E. Hughes & G.P. Lewis, y a suculentas como el "chagual" *Puya chilensis* Molina y la cactácea columnar *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D. Rowley subsp. *chiloensis*. En los faldeos andinos, en sectores con mayor disponibilidad de agua, como fondos de quebradas, se desarrollan bosquetes de peumo y lingue. Entre las especies típicas del ala más seca del Bosque Esclerófilo, además del quillay y el litre, destacan el "maitén", *Maytenus boaria* Molina y el "bollen" *Kageneckia oblonga*. Varios arbustos son muy frecuentes, como el "colliguay", *Colliguaja odorifera* Molina, "romerillo" *Baccharis linearis* (Ruiz & Pav.) Pers., "huingán", *Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera y varias especies de Rhamnáceas. En sectores secos laderas se desarrolla abundante el "espino" (Muñoz-Schick et al. 2000).

En la interfase mediterráneo-templada, entre 35°-38° S, se distribuye en ambas cordilleras el Bosque Maulino dominado por especies deciduas de *Nothofagus*, como el "ruil" *N. alessandrii* Espinosa, "roble o coyán" *N. obliqua* (Mirb.) Oerst., "hualo" *N. glauca* (Phil.) Krasser y "raulí" *N. alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst. Las poblaciones más boreales del género se extienden hasta c. 32° S y corresponden a *Nothofagus macrocarpa* (A. DC.) F.M. Vázquez & R.A. Rodr., el "roble blanco o roble de Santiago", distribuidas discontinuamente en cimas de la Cordillera de la Costa de las Regiones de Valparaíso, Metropolitana y O'Higgins; estas poblaciones se asocian a especies valdivianas tales como "radal" *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels, "avellanillo" *L. dentata* (Ruiz & Pav.) R. Br. y "pahuedín" *Hydrangea serratifolia* (Hook. & Arn.) F. Phil. En la Región del Maule al sur de 35° S, en el ámbito del bosque mediterráneo deciduo, otras especies características del Bosque Valdiviano templado-lluvioso alcanzan su límite norte, como el "ulmo" *Eucryphia cordifolia* Cav. y el "guindo santo" *E. glutinosa* (Poepp. & Endl.) Baill., la "tiaca" *Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don y el "tineo" *Weinmannia trichosperma* Cav.

Como se destacara antes, la flora leñosa de Chile Central exhibe una serie de rasgos biogeográficos singulares, especialmente marcados en linajes distribuidos a lo largo de la Cordillera de la Costa y el litoral, los cuales testimonian tanto su larga historia cenozoica de conexiones con Australasia, su posterior diferenciación y aislamiento en el Neotrópico, así como su más reciente historia glacial durante el Cuaternario. La antigüedad de los géneros leñosos del Bosque esclerófilo se refleja en un notable síndrome de relictualidad con rasgos como: i) pertenencia a linajes evolutivamente arcaicos dentro

de las Angiospermas ii) aislamiento taxonómico, expresado en la existencia de familias endémicas y monogénicas y una elevada proporción de géneros monotípicos y también endémicos, iii) aislamiento geográfico que se manifiesta en un alto grado de endemismo tanto al nivel genérico como específico, (iv) disyunciones geográficas de los linajes con distantes territorios del planeta. Estos atributos y la composición biogeográfica de la flora vascular y de Criptógamas de los bosques de Chile han sido discutidos por varios autores (Schmithüsen 1956; Villagrán & Hinojosa 1997, 2005; Villagrán & Armesto 2003; Villagrán 2018, 2020), como asimismo la historia climática y paleofloras asociadas (Hinojosa 1996, 2005; Hinojosa & Villagrán 1997, 2005;). Los estudios paleobotánicos que documentan las distintivas paleofloras que habitaron latitudes medias y altas del Hemisferio Sur durante el Cretácico-Paleógeno, asociadas a la existencia del Gondwana Occidental, cuentan con una antigua documentación (Engelhardt 1891, 1905; Berry 1938; Romero 1978, 1986; Troncoso & Romero 1998; Hinojosa & Villagrán 1997) y estos territorios han sido frecuentemente re-visitados en lo que va del presente siglo por numerosos investigadores.

Un grupo de géneros característicos de los bosques de Chile central-sur pertenecientes a linajes austral-antárticos de origen Gondwánico ha suscitado últimamente mayor interés por las amplias discontinuidades o disyunciones geográficas que hoy exhiben con las regiones tropicales de Sudamérica. Recientemente, Pinaya y colaboradores (2024) tratan el tema de las disyunciones neotropicales de dos arcaicos géneros de Coníferas compartidos con Australasia, *Araucaria* y *Podocarpus*, además de varios géneros de Angiospermas, como *Weinmannia*, *Drimys*, *Griselinia*, *Escallonia* y *Crinodendron*. Durante el Neógeno la diferenciación y expansión hacia Andes tropicales de otro grupo de géneros característicos del Bosque Esclerófilo de Chile Central destaca las raíces Gondwánicas comunes de gran parte de los linajes de los bosques chilenos. Abordaremos estos temas en los siguientes capítulos referidos a la historia biogeográfica de los principales componentes leñosos de los bosques subtropicales Esclerófilo y Maulino de Chile Central durante el Cenozoico y Pleistoceno.

EL DOMINIO GONDWÁNICO: HIPÓTESIS “HACIA LOS TRÓPICOS”

“The hypothesis that of all being members of a once more continuous extensive flora, [...] that once spread over a larger and more continuous tract of land, [...] which has been broken up by geological and climatic causes” (Joseph Hooker 1867)

Una fuerte proporción de los géneros leñosos de los bosques subtropicales y templado-lluviosos chilenos exhiben amplias discontinuidades de sus rangos de distribución con áreas tropicales de Australasia y Neotrópico (Villagrán & Hinojosa 1997; Pinaya *et al.* 2024). Estas disyunciones trópico/templadas han sido explicado principalmente por procesos vicariantes (emergencia de barreras oceánicas u orogénesis), o bien por eventos de dispersión a larga distancia con efecto fundador cruzando estas barreras (Crisp *et al.* 2011), todo esto bajo los cambiantes escenarios climáticos imperantes durante el Cenozoico (Zachos *et al.* 2001).

Una perspectiva relativamente reciente se ha focalizado en las áreas de diversificación de los taxa con distribución disyunta y en el rol que ha jugado el conservadurismo de nicho en los procesos de distribución. Un primer enfoque se centra en la “hipótesis de nicho tropical” (Wiens & Donoghue 2004; Donoghue 2008). De acuerdo a esta idea, el patrón disyunto sería consecuencia de una diversificación de linajes en latitudes tropicales, los cuales expandieron sus rangos de distribución hacia latitudes medias y altas, cuando las condiciones climáticas se hicieron más cálidas durante el Paleógeno, por ejemplo, durante Optimo Climático del Eoceno temprano (Zachos *et al.* 2001). La expansión de los linajes hacia latitudes medias y altas habría ocurrido siguiendo su nicho tropical. A partir de la tendencia de enfriamiento del clima post-Eoceno, habría ocurrido una retracción de los linajes tropicales hacia las latitudes bajas originales. Durante este proceso habrían ocurrido extinciones y también adaptaciones a las nuevas condiciones frías. Así, el actual patrón disyunto tropical-templado se explicaría por la permanencia de algunos taxa remanentes en regiones medias y altas. Las post-dicciones asociadas a esta hipótesis serían: (i) Los clados más antiguos del linaje deberían habitar hoy en áreas tropicales; (ii) Los clados templados deberían encontrarse anidados a clados tropicales en la filogenia del grupo; (iii) La evolución del nicho climático del linaje estaría filogenéticamente conservado; (iv) El registro fósil más antiguo del linaje debería encontrarse en el área tropical.

Una hipótesis alternativa a la enunciada fue propuesta por Hinojosa *et al.* (2016) sobre la base de registro de polen y de las numerosas y distintivas paleofloras que habitaron latitudes medias y altas del Hemisferio Sur durante el Cretácico-Paleógeno asociadas a la existencia del Gondwana Occidental (Berry 1938; Romero 1978, 1986; Troncoso & Romero 1998; Hinojosa & Villagrán 1997; Hinojosa 2005; Quatrocchio *et al.* 2013; Wilf *et al.* 2003, 2005, 2010, 2016). La actual distribución disyunta de los descendientes de las paleofloras Gondwánicas constituiría entonces un aporte importante austral a la diversidad de la flora tropical. La hipótesis “*hacia los trópicos*” propone que los requerimientos de los linajes

de latitudes medias y altas incluyeron condiciones cálidas correspondientes a los climas mesotermales que dominaron durante el Eoceno, esto es, temperaturas medias anuales entre 14° y 22° C y precipitaciones anuales sobre 100 cm (Nix 1991). La expansión de los linajes hacia latitudes bajas (trópicos) sucedería como consecuencia del enfriamiento del clima desde el Eoceno siguiendo su nicho ancestral. Las disyunciones de estos linajes ocurrirían como consecuencia de la emergencia de nuevas barreras, sean tectónicas (eg. Andes) o climáticas (e.g Diagonal Árida, glaciaciones), o por eventos raros de dispersión a larga distancia con efecto fundador. Las post-dicciones asociadas a esta hipótesis son: (i) Los clados más antiguos deberían ocupar áreas templadas; (ii) Los clados tropicales estarían anidados filogenéticamente a clados templados; (iii) La evolución de nicho climático del linaje estaría filogenéticamente conservado; (iv) El registro fósil más antiguo del linaje debería encontrarse en latitudes medias y altas.

Como lo destacaran Hinojosa y colaboradores (2016), la hipótesis “hacia los trópicos” fue formulada sobre la base del actual patrón disyunto de *Nothofagus*, un género paradigmático de las paleofloras Gondwánicas. Este taxon se distribuye en todas las áreas continentales templadas del Hemisferio Sur, alcanzando las latitudes tropicales de Papua y Nueva Guinea. Como lo predice la hipótesis, las especies de distribución hoy tropical se anidan en los clados templados (Sauquet *et al.* 2012). El abundante registro fósil de *Nothofagus* es predominantemente austral, incluyendo áreas con climas mesotermales en Sudamérica durante el Eoceno (Wilf *et al.* 2019). De acuerdo a los autores de la hipótesis “hacia los trópicos”, la evolución del nicho climático de *Nothofagus* sería conservado y el actual patrón disyunto de *Nothofagus* estaría determinado por el desmembramiento del Gondwana Occidental (separación de Australia/Antarctica/Sudamérica a partir del Oligoceno temprano). El progresivo deterioro de las temperaturas a nivel global habría ocurrido simultáneo al desplazamiento de Australia hacia latitudes bajas, conservándose las condiciones climáticas originales a pesar del enfriamiento; la emergencia durante el Mioceno (10 Ma) de Papua Nueva Guinea habría posibilitado la llegada por dispersión de *Nothofagus*, ocupando altitudes medias en esta área hasta la actualidad. En Sudamérica el desplazamiento hacia latitudes subtropicales bajas también habría ocurrido, pero este proceso fue afectado por el desecamiento del ambiente, un filtro hacia latitudes tropicales que *Nothofagus* no habría superado.

En los capítulos siguientes juzgaremos la validez de esta hipótesis en conexión a las actuales disyunciones de taxa arbóreos característicos de los elementos subantártico y neotropical de los bosques de Chile Central-Sur.

CRETÁCICO/PALEÓGENO: DISYUNCIONES AUSTRAL-ANTÁRTICAS

“Una mirada a uno de los mapas geológicos de América del Sur nos muestra que en el período Terciario aún no había adquirido su forma actual [...] las montañas brasileñas pueden haber llegado más al este al principio, lo que indica una conexión entre América del Sur y África en períodos anteriores (Engelhardt 1891)

Una importante proporción de las actuales disyunciones trans-Pacíficas de la flora leñosa de los bosques del Cono Sur de Sudamérica ha sido interpretada como expresión de paleo-distribuciones Gondwánicas. Tanto las filogenias moleculares como el registro fósil indican que estos vínculos expresan una antigua historia común que se remonta a las arcaicas floras de carácter tropical mesotermal –14-22 °C; pp > 1000 mm– (Nix 1991, Hinojosa *et al.* 2016) que poblaron el mega-continente de Gondwana durante el Cretácico/Paleógeno, cuando los territorios continentales del Hemisferio Sur, hoy muy distantes, estaban conectados. Procesos tectónicos como la fragmentación de Gondwana, asociados a un escenario climático muy distinto al actual durante el Cretácico/Paleógeno, han jugado un rol significativo en la historia evolutivo-biogeográfica de los bosques de Chile. Sobre la base de las evidencias isotópicas procedentes de testigos de hielo y de foraminíferos de sedimentos oceánicos Zachos y colaboradores (2001) han propuesto una reconstrucción de los cambios de las paleo-temperaturas globales durante los últimos 65 Ma, con valores muy elevados durante el Cretácico-Paleógeno. El paleoclima continental del Cono Sur de Sudamérica durante este tiempo ha sido establecido sobre la base del examen fisionómico de improntas foliares (Hinojosa 2005; Hinojosa & Villagrán 2005). Los cambios de las temperaturas y de las lluvias establecidos para esta región son concordantes con las evidencias paleobotánicas que muestran el reemplazo de paleofloras de carácter tropical y subtropical bajo condiciones de clima cálido y húmedo, imperantes durante el Paleógeno, por paleofloras de carácter subtropical más mésico durante el Mioceno (Romero 1978, 1986; Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán & Hinojosa 2005; Kooyman *et al.* 2014).

En la Provincia de Chubut de la Patagonia central argentina se encuentran los sitios fosilíferos del Paleoceno y Eoceno temprano mejor estudiados del Cono Sur de Sudamérica, tanto por la diversidad de su flora como por el excelente estado de preservación de las improntas foliares, madera, polen e incluso infructescencias y flores que contienen (Jud *et al.* 2018). Sobresalen dos paleofloras, Río Pichileufú y Laguna del Hunco, ambas estudiadas pioneramente por Berry

(1938), quien ya destacara su notable riqueza. Durante las dos últimas décadas estos sitios han sido revisitados y objeto de intensas revisiones. Por ejemplo, para el Óptimo Climático del Eoceno temprano, en la tafoflora Laguna del Hunco, situada alrededor de la paleolatitud 47° S y fechada en 52 Ma, se han registrado macrorestos foliares de 102 especies (Wilf *et al.* 2003, 2005). Esta flora se habría desarrollado bajo las condiciones climáticas homogéneamente cálidas que imperaron globalmente en latitudes las medias de ambos hemisferios durante el lapso.

De acuerdo a las evidencias procedentes de filogenias moleculares y del registro fósil, en la flora leñosa de los bosques subtropicales de Chile Central subsisten algunos elementos relacionados a estas antiguas paleo-distribuciones australes Gondwánicas que avalan la hipótesis “*hacia los trópicos*” antes enunciada. Por ejemplo, las filogenias moleculares (APG IV 2016) evidencian la existencia de linajes incluidos entre los más arcaicos de las Angiospermas –como el grupo Magnolides– representados en este territorio, cuyo origen se remonta al Cretácico/Paleógeno, durante la fragmentación del mega-continente de Gondwana. Así los Órdenes Canellales y Laurales de las Magnolides incluyen varias familias con géneros de árboles de distribución templado-tropical en Sudamérica o endémicos de Chile Central. Por ejemplo, el género *Drimys*, endémico de Sudamérica y perteneciente al Orden Canellales y a la primitiva Familia Winteraceae, con c. 130 especies y siete géneros australasianos distribuidos principalmente en Nueva Zelanda, E de Australia, Tasmania, Nueva Caledonia, Nueva Guinea e Islas Molucas, y con un solo género que se extiende hacia los trópicos al oeste de la Línea de Wallace hasta Borneo, *Zygogynum* (Utteridge & Rustiarni 2022); adicionalmente, la familia Winteráceas incluye dos géneros monotípicos: *Takhtajania* endémico de Madagascar y *Drimys* endémico de Centro- y Sudamérica. Las evidencias filogenéticas de Winteráceas son muy consistentes entre sí y concordantes con el registro fósil. A excepción del género *Takhtajania*, que ocupa la posición basal dentro de la familia, su clado hermano integra todos los géneros restantes que constituyen la Subfamilia Winteroideae, y donde el género monotípico *Tasmannia* de Australasia exhibe la posición basal. El grupo hermano de *Tasmannia* incluye todos los restantes géneros de Winteroideae y *Drimys* de Sudamérica exhibe la más temprana divergencia, en la interfase Paleoceno/Eoceno estimada en 56,76 Ma. Tanto la estructura de las tétradas del registro polínico así como las improntas foliares fósiles de Antártica y sur de la Patagonia son consistentes con una edad temprana de migración de las Winteráceas a Sudamérica vía Antártica y datan la presencia de madera (*Winteroxylon*) y de *Drimys* en el continente sudamericano durante el Cretácico/Paleógeno (Karol *et al.* 2000; Thomas *et al.* 2014; Grímsson

et al. 2018; Brea *et al.* 2021). En contraste, la divergencia de los restantes géneros de Winteroideae es más tardía y ocurre después de la diferenciación de *Drimys* en Sudamérica. La actual distribución australasiana al noroeste de la línea de Wallace, por ejemplo de las especies de *Zygogynum*, probablemente sean consecuencia de eventos de migración relativamente recientes desde Australia (Thomas *et al.* 2014; Utteridge & Rustiarni 2022). Una radiación similar hacia los trópicos se observa entre las especies sudamericanas de *Drimys*, hoy distribuidas desde el sur de México hasta el extremo austral del continente. Ruiz y colaboradores (2008) reconstruyeron las relaciones filogenéticas de las especies de *Drimys* y las evidencias obtenidas indican que *D. angustifolia* del sureste de Brasil exhibe una divergencia temprana, en contraste con la divergencia relativamente reciente –con edades estimadas entre c. 16 a 12 Ma, Mioceno Medio– de las especies al oeste de los Andes, incluidas las especies chilenas *D. winteri* y *D. andina*, y *D. granadensis* de Centroamérica (Thomas *et al.* 2014; Marquinez *et al.* 2009; Pinaya *et al.* 2024). La radiación de las especies de *Drimys* desde la costa atlántica templada del sur de Sudamérica hacia el oeste del continente y Andes tropicales es concordante con el archivo fósil más antiguo del género procedente de Patagonia Argentina y Antártica, con numerosos registros de hojas, troncos y polen asociados a *Drimys* fechados entre 60 y 38 Ma, durante el Paleógeno (Grímsson *et al.* 2018; Brea *et al.* 2021).

El arcaico grupo de Angiospermas Magnolides incluye también el Orden Laurales, con varias familias de árboles representadas en el Bosque esclerófilo de Chile Central. Así las Gomortegáceas, familia endémica y monotípica de Chile con un único miembro: el “keule”, *Gomortega keule* (Molina) Baill, con estrecho rango de distribución en la interfase subtropical-templada de Chile. La Familia Monimiáceas incluye al “boldo”, *Peumus boldus*, una de las especies más importantes del bosque esclerófilo y perteneciente también a un género endémico y monotípico de la flora chilena. Dentro de la gran Familia Lauráceas están representados tres géneros característicos del Bosque esclerófilo de Chile Central: *Cryptocarya*, con una especie; *Beilschmiedia*, con dos especies; y *Persea*, con una especie. La Familia Lauráceas, con 50 géneros y sobre 3500 especies –distribuidas globalmente en zonas tropicales y templadas, particularmente del Hemisferio Sur– exhibe un abundante registro fósil global que se extiende hasta 93-90 Ma, en el Turoniano del Cretácico tardío (Tang *et al.* 2022). Las Lauráceas exhiben también un variado registro fósil Cretácico/Paleógeno procedente del sur de Sudamérica, entre otros *Persea*. Sin embargo, la mayoría de los géneros de Lauráceas registrados en Austrosudamérica durante este lapso temporal están hoy extinguidos en la región, aunque sobreviven en bosques neotropicales, particularmente Andes orientales de

Perú-Bolivia y este de Brasil: por ejemplo, especies de *Phoebe*, *Notaphoebe*, *Goeppertia*, *Ocotea*, *Nectandra*, *Cinnamomum*, entre otros (Engelhardt 1905, 1891; Berry 1938; Troncoso *et al.* 1998, 2002; Gayó *et al.* 2005). Los primeros fósiles de los géneros del Orden Laurales hoy sobrevivientes en el bosque esclerófilo de la costa de Chile central tienen edad neógena, Mioceno –como *Peumus*, *Beilschmiedia*, *Cryptocarya*– (Hinojosa 1996; Hinojosa & Villagrán 1997).

Otro ejemplo entre los arcaicos linajes de los bosques chilenos es el “tique u olivillo”, *Aextoxicon punctatum*, único miembro de la Familia Aextoxicáceas, monotípica y endémica de Chile y Argentina. Junto con la Familia Berberidopsidáceas, –con una especie endémica de Chile y otras dos endémicas de Australia–, las Aextoxicáceas integran el pequeño Orden Berberidopsidales, un antiguo linaje posicionado en la base del clado de las Super-Asterides, diferenciado antes de la más reciente radiación de los numerosos linajes pertenecientes al gran grupo de las Asterides (APG 2016). Actualmente el “olivillo” se distribuye en la costa de Chile entre 30°30' y 43° S, desde Guafo hasta los relictos de neblina del Norte Chico, los bosques más boreales de Chile. El registro fósil de *Aextoxicon* en la Formación Cerro Dorotea (51° 33'S) del Paleoceno inferior de Austro-sudamérica (Nishida *et al.* 1998), y las actuales disyunciones transpacíficas del Orden Berberidopsidales, sugieren que se trata de un linaje austral-antártico asociado a paleo-distribuciones gondwánicas.

También entre las Asterides arcaicas habría que destacar el “lúcumo”, *Gayella valparadisaea*, de la Familia Sapotáceas del Orden Ericales. Se trata de una especie endémica del matorral esclerófilo de la costa de Chile Central, perteneciente a un género monotípico y también endémico del país, distribuido espaciadamente entre las regiones de Coquimbo y Valparaíso. Hasta hace poco la especie era incluida en el género *Pouteria* (Thulin *et al.* 2021), de amplia extensión en las regiones tropicales del mundo, particularmente Sudamérica. Las filogenias moleculares (Swenson *et al.* 2022) muestran que la especie chilena no tiene relación con las especies sudamericanas de *Pouteria*, sino que se anida en la Sub-Familia Chrysophylloideae, la rama australasiana de las Sapotáceas. Su grupo hermano eventualmente sería el género de australiano *Van-royena*, también monotípico y endémico. Los autores proponen la rehabilitación del género *Gayella* al constatar esta sorprendente disyunción transpacífica del taxón chileno. La divergencia de estos dos géneros hoy tan aislados, verdaderos “relictos biogeográficos”, se ha estimado para el Eoceno tardío, alrededor de 40 millones de años, edad consistente con el tiempo geológico de ruptura de los territorios del sur del mega-continente de Gondwana, Australia, Antártica y Sudamérica. El primer registro fósil de Sapotáceas en Chile data del Neógeno (Barreda *et al.* 2011) y corresponde al tipo

polínico *Sapotaceodaepollenites rotundus* rescatado en la costa de Chile Central, entre los 33° y 34°30' S, procedente de la Formación Navidad de edad Mioceno (Gutiérrez *et al.* 2013). Aunque con pocos antecedentes moleculares y escaso registro fósil, es probable que la “huillipatagüa”, *Citronella mucronata*, tenga una historia similar al “lúcumo”. Se trata de una especie esclerófila endémica de Chile central-sur perteneciente al Orden Aquifoliales de las Asterides, Familia Cardiopteridáceas (Kårehed 2001; APG 2016). *Citronella* es el género más grande de Cardiopteridáceas, con c. 21 a 22 especies principalmente de Centro-y Sudamérica, Australia, N. Guinea, N. Caledonia y otras islas del W Pacífico.

En el ámbito del bosque mediterráneo decíduo, otros linajes templado-lluviosos del bosque tipo Valdiviano, alcanzan su distribución norte en la Región del Maule (35°-36° S) en Chile Central. Ejemplos de estos linajes se encuentran en la Familia Cunoniáceas, hoy de distribución tropical-templada en el Hemisferio Sur, representados en Chile por los géneros *Eucryphia*, *Caldcluvia* y *Weinmannia*. Las filogenias moleculares evidencian diferenciación de estos tres géneros desde principios del Paleoceno hasta finales del Eoceno (Pillon *et al.* 2021). El registro fósil de Patagonia Sur de Argentina y Antártica exhibe una gran diversidad de taxa durante el Paleoceno/Eoceno. Por ejemplo, hay un abundante registro de madera en Península Antártica, como *Weinmannioxylon* durante el Cretácico-Eoceno; *Caldcluvia mirabilis* del Paleoceno de Isla Seymour; *Eucryphiaceoxylon* del Eoceno medio de Península de Fildes. Tal como se comentara para *Drimys*, vale la pena subrayar que *Weinmannia* es el género de Cunoniaceae con mayor rango de distribución latitudinal en Sudamérica, alcanzando su mayor diversidad en los Andes tropicales (Pillon *et al.* 2021). Un registro palinológico de los Andes de Colombia (Funza) documenta la llegada de *Weinmannia* y de *Drimys* a los Andes tropicales colombianos en el Plioceno, alrededor de 3 Ma (Hooghiemstra 1984).

En definitiva, los antecedentes filogenéticos y paleobotánicos presentados indican que durante el Paleoceno/Eoceno las floras del sur de Sudamérica y Antártica estuvieron pobladas por selvas lluviosas con requerimientos cálidos, cuyos componentes diferenciaron vinculados a los linajes que poblaron el territorios del Gondwana Occidental (“Paleofloras Tropical-Subtropical Gondwánicas”, Hinojosa 2005, Hinojosa y Villagrán 2005, Villagrán & Hinojosa 2005), hoy disyuntos con Australasia, y reconocidos como el Elemento Austral-Antártico de los bosques templado-lluviosos del Cono Sur de Sudamérica (Brea *et al.* 2021; González *et al.* 2007; Gandolfo & Wilf 2013; Pujana *et al.* 2020; Ruiz *et al.* 2017; Wilf *et al.* 2003, 2005, 2009).

Las evidencias sustentan la hipótesis de una posterior expansión de estos linajes desde latitudes templadas al este

de Sudamérica hacia Chile Central-Sur y Andes tropicales, como lo sugieren las filogenias moleculares y el registro fósil de *Nothofagus*, *Drimys* y *Weinmannia* presentados. Para varios otros géneros hoy característicos de los bosques de Chile central-sur pertenecientes a linajes austral-antárticos Gondwánicos se han discutido disyunciones neotropicales similares, por ejemplo: *Araucaria*, *Podocarpus*, *Griselinia*, *Crinodendron* (Pinaya *et al.* 2024); *Myrceugenia* (Murillo *et al.* 2012, 2016); *Escallonia* (Dibán & Hinojosa 2024); *Gunnera*, (Bacon *et al.* 2018).

Desde el Eoceno medio y Oligoceno temprano se produce un reemplazo progresivo de las comunidades de bosques megatermales no estacionales hacia meso- y microtermales dominadas por *Nothofagus* y Coníferas ("*Paleoflora Subtropical Gondwánica*", Hinojosa & Villagrán 1997), en concordancia con la marcada tendencia de enfriamiento climático que caracteriza el período (Barreda & Palazzesi 2007; Barreda *et al.* 2020; Quattrocchio *et al.* 2013). Todavía en el Mioceno temprano las tafofloras de la Formación Santa Cruz, en la costa Atlántica del sur de la Patagonia argentina, 51°S (Brea *et al.* 2012, Pujana *et al.* 2007) conservan los últimos remanentes fósiles de las selvas de origen Gondwánico, donde ahora domina la vegetación herbácea de la Estepa Patagónica. El carácter de estas paleofloras ha sido interpretado como un mosaico vegetacional con componentes herbáceos, principalmente Poaceae, y bosques abiertos de Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae, Lauraceae, Nothofagaceae, Cunoniaceae, Myrtaceae, Fabaceae, y posiblemente, Proteaceae.

NEÓGENO. DISYUNCIONES NEOTROPICALES

"Los componentes principales de la Flora de la zona de bosques lluviosos, de la zona esclerófila y del bosque de Fray Jorge, y en parte también de las formaciones arbustivas de la zona de La Serena, están emparentadas en cuanto origen y se dejan retrotraer a la flora terciaria neotropical" (Schmithüsen 1956)

"As the peculiarly arid character of the climate is evidently a consequence of the height of the Cordillera [de los Andes], we may feel almost sure that before the later elevations, the atmosphere could not have been so completely drained of its moisture as it now is; and as the rise has been gradual, so would have been the change in climate..." (Darwin 1839)

"Almost every aspect of Chile's existence, including its climate, is dominated by the massive Andean Cordillera" (Müller 1976)

Alrededor de un tercio de los géneros de los bosques subtropicales y templados del Cono Sur de Sudamérica tienen

actualmente distribución neotropical (Villagrán & Hinojosa 1997). En el caso del Bosque Esclerófilo de Chile Central, la diferenciación de la mayoría de las especies leñosas características acontece en un escenario geo-climático Neógeno, a partir de 23 Ma, después de la fragmentación final del Gondwana Occidental y separación de Australia y Antártica en el Eoceno/Oligoceno. Acontecimientos como la apertura y gradual profundización del Paso Drake, iniciada a fines del Eoceno, 41 Ma (Scher & Martin 2006), la formación de la Corriente Circumantártica y la glaciación de Antártica Este en el Oligoceno temprano, 30 Ma (Lwver & Gahagan 2003) tuvieron profundos efectos en el clima global; ello se manifiesta en las evidencias de declinación abrupta de las temperaturas superficiales del océano (SST) en latitudes altas del norte y sur durante el límite Eoceno-Oligoceno (Gallaghera *et al.* 2020). Particularmente en Sudamérica, eventos tectónicos como el levantamiento del Altiplano andino en el Mioceno inferior, 10-20 Ma, y de los Andes del norte y centro-sur de Chile, 10-5 Ma, provocan la aridización del margen oeste de Sudamérica y desarrollo del Desierto de Atacama (Gregory-Wodzicki 2000; Garzzone *et al.* (2008). Las evidencias procedentes de paleosuelos en la Cuenca de Calama indican extrema hiperaridez (<20 mm) alrededor de 12 Ma (Miocene Medio) en el margen este del Desierto de Atacama (Rech *et al.* (2006). La desecación climática del Mioceno Medio en el norte de Chile y sur del Perú estuvo probablemente relacionada al pronunciado descenso de las temperaturas de las aguas costeras, determinado por la ancestral Corriente de Humboldt y concomitante incremento de la surgencia de aguas frías; estos eventos se relacionan a la formación del casquete de hielo permanente en Antártica Este, entre 15 y 13 Ma., y la posterior glaciación del Oeste de Antártica en el Mioceno/Plioceno, 3,5 Ma (Marlow *et al.* 2000; Zachos *et al.* 2000; Pandey *et al.* 2021).

Desde el "Óptimo Climático del Mioceno Medio" (Zachos *et al.* 2001) se inicia un profundo y sostenido descenso de las temperaturas globales que culmina con las repetidas glaciaciones del Pleistoceno. Las reconstrucciones paleoclimáticas del sur de Sudamérica en la Patagonia Chileno-Argentina muestran prevalencia de climas microtermales con abundantes precipitaciones durante el Mioceno inferior a medio, en concordancia con menores alturas de la Cordillera de los Andes (Sandoval *et al.* 2024). A partir del Mioceno superior, la interacción de la serie de factores reseñados, como incremento de la tasa de levantamiento andino, el robustecimiento del Anticiclón Subtropical del Pacífico Oriental y vigorización de la surgencia de aguas frías asociada a la Corriente fría de Humboldt, determinan el rasgo biogeográfico más característico del Cono Sur de Sudamérica, la Diagonal Árida del continente (DA). A este escenario se

asocia una serie de procesos evolutivo-biogeográficos, como la diferenciación del Elemento Neotropical de los bosques chilenos, la fragmentación de los bosques subtropicales del Mioceno del Cono Sur, las disyunciones en la distribución de los géneros principales, el aislamiento de especies endémicas en Chile Central, y la expansión de formaciones xéricas a lo largo de la Diagonal Árida.

Considerando este escenario, a continuación se revisan las evidencias filogenéticas y el registro fósil de los principales componentes leñosos del bosque subtropical de Chile Central y se destacan las notables disyunciones que ellos exhiben con la costa Atlántica de Sudamérica y/o Andes tropicales. Destacaremos algunos ejemplos de árboles que exhiben este patrón disyunto y para los cuales se tienen antecedentes filogenéticos, como *Myrceogenia*, *Escallonia*, *Azara*, *Porlieria*, *Vasconcellea*, y otros taxa que exhiben discontinuidad geográfica a nivel supragenérico, como *Jubaea/Cocoseae* y *Archidasphyllum/Barnadesioideae*.

Myrteae, con c. de 2500 especies y 51 géneros, es la Tribu más grande de la Familia Myrtáceas y, por su ecología y gran diversidad, uno de los grupos más importantes del Neotrópico. Para Myrteae, las calibraciones usando microfósiles muestran un origen Paleoceno, y sobre la base de polen, Eoceno Medio. Dentro de la tribu, el grupo *Myrceogenia* incluye los géneros *Myrceogenia*, *Luma* y la especie chilena *Blepharocalyx cruckshanksii* y, de acuerdo a la calibración con macro- y microfósiles, la edad del grupo se sitúa en el Oligoceno, c. 30 Ma (Vasconcelos *et al.* 2017). El registro fósil indica presencia de la Familia Mirtáceas durante el Óptimo Climático del Eoceno temprano, en la tafoflora Laguna del Hunco, 52 Ma (Wilf *et al.* 2003, 2005, 2013), y el género *Myrceogenia* es registrado durante el Eoceno de la costa de Chile Central, en Cocholgue (Gayó *et al.* 2005) y Mioceno temprano de Patagonia sur-atlántica de Argentina (Brea *et al.* 2012). Particularmente, en la composición arbórea de los bosques subtropicales de Chile central-sur, el género *Myrceogenia*, endémico de Sudamérica, es el más diverso de la familia y tiene distribución disyunta con 25 a 34 especies en la costa Atlántica del sudeste de Brasil y 13 especies en la costa Pacífica de Chile. Las evidencias filogenéticas muestran que las especies de *Myrceogenia* son monofiléticas, -excepto *M. fernandeziana*- y su origen ha sido fechado en 23 Ma, límite Paleógeno/Neógeno (Oligoceno/Mioceno). La diversificación de las actuales especies de *Myrceogenia* de la costa Pacífica de Chile central-sur ocurre en el Mioceno Inferior, 23 Ma., en concordancia con el registro fósil del género en Cerro Los Litres en los faldeos Andinos de Chile Central (Murillo *et al.* 2012, Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997). Las especies de la costa Atlántica del sudeste de Brasil diversifican más recientemente y experimentan una rápida

radiación desde el Mioceno medio al Plioceno, 14-5 Ma. Estos datos sugieren dispersión desde el SW al NE (Murillo *et al.* 2012, 2016; Barfus & Murillo 2012). La divergencia del clado brasileño coincide con la formación del mar Paranaense (Transgresiones “Patagониense” y “Entrerriense-Paranense” del Mioceno Medio a Tardío), por lo que se ha propuesto que este fue el principal evento que separó el linaje.

Escallonia (Escalloniaceae) es un género de leñosas con 39 especies de distribución Andina, desde Colombia a Tierra del Fuego, con taxa disyuntos en la vertiente oriental de los Andes (Yungas; sur de Brasil y Uruguay) y en las islas de Juan Fernández. En Chile hay 13 especies y numerosas variedades. De acuerdo a Zapata (2013) y Dibán & Hinojosa (2024), las especies hoy distribuidas en áreas templadas se encuentran anidadas en clados tropicales, lo que sugiere que este género presenta una historia biogeográfica acorde con la “hipótesis de nicho tropical” (Wiens & Donoghue 2004). Sin embargo, el registro fósil más antiguo del género contradice este supuesto ya que se remonta al Eoceno inferior de Patagonia Argentina, Laguna del Hunco (Gandolfo & Wilf 2013); posteriormente, ha sido reportado para el Mioceno inferior de Cura Mallín, en Chile Central (Troncoso & San Martín 1999, Flynn *et al.* 2008). Sobre esta base, como hipótesis alternativa a la hipótesis de nicho tropical, Dibán & Hinojosa (2024) postulan que la diversificación de *Escallonia* comenzaría a principios del Paleógeno bajo condiciones de clima micro- a mesotermales, con temperaturas medias por sobre 13.8°C. Los autores sugieren conservación de nicho filogenético y un área ancestral que abarca el sur de Sudamérica. La ausencia de condiciones mesotermales al norte de los 30°S (Jaramillo & Cardenas 2013) y el registro fósil más antiguo en Patagonia Argentina apoyaría la “hipótesis hacia los trópicos” (Dibán & Hinojosa 2024).

El género *Azara*, con ocho especies distribuidas en Chile central-sur y Argentina, incluye además otras dos especies disyuntas distribuidas en los bosques de Yungas de Perú y Argentina y en la costa Atlántica de Uruguay y Brasil. Las evidencias filogenéticas muestran que estas dos últimas especies transandinas se encuentran anidadas a los clados templados y sugieren diversificación desde un núcleo basal chileno y posterior expansión hacia latitudes tropicales (Montenegro 2018). Disyunciones similares se observan en *Quillaja* y *Crinodendron*, lo que sugiere procesos de dispersión equivalentes.

Otros taxa exhiben al nivel supragenérico el mismo patrón de disyunción reseñado. Por ejemplo, la palma chilena, *Jubaea chilensis*, una de las palmeras más australes del mundo, pertenece a un género endémico y monotípico de Chile central. *Jubaea* pertenece a la Tribu Cocoseae (Familia Arecáceas/Arecoideae) con 18 géneros, entre los cuales 13

son endémicos de las regiones tropicales y subtropicales de América; tres endémicos de Sudáfrica y Madagascar; y uno es pantropical y monotípico. De acuerdo a los estudios moleculares (Meerow *et al.* 2014), los principales linajes de la Tribu Coceaceae se originarían en el Oligoceno, entre 33.9–y 23 Ma; la diferenciación de los géneros ocurre en el Neógeno. La edad de divergencia de *Jubaea* de su grupo hermano, el género *Butia*, ha sido estimada en c. 15 Ma, Mioceno medio. La diversificación de las 19 especies de *Butia*, –distribuidas en el sudeste de Brasil, Uruguay, Paraguay y Argentina–, es aún más reciente, Plioceno y Cuaternario. Hay registros polínicos de palmeras procedentes de la Formación Navidad del Mioceno de Chile Central (Barreda *et al.* 2011).

Vasconcellea chilensis es un arbolito endémico de Chile y su nombre “palo gordo” alude a su tronco grueso y succulento. Es una especie rara y crece muy espaciadamente entre las Regiones de Coquimbo y Valparaíso, asociado a la flora de matorral xerófilo costero de Chile Central y Norte Chico. Pertenece a la Familia Caricáceas, con c. de 35 especies incluidas en seis géneros, uno endémico de África y los cinco restantes endémicos de Centro- y Sudamérica. *Vasconcellea*, con 20 especies, es el género más diverso de las Caricaceas. Las filogenias moleculares (Carvalho & Renner 2014) muestran que, dentro de la rama que agrupa las especies de *Vasconcellea*, *V. chilensis* es la especie de más temprana diversificación, en el Mioceno Medio, 13,6 Ma. Las restantes especies del género son más recientes, Mioceno Superior al Pleistoceno, lo que sugiere un origen de *Vasconcellea* en el Sur de Sudamérica y posterior expansión hacia los Andes tropicales de Ecuador.

Un ejemplo interesante es *Archidasphyllum* con dos especies arbóreas, *A. diacanthoides* de Chile y Argentina y *A. excelsum*, endémica del bosque esclerófilo de Chile Central. El género pertenece a la Sub-familia Barnadesioideae –uno del linaje más primitivos de la gran familia Asteráceas. La Sub-familia Barnadesioideae es endémica de Sudamérica y comprende 10 géneros y 80 especies de leñosas de distribución tropical-templada. El género *Dasyphyllum* es endémico de Sudamérica y el más grande de las Barnadesioideae, con 27 especies distribuidas desde Venezuela hasta Argentina. Hasta hace muy poco las dos especies chilenas de “tayu” eran incluidas en *Dasyphyllum*, pero los estudios filogenéticos recientes muestran que este taxón no es monofilético: las dos especies chilenas no se anidan en el grupo que integran las restantes especies de *Dasyphyllum*, sino que ambas conforman una rama hermana que integra los géneros *Archidasphyllum*, *Fulcaldea* y *Arnaldoa* (Gruenstaedl *et al.* 2009; Ferreira *et al.* 2019, 2021). La actual disyunción de *Archidasphyllum* de Chile central-sur de los otros dos géneros de distribución en los Andes tropicales ha sido atribuida a

la aridez del Mioceno producto del levantamiento andino (Lorch *et al.* 2021). El registro polínico procedente de la Formación Navidad, en la costa de Chile Central, muestra que la subfamilia Barnadesioideae se documenta por vez primera en Chile a partir del Mioceno (*Quilembaypollis* sp. Asteraceae/Barnadesioideae aff. *Dasyphyllum*) (Barreda *et al.* 2011).

Otros componentes leñosos de las Asteraceae/Barnadesioideae ilustran la radiación del Elemento Neotropical árido y semi-árido en Chile y la expansión de Formaciones Vegetales xéricas a lo largo de la Diagonal Árida de Sudamérica, una consecuencia de los cambios climáticos acaecidos a finales del Neógeno y Pleistoceno. El proceso de desertificación que se inicia en el Mioceno determina la desconexión de los bosques de Chile Central de los restantes de Sudamérica, y su vez se expresa en las actuales distribuciones andino-patagónica de muchos géneros leñosos de formaciones xéricas, como *Chuquiraga* y *Donyiophyton*, ambos miembros de un linaje basal dentro de la Subfamilia Barnadesioideae de las Asteráceas (Ferreira *et al.* 2019). El género de especies leñosas *Chuquiraga*, endémico de Sudamérica, ilustra paradigmáticamente el patrón de distribuciones andino-patagónico a lo largo de la DA, con especies en la Estepa Patagónica y Monte en Argentina, en los Andes mediterráneos de Chile central, Desierto Costero y Andes altioplánicos, hasta los Andes de Colombia Ecuador.

Casos relacionados a la radiación del Elemento Neotropical árido y semi-árido se dan en la Familia Zygophylláceas, representada en Chile por seis géneros, algunos monotípicos y endémicos de los desiertos y semi-desiertos de nuestro territorio, como *Metharme* y *Pintoa*, otros compartidos con los países adyacentes. Una excepción es el “guayacán”, *Porlieria chilensis*, especie arbórea del bosque y matorral esclerófilo de Chile Central. El género *Porlieria* es endémico de América, con 5 especies distribuidas desde México a Chile. Las filogenias moleculares (Böhnert *et al.* 2020; Beier 2003) muestran que el género *Porlieria* integra la Subfamilia Larreoideae, un grupo endémico de las formaciones áridas de América. Dentro del clado ‘Guaiacum’ de las Larreoideae, las especies de *Porlieria* diferencian a finales del Mioceno, siendo la especie basal *Porlieria chilensis*. El clado hermano, ‘Larrea’, está representado en Chile por géneros endémicos y monotípicos de nuestros desiertos, como *Pintoa* y *Metharme*. Otros dos géneros leñosos son compartidos con Formaciones semi-áridas del SE de Sudamérica, como *Larrea*, las “jarillas”, los arbustos dominantes en la formación del Monte de Argentina; o las especies del género *Bulnesia*, arbolitos característicos en las comunidades del Gran Chaco, una extensa formación que ocupa el centro-sur de Sudamérica (centro-norte de Argentina y porciones adyacentes de Bolivia, Brasil y Paraguay).

El tema del origen y expansión de las Formaciones xéricas

a lo largo de la Diagonal Árida ha sido recientemente abordado por numerosos autores. Sobre la base de un exhaustivo registro de polen, esporas y microfósiles, varios autores han cuantificado los cambios florísticos más relevantes ocurridos durante el Mioceno en la Patagonia Argentina, cambios marcados por una sucesión de floras cada vez más áridas (Brea *et al.* 2012; Barreda & Palazzesi 2007; Barreda *et al.* 2007, 2020). Ellos proponen para el Mioceno inferior y medio la existencia en este territorio de tres Provincias Paleo-fitogeográficas: (i) Neotropical en el norte, caracterizada por familias hoy presentes en el Dominio Chaqueño; (ii) Nothofagidites en el suroeste, dominada por elementos actualmente presentes en los bosques templado-lluviosos del Cono Sur; (iii) Transicional en Argentina central y sur-oriental definida por la mezcla de componente neotropicales y australes. Durante el Mioceno tardío y Plioceno, la Provincia Transicional es reemplazada por vegetación arbustiva y herbácea de carácter xerofítico, antecesoras de las Formaciones de Espinal y Estepa Patagónica. La irrupción de especies de hábitats abiertos dominados por Amarantáceas, *Ephedra*, Asteráceas y Poáceas que hoy prevalecen en los registros polínicos de la Patagonia argentina ocurre durante los últimos 10 Ma (Barreda *et al.* 2008; Palazzesi & Barreda 2012).

En contraste, durante el Oligoceno y principios del Mioceno, Chile Central es ocupado por floras mixtas dominadas por *Nothofagus* las cuales son reemplazadas por una Paleoflora Subtropical de carácter más moderno que se desarrolla durante el Mioceno Temprano a Medio, asociada al aumento de las temperaturas globales imperantes durante el óptimo climático del Mioceno Medio, cuando los Andes aún no alcanzaban las elevaciones actuales (Hinojosa & Villagrán 1997; Hinojosa 2005, Hinojosa & Villagrán 2005). Solamente dos taofloras con este carácter han sido documentadas en la literatura, Boca Pupuya en la costa de Chile central, 33°57' S (Troncoso 1991) y Cerro Los Litres en la Precordillera de Santiago, 33°18' S (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997). La composición florística de la paleoflora Cerro Los Litres registra una mezcla de especies pertenecientes a los actuales elementos tanto de distribución Austral-antártica como Neotropical, como las anteriores floras de Mezcla; sin embargo, se registran por vez primera los componentes adaptados a condiciones de sequía estacional del actual Bosque Esclerofilo del subtrópico de Chile central, como *Beilschmiedia*, *Persea*, *Peumus*, *Cryptocarya*, *Archidasyphyllum*, Palmeras, junto a otros elementos que actualmente pertenecen a los bosques subtropicales del este de los Andes, como *Athyana* y *Choclospermum*, además de otros ya presentes, aunque menos dominantes, en las taofloras del Paleógeno en el sur de la Patagonia chileno-argentina, como *Nothofagus*, *Coníferas*, *Myrceogenia*, *Gayella*, etc. (Hinojosa

1996, 2005; Barreda *et al.* 2011; Gayó *et al.* 2005). La flora de Boca Pupuya, en la costa de Chile central (33°57' S) también muestra un espectro con predominancia de elementos cálidos dominados por Lauraceae y Myrtaceae, escasez del elemento Austral - Antártico (una especie de *Nothofagus*) y presencia del elemento Endémico del actual Bosque Valdiviano, como *Caldcluvia*, *Ovidia*, *Boquila* y *Amomyrtus*.

La flora Subtropical Neógena es algo menos diversa que sus predecesoras, debido a la progresiva disminución de las precipitaciones influenciadas por el ascenso andino durante este período y la consecuente expansión de floras xéricas al este del continente (Palazzesi & Barreda 2012, Hinojosa *et al.* 2015). La singular mezcla de elementos biogeográficos observados en ella constituiría un primer desarrollo de la llamada "Provincia Chilena" por Cabrera y Willink (1972), una formación de bosques descendiente de los arcaicos linajes de raíz gondwánica que poblaban el sur de Sudamérica durante el Cretácico-Paleógeno. Entre estos linajes, prácticamente extinguidos en la Patagonia argentina, persisten remanentes relictuales en los bosques del litoral de Chile central-sur; con un fuerte componente de géneros monotípicos y endémicos de la flora de Chile, estos bosques se encuentran hoy aislados en su expansión hacia latitudes menores, un efecto de la hiperaridez del norte del territorio chileno y del levantamiento final de los Andes durante el desarrollo de la Diagonal Árida.

PLEISTOCENO. DISYUNCIONES GLACIALES Y RELICTOS

"The Quaternary glaciations were linked with a decrease of temperature, but more significantly with a marked increase of precipitation probably related to an equatorward shift of 5-6 degrees of the austral polar front" (Caviedes & Paskoff 1975)

«Current location and genetic structures of natural populations can be thought as a cryptic book where their recent evolutionary history could be read once its language is deciphered» (Pastorino & Gallo 2002)

Durante los ciclos glacial-interglaciales del Pleistoceno los cambios en posición e intensidad de la Diagonal Árida (DA) de Sudamérica (Garleff & Stingl 1998; Garleff *et al.* 1991) han jugado un rol significativo en la composición y distribución de la vegetación de Chile Central. Esta dinámica es consistente con la hipótesis guía de la investigación paleoecológica cuaternaria en Chile, propuesta por vez primera en 1972 (Caviedes 1972; Caviedes & Paskoff 1975), y que postula un aumento de las lluvias en la región subtropical de Chile, como consecuencia de los cambios de la zona de influencia del cinturón de los vientos del Oeste durante

los ciclos glaciales. Durante el último ciclo glacial, las evidencias geomorfológicas, paleobotánicas, palinológicas, biogeográficas y filogeográficas son consistentes con estas hipótesis y registran desplazamientos hacia latitudes y altitudes menores del componente subantártico de los bosques chilenos, adaptados a condiciones más frías y húmedas, en concordancia con un debilitamiento de la DA.

Las principales evidencias geomorfológicas glaciales provienen de la región templada del sur de Chile, territorio donde la huella dejada por el hielo se manifiesta en la accidentada geografía, marcada por la guirnalda de lagos que dejaron los descensos de los glaciares andinos hasta el Valle Longitudinal en las Regiones de los Ríos y de Los Lagos, y el mar interior, y los numerosos golfos, fiordos islas y archipiélagos del Seno de Reloncaví, en Chiloé y Región de los Canales. La Isla Grande de Chiloé constituye el margen Pacífico nor-occidental del Hielo Patagónico, que descendiera hasta el mar al sur de la isla durante el Último Máximo Glacial (UMG), fechado entre 29,385 – 14,869 C¹⁴ años AP, con temperaturas de verano estimadas 6-8°C por debajo de las actuales (Hollin & Schilling 1981; Denton *et al.* 1999; Heusser *et al.* 1999).

Las evidencias paleo-ecológicas documentan un notable cambio del paisaje vegetal asociado a los distintos procesos geo-climáticos que modularon el escenario durante el último ciclo glacial-interglacial del Pleistoceno. Para el penúltimo interglacial (estadío isotópico marino MIS-5e) hay solamente un archivo de improntas foliares procedente de Isla Mancera, Valdivia (40°S), el cual registra indicadores característicos del Bosque Valdiviano (Astorga & Pino 2011). Desde inicios de la Última Glaciación Llanquihue, hace c. 130,000 años, numerosos depósitos orgánicos discontinuos, distribuidos en la costa de Valdivia, Seno de Reloncaví y litoral nor-oriental de Chiloé, documentan la vegetación glacial. Los sedimentos orgánicos de edades interestadiales, lapsos relativamente más cálidos de la Glaciación Llanquihue, fechados en 85,000 cal. AP (MIS-5b) y entre 28,200 y 57,800 cal. AP (MIS- 3) (Kaiser *et al.* 2005, 2007), contienen indicadores polínicos de Bosque Subantártico, turberas y tundras magallánicas, asociados a poblaciones de grandes troncos fósiles de varias especies de Coníferas y de *Nothofagus* (Gómez *et al.* 2022; Abarzúa *et al.* 2020; Villagrán *et al.* 2004a, 2019; Heusser *et al.* 1999). Para el último máximo glacial (estadial MIS-2) fechado entre 26.000 y 18.000 cal AP, marcado por fuertes descensos de temperaturas y re-avances de glaciares, hay cuatro archivos palinológicos continuos, procedentes del norte de la Isla Grande de Chiloé y Araucanía, los cuales registran vegetación subantártica abierta y muy higrófila dominada por Tundras Magallánicas (Villagrán 1988; Heusser & Heusser 2006; Abarzúa *et al.* 2009). En general, las evidencias paleo-

ecológicas citadas muestran que, durante la última Glaciación Llanquihue, el componente subantártico de los bosques templado-lluviosos, tolerante a condiciones frío-lluviosas y regeneración en sitios abiertos, tuvo una distribución más amplia y continua en sitios de baja altitud y latitudes menores de la región templada de Chile, desde Chiloé a la Araucanía, esto es, hasta la transición subtropical-templada a los 39°S. En contraste, numerosos registros palinológicos del Tardiglacial y Holoceno (MIS-1) documentan la recolonización de este territorio por el elemento laurifolio característico de los bosques Valdiviano y Nordpatagónico, de requerimientos más calidófilos y limitado en su capacidad de regeneración en áreas abiertas (cfr. Villagrán, Abarzúa & Armesto 2019; Abarzúa *et al.* 2004; Villagrán 2001; Heusser *et al.* 1999).

Durante la última glaciación la expansión latitudinal hacia el norte de las comunidades de *Nothofagus* y Coníferas habría alcanzado la Depresión Intermedia de Chile Central, como lo atestigua el registro de polen del famoso sitio arqueológico de Laguna Taguatagua, 34°30' S (Heusser 1983). Entre 14,500 y 37,000 C¹⁴años AP (MIS- 2 y 3) se documenta vegetación arbórea subantártica, bajo condiciones frías y lluviosas, representada por la Conífera "lleuque" *Prumnopitys andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub. y "coihue" *Nothofagus* tipo *dombeyi* a (Phil.) Krasser, asociada a una abundante diversidad de algas y sedimentos indicadores de niveles lacustres elevados. En contraste, en Taguatagua se ha establecido una muy escasa presencia del elemento de bosque esclerófilo durante el Holoceno, lo que es concordante con otras evidencias palinológicas procedentes tanto de la costa de Chile Central como de Laguna de Aculeo, en la Depresión Intermedia, que muestran una contracción hacia el sur del área forestal durante el Holoceno temprano a medio (Villa-Martínez *et al.* 1997, 2003; Villagrán 1990). Recientemente, sobre la base de la comparación de diversos *proxys* paleo-ecológicos publicados, algunos ya comentados como Lagunas Tagua y Aculeo, Herrera-Ossandón *et al.* (2023) han sintetizado los cambios geo-climáticos acaecidos durante el último ciclo glacial-interglacial en Chile Central, entre 32° y 36°S. Estos autores, sobre la base de análisis geomorfológico y geocronológico, revisaron la dinámica de glaciares durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano en los Andes de Santiago (33° 50' S). Concluyeron que los depósitos de San Gabriel –1,300 m s. n. m. y fechados c. 46,000–36,000 C¹⁴ años AP (MIS-3)-, representan un prolongado avance de glaciares, con un descenso de c. 1200 m en la altitud de la línea de equilibrio (ELA); el proceso estaría activado por el aumento de las lluvias y las temperaturas frías imperantes en Chile Central durante las glaciaciones, períodos posiblemente asociados a la influencia incrementada de los vientos de Oeste de las latitudes medias durante el Pleistoceno, como lo postulara tempranamente

Caviedes (1972). Los depósitos de La Engorda (2,450–2,570 m s.n.m., fechados c. ~15,000–10,000 C¹⁴ años AP (MIS- 1 y 2) evidencian avances de glaciares vinculados a un incremento de la precipitación regional durante la transición de clima húmedo a árido en Chile Central, proceso asociado a una tendencia de calentamiento de las temperaturas oceánicas en el Pacífico suroriental y reducida insolación de verano.

Los antecedentes históricos muestran que la Cordillera de la Costa de Chile Central-Sur ha jugado un rol central en la mantención de la diversidad de especies y comunidades de los bosques templados durante las glaciaciones. Por otra parte, el notable cambio espacial de la vegetación durante los ciclos glacial-interglaciales ha modulado la estructura genética de las poblaciones actuales. En las dos últimas décadas se han publicado numerosos estudios filogeográficos centrados en especies subantárticas con mayor tolerancia relativa a las condiciones glaciales templado-frías de los bosques templado-lluviosos de Chile, *Nothofagus* y Coníferas (cfr. Villagrán, Abarzúa & Armesto 2019). Las evidencias obtenidas son concordantes con la paleo-distribución de la vegetación documentada por los archivos paleo-ecológicos revisados anteriormente para el último ciclo glacial en la región templada, entre Araucanía y Chiloé: expansión hacia latitudes y altitudes menores y consecuente mayor continuidad areal del componente subantártico hoy discontinuo habría incrementado la diversidad genética de las poblaciones, particularmente poblaciones de *Nothofagus* y Coníferas (Allnutt *et al.* 1999; Hasbún *et al.* 2016). Un efecto opuesto de reducción de la diversidad genética se observa en el examen filogeográfico de poblaciones de especies más termófilas, características del Bosque Valdiviano actual, como *Eucryphia cordifolia* y *Myrceugenia planipes*, resultados que concuerdan con una hipótesis de retracción glacial hacia refugios costeros entre las latitudes 39° y 40° S (Segovia *et al.* 2012, 2013).

En lo que respecta a los bosques subtropicales de Chile Central hay varios componentes arbóreos que hoy exhiben disyunciones, principalmente poblaciones de *Nothofagus* y Coníferas. De acuerdo a las evidencias palinológicas, estas disyunciones pueden interpretarse como huellas de las expansiones hacia el norte que experimentaron los integrantes más higrófilos durante las glaciaciones. Este es el caso de bosques deciduos dominados por el “coyam o roble blanco”, *Nothofagus macrocarpa* (A. DC.) F.M. Vázquez & R.A. Rodr., especie endémica chilena y la más boreal del género en Sudamérica, con densas poblaciones aisladas y discontinuas en las más altas cumbres de Cordillera de la Costa, como los Cerros La Campana, El Roble y Altos de Cantillana. De acuerdo a evidencias filogenéticas, *N. macrocarpa* es el grupo hermano de las especies del Bosque Deciduo Maulino, dominante en la interfase subtropical-templada en Chile,

como la “huala” *N. leonii*, un híbrido entre el “roble” *N. obliqua* (Mirb.) Oerst. y el “hualo” *N. glauca* (Phil.) Krasser. Ambos taxa constituyen el clado más recientemente diferenciado entre las especies deciduas chilenas del Subgénero Lophozonia (Azpilicueta *et al.* 2016). Es interesante destacar que el famoso naturalista Charles Darwin (1859) propuso una hipótesis glacial para explicar las actuales disyunciones de biota entre cimas montañosas del Hemisferio Norte: las poblaciones hoy aisladas en cimas podrían ser remanentes de las poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud y latitudes más bajas durante el avance de los hielos. Considerando la gran extensión latitudinal de Chile, recorrido longitudinalmente por dos cadenas montañosas, la hipótesis darwiniana adquiere significativa relevancia en la explicación de las disyunciones a lo largo y entre ambas cordilleras, uno de los rasgos biogeográficos más notables del territorio (Villagrán 2001, 2018; Villagrán & Armesto 2003).

Por su actual posición de borde sur de la Diagonal árida (DA), los bosques subtropicales de Chile central son especialmente sensibles a los cambios de las lluvias acaecidos durante los ciclos glacial-interglaciales, y sus cambios espaciales han afectado particularmente la estructura genética de las poblaciones actuales. Que la diversidad genética de las poblaciones esté estructurada latitudinalmente es uno de los resultados filogeográficos importantes, como sucede con *Legrandia concinna* (Phil.) Kausel (Myrtaceae), “luma del norte o luma blanca”, una especie rara del Bosque Deciduo Maulino perteneciente a un género monotípico, distribuido discontinuamente en la costa entre 35° 24' S y 36° 41' S (Martínez-Araneda *et al.* 2011). También entre las especies andinas de Coníferas, las poblaciones chilenas más boreales (32°39' S) del “ciprés de la Cordillera”, *Austrocedrus chilensis*, son las que exhiben la mayor variabilidad genética dentro del extenso rango actual de la especie a lo largo de la DA en los Andes de Chile y Argentina (32°- 44° S, Aparicio *et al.* 2010). Otro excelente ejemplo es la actual estructura genética del “peumo” *Cryptocarya alba*, la especie característica de la Alianza más húmeda del Bosque Esclerófilo, hoy distribuida a lo largo de toda la región subtropical con clima mediterráneo (32°-39° S). Los estudios filogeográficos (Segovia *et al.* 2013) muestran los más altos niveles de diversidad, tanto en número como en diversidad de haplotipos, en las poblaciones situadas en las dos regiones extremas de su rango: en el grupo de poblaciones nor-occidentales y en una población del rango sur-oriental andino de la especie. Este resultado ha sido atribuido a un ensanchamiento postglacial de la DA, que con dirección NW-SE cruza los Andes en Chile Central. El efecto de esta dinámica se expresaría en una retracción hacia el sur del área de distribución del peumo y las poblaciones situadas al norte de 33° S se habrían fragmentado y aislado

en quebradas húmedas del litoral. En concordancia con este proceso de fragmentación, las evidencias palinológicas muestran una intensificación de la aridez en Chile Central durante el Holoceno temprano a medio, asociada a una expansión del matorral semi-árido tanto en el litoral, entre 31° y 33° S (Villa & Villagrán 1997; Maldonado & Villagrán 2002, así como en el Valle Longitudinal y Andes de la región mediterránea, entre 33° y 35° S (Villa *et al.* 2003; Jenny *et al.* 2002; Villagrán 1990, 1995; Heusser 1983).

Indudablemente, las “islas” de vegetación más enigmáticas del territorio costero de Chile nor-Central son los “relictos de neblina”, fragmentos de vegetación higrófila inmersos en una matriz de matorrales xerófitos, los bosques más boreales de Chile aislados en cimas montañosas de las Alturas de Talinay (30°40' S, 450-700 m s.n.m.). La vegetación es dominada por el “olivillo” *Aextoxicon punctatum*, la “petrilla” *Myrceugenia correifolia* y el “canelo” *Drimys winteri*, entre los árboles, y una serie de epífitas, enredaderas, hierbas, hepáticas y musgos de sotobosque cuya distribución principal ocurre al sur de los 36° S (Troncoso *et al.* 1980; Villagrán & Armesto 1980; Villagrán *et al.* 2004b). Las variadas y numerosas Criptógamas que habitan los relictos, particularmente las Hepáticas epífilas, exhiben notables endemismos y las más amplias disyunciones geográficas del territorio chileno (Villagrán *et al.* 2004b; Villagrán 2020). En la actualidad los relictos persisten gracias al microclima que proporciona la condensación de las neblinas, cuando la topografía costera intercepta el manto de nubosidad de los estratocúmulos marinos. El aporte de hasta más de 1000 mm anuales de precipitación por neblinas en Alturas de Talinay compensaría el reducido aporte de las lluvias regionales, las cuales no sobrepasan promedios anuales de 200 mm, montos insuficientes para sostener comunidades forestales. El examen del ciclo anual de las neblinas muestra que los días nublados son máximos en primavera y mínimos en invierno. La variabilidad interanual de las frecuencias de neblinas en Fray Jorge exhibe signo opuesto a la variabilidad de las lluvias en Chile central: las frecuencias más altas ocurren con temperaturas superficiales del mar más frías y temperaturas del aire más cálidas que las normales, condiciones que fortalecen la inversión térmica y llevan a un manto de nubosidad estratocúmulo más persistente, escenario cercano a eventos “La Niña”. En contraste, las anomalías positivas de las precipitaciones en Chile nor-central asociadas a los eventos “El Niño” se relacionan a lapsos con menos neblina (Garreaud *et al.* 2008). Distinguidos botánicos han propuesto varias hipótesis sobre la generación de estos relictos, postulando tanto un origen glacial como terciario (Skottsberg 1950; Schmithüsen 1956). Algunos autores han examinado ambas hipótesis concluyendo que no son alternativas excluyentes. Si bien la flora de los

relictos corresponde a linajes que ocuparon el subtropical de Sudamérica durante el Neógeno, el aislamiento actual de la comunidad sería consecuencia del cambio climático de méxico a árido ocurrido durante los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno (Croizat 1962; Troncoso *et al.* 1980; Villagrán *et al.* 2004b; Villagrán 2020).

Las expansiones de rango durante el clima más húmedo imperante durante las glaciaciones, seguidas de fragmentación durante los interglaciales más cálidos y secos, explicarían las notables disyunciones de los rangos de distribución que exhiben hoy las comunidades relictas. Evidencias genéticas recientes son concordantes con una hipótesis explicativa glacial para su origen. Así por ejemplo, los estudios filogeográficos en poblaciones de “petrilla” *Myrceugenia correifolia* (Pérez *et al.* 2017), uno de los componentes principales de los relictos, muestran altos niveles de diversidad genética de las poblaciones y se registran tres grupos con un distintivo patrón latitudinal de divergencia genética: (i) Norte de 31,5° S, los dos núcleos más boreales aislados en cimas de cerros; (ii) Centro entre 32°-34° S; (iii) Sur, desde 34° a 35° S, el actual límite sur de la distribución de la especie. Se ha detectado una barrera genética a 31,5° S, separando los relictos de Fray Jorge y Talinay de las poblaciones restantes. Estos resultados sugieren una expansión hacia el norte del rango de *M. correifolia* durante las glaciaciones con la consiguiente mezcla genética entre poblaciones que estuvieron separadas durante los interglaciales. La inferencia demográfica sustenta un evento de mezcla a inicios del UMG, a los 31,000 años AP (MIS- 2), entre dos poblaciones que divergieron de una población antigua hace 139, 000 años atrás, durante el Penúltimo Interglacial (MIS 5e). La edad de mezcla genética corresponde a un período húmedo en Chile central-norte durante el último Máximo de la Glaciación Llanquihue (estadio isotópico MIS-2, 33 a 19 cal. kya). El análisis de la estructura genética muestra una segunda barrera a 33,5°S, separando al grupo del sur de las poblaciones centrales. Probablemente, este segundo resultado exprese la fragmentación y restricción hacia quebradas húmedas del núcleo central, y avances hacia el sur de la comunidad esclerófila, durante el período de máxima aridez del Holoceno temprano a medio, imperante en el litoral entre 31° y 33° S y ya comentada (Villa & Villagrán 1997; Maldonado & Villagrán 2002). En concordancia con estos resultados, otros estudios filogeográficos realizados en poblaciones de “olivillo” (*Aextoxicon punctatum*) y “canelo” (*Drimys winteri*), las otras dos especies arbóreas características de los relictos de neblina, revelan divergencia genética de las poblaciones más boreales hoy aisladas y una reducción de la diversidad genética hacia el sur (Núñez-Ávila & Armesto, 2006; Jara *et al.* 2002).

Finalmente, como ejemplo de disyunciones muy reciente,

es interesante destacar el caso de *Vachellia caven*, el “espino”, un arbolito característico de una extensa comunidad tipo Sabana que ocupa gran parte del Valle Longitudinal a lo largo de toda la región mediterránea de Chile. El espino es un árbol nativo de Sudamérica distribuido en Bolivia, Paraguay, Uruguay, Argentina, Chile y Brasil y exhibe disyunción transandina, con rangos al este y al oeste de los Andes. El complejo *Vachellia caven* incluye distintas variedades entre las cuales solamente *V. caven* var. *caven* se distribuye en Chile y es compartida con Argentina. En la búsqueda de una potencial área fuente de las poblaciones chilenas se examinan algunos rasgos morfológicos y el grado de diferenciación de nicho de los rangos andinos oeste y este de la variedad *caven*, con el propósito de estimar cuándo y dónde ambos nichos se sobreponen en la geografía pasada (Velasco Saragoni 2023; Velasco *et al.* 2023). De acuerdo a los resultados, se refuta la hipótesis de dispersión a larga distancia para explicar el patrón de disyunción transandina de la variedad, sea vía hidrocoría o dispersión biótica por ñandú y/o guanaco. Se propone como la explicación más parsimoniosa una introducción a Chile relativamente reciente y por humanos a Chile, con mediación de tribus indígenas.

SINTESIS

1. Durante el Paleoceno/Eoceno las floras del Sur de Sudamérica estuvieron pobladas por selvas lluviosas mega- y mesotermas con alta diversidad de Angiospermas asociadas a Coníferas y Cryptógamas. Las paleofloras registran una importante proporción de los actuales elementos biogeográficos característicos de los actuales bosques templado-lluviosos del Cono Sur de Sudamérica y de los bosques subtropicales de Chile Central. Desde el Eoceno medio y Oligoceno temprano se produce un reemplazo progresivo de las comunidades de bosques megatermales no estacionales hacia meso- y microtermales dominados por *Nothofagus* y Coníferas, en concordancia con la marcada tendencia de enfriamiento climático que caracteriza el período.
2. Las evidencias filogenéticas y el abundante registro fósil de improntas foliares, polen, madera y estructuras reproductivas, procedentes principalmente de la Patagonia Argentina y Antártica, sustentan la hipótesis de una expansión de linajes desde latitudes templadas al este de Sudamérica hacia el nor-oeste, sea Chile central-sur –como *Nothofagus*, *Aextoxicon*, *Gayella*, *Lomatia*, *Eucryphia*, *Caldcluvia*- y/o Andes tropicales, como *Drimys*, *Weinmannia*, *Embothrium*, *Podocarpus*, entre otros.
3. Durante el Mioceno Temprano a Medio se desarrolla en Chile Central una Paleoflora Subtropical de carácter más moderno asociada al aumento de las temperaturas globales imperantes durante el óptimo climático del período, cuando los Andes aún no alcanzaban las elevaciones actuales. La mezcla de elementos biogeográficos observados en la flora Subtropical Neógena constituiría un primer desarrollo de la llamada *Provincia Chilena*, una formación de bosques descendiente de los arcaicos linajes de raíz gondwánica que poblaban el sur de Sudamérica durante el Cretácico-Paleógeno, ya extinguidos en la Patagonia argentina, pero perdurando aislados y relictuales en Chile central-sur, con un fuerte componente de géneros monotípicos hoy endémicos de este territorio.
4. A partir del Mioceno superior, la interacción de una serie de factores tectónico-climáticos, como incremento de la tasa de levantamiento andino, robustecimiento del Anticiclón Subtropical del Pacífico Oriental y vigorización de la surgencia de aguas frías asociada a la Corriente fría de Humboldt, determinan el rasgo biogeográfico más característico del Cono Sur de Sudamérica, la Diagonal Árida del continente. (DA). A este escenario se asocian a una serie de procesos evolutivo-biogeográficos como diferenciación del Elemento Neotropical de los bosques chilenos, fragmentación de los bosques subtropicales del Mioceno del Cono Sur, disyunciones en la distribución de los géneros principales, y expansión de formaciones xéricas a lo largo de la Diagonal Árida. Se discuten las disyunciones geográficas con el Neotrópico de árboles característicos del Bosque Esclerófilo de Chile Central como son los casos de los géneros *Myrceugenia*, *Escallonia*, *Azara*, *Vasconcellea*, *Porlieria*, y otros taxa que exhiben discontinuidades geográficas a nivel supragenérico, como *Jubaea/Cocoseae* y *Archidasphyllum/ Barnadesioideae*.
5. Diversas evidencias paleo-ecológicas y filogeográficas documentan un notable cambio del paisaje vegetal asociado a los distintos procesos geo-climáticos que modularon el escenario de Chile central-sur durante el último ciclo glacial-interglacial del Pleistoceno, Durante la última glaciación, desde el litoral nor-oriental de Chiloé hasta el Valle Longitudinal de Chile Central (33°-42° S), se registra prevalencia de Bosque Subantártico templado-frío, turberas y tundras magallánicas, asociadas a poblaciones de grandes troncos fósiles y madera de varias especies de Coníferas y de *Nothofagus*. Las actuales poblaciones boreales y disyuntas de las especies de estos grupos, en los Andes y en las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile Central, y de otras como *Lomatia*, *Hydrangea*, y más, pueden interpretarse como remanentes de las expansiones hacia el norte que experimentaron los integrantes más higrófilos de los

bosques templado-lluviosos durante las glaciaciones.

6. Los antecedentes filogeográficos sugieren que las poblaciones litorales del Bosque esclerófilo, como *Myrceugenia*, *Aextoxicon*, *Cryptocarya*, *Legrandia*, habrían experimentado expansiones de su rango hacia Chile Central-norte durante la última glaciación. En contraste, la intensificación de la aridez en Chile Central durante el Holoceno temprano a medio estaría asociada a una fragmentación y retracción hacia el sur del bosque esclerófilo y expansión del matorral semi-árido tanto en el litoral, entre 30° y 33° S, así como en el Valle Longitudinal y Andes de la región mediterránea, entre 33° y 35° S.

AGRADECIMIENTOS

LFH agradece a FONDECYT 1221214. CV agradece a los colegas y amigos: Alejandro Troncoso, Gabriela Hässel, Juan Armesto, Rodrigo Villa, Anita Abarzúa, Antonio Maldonado, Ricardo Segovia, Cecilia Pérez, Karsten Garleff, Calvin Heussner y co-autor Felipe Hinojosa, por sus importantes contribuciones que han incidido significativamente en el entendimiento de la complejidad biogeográfica de los bosques chilenos.

REFERENCIAS

- Abraham De Vázquez, E.M., Garleff, K., Liebricht, H., Regairaz, A.C., Schäbitz, F., Squeo, F.A., Stingl, H., Veit, H., Villagrán, C. 2000. Geomorphology and Paleoecology of the Arid Diagonal in Southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie* SH1: 55-61.
- Abarzúa, A.M., Villagrán, C., Moreno, P.I. 2004. Deglacial and postglacial climate history in east-central Isla Grande de Chiloé, southern Chile (43°S). *Quaternary Research* 62: 49-59.
- Abarzúa, A.M., Dillehay, T.D., Mäusbacher, R., Pino, M. 2009. Late Quaternary climatic and cultural reconstructions in Araucanian Chilean Region. Chapter 2. En: *Respuestas ambientales a cambios climáticos y culturales en la Región de la Araucanía, Chile*. Tesis Doctoral. Abarzúa, A.M. Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Abarzúa, A.M., Martel-Cea, A., Hidalgo, B., Vega, R., Pino, M. 2020. Vegetación y Clima durante el MIS-5 en la costa Valdiviana. p. 64. LXII Reunión Anual Sociedad Biología de Chile, Valdivia.
- Aceituno, P. 1993. Elementos del clima en el altiplano sudamericano. *Revista Geofísica (IPGH)* 44: 37-55.
- 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* 8: 975-987.
- Aparicio, A.G., Pastorino, M.J., Gallo, L. 2010. Genetic variation of early height growth traits at the xeric limits of *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Austral Ecology* 35: 825-836.
- APG IV The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Astorga, G., Pino, M. 2011. Fossil leaves from the last interglacial in Central-Southern Chile: Inferences regarding the vegetation and paleoclimate. *Geologica Acta* 9: 45-54.
- Azpilicueta, M.M., El Mujtar, V.A., Gallo, L.A. 2016. Estudio de la hibridación a nivel molecular en bosques de *Nothofagus* spp. en Lagunas de Epulauquen, Argentina. *Bosque* 37: 591-601.
- Bacon, C.D., Velasquez-Puentes, F.J., Hinojosa, L.F., Schwartz, T., Oxelman, B., Pfeil, B., Arroyo, M.T.K., Wanntorp, L., Antonelli, A. 2018. Evolutionary persistence in *Gunnera* and the contribution of southern plant groups to the tropical Andes biodiversity hotspot. *PeerJ* 6: e4388.
- Barfuss, M.H.J., Murillo, J. 2012. Phylogenetic relationships in *Myrceugenia* (Myrtaceae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 764-776.
- Barreda, V., Palazzesi, L. 2007. Pagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: Origin of Arid-Adapted Floras. *The Botanical Review* 73: 31-50.
- Barreda, V.D., Palazzesi, L., Pujana, R.R., Panti, C., Tapia, M.J., Fernández, D.A., Noetinger, S. 2021. The Gondwanan heritage of the Eocene-Miocene Patagonian floras. *Journal of South American Earth Sciences* 107: 103022.
- Barreda, V.D., Guler V., Palazzesi, L. 2008. Late Miocene continental and marine palynological assemblages from Patagonia. *Developments in Quaternary Sciences* 11: 343-350.
- Barreda, V., Anzótégui, L.M., Prieto, A.R., Aceñolaza, P., Bianchi, M.M., Borromei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G.A., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G.R., Lutz, A.I., Mancini, M.V., Mautino, L.R., Ottone, E.G., Quattrocchio, M.E., Romero, E.J., Zamaloa, M.C., Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios de las Angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 11 Ameghiniana* 50º aniversario: 173-191. Buenos Aires.
- Barreda, V., Encinas, A., Hinojosa, L.F. 2011. Polen y esporas de la Formación Navidad, Neógeno de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 341-355.
- Beier, B.A. 2003. Phylogeny and Taxonomy of Subfamily Zygophylloideae (Zygophyllaceae) with Special Reference to the Genus *Fagonia*. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and*

- Technology 898. Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala.
- Berry, E.W. 1938. Tertiary Flora from the Río Pichileufú, Argentina. Geological Society of America Special Papers 12: 1-149.
- Böhnert, T., Weigend, M., Merklinger, F.F., Quandt, D., Luebert, F. 2020. Historical assembly of Zygophyllaceae in the Atacama Desert. *Frontiers of Biogeography* 12.3: e45197.
- Brea, M., Zucol, A.F., Iglesias, A. 2012. Fossil plant studies from late Early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude*. Chapter 7: 104-128. In: Vizcaíno, S., Kay, R.F, Bargo, M.S. (Eds.) *Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.
- Brea, M., Iglesias, A., Wilf, P., Moya, E. 2021. First South American record of Winteroxylon, Eocene of Laguna del Hunco (Chubut, Patagonia, Argentina): New link to Australasia and Malesia. *International Journal of Plant Sciences* 182(3): 185-197.
- Cabrera, A.L., Willink, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía Organización de los Estados Americanos (OEA) N°13, Washington D.C., 120 pp.
- Carta, A., Peruzzi, L., Ramírez-Barahona, S. 2022. A global phylogenetic regionalization of vascular plants reveals a deep split between Gondwanan and Laurasian. *New Phytologist* 233: 1494-1504.
- Carvalho, F., Renner, S.S. 2014. The phylogeny of the Caricaceae. In: Ming, R., Moore, P.H. (Eds.) *Genetics and Genomics of Papaya*. Chapter 5. pp. 81-92. Springer.
- Caviedes, C. 1972. Paleoclimatology of the Chilean litoral. *The Iowa Geographer Bulletin*, 9: 8- 4.
- Caviedes, C., Paskoff, R. 1975. Quaternary Glaciations in the Andes of North-Central Chile. *Journal of Glaciology* 14: 155-170.
- Croizat, L. 1962. On the age of the floras of Fray Jorge and Talinay in Chile. *Revista Universitaria* 47: 57-61.
- Crisp, M.D., Trewick, S.A., Cook, L.G. 2011. Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 66-72.
- Darwin, Ch. 1859. *El Origen de las Especies*. Tomo II, Parte 3a. Capítulo XI, Distribución geográfica, pp. 99-102.
- Darwin, Ch. 1839. *Voyages of the adventure and Beagle*. Volume III. Journal and Remarks, Chapter XVIII: Northern Chile and Perú. Colburn, London.
- Denton, G.H., Lowell, T.V., Moreno, P.I., Andersen, B.G., Schluchter, C. 1999. Geomorphology, stratigraphy, and radiocarbon chronology of Llanquihue Drift in the area of the Southern Lake District, Seno Reloncaví, and Isla Grande de Chiloé, Chile. *Geografiska Annaler. Series A. Physical Geography* 81: 167-229.
- Dibán, M.J., Hinojosa, L.F. 2024. Testing the Tropical Niche Conservatism Hypothesis: Climatic Niche Evolution of *Escallonia Mutis ex L. F.* (Escalloniaceae). *Plants* 13:133.
- Donoghue, M.J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 11549-11555.
- Engelhardt, H. 1891. Ueber Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 16: 629-692.
- Engelhardt, H. 1905. Bemerkungen zu chilenischen Tertiärpflanzen. *Abhandlungender Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis in Dresden*, p: 69-82.
- Flynn J, Charrier R, Croft Da, Gans Pb, Herriott Tm, Wertheim J, 2008 Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 26: 412-423.
- Ferreira, Pdl., Antonelli, A., Groppo, M. 2021. Touch me carefully: a step towards understanding morphological diversity in the South American spiny sunflowers (Compositae, Barnadesioideae). *Phytotaxa* 518: 109-142.
- Ferreira, Pdl., Saavedra, M., Groppo, M. 2019. Phylogeny and circumscription of *Dasyphyllum* (Asteraceae: Barnadesioideae) based on molecular data with the recognition of a new genus, *Archidasyphyllum*. *PeerJ* 7: e6475.
- Gallaghera, S.J., Wadeb, B., Qianyuc, L., Holdgatea, G.R., Bownb, P., Korasidisa, V.A., Howie, S., Houbene, A.J.P., MCGowranf, B., Allang, T. 2020. Eocene to Oligocene high paleolatitude neritic record of Oi-1 glaciation in the Otway Basin southeast Australia. *Global and Planetary Change* 191: 103218.
- Gandolfo, M., Wilf, P. 2013. Lista de plantas de la Laguna del Hunco. <http://bhorth.bh.cornell.edu/histology/taxonesLH.html>
- Garziona, C.M., Hoke, G.D., Libarkin, J.C., Withers, S., Macfadden, B.M., Eiler, J., Ghosh, P., Mulch, A. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304-1307.
- Garreaud, R., Barichivich, J., Christie, D.A., Maldonado, A. 2008. Interannual variability of the coastal fog at Fray Jorge relict forests in semiarid Chile. *Journal of Geophysical Research* 113: 1-16.
- Garreaud, R.D. 2009. The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences* 22: 3-11.
- Garreaud, R.D., Falvey, M. 2008. The coastal winds off western subtropical South America in future climate scenarios. *International Journal of Climatology* 29: 543-554.
- Garreaud, R.D., Vuille, M., Compagnucci, R., Marengo, J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281: 180-195.
- Garleff, K., Stingl, H. (Eds.) 1998. *Landschaftsentwicklung, Paläoökologie und Klimageschichte der Ariden Diagonaler Südamerikas im Jungquartär*. *Bamberger Geographische Schriften*, Heft 15, Bamberg, Germany. 401 pp.

- Garleff, K., Schäbitz, F., Stingl, H., Veit, H. 1991. Jungquartäre Landschaftsentwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 359-394.
- Gayó, E., Hinojosa, L.F., Villagrán, C. 2005. On the persistence of Tropical Paleoflora in central Chile during the Early Eocene. *Review of Paleobotany & Palynology* 137: 41-50.
- Gómez, G.A., García, J.L., Villagrán, C., Lüthgens, C., Abarzúa, A.M. 2022. Vegetation, glacier, and climate changes before the global last glacial maximum on the Isla Grande de Chiloé, southern Chile (42° S). *Quaternary Science Reviews* 276: 107301.
- Gonzalez, C.C., Gandolfo, M.A., Zamaloa, M.C., Cúneo, N.R., Wilf, P., Johnson, K.R. 2007. Revision of the Proteaceae Macrofossil Record from Patagonia, Argentina. *The Botanical Review* 73: 235-266.
- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society American Bulletin* 112: 1091-1105.
- Grimsson, F., Grimm, G.W., Potts, A.J., Zetter, R., Renner, S.S. 2018. A Winteraceae pollen tetrad from the early Paleocene of western Greenland, and the fossil record of Winteraceae in Laurasia and Gondwana. *Journal of Biogeography* 45: 567-581.
- Gruenstaedl, M., Urtubey, E., Jansen, R.K., Samuel, R., Barfuss, M.H.J., Stuessy, T.F. 2009. Phylogeny of Barnadesioideae (Asteraceae) inferred from DNA sequence data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 572-587.
- Gutierrez, N.M., Hinojosa, L.F., Le Roux, J., Pedroza, V. 2013. Evidence for an Early-Middle Miocene age of the Navidad Formation (central Chile): Paleontological, paleoclimatic and tectonic implications. *Andean Geology* 40: 66-78.
- Hasbun, R.J., González, J.M., Iturra, C., Fuentes-Arce, G., Alarcón, D., Ruiz, E. 2016. Using Genome-Wide SNP Discovery and Genotyping to Reveal the Main Source of Population Differentiation in *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. in Chile. *International Journal of Genomics* 6: 1-10.
- Herrera-Ossandón, M.J., Easton, G., Antinao, J.L., Forman, S.L. 2023. Quaternary glacier advances in the Andes of Santiago, central Chile, and paleoclimatic implications. *Frontiers in Earth Science* 11:1192812.
- Heusser, C.J. 1983. Quaternary pollen record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1432.
- Heusser, C.J., Heusser, L.E., Lowell, T.V. 1999. Paleoecology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue Glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler* 81: 231-284.
- Heusser, C.J., Heusser, L.E. 2006. Submillennial palynology and palaeoecology of the last glaciation at Taiquemó (~50,000 cal yr, MIS 2-4) in southern Chile. *Quaternary Science Review* 25: 446-454.
- Hinojosa, L.F. 1996. Estudio paleobotánico de dos taofloras terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima terciario de Austrosudamérica. Master Tesis Universidad de Chile, 157 pp., Santiago.
- Hinojosa, L.F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras Cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115.
- Hinojosa, L.F., Villagrán, C. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225-239.
- Hinojosa, L.F., Villagrán, C. 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217(1):1-23.
- Hinojosa, L.F., Pérez, M.F., Rougier, D., Villagrán, C., Armesto, J.J. 2015. Legados Históricos de la Vegetación de Bosque en Chile. pp. 123-138. En: Montecinos, V., Orlando, J. (Eds) *Ciencias Ecológicas 1983-2013. Treinta años de investigaciones chilenas*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 345 pp.
- Hinojosa, L.F., Gaxiola, A., Perez, M.F., Carvajal, F., Campano, M.F., Quattrocchio, M., Nishida, H., Uemura, K., Yabe, A., Bustamante, R., Arroyo, M.T.K. 2016. Non-congruent fossil and phylogenetic evidence on the evolution of climatic niche in the Gondwana genus *Nothofagus*. *Journal of Biogeography* 43: 555-567.
- Hooker, J.D. 1866. Lecture on the insular floras. Delivered before the British association for the advancement of science at Nottingham, August 27, 1866. L. Reeve & Co., London. 36 pp.
- Hollin, J.T., Schilling, D.H. 1981. Late Wisconsin - Weichselian mountain glaciers and small ice caps. In: Denton, G., Hughes, T.J. (Eds.) *The last great ice sheets*. Wiley, New York.
- Hooghiemstra, H. 1984. Vegetational and Climatic History of the High Plain of Bogotá, Colombia: A Continuous Record of the Last 3.5 Million Years. *Dissertationes Botanicae*, Band 79. J Cramer, Germany. 368 pp.
- Husen Van, C. 1967. Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Freiburger Geographische Hefte* 4: 1-113.
- Jara, P., Squeo, F., Hershkovitz, M. 2002. Divergencia genética en *Drimys* (canelo) en Chile, mediante análisis con RAPD. *Biological Research* 35: R-54.
- Jaramillo, C., Cardenas, A. 2013. Global Warming and Neotropical Rainforests: A Historical Perspective. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 41: 741-766.
- Jenny, B., Valero-Garcés, B.I., Villa-Martínez, R., Urrutia, R., Geyh, M., Veit, H. 2002. Early to Mid-Holocene aridity in central Chile and the southern westerlies: The Laguna Aculeo

- record (34 S). *Quaternary Research* 58: 1-11.
- Jud, N.A., Gandolfo, M.A., Iglesias, A., Wilf, P. 2018 Fossil flowers from the early Palaeocene of Patagonia, Argentina, with affinity to Schizomerieae (Cunoniaceae). *Annals of Botany* 121: 431-442.
- Kaiser, J., Lamy, F., Hebbeln, D. 2005. A 70-kyr sea surface temperature record off southern Chile (Ocean Drilling Program Site 1233). *Paleoceanography and Paleoclimatology* 20: 1-15.
- Kaiser, J., Lamy, F., Arz, H.W., Hebbeln, D. 2007 Variability of sea surface temperatures off Chile and the dynamics of the Patagonian Ice Sheet during the last glacial period based on ODP Site 1233. *Quaternary International* 161: 77-89.
- Kårehed, J. 2001. Multiple origin of the tropical forest tree family Icacaceae. *Journal of Botany* 88: 2259-2274.
- Karol, K.G., Suh, Y., Schatz, G.E., Zimmer, E.A. 2000. Molecular evidence for the phylogenetic position of *Takhtajania* in the Winteraceae: inference from nuclear ribosomal and chloroplast gene spacer sequences. *Annals of Missouri Botanical Gardens* 87: 414-432.
- Kooyman, R.M., Wilf, P., Barreda, V.D., Carpenter, R.J., Jordan, G.J., Sniderman, J.M.K., Allen, A., Brodribb, T.J., Crayn, D., Feild, T.S., Laffan, S.W., Lusk, C.H., Rossetto, M., Weston, P.H. 2014. Paleo-Antarctic rainforest into the modern old world tropics: The rich past and threatened future of the "southern wet forest survivors". *American Journal of Botany* 101: 2121-2135.
- Lawver, L.A., Gahagan, L.M. 2003. Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 198: 11-37.
- Liu, Y., Xu, X., Dimitrov, D., Pellissier, L., Borregaard, M.K., Shrestha, N., Su, X., Luo, A., Zimmermann, N.E., Rahbek, C., Wan, Z. 2023. An updated floristic map of the world. *Nature Communications* 14: 2990.
- Lörch, M., Mutke, J., Weigend, M., Luebert, F. 2021. Historical biogeography and climatic differentiation of the *Fulcaldea-Archidasyphyllum-Arnaldoa* clade of Barnadesioideae (Asteraceae) suggest a Miocene, aridity-mediated Andean disjunction associated with climatic niche shifts. *Global and Planetary Change* 201: 103495.
- Maldonado, A., Villagrán, C. 2002. Paleoenvironmental Changes in the Semiarid Coast of Chile (~32°S) during the Last 6200 cal Years Inferred from a Swamp-Forest Pollen Record. *Quaternary Research* 58: 130-138.
- Marlow, J.R., Lange, C.B., Wefer, G., Rosell-Mele, A. 2000. Upwelling Intensification as Part of the Pliocene-Pleistocene Climate Transition. *Science* 290: 2288-2291.
- Marquín, X., Lohmann, L.G., Faria Salatino, M.L., Salatino, A., González, F. 2009. Generic relationships and dating of lineages in Winteraceae based on nuclear (ITS) and plastid (rpS16 and psbA-trnH) sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 435-449.
- Martínez Araneda, C., Premoli, A.C., Echeverría, C., Thomas, P., Hechenleitner, P. 2011. Flujo génico restringido en poblaciones fragmentadas de *Legrandia concinna*, una Myrtaceae amenazada endémica del centro-sur de Chile. *Bosque* 32: 30-38.
- Meerow, A.W., Noblick, L., Salas-Leiva, D.E., Sanchez, V., Ortega, J.F., Jestrow, B., Nakamura, K. 2014. Phylogeny and historical biogeography of the cocosoid palms (Arecaceae, Arecoideae, Cocoseae) inferred from sequences of six WRKY gene family loci. *Cladistics* 31: 509-534.
- Montenegro-Urbina, P.N. 2018. Evolución del nicho climático y de rasgos funcionales en el género neotropical disyunto *Azara Ruiz & Pav.* Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago.
- Muñoz-Schick, M., Moreira-Muñoz, A., Villagrán, C., Luebert, F. 2000. Caracterización florística y pisos de vegetación en los Andes de Santiago, Chile Central. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 49: 9-50.
- Miller, A. 1976. The climate of Chile. In: *Schwerdtfeger, W. (Ed.) World Survey of Climatology, Vol. 12, Climates of Central and South America.* pp. 113-145. Elsevier, Amsterdam.
- Murillo, J., Ruiz-P, E., Landrum, L.R., Stuessy, T.F., Barfuss, M.H.J. 2012. Phylogenetic relationships in *Myrceugenia* (Myrtaceae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 764-776.
- Murillo, J., Stuessy, T.F., Ruiz-P, E. 2016. Explaining disjunct distributions in the flora of southern South America: evolutionary history and biogeography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Journal of Biogeography* 43: 979-990.
- Nishida, M., Nishida, H., Nasa, T. 1988. Anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile V. *Botanical Magazine Tokyo* 101: 293-309.
- Nix, H. 1991. An environmental analysis of Australian rainforests. In: *Werren, G. Kershaw, P. (Eds.) The rainforest legacy, Australian National Rainforest Study, Vol. 2,* pp. 1-26, Australian Government Publishing Service, Canberra.
- Núñez-Ávila, M., Armesto, J. 2006. A relict islands of the temperate rainforest tree *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) in semi-arid Chile: genetic diversity and biogeographic history. *Australian Journal of Botany* 54: 733-743.
- Oberdorfer, E. 1960. *Pflanzensoziologische Studien in Chile.* Verlag von J. Cramer, Weinheim. 208 pp.
- Palazzesi, L., Barreda, V. 2012. Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature Communications* 3:1294.
- Pandey, M., Pant, N. Ch., Arora, D., Gupta, R. 2021. A review of Antarctic ice sheet fluctuations records during Cenozoic and its cause and effect relation with the climatic conditions. *Polar Science* 30: 100720.
- Pastorino, M.J., Gallo, L.A. 2002. Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the

- Andean-Patagonian Forest. *Journal of Biogeography* 29: 1167-1178.
- Pérez, C., Villagrán, C. 1985. Distribución de abundancias de especies en bosques relictos de la zona mediterránea de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 157-170.
- Pérez, F., Hinojosa, L.F., Peralta, G., Montenegro, P., Irarrazabal, C., Cossio, M. 2017. Genetic patterns of *Myrceugenia correifolia*, a rare species of fog-dependent forests of Mediterranean Chile: Is it a climatic relict? *Frontiers in Plant Science* 8: 1097.
- Pillon, Y., Hopkins, H.C.F., Maurin, O., Epitawalage, N., Bradford, J., Rogers, Z.S., Baker, W.J., Forest, F. 2021. Phylogenomics and biogeography of Cunoniaceae (Oxalidales) with complete generic sampling and taxonomic realignments. *American Journal of Botany* 108: 1181-1200.
- Pinaya-Díaz, J.L., Pitman, N.C.A., Cruz, F.W., Akabane, T.K., Sanz Lopez, M. Del C., Pereira-Filho, A.J., Grohman, C.H., Santos Reis, L., Ferreira Rodrigues, E.S., Ceccantini, G.C.T., De Oliveira, P.E. 2024. Humid and cold forest connections in South America between the eastern Andes and the southern Atlantic coast during the LGM. *Scientific Reports* 14: 2080.
- Pujana, R.R., Aramedia, I., Cuitiño, J.I., García Massini, J.L., Mirabelli, S.L. 2015. A new megafloora (fossil woods and leaves) from the Miocene of southwestern Patagonia. *Ameghiniana* 52: 350-366.
- Pujana, R.R., Wilf, P., Gandolfo, M.A. 2020. Conifer wood assemblage dominated by *Podocarpaceae*, early Eocene of Laguna del Hunco, central Argentinean Patagonia. *PhytoKeys* 156: 81-102.
- Pujana, R.R., Bostelmann Torrealba, J.E., Ugalde, R., Riquelme, M.P. 2022. Fossil woods from the Pato Raro Heights, Patagonia National Park, Aysén, Chile: A new paleobotanical assemblage at the Oligocene climate transition. *Review of Palaeobotany and Palynology* 309: 104814.
- Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A., Hinojosa, L.F., Jaramillo, C. 2013. Quantitative analysis of Cenozoic palynofloras from Patagonia, southern South America. *Palynology* 37: 246-258.
- Rech, J.A., Currie, B.S., Michalski, G., Cowan, A.M. 2006 Neogene climate change and uplift in the Atacama Desert, Chile. *Geology* 34(9): 761-764.
- Romero, E.J. 1978. Paleoecología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15:209-227.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Ruiz, E., Toro, T., Crawford, D.J., Stuessy, T.F., Negritto, M.A., Baeza, C., Becerra, J. 2008. Relaciones filogenéticas entre las especies chilenas de *Drimys* (Winteraceae), basadas en sus secuencias y eventos de inserción/delección. *Gayana Botánica* 65: 220-228.
- Ruiz, D.P., Brea, M., Raigemborn, M.S., Matheos, S.D. 2017. Conifer woods from the Salamanca Formation (early Paleocene), Central Patagonia, Argentina: Paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 76: 427-445.
- Sandoval, C.A., Yabe, A., Nishida, H., Hinojosa, L.F. 2024. Climate and vegetation of the Miocene of Tierra del Fuego: Filaret Formation. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 39: e2023PA004770.
- Sauquet, H., Ho, S.Y.W., Gandolfo, M.A., Jordan, G.J., Wilf, P., Cantrill, D.J., Bayly, M.J., Bromham, L., Brown, G.K., Carpenter, R.J., Lee, D.M., Murphy, D.J., Sniderman, J.M.K., Udovicic, F. 2012. Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: The case of *Nothofagus* (Fagales). *Systematic Biology* 61: 289-313.
- Schmithüsen, J. 1956. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.
- Segovia, R.A., Pérez, M.F., Hinojosa, L.F. 2012. Genetic evidence for glacial Refugia of the temperate tree *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae) in southern South America. *American Journal of Botany* 99: 121-129.
- Segovia, R.A., Hinojosa, L.F., Pérez, M.F. 2013. Comparative phylogeography of two key species from southern South American forests. Capítulo 1, 26-57. Tesis para optar al Grado de Doctor en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Scher, H.D., Martin E. 2006. Timing and Climatic Consequences of the Opening of Drake Passage. *Science* 312: 428-430.
- Skotsberg, C. 1950. Apuntes sobre la flora y vegetación de Frai Jorge (Coquimbo, Chile). *Acta Horti Gothoburgensis* 18: 91-184.
- Swenson, U., Nylinder, S., Marticorena, A., Thulin, M., Lepschi B. 2022. Phylogenetic position and reinstatement of *Gayella* (Sapotaceae), a monotypic genus endemic to Chile with an Eocene origin in continental Australia. *Taxon* 72: 1-15.
- Tang, K., Matsunaga, K., Atkinson, B. 2022. Crown group Lauraceae in the Late Cretaceous: new evidence from fossil flowers. The annual conference Botany Alaska 2022.
- Thomas, N., Bruhl, J.J., Ford, A., Weston, P.H. 2014. Molecular dating of Winteraceae reveals a complex biogeographical history involving both ancient Gondwanan vicariance and long-distance dispersal. *Journal of Biogeography* 41: 894-904.
- Thulin, M., Marticorena, A., Swenson, U. 2021. Molina's species of *Lucuma*: neotypifications and nomenclatural implications. *Gayana Botánica* 78(2): 162-171.
- Troncoso, A., Villagrán, C., Muñoz, M. 1980. Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Frai Jorge

- (Coquimbo, Chile). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 117-152.
- Troncoso, A., Romero, E.J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. In: Fortunato, R., Bacigalupo, N. (Eds.) Proceedings of the Congreso Latinoamericano de Botánica, N° 6. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Troncoso, A., San Martín, J. 1999. Presencia del Género *Escallonia* (Magnoliopsida, Escalloniaceae) en el Terciario de Chile Central. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural 48: 29-36.
- Troncoso, A., Suárez, M., De La Cruz, R., Palma-Heldt, S. 2002. Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. Revista Geológica de Chile 29: 113-135.
- Utteridge, T.M.A., Rustiami, H. 2022. Out of New Guinea? Two new species of *Zygogynum* (Winteraceae) extend the genus west of Lydekker's and Wallace's Lines. Kew Bulletin 77: 759-771.
- Vasconcelos, T.N.C., Proença, C.E.B., Ahmad, B., Aguilar, D.S., Aguilar, R., Amorim, B.S., Campbell, K., Costa, I.R., De-Carvalho, P.S., Faria, J.E., Giaretta, A., Kooij, P.W., Lima, D.F., Mazine, F.F., Peguero, B., Prenner, G., Santos, M.F., Soewarto, J., Wingler, A., Lucas, E.J. 2017. Myrteae phylogeny, calibration, biogeography and diversification patterns: Increased understanding in the most species rich tribe of Myrtaceae. Molecular Phylogenetics and Evolution 109: 113-137.
- Velasco-Saragoni, N. 2023. Ecological and functional differentiation in a plant species with disjunct distribution: morphology, niche and role of *Acacia caven* at west and east of the Andes. Double PhD thesis, University of Groningen-Universidad de Chile, Groningen, The Netherlands.
- Velasco, N., Andrade, N., Smit, C., Bustamante, R. 2023. Climatic niche convergence through space and time for a potential archaeophyte (*Acacia caven*) in South America. Nature Scientific Reports 13: 9340.
- Vicuña Mackenna, B. 1877. Ensayo histórico sobre el Clima de Chile. Imprenta del Mercurio, Valparaíso. Edición de 1970 de la Editorial Francisco de Aguirre 16, Colección Vicuña Mackenna 2, Buenos Aires, Santiago de Chile, 399 pp.
- Villa-Martínez, R., Villagrán, C. 1997. Historia de la vegetación de bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. Revista Chilena de Historia Natural 70: 391-401.
- Villa-Martínez, R., Villagrán, C., Jenny, B. 2003. The last 7500 cal yr B.P. of westerly rainfall in Central Chile inferred from a high-resolution pollen record from Laguna Aculeo (34°S). Quaternary Research 60: 284-293.
- Villagrán, C. 1988. Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: palynological evidence from Northern Isla Grande de Chiloé, Chile. Quaternary Research, 30: 304-314.
- Villagrán, C. 1990. Palynological evidence for increased aridity in the central Chilean coast during the Holocene. Quaternary Research 34: 198-207.
- Villagrán, C. 1995. Quaternary History of the Mediterranean Vegetation of Chile. Pages 3-20. En: Arroyo, M.T.K, Zedler, P.H., Fox, M.D. (eds) Biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile. Springer New York, NJ.
- 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 74:793-803, 2001.
- Villagrán, C. 2018. Biogeografía de los bosques subtropical-templados del sur de Sudamérica. Hipótesis históricas. Magallania 46:27-48.
- Villagrán, C. 2020. Historia biogeográfica de las Briófitas de Chile. Gayana Botánica 77: 73-114.
- Villagrán, C., Armesto, J.J. 1980. Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona central con el bosque del sur de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 37: 87-101.
- Villagrán, C., Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. Revista Chilena de Historia Natural 70: 241-267.
- Villagrán, C., Hinojosa, L.F. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. Capítulo 33: 551-577 EN: "Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines" (Jorge Llorente Bousquets & Juan J. Morrone, Editores). Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México, Jiménez Editores, México. 577 pp.
- Villagrán, C., Armesto, J.J. 2003. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. In: Smith-Ramírez, C., Armesto, J.J., Valdovinos, C. (Eds.) Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Villagrán, C., Riveros, M., Villaseñor, R.Y., Muñoz, M. 1980. Estructura florística y fisionómica de la vegetación boscosa de la Quebrada de Córdoba (El Tabo), Chile Central. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile) 13: 71-91.
- Villagrán, C., León, A., Roig, F.A. 2004a. Paleodistribución del alerce y ciprés de las Guaitecas durante períodos interestadiales de la Glaciación Llanquihue: provincias de Llanquihue y Chiloé, Región de Los Lagos. Revista Geológica de Chile 31: 133-151.
- Villagrán, C., Armesto, J.J., Hinojosa, L.F., Cuvertino, J., Pérez, C., Medina, C. 2004b. El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. Capítulo 1: 3-43. En: Squeo, F.A., Gutiérrez, J.R., Hernández, I.R. (Eds.) Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Ediciones Universidad de La

- Serena, La Serena, Chile.
- Villagrán, C., Marticorena, C., Armesto, J.J. 2007. Flora de las Plantas Vasculares de Zapallar. Revisión ampliada e ilustrada de la obra de Federico Johow. Editorial Puntángelos y Fondo Editorial UMCE, Chile.
- Villagrán, C., Abarzúa, A.M., Armesto, J.J. 2019. Nuevas evidencias paleobotánicas y filogeográficas de la historia Cuaternaria de los bosques subtropical-templados de la Cordillera de la Costa de Chile. Capítulo 1: 3-21. En: Smith-Ramírez, C., Squeo, F.A. (Eds.) Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile. Editorial Universidad de Los Lagos, Valdivia.
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 639-644.
- Wilf, P., Cúneo, R., Johnson, K.R., Hicks, J.F., Wing, S.L., Obradovich, J.D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. 2003. *Science* 300: 122-125.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer, B.S., Maria, A., Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634-650.
- Wilf, P., Little, S.A., Iglesias, A., Zamaloa, M., Gandolfo, M.A., Cúneo, R., Johnson, K.R. 2009. *Papuacedrus* (Cupressaceae) in Eocene Patagonia: A new fossil link to Australasian Rainforests. *American Journal of Botany* 96: 2031-2047.
- Wilf, P., Singer, B., Zamaloa, M., Johnson, K. 2010. Early Eocene 40 Ar/ 39 Ar Age for the Pampa de Jones plant, Frog, and Insect Biota (Huitrera Formation, Neuquén Province, Patagonia, Argentina). *Ameghiniana* 47: 207-216.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zapata, F. 2013. A Multilocus Phylogenetic Analysis of *Escallonia* (Escalloniaceae): Diversification in Montane South America. *American Journal of Botany* 100: 526-545.

Received: 04.03.2025

Accepted: 19.05.2025