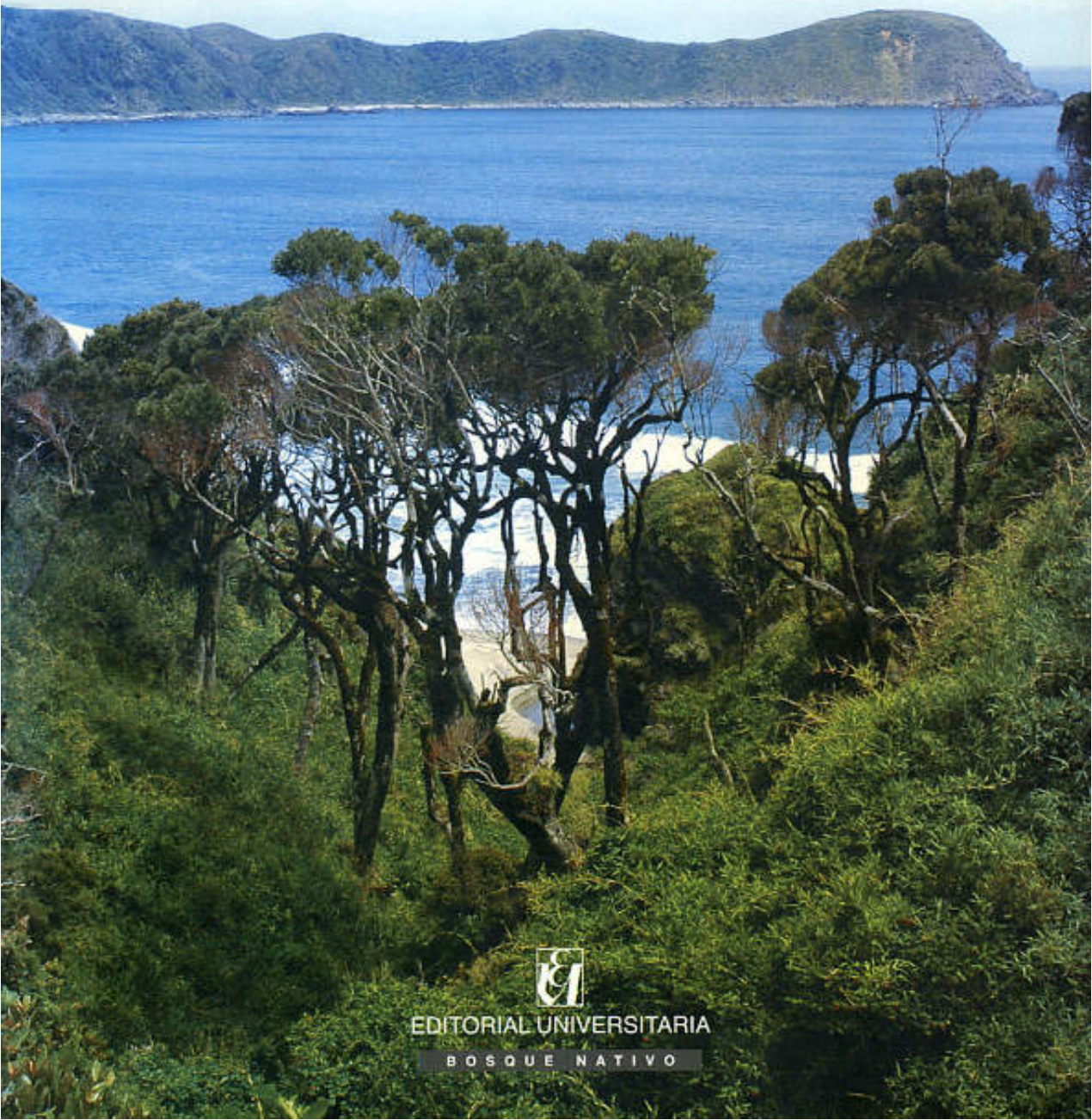
CECILIA SMITH-RAMÍREZ • JUAN J. ARMESTO • CLAUDIO VALDOVINOS

Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile



EDITORIAL UNIVERSITARIA
BOSQUE NATIVO

© 2005, CECILIA SMITH-RAMÍREZ., JUAN J. ARMESTO
Inscripción Nº 146.510, Santiago de Chile.

Derechos de edición reservados para todos los países por
© EDITORIAL UNIVERSITARIA, S.A.
María Luisa Santander 0447. Santiago de Chile.

editor@universitaria.cl

Ninguna parte de este libro, incluido el diseño de la portada,
puede ser reproducida, transmitida o almacenada, sea por
procedimientos mecánicos, ópticos, químicos o
electrónicos, incluidas las fotocopias,
sin permiso escrito del editor.

ISBN 956-11-1777-0

Texto compuesto en tipografía *Berling 11/13*

Se terminó de imprimir esta
PRIMERA EDICIÓN,
de 1.000 ejemplares,
en los talleres de Imprenta Slesianos S.A.
General Gana 1486, Santiago de Chile,
en mayo de 2005.

FOTOGRAFÍA DE PORTADA
Pablo Necochea

www.universitaria.cl

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

Cecilia Smith-Ramírez, Juan J. Armesto, Claudio Valdovinos
(Editores)

Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile

EDITORIAL UNIVERSITARIA

Agradecimientos

Agradecemos a todos los autores y coautores de capítulos por la generosidad de dar su tiempo en la preparación de sus trabajos, a cada uno de los numerosos revisores externos, a Sandra Claros y Bárbara Saavedra por su enorme apoyo en la edición del Libro, a Claudia Papic por su ayuda en la organización final del material, a Carmen Tobar por sus hermosos dibujos de abejas, a Eugenio Naranjo por la digitalización y retoque de imágenes, a Cecilia Fernández por la elaboración de parte de los dibujos y esquemas. Nuestros agradecimientos a todas las personas que prestaron sus fotos: Ariel Camousseight, Emma Elgueta, Iván Díaz, Nicolás García, Angélica González, Pablo Guerrero, Bladimir López, Gonzalo Medina, Steve Morello, Andrés Morya Hinojosa, Juan Carlos Ortiz, Luisa Ruz, Bárbara Saavedra, Jaime Solervicens y Rodrigo Vásquez. En especial nuestros agradecimientos a Luisa Ruz por tener la paciencia de elaborar dos veces los esquemas de abejas. Finalmente, agradecemos a los autores que aportaron con trabajos para este libro, pero que debido a problemas de enfoque de las temáticas finalmente no pudieron ser incluidos. Este libro ha sido preparado y publicado gracias al aporte del Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), The Nature Conservancy (TNC), Centro Milenio para estudios avanzados en ecología e investigación en biodiversidad P99-103-F ICM, Proyecto Biocores, INCO-DC programa IV contrato ICA 4-CT-2001-10095, Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Proyecto FONDECYT - FONDAP 1501-0001, la Sociedad de Ecología de Chile, el Programa de Biodiversidad "Abate Molina" de la Universidad de Chile y el proyecto GEF/CONAMA/PNUD en su versión PDF-B: "Conservación de la Biodiversidad en la Ecorregión del Bosque Templado Valdiviano".

Esta publicación cuenta con el financiamiento especial del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB) de la Pontificia Universidad Católica de Chile, proyecto FONDECYT-FONDAP 1501-0001 (Programa 3).

ÍNDICE

Agradecimientos 7

Índice 9

Listado de autores 25

Presentación del libro 31
Opening words
Cecilia Smith-Ramírez, Juan J. Armesto, Christian González y Bárbara Saavedra

UNIDAD I 35
MARCO GEOMORFOLÓGICO-CLIMÁTICO DE LA CORDILLERA DE LA COSTA DEL CENTRO-SUR DE CHILE 37

1. La Cordillera de la Costa: caracterización físico-ambiental y regiones morfoestructurales 39
Physical characterization and morpho-structural regions of the Coastal Range
María Mardones
Abstract 39
Introducción 39
La homogeneidad litológica y el predominio de los relieves de falla 40
Origen de las morfoestructuras y las herencias orogénicas y morfoclimáticas 42
Una barrera al drenaje fluvial y a las acumulaciones andinas 44
Pérdida de suelos en la Cordillera de la Costa 45
Regiones morfoestructurales de la Cordillera de la Costa 48
Conclusiones 58
Glosario 59

2. Bioclimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile 60
Bioclimates of the Coastal Range in south-central Chile
Federico Luebert y Patricio Pliscoff
Abstract 60
Introducción 60
Métodos 61
Clasificación bioclimática 61

Bioclimas 61
Temperaturas y termotipos 62
Continentalidad 62
Precipitación y ombrotipos 65
Evapotranspiración potencial y balance hídrico 66
Pisos o zonas bioclimáticas 67
Bioclima mediterráneo pluviestacional-oceánico 67
Bioclima templado hiperoceánico 68
Factores explicativos climáticos 70
Discusión 71
Anexo 1. Conceptos, variables e índices bioclimáticos utilizados para definir los bioclimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile 73

UNIDAD 2 75
HISTORIA Y BIOGEOGRAFÍA 77

3. Flora del cono sur de América en el Mesozoico 79
Flora of southern South America during the Mesozoic
Marcelo Leppe
Abstract 79
Introducción 79
El Mesozoico: marco general 79
El Triásico en Chile centro-sur 80
Cretácico superior en Chile centro-sur 82
Conclusiones 85

4. Relaciones entre la flora Terciaria del sur de Sudamérica y los bosques actuales de la Cordillera de la Costa de Chile central: fisionomía foliar y fitogeografía 86
Relationships between the Tertiary flora of southern South America and the contemporary forests of the central Chilean Coastal Range: foliar physiognomy and phytogeography
Luis F. Hinojosa
Abstract 86
Introducción 86
Métodos 89
Análisis fisionómico-foliar 89
Morfología foliar y reconstrucción paleoclimática 90
Análisis de elementos fitogeográficos 92
Resultados 92
Relación fisionomía foliar-clima 92
Distribución de las floras en los vectores ambientales 93
Análisis de elementos fitogeográficos de la flora actual 96
Discusión 97

Fisionomía foliar moderna y fósil 97
Elementos fitogeográficos 97
Conclusiones 98

5. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile 99
Historical phytogeography of the Chilean Coastal Range
Carolina Villagrán y Juan J. Armesto
Abstract 99
Introducción 99
Singularidades de la distribución actual de la vegetación de la Cordillera de la Costa 100
Diagonal Árida y aislamiento de la flora de la costa Pacífica de Sudamérica 100
Formaciones aisladas en cimas de cerros 101
Disyunciones Cordillera de la Costa-Andes 103
Concentración de la riqueza de especies 104
Endemismos y disyunciones en la costa Pacífica 105
Los efectos de las glaciaciones del Cuaternario 106
Desplazamientos de zonas climático-vegetacionales 106
Antecedentes palinológicos de sitios bajos de la Región de Los Lagos 107
Registros polínicos de las cimas de la Cordillera de la Costa, Región de los Lagos 108
Un modelo de la dinámica histórica en la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur 110
Inferencias del modelo 111
Consecuencias biológicas 112
Áreas de refugios bióticos 112
Evidencias genéticas 112
Implicancias para la conservación 115

Recuadro 1. Refugios para la biodiversidad: ¿pueden encontrarse fuera de la Cordillera de la Costa? 117
Biodiversity refugia: can they be found outside the Coastal Range?
Andrea Premoli

6. Área, exposición y caracterización florística del bosque relicto de Fray Jorge, Coquimbo, Chile 120
Area, aspect, and floristic characterization of the relict Fray Jorge forest, Coquimbo (Chile)
Francisco A. Squeo, Gina Arancio, José E. Novoa
Abstract 120
Introducción 120
Métodos 123
Sitio de estudio 123
Fotointerpretación y sistema de información geográfica 123
Establecimiento de parcelas de muestreo y mediciones 123

Resultados y discusión 124
Área del bosque 124
Exposiciones preferentes 124
Superficie y perímetro de los bosquetes 125
Composición florística 127
Asociación entre especies 128
Incendios 130
Consecuencias para planes de conservación/restauración 130
Anexo 1: Taxa vegetales y hongos presentes bajo dosel en el bosque de Fray Jorge, IV Región, Coquimbo 132

Recuadro 2. Conservación de la avifauna de los bosques relictos del Norte Chico y su relación con los bosques costeros Valdivianos 134
Conservation of the avian species assemblage of relict forests of north-central Chile and its relationship to Valdivian coastal forests
Cintia Cornelius, Sharon Reid y Pablo A. Marquet

UNIDAD 3 139
BIODIVERSIDAD EN LA CORDILLERA DE LA COSTA DEL CENTRO-SUR DE CHILE 141

7. Diversidad fitoplanctónica de los lagos nahuelbutanos (Chile central) 146
Phytoplancton diversity of Nahuelbuta lakes (central Chile)
Oscar Parra, Claudio Valdovinos, Silvia Basualto y Roberto Urrutia
Abstract *146*
Introducción 146
Diversidad fitoplanctónica de los lagos nahuelbutanos 148
Métodos 148
Resultados 149
Laguna Chica de San Pedro 154
Laguna Grande de San Pedro 155
Laguna Quiñenco 156
Lago Lanalhue 156
Lago Lleu-Lleu 157
Análisis comparativo 157

8. Musgos de la Cordillera de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue: consideraciones ecológicas y lista de especies 159
Mosses of the coastal range of Valdivia, Osorno and Llanquihue: ecological considerations and list of species
Juan Larraín
Abstract 159
Introducción 159
Ecología de las briófitas 160
Métodos 161

Resultados 162
Anexo 1. Catálogo de musgos de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue 164

9. Vegetación y diversidad florística en la Cordillera de la Costa de Chile central (34° 44'-35° 50' S) 178
Vegetation and floristic diversity in the Coastal Range of central Chile (34° 44'-35° 50' S)
José San Martín
Abstract *178*
Introducción 178
Diversidad vegetacional 179
Formaciones de bosque 179
Bosques nativos caducifolios 179
Bosques nativos siempreverdes 182
Formaciones de matorral 184
Formaciones vegetales exóticas 184
Diversidad florística y su estado de conservación 185
Gomortega keule 188
Anexo 1. Lista de la flora autóctona y alóctona de las formaciones de bosque y matorrales de la costa de la VII Región y norte de la VIII. 189

10. Diversidad vegetal en humedales costeros de la Región de la Araucania 197
Plant diversity in coastal wetlands of the Arauco Region
Enrique Hauenstein, Marcos González, Fernando Peña-Cortés y Andrés Muñoz-Pedreros
Abstract 197
Introducción 197
Caracterización de algunos tipos de humedales 198
Clasificación de humedales del área estudiada 200
Flora 202
Vegetación 202
Potencialidades y amenazas de estos ecosistemas 205

11. Asociaciones vegetales de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos 206
Floristic associations of the coastal range in the Chilean Lake district
Carlos Ramírez y Cristina San Martín
Abstract 206
Introducción 206
Aproximación fitosociológica 207
Descripción de la vegetación costera 207
Formaciones boscosas 207
Bosque esclerófilo 208
Bosques caducifolios templados 208
Bosque higrófilo templado 210
Bosque de coníferas 212

Bosques pantanosos 213
Formaciones arbustivas (matorrales) 214
Matorrales nativos 214
Matorrales secundarios 215
Formaciones de praderas antropogénicas 216
Formaciones de dunas 218
Formación de turberas 219
Formación de marismas 220
Formación palustre pantanosa 221
Flora de cavernas 222
Conservación de la flora regional 222
Lobelia bridgesii 224

12. Flora de cuatro Reservas Nacionales en la Cordillera de la Costa de la VII Región (35° - 36° S), Chile, y su papel en la protección de la biodiversidad regional 225
Flora of four Biological Reserves in the Coastal Range of the VII Región (35° - 36° S) and their relevance for the conservation of regional biodiversity
Mary T.K. Arroyo, Oscar Matthei, Melica Muñoz-Schick, Juan J. Armesto, Patricio Pliscoff, Fernanda Pérez y Clodomiro Marticorena
Abstract 225
Introducción 225
Métodos 227
Resultados 228
Flora de la Cordillera de la Costa, 35°-36° S 228
Flora de las áreas protegidas 229
Discusión 232
Anexo 1. Especies de plantas vasculares que se encuentran en una o más unidades del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado en la Cordillera de la Costa, 35°-36° S. 235

13. Flora vascular de la Cordillera de la Costa en la Región del Biobío: riqueza de especies, géneros, familias y endemismos 245
Vascular flora of the Coastal Range of the Biobío Region: richness of species, genera, families, and endemisms
Lohengrin A. Cavieres, Maritza Mihoc, Alicia Marticorena, Clodomiro Marticorena, Carlos M. Baeza y Mary T.K. Arroyo
Abstract 245
Introducción 245
Impresiones de los exploradores botánicos Ruiz y Pavón en la zona de Concepción, en el siglo XVIII 246
Vegetación 247
Patrones florísticos 248
Endemismo 250
Discusión 250

14. Patrones de riqueza y distribución de la flora vascular en la Cordillera de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue, Chile 253
Distribution and species richness patterns of the vascular flora in the Coastal Range of Valdivia, Osorno and Llanquihue, Chile
Cecilia Smith-Ramírez, Patricio Pliscoff, Sebastián Teillier y Elizabeth Barrera
Abstract 253
Introducción 253
Métodos 254
Resultados y discusión 256
Riqueza florística, esfuerzo de muestreo y extinciones 256
Formas de vida 257
Distribución histórica de la riqueza de especies 258
Distribución actual de la riqueza de especies 259
Diversidad y singularidad de las formaciones de vegetación a nivel local 259
Conclusiones 262
Anexo 1. Lista de especies de plantas vasculares de la Cordillera de la Costa, de las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue (Chile) 263

Recuadro 3. *Aextoxicon punctatum*, el tique u olivillo 278
Cecilia Smith-Ramírez, Juan J. Armesto, Juan Rodríguez, Álvaro G. Gutiérrez, Duncan Christie y Mariela Núñez

Recuadro 4. Historia natural de la enredadera endémica *Berberidopsis corallina* 284
Natural history of Berberidopsis corallina, Chilean endemic vine
Cecilia Smith-Ramírez, Bernardita Campillo, Juan Luis Célis-Díez y Martin Gardner

15. Moluscos terrestres y dulceacuícolas del la Cordillera de la Costa chilena 292
Terrestrial and freshwater mollusks of the Chilean Coastal range
Claudio Valdovinos, Viviana Olmos y Carolina Moya
Abstract 292
Introducción 292
Moluscos de la Cordillera de la Costa chilena 294
Estado de conservación 294

16. Crustáceos del género Aegla (Decapoda: Anomura) en la Cordillera de la Costa: su importancia para la conservación de la biodiversidad de aguas continentales en Chile 307
Crustaceans of the genus Aegla (Decapoda: Anomuta) in the Chilean Coastal Range: their relevance for the conservation of aquatic biodiversity in Chile
Carlos G. Jara 307
Abstract 307
Introducción 307
Clave para el reconocimiento taxonómico de las especies de Aegla del centro-sur de la Cordillera de la Costa chilena 309

Aegla concepcionensis 310
Aegla expansa 312
Aegla bahamondei 313
Aegla cholchol 315
Aegla spectabilis 316
Aegla manni 318
Aegla hueicollensis 320
Relaciones filogenéticas, zoogeográficas y estado de conservación 321

17. Diversidad y endemismo de Cleridae (Coleoptera) del Parque Nacional Nahuelbuta 324
Diversity and endemism of Cleridae (Coleoptera) in Nahuelbuta National Park
Jaime Solervicens
Abstract 324
Introducción 324
Clave para el reconocimiento de los géneros de Cleridae (insecta) del Parque Nacional Nahuelbuta, VIII Región, Chile 325
Diversidad de cléridos del Parque Nacional Nahuelbuta 328
Distribución geográfica 330
Origen biogeográfico de las especies 333
Convergencia faunística 334

Recuadro 5. Descripción y nuevas relaciones filogenéticas de *Neopylus nahuelbutensis* Solervicens,1989 (Coleptera: Cleridae: Enopliinae) 336
Description and new phylogenetic relations of Neopylus nahuelbutensis Solervicens, 1989 (Coleoptera: Cleridae: Enopliinae)

18. Patrones de diversidad de Chrysomelidae (Insecta-Coleoptera) en la Cordillera de la Costa de Chile central y sur 340
Diversity patterns of Chrysomelidae (Insecta-Coleoptera) in the Coastal Range of central and southern Chile
Viviane Jerez
Abstract 340
Introducción 340
Diversidad faunística 344
Comparación entre La Campana y Nahuelbuta 345
Zoogeografia 347
Discusión 348
Anexo 1: Matriz de presencia/ausencia de 44 especies de Crisomélidos presentes en 45 cuadrículas distribuidas en el área comprendida entre el Parque Nacional La Campana y Cordillera de Nahuelbuta, en la Cordillera de la Costa, Chile central.
Cladograma de áreas para la Cordillera de la Costa del sur de Chile entre 32° - 39° S, basado en la presencia/ausencia de especies en 45 cuadrículas 350

19. Diversidad de dipteros en la Cordillera de la Costa de Chile 352
Dipteran diversity in the Chilean Coastal Range
Christian R. González y Sixto Coscarón
Abstract 352
Introducción 352
Diptera de la Cordillera de la Costa y áreas adyacentes 353
Discusión 357
Anexo 1. Riqueza de especies de Diptera presentes en la Cordillera de la Costa desde los 35° S al sur de Chile y zonas adyacentes 359

20. Las abejas de la Cordillera de Nahuelbuta 369
Bees of the Nahuelbuta Range (Chile)
Luisa Ruz y Felipe Vivallo
Abstract 369
Introducción 369
Clave para las especies de abejas de la Cordillera de Nahuelbuta 372
Aspectos sistemáticos y biológicos de las especies de Nahuelbuta 378
Familias y especies más representativas 378
Andrenidae 378
Apidae 380
Colletidae 384
Halictidae 386
Megachilidae 386
Relevancia de la relación abeja-planta para la conservación de la biodiversidad 387

Recuadro 6. Los phasmidos de la Cordillera de la Costa 389
Phasmids of the Coastal Range
Ariel Camousseight

21. Peces de agua dulce de la Cordillera de la Costa 392
Fresh-water fishes of the Chilean Coastal Range
Evelyn Habit y Pedro Victoriano
Abstract 392
Introducción 392
Ictiofauna de la Cordillera de la Costa 394
Ensambles de peces de cuencas de origen costero 394
Ensambles de peces de zonas bajas (potamales) de los ríos andinos 398
Ensambles de peces de las zonas de estuarios 400
Ensambles de sistemas lénticos costeros 402
Estado de conservación de los peces de la Cordillera de la Costa 403

22. Visión sinóptica de la biodiversidad acuática y ribereña del lago Budi 407
A brief account of aquatic and riparian biodiversity of Lake Budi

Claudio Valdovinos, David Figueroa, Fernando Peña-Cortés, Enrique Hauenstein, Basilio Guíñez y Viviana Olmos
Abstract 407
Introducción 407
Caracterización general del ecosistema acuático 408
Biodiversidad acuática y ribereña 408
Flora 409
Invertebrados 412
Vertebrados 413
Estado de conservación de la cuenca 417

23. Fauna íctica de la cuenca del río Bueno: relevancia de los afluentes en la conservación de especies nativas 418
Fish fauna of the Río Bueno watershed: relevance of tributaries in the central depression and Coastal Range for the conservation of native fishes
Doris Soto e Iván Arismendi
Abstract 418
Introducción 418
Métodos 420
Resultados 420
Caracterización de los ríos 420
Riqueza y abundancia 421
Discusión 425

24. Anfibios y reptiles de la Cordillera de Nahuelbuta 427
Amphibians and reptiles of the Nahuelbuta Range, Chile
Juan C. Ortiz y H. Ibarra-Vidal
Abstract 427
Introducción 427
Anfibios 429
Distribución 430
Reptiles 432
Distribución 433
Hábitats 435
Conservación 436
Discusión y perspectivas 438

25. Anfibios y reptiles de los bosques de la Cordillera de la Costa (X Región, Chile) 441
Amphibians and reptiles of Coastal Range forests, Chile
Marco A. Méndez, Eduardo R. Soto, Fernando Torres-Pérez y Alberto Veloso
Abstract 441
Introducción 441

Métodos 442
Resultados 442
Anfibios 442
Reptiles 447
Pristidactylus torquatus 448
Comentarios Finales 449
Anexo 1. Localidades muestreadas y especies de anfibios y reptiles registrados en la Cordillera de la Costa (X Región, Chile) 450

Recuadro 7. El aporte de observaciones de terreno y del análisis genético para la conservación de *Rhinoderma darwinii* en Chile 452
Contribution of field observations and genetic analysis to the conservation of Darwin's frog (Rhinoderma darwinii) in Chile
Martha L. Crump y Alberto Veloso

26. Historia natural, diversidad y conservación de las aves en bosques de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos, Chile 456
Natural history, diversity and conservation of forest birds in Coastal Range of the Lake district, Chile
Iván A. Díaz
Abstract 456
Introducción 456
Historia de las aves del bosque chileno 459
Ecología de las aves del bosque 460
Diversidad y abundancia de las aves de bosques en la Cordillera de la Costa 462
Conservación de las aves del bosque 466

27. Aves del bosque de Chiloé: diversidad, amenazas y estrategias de conservación 468
Forest birds of Chiloé: diversity, threats and conservation strategies
Mary F. Willson, Kathryn E. Sieving y Toni L. De Santo
Abstract 468
Introducción 468
Diversidad de aves en el bosque chilote 469
Amenazas a la diversidad de aves de bosque 472
Mitigando las amenazas 474

28. El concón (*Strix rufipes*) y su hábitat en los bosques templados australes 477
Habitat of Strix rufipes in temperate rain forests of southern Chile
David R. Martínez
Abstract 477
Introducción 477
Sistemática, morfología y distribución 478
Actividad y canto 479
Hábitat, abundancia poblacional y alimentación 480
Los strigiformes en la mitología vernácula austral 483

29. Aves de los humedales costeros de la zona de Concepción y alrededores 485
Birds of coastal wetlands of Concepción and adjacent areas
Angélica González y Pedro Victoriano
Abstract 485
Introducción 485
Caracterización de los humedales costeros en el radio urbano de las intercomunas Concepción-Talcahuano-San Pedro 486
Caracterización de la avifauna de humedales 489
Relaciones entre la estructura del hábitat y las características de los ensambles de aves de humedales 494
Anexo 1. Lista de órdenes, familias, géneros y especies de las aves presentes en los humedales de la costa de la Región de Biobío, Chile 496

30. Distribución del cisne de cuello negro en Chile y su dependencia de los hábitats acuáticos de la Cordillera de la Costa 498
Distribution of black necked swans in Chile and their dependence on aquatic habitats in the Coastal Range
Roberto P. Schlatter
Abstract 498
Introducción 498
Distribución del cisne de cuello negro en la zona central-sur chilena 499
Fluctuación numérica y sus causas 501
Importancia de humedales a lo largo de la Cordillera de la Costa 503

31. Estrategia regional para la conservación del huillín (*Lontra provocax*) en Chile 505
A regional approach to the conservation of the southern river otter (Lontra provocax) in Chile
Gonzalo Medina-Vogel
Abstract 505
Introducción 505
Ecología del huillín 507
Alimentación 507
Hábitat 508
Densidad y capacidad de desplazamiento del huillín 508
Reproducción 509
Relaciones interespecíficas, enfermedades y contaminación 510
Disminución histórica del huillín 510
Conservación a escala regional 511
La escala del problema 511
Problema legal 512
Plan de Acción 513
Protocolo rápido para selección de sitios 514

32. Cambios en el ensamble de micromamíferos durante la sucesión secundaria en un bosque costero de Valdivia, Chile 516

Successional changes of a small mammal assemblage in a coastal forest of Valdivia, Chile
Roberto Murúa, Luz González y Mireya Briones
Abstract 516
Introducción 517
Métodos 518
Resultados 519
Vegetación 519
Micromamíferos 524
Micromamíferos y su hábitat 525
Discusión 526
Vegetación 527
Micromamíferos 529
Conclusiones 531

Recuadro 8. Micromamíferos en fragmentos de bosque maulino y plantaciones de pino aledañas 532
Small mammals in remnants of Maulino forest and adjacent Monterrey pine plantations
Bárbara Saavedra y Javier A. Simonetti

Recuadro 9. Diversidad trófica de aves rapaces y mamíferos carnívoros en la Cordillera de la Costa 537
Trophic diversity of avian and terrestrial predators in the Chilean Coastal Range
Jaime Rau, Andrés Muñoz-Pedreros y David R Martínez

Recuadro 10. Presencia y densidad de pumas (*Puma concolor*) en dos localidades de la Cordillera de la Costa del sur de Chile 539
Presence and density of pumas (Puma concolor) in two localities of Coastal Range of southern Chile

Recuadro 11. Monito del monte (*Dromiciops gliroides*), fósil viviente y único marsupial gondwánico del orden Microbiotheria 541
Dromiciops gliroides, living fossil and the only representative of the Gondwanan Order Microbiotheria
Jaime E. Jiménez

Recuadro 12. El enigmático zorro de Darwin 544
The mysterious Darwin's fox
Jaime E. Jiménez

Recuadro 13. Pudú (*Pudu puda*): el ciervo más pequeño del mundo 547
Pudu puda, the world's smallest deer
Jaime E. Jiménez

UNIDAD IV 551
ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN 553

33. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras 555
Fragmentation and regeneration dynamics of the Maulino forest: present status and future prospects
Ramiro O. Bustamante, Javier A. Simonetti, Audrey A. Grez y José San Martín
Abstract 555
Introducción 555
Prediciendo la dinámica del bosque mediante matrices markovianas 558
Métodos 559
Composición y estructura 559
Estructura futura del bosque 561
Consecuencias 563

34. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epígeos 565
The importance of small fragments of Maulino forest for the conservation of epigeous beetles
Audrey A. Grez
Abstract 565
Introducción 565
Métodos 566
Resultados 567
Abundancia y diversidad de coleópteros en fragmentos y bosque continuo 567
Riqueza de especies a escala de paisaje 569
Discusión 572

35. Conservación de la güiña (*Oncifelis guigna*) en bosques fragmentados de la Cordillera de la Costa de Chile central 573
Conservation of Oncifelis guigna (Felidae) in fragmented forests of the central Chilean Coastal Range
Gerardo Acosta-Jamett y Javier A. Simonetti
Abstract 573
Introducción 573
Métodos 574
Resultados y discusión 574

36. Depredación de nidos en bordes de bosque en una Reserva Nacional de la Cordillera de la Costa de la Región del Maule 578
Predation on bird nests in forest edges of a National Reserve of the Coastal Range of the Maule Region
Pablo M. Vergara

Abstract 578
Introducción 578
Métodos 579
Resultados y discusión 581
Anexo 1. Especies de aves y altura sobre el suelo en que nidifican en la Reserva Nacional Los Queules, VII Región, Chile 584

37. Ecología del paisaje rural de la isla de Chiloé: diversidad de especies de aves en fragmentos de bosques nativos 585
Ecology of the countryside of Chiloé Island: avian species diversity in native forest fragments
Juan J. Armesto, Mary F. Willson, Iván Díaz y Sharon Reid
Abstract 585
Introducción 586
Predicciones 587
Área de estudio y métodos 589
Predicción 1: Composición de especies y distribución de abundancias en hábitats fragmentados 593
Predicción 2: Abundancia de especies menos móviles 594
Predicción 3: Efecto barrera 594
Predicción 4: Conectividad y tamaño poblacional efectivo 595
Discusión y conclusiones 596
Anexo 1. Especies de aves presentes en bosques fragmentados 599

38. Los ecosistemas de las plantaciones de pino de la Cordillera de la Costa 600
Plantation ecosystems in the Coastal Range
Cristián F. Estades y Martín A. Escobar
Abstract 600
Introducción 600
Las plantaciones de pino como ecosistema artificial 602
Las comunidades biológicas en las plantaciones de pino 605
Plantas vasculares 606
Artrópodos 609

Aves 612
El futuro del ecosistema de las plantaciones de pino 614

39. Propuestas de conservación de los bosques nativos en la Cordillera Costera del Maule y Biobío (VII y VIII Regiones) 617
The native forests of the coastal ranges of Maule and Biobío: a conservation proposal
Héctor Ibarra-Vidal, César Sepúlveda, Dámaso Saavedra y Edison Maldonado
Abstract 617
Introducción 617
Esfuerzo para conservar los bosques nativos 618

Grupo A: Áreas Legalmente Protegidas 619
Grupo B: Áreas Protegidas Privadas 622
Grupo C: Áreas boscosas con reconocimiento científico y público, sin protección legal 623
Grupo D: Áreas Boscosas por explorar 626
La comuna: unidad de trabajo para conservar los bosques nativos 626
Una invitación a empresas y grupos ambientalistas 627
Propuesta de una estrategia para conservar los bosques nativos costeros 628
Estrategia regional 628

40. Conservación de la Cordillera de la Costa: un desafío urgente en la Ecorregión Valdiviana 632
Conservation of the Coastal Range: an urgent challenge for the Valdivian Eco-region
Jaime Cavelier y David Tecklin
Abstract 632
Introducción 632
Estado de conservación de la Ecorregión Valdiviana 633
Presiones y amenazas 634
Limitaciones para la conservación 636
Oportunidades 640
Una visión de conservación para la Cordillera de la Costa 640
Anexo 1. Ecuaciones usadas en el modelo de amenazas a los bosques de la Cordillera de la Costa, ecorregión valdiviana, Chile. 641

CONCLUSIONES

41. Estado del conocimiento y conservación de los ecosistemas de la Cordillera de la Costa: síntesis y perspectivas 645
Current knowledge and conservation status of Coastal Range ecosystems: synthesis and prospects
Cecilia Smith-Ramírez, Juan J. Armesto y Bárbara Saavedra
Abstract 645
Biodiversidad y endemismo 645
Estado de conservación y perspectivas 647

BIBLIOGRAFÍA

LISTADO DE AUTORES

GERARDO ACOSTA-JAMETT, Departamento Patrimonio Silvestre, Corporación Nacional Forestal. Región del Biobío. Chillán, Chile.

GINA ARANCIO, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena. La Serena, Chile.

IVÁN ARISMENDI, Laboratorio de Ecología Acuática, Instituto de Acuicultura. Núcleo Científico Milenio FORECOS. Universidad Austral de Chile.

JUAN J. ARMESTO, Fundación Senda Darwin, cmeb, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Centro de Estudios Avanzados en Ecología & Biodiversidad (caseb), Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

MARY T.K. ARROYO, CMEB Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

CARLOS M. BAEZA, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

ELIZABETH BARRERA, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

SILVIA BASUALTO, Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias, Ambientales EULA Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

MIREYA BRIONES, Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

RAMIRO O. BUSTAMANTE, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

ARIEL CAMOUSSEIGHT, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

BERNARDITA CAMPILLO, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad, Católica de Chile, Santiago, Chile.

JAIME CAVELIER, programa ecorregión Valdiviana, fondo mundial para la naturaleza (WWF), Washington DC, EE.UU.

LOHENGRIN A. CAVIERES, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

JUAN LUIS CELIS-DIEZ, Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Fundación Senda Darwin, Santiago, Chile.

DUNCAN CHRISTIE, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

CINTIA CORNELIUS, Department of Biology, University of Missouri, Saint Louis, EE.UU., Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

SIXTO COSCARÓN, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

MARTHA L. CRUMP, Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona, EE.UU.

TONI L. DE SANTO, 2800 Peters Lane, Juneau AK 99801, EE.UU.

IVÁN A. DIAZ, University of Florida, USA, Fundación Senda Darwin, Chiloé, Chile.

CRISTIÁN F. ESTADES, Departamento Manejo de Recursos Forestales, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

MARTÍN A. ESCOBAR, Departamento Manejo de Recursos Forestales, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

DAVID FIGUEROA, Departamento de Ciencias Biológicas y Químicas, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile.

MARTIN GARDNER, Jardín Real Botánico, Edimburgo, Escocia.

ANGÉLICA GONZÁLEZ, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica, Santiago, Chile.

CHRISTIAN R. GONZÁLEZ, Instituto Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.

LUZ GONZÁLEZ, Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

MARCOS GONZÁLEZ, Departamento de Ciencias Biológicas y Químicas, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile.

AUDREY A. GREZ, Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

BASILIO GUIÑEZ, Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

ÁLVARO G. GUTIÉRREZ, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

EVELYN HABIT, Universidad del Bío-Bío, Facultad de Ciencias, Departamento de Química, Universidad de Concepción, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Concepción, Chile.

ENRIQUE HAUENSTEIN, Departamento de Ciencias Biológicas y Químicas, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile.

LUIS F. HINOJOSA, Laboratorio de Ecología y Sistemática Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

HÉCTOR IBARRA-VIDAL, Expediciones al Conocimiento, Concepción, Chile.

CARLOS G. JARA, Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

VIVIANE JEREZ, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

JAIME E. JIMÉNEZ, Laboratorio de Ecología, Universidad de Los Lagos, Osorno, Chile.

JUAN LARRAÍN, Fundación Senda Darwin, Ancud, Chile.

MARCELO LEPPE, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

FEDERICO LUEBERT, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

EDISON MALDONADO, CONAF, Región del Biobío, Concepción, Chile.

MARÍA MARDONES, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

PABLO A. MARQUET, Departamento de Ecología, Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

ALICIA MARTICORENA, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

CLODOMIRO MARTICORENA, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

DAVID R. MARTÍNEZ, Centro de Estudios Forestales y Ambientales, Universidad de Los Lagos, Osorno, Chile.

OSCAR MATTHEI, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

GONZALO MEDINA-VOGEL, Instituto de Ecología y Evolución, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

MARCO A. MÉNDEZ, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Laboratorio de Bioinformática y Expresión Génica (INTA), Universidad de Chile, Santiago, Chile.

MARITZA MIHOC, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

CAROLINA MOYA, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Navales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

ANDRÉS MUÑOZ-PEDREROS, Programa de Biodiversidad, Centro de Estudios Agrarios y Ambientales, Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile.

MELICA MUÑOZ-SCHICK, Sección Botánica, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

ROBERTO MURÚA, Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

JOSÉ E. NOVOA, Programa de Geografía Física Aplicada, Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

MARIELA NÚÑEZ, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

VIVIANA OLMOS, Departamento de Zoología, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

JUAN C. ORTIZ, Departamento de Zoología, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

OSCAR PARRA, Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA Chile, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

FERNANDO PEÑA-CORTÉS, Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Santiago.

FERNANDA PÉREZ, CMEB Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

ANDREA C. PREMOLI, Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

PATRICIO PLISCOFF, CMEB Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

JAIME RAU, Laboratorio de Ecología, Departamento de Ciencias Básicas, Universidad de Los Lagos, Osorno, Chile.

CARLOS RAMÍREZ, Instituto de Botánica, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

SHARON REID, Fundación Senda Darwin, Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

JUAN RODRÍGUEZ, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile.

LUISA RUZ, Laboratorio de Zoología, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaiso, Chile.

BÁRBARA SAAVEDRA, Santiago, Chile.

DÁMASO SAAVEDRA, Aula Verde Consultores, Concepción, Chile.

CRISTINA SAN MARTÍN, Instituto de Botánica, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

JOSÉ SAN MARTÍN, Departamento de Biología y Química, Universidad de Talca, Talca, Chile.

ROBERTO P. SCHLATTER, Instituto de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

CÉSAR SEPÚLVEDA, CODEFF, Región del Maule, Talca, Chile

KATHRYN E. SIEVING, Department of Wildlife Ecology and Conservation, University of Florida, Gainesville, EE.UU.

CECILIA SMITH-RAMÍREZ, Departamento Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Fundación Senda Darwin, Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB), Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

JAVIER A. SIMONETTI, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

FRANCISCO A. SQUEO, Departamento de Biología, Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

JAIME SOLERVICENS, Departamento de Biología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.

EDUARDO R. SOTO, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

DORIS SOTO, Laboratorio de Ecología Acuática, Instituto de Acuicultura, Núcleo Científico Milenio FORECOS, Universidad Austral de Chile.

DAVID TECKLIN, Programa Ecorregión Valdiviana, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), Washington DC, EE.UU.

SEBASTIÁN TEILLIER, Universidad Central, Santiago, Chile.

FERNANDO TORRES-PÉREZ, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

ROBERTO URRUTIA, Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

CLAUDIO VALDOVINOS, Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

ALBERTO VELOSO, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

PABLO M. VERGARA, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

PEDRO VICTORIANO, Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Zoología, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

CAROLINA VILLAGRÁN, Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

FELIPE VIVALLO, Laboratorio de Zoología, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.

MARY F. WILLSON, Fundación Senda Darwin, Ancud, Chile.

PRESENTACIÓN DEL LIBRO

Opening words

Los bosques nativos de Sudamérica austral, aunque contienen menos especies en total que los bosques tropicales, semidesiertos y mesetas andinas, constituyen una reserva mundial de biodiversidad debido a que presentan una biota particularmente rica en endemismos locales, con gran número de géneros y familias monoespecíficas de plantas y animales, descendientes de antiguos linajes únicos en el planeta (Armesto *et al.*, 1996). El bosque de Sudamérica austral ha conservado estos linajes endémicos debido a su condición de isla biogeográfica a través de varios millones de años (Armesto *et al.*, 1996; Villagrán y Armesto, en este volumen). Esta "isla" es producto de la hiperaridización de la costa oeste de Sudamérica, entre el Ecuador y el norte de Chile, y el levantamiento del formidable macizo andino, que constituyen barreras infranqueables para la mayoría de las especies de plantas y animales. Sin embargo, los bosques de esta región del planeta se encuentran seriamente amenazados por crecientes actividades antrópicas de gran impacto, que han resultado en una reducción marcada y rápida de la superficie de bosques nativos. Estas pérdidas están documentadas en recientes catastros de vegetación nativa (CONAF-CONAMA, 1997, Lara *et al.*, 2002). La fragmentación y pérdida de hábitats silvestres son de tal magnitud que es posible predecir la extinción, en las décadas venideras, de numerosas especies endémicas de estos ecosistemas. Actualmente, el mayor grado de destrucción y degradación de los bosques nativos de Chile se registra en la costa desde la VII (36° S) a la X Región (42° S), un área donde gran parte de la biota de los bosques templados se refugió durante la última era glacial que afectó el sur de América hace 18 mil años (Villagrán y Armesto, en este volumen). Es decir, nuestro impacto destructivo ha sido mayor en los reductos más antiguos y biológicamente más valiosos de la diversidad de organismos de los bosques del sur de América. Esta situación amerita el cuidado y estudio urgente de los últimos reductos de biodiversidad, con el fin de dimensionar en forma precisa nuestro patrimonio biológico actual, en todos sus niveles jerárquicos (desde el nivel genético al ecosistémico), evaluar las eventuales pérdidas futuras de biodiversidad, y proponer medidas de corto, mediano y largo plazo para su protección, restauración y manejo.

Los capítulos que siguen presentan un primer esfuerzo por reunir el conocimiento, hasta la fecha muy disperso y todavía limitado, de la singular biota que integra los extensos y exuberantes bosques costeros del sur de Sudamérica y sus ecosistemas acuáticos asociados. Creemos que este esfuerzo es justificado por la notable importancia biogeográfica de estos ecosistemas, los que por su condición

de aislamiento y de refugio glacial, constituyen probablemente los ecosistemas más antiguos del cono sur de América (Hinojosa, en este volumen). También justifican este trabajo la gran preocupación mundial por el futuro de estos ecosistemas, seriamente amenazado por la actividad humana. El grado de amenaza de los bosques costeros de Chile es mayor que en otras áreas boscosas de la región valdiviana, debido a que las zonas costeras son el objetivo inmediato de asentamientos humanos e industriales. La fragmentación y reducción del bosque costero ha sido masiva al norte de Valdivia, donde ocupan su lugar extensas plantaciones de pinos y eucaliptos (San Martín; Bustamante *et al.*; Estades y Escobar, en este volumen); sin embargo, reductos de bosque nativo persisten aún en áreas menos accesibles de la Cordillera de la Costa entre Valdivia y Maullín (Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen). Esta última zona contiene los únicos bosques costeros templados de extensión significativa que subsisten en el continente. Estos bosques permanecen aún escasamente explorados biológicamente y constituyen el foco de gran parte de los estudios de este libro (Smith-Ramírez *et al.*; Méndez *et al.*; Díaz; Soto & Arismendi, en este volumen). Por último, el libro se justifica como una forma de llamar la atención de la comunidad científica, los industriales de la madera y del turismo, las autoridades nacionales y regionales, y el ciudadano común sobre la enorme riqueza biológica, cultural y económica, que representan los bosques nativos costeros del sur de América y sus ecosistemas acuáticos asociados. Sin duda, la notable capacidad de estos ecosistemas de sobrevivir a través de grandes vicisitudes climáticas y tectónicas de varios millones de años ha sido puesta en jaque por la reciente expansión territorial de nuestra especie. El conocimiento de la biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas de la Cordillera de la Costa es fundamental para valorar su aporte a la sociedad y para promover su resguardo en el paisaje antropogénico que dominará el planeta.

Este libro está organizado en cuatro grandes unidades, las cuales están compuestas a su vez de capítulos. Cada capítulo fue revisado por los editores y al menos por dos revisores externos. Se hicieron cambios en los textos originales enviados por los autores, de tal forma de disminuir la sobreposición temática, homogenizar estilos y conservar a su vez la independencia de cada uno de los capítulos. Los trabajos abarcan materias desde sistemática hasta ecología de paisaje, pasando por genética de poblaciones. Para hacer más fácil la lectura de algunos trabajos hemos destacado en fondo gris los textos más técnicos de sistemática especializada, de tal forma que el lector pueda evitarlos si así lo estima conveniente, sin perder continuidad. Dentro de algunos capítulos con un alto contenido de terminología específica hemos incluido un glosario, de tal forma de facilitar su comprensión. A pesar de que se trató de unificar estilos, no siempre fue posible, debido a que el conocimiento en algunos taxa es muy precario (por ejemplo, Phasmatodea) respecto a otros grupos (por ejemplo, moluscos terrestres).

La Primera Unidad discute el marco geomorfológico y climático que es particular a la Cordillera de la Costa, donde los bosques se desarrollan sobre un antiguo sustrato (comparado con los andinos), bajo el embate de los frentes de lluvia originados en el océano Pacífico. La Segunda Unidad destaca la larga historia y peculiar

biogeografía de los territorios de la costa de Chile sur-central, que se remontan a las antiguas biotas del margen sur del Gondwana occidental, el supercontinente que ocupó el hemisferio sur hace 80 millones de años. La Tercera Unidad corresponde al grueso del libro e incluye capítulos que actualizan el conocimiento de diferentes grupos de organismos que habitan los bosques, ríos y lagos de la zona, incluyendo vertebrados, invertebrados, plantas vasculares y criptógamas, y también se describe concisamente la variedad de formaciones vegetales y ecosistemas terrestres y acuáticos del área. Finalmente, el libro se cierra con una Unidad sobre ecología y conservación, donde se evalúa en la forma más objetiva posible el estado de conservación de estos ecosistemas costeros, se discuten los impactos de las grandes áreas de plantaciones forestales y su potencial de coexistencia con los bosques nativos, y se examinan escenarios que posibiliten el uso sustentable y conservación de la biodiversidad en paisajes heterogéneos. Aspiramos a que este libro se convierta en un texto útil, tanto para el público interesado en conocer nuestro patrimonio biológico, como para estudiantes, investigadores y encargados de manejo.

C. SMITH-RAMÍREZ
J.J. ARMESTO

UNIDAD I

Marco geomorfológico-climático de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile

Marco geomorfológico-climático de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile

La Cordillera de la Costa de Chile es reconocible como una serie discontinua de macizos montañosos que ocupan el borde costero de Chile, la cual nace en la V Región (33° S) en Chile central y se extiende hasta el sur de la isla de Chiloé. Los macizos costeros son distinguibles de la cordillera de los Andes debido a la presencia del Valle Central o Depresión Intermedia, una planicie conformada por profundos suelos originados por la erosión andina y acumulación de cenizas volcánicas. Los suelos de la Depresión Intermedia son los más relevantes en la historia de la actividad agrícola y forestal chilena, por lo que han sido drásticamente transformados, de tal manera que los ecosistemas silvestres menos impactados por la actividad humana han quedado restringidos a los macizos costeros y andinos. En el área de los bosques costeros, entre los 35 y 43° S, esta cordillera se extiende en forma paralela a la costa Pacífica por cerca de 900 km, con un ancho máximo de 85 km, en el sector de la cordillera de Nahuelbuta. Su ancho puede aumentar a poco más de 100 km, si consideramos las planicies costeras contiguas. Estas planicies han sido relevantes en la historia de los ecosistemas costeros de Chile, particularmente el período glacial (hace más de 12 mil años), cuando las tierras emergidas se incrementaron debido a que el nivel del mar descendió entre 100 y 200 m. La gran importancia del macizo costero en la historia de la biota chilena reside en su antigüedad geológica, que trasciende en mucho la de la cordillera andina, y en sus particulares condiciones climáticas, moderadas por la proximidad al océano y por la presencia constante de nieblas en su vertiente oceánica, como se documenta en los capítulos de esta Unidad. Existe una gran variedad de hábitats que se generan en un espacio reducido debido al gradiente altitudinal y a las diversas exposiciones de laderas, las cuales producen microambientes propicios para albergar una notable variedad de plantas y animales. Diferencias microclimáticas entre quebradas y planicies, y entre las exposiciones norte y sur de las laderas, son más acentuadas al norte de la Cordillera de la Costa, produciendo mayores diferencias en la vegetación que las ocupa. También las diferencias entre la vertiente oriental y occidental de la Cordillera de la Costa serían más acentuadas en el sector norte, debido a que el efecto de biombo climático sobre las precipitaciones está positivamente relacionado con la altitud del cordón montañoso. La contribución de Mardones describe, en forma detallada, las principales características del actual paisaje geomorfológico de la Cordillera de la Costa, en tanto que Luebert & Pliscoff proponen una caracterización de las zonas bioclimáticas que se identifican en el macizo costero.

De acuerdo a Luebert & Pliscoff, la Cordillera de la Costa de Chile entre los 34 y los 43° S presenta dos grandes zonas bioclimáticas: mediterránea y templada. La zona mediterránea se distribuye entre los 34 y los 37° 30' S, desde el río Mataquito hasta la porción septentrional de la cordillera de Nahuelbuta. La zona de clima templado se distribuye desde la cordillera de Nahuelbuta hasta los 42° S en la isla de Chiloé. Ambas zonas bioclimáticas se diferencian por la acentuación de la aridez estival hacia el norte y la mayor presencia de las condiciones oceánicas (menos estacionales) e incremento de precipitación anual hacia el sur. También se observan mayores variaciones de las temperaturas y las precipitaciones por la mayor diferencia de alturas entre las vertientes este-oeste, en el sector mediterráneo. Los cordones montañosos costeros constituyen también barreras contra las influencias oceánicas y perturbaciones ciclónicas frecuentes en el sector templado, acentuando los rasgos de continentalidad en el valle central. Ambas contribuciones, la geológica y climática, proveen un marco adecuado para entender la historia y distribución actual de la diversidad biológica en los ecosistemas costeros.

1. La Cordillera de la Costa: caracterización físico-ambiental y regiones morfoestructurales

Physical characterization and morpho-structural regions of the Coastal Range

MARÍA MARDONES

Abstract

In south-central Chile, the Coastal Range is a series of massifs, reaching altitudes of 700 to 1500 m, bordering the Pacific Ocean and limiting westward with the extensive structural trench known as Central Depression. Because of its N-S orientation, perpendicular to the prevalent atmospheric circulation, the coastal range has an important influence on the local climate. The coastal massifs are composed mainly of metamorphic and granitic rocks of Paleozoic age.

Differences in latitude, altitude, and geologic structure generate a great variety of landscapes at a local scale. The maximum volume of the orographic chain was formed between the upper Miocene and lower Pliocene, as a result of tectonic events during the Plio-Quaternary. This tectonic phase and the recent climatic morphogenesis explain the major features of the present relief of these mountains. There are no important morphological records of Quaternary glaciation, except for some limited features on the mountaintops of Cordillera de Nahuelbuta and Pelada.

Introducción

La Cordillera de la Costa de Chile centro-sur ha sido descrita como una secuencia de macizos costeros preandinos en posición de bloques litorales representando un dominio litológico uniforme. Estos relieves se disponen frente a la cordillera andina, al oeste de la Depresión Intermedia, en el borde Pacífico, en bloques tectónicos continuos acompañados de muy escasas llanuras litorales (Laugenie, 1982). El concepto de cordillera aparece relativamente sobrestimado; los macizos costeros no representan ni el equivalente ni la simetría de la cordillera andina. Están estructurados en un conjunto litológico homogéneo de esquistos y granitos Paleozoicos (véase Glosario). Sus relieves moderados evocan claramente macizos antiguos, cuyas formas dominantes son relieves de falla, superficies de aplanamiento escalonadas (véase Glosario), modelados de erosión en sierras y grandes valles epigenéticos, es decir, valles que cortan perpendicularmente los bloques elevados por la tectónica de falla.

El objetivo de este trabajo es describir el escenario físico y geomorfológico de la Cordillera de la Costa, examinando la evidencia sobre la edad del basamento rocoso y origen tectónico de los macizos. El área de la Cordillera de la Costa analizada por el presente trabajo se extiende desde el río Mataquito hasta Puerto

Montt, aproximadamente 735 km, y continúa por el borde occidental de la isla de Chiloé, abarcando desde la zona de clima mediterráneo hasta la zona templada húmeda. El cordón costero va perdiendo su masividad progresivamente hacia el sur, llegando a desaparecer bajo el mar en el margen meridional de Chiloé. La dirección casi paralela al margen oceánico de los eventos tectónicos que durante el Terciario superior configuraron el relieve andino, explican la posición prácticamente N-S de las grandes unidades morfoestructurales de Chile centro-sur (Cordillera de la Costa, Depresión Intermedia y cordillera andina). En este largo recorrido las condiciones estructurales y climáticas, regionales y locales, interactúan de manera compleja con el relieve, generando una zonación transversal en relación a la orientación de la cordillera.

No obstante las diferencias topográficas en su recorrido latitudinal, la uniformidad del relieve de los macizos costeros es notable, ya que aparecen comúnmente grandes superficies de erosión dislocadas y modeladas en sierras, profunda y tranversalmente disectadas por valles en "V" originados en la cordillera andina. Las alturas principales tienen formas de cordones desgastados, con pendientes convexas, conectados a superficies de erosión escalonadas, y cuyos testigos se evidencian más claramente hacia el sur. Estas superficies observadas desde las llanuras de Angol y Osorno dan a los macizos costeros el aspecto de largas murallas con cimas horizontales, a veces casi tabulares.

Fragmentados por líneas de falla, los altos niveles de erosión se escalonan a distintas altitudes dependiendo de la región: en la cordillera de Nahuelbuta se encuentran a 500, 700, 750 y 800 m de altitud (Mardones y Reuther, 1999), mientras que a ambos lados del río Bueno a 700-900 y 1.000 m. En este último sector, Laugenie (1982) ha asociado estas superficies al dominio de las cordilleras peladas, que él describe como "altas pampas batidas por el viento húmedo del Oeste, donde la vegetación arbórea del tipo bosque húmedo no subsiste más que en estado arbustivo y las turberas aparecen rodeadas por especies típicas de los bosques patagónicos o subantárticos". Desde el punto de vista ecológico, estas superficies tienen gran relevancia en la cordillera de Nahuelbuta y más al sur, desde el macizo de Queule situado al oeste de Loncoche, hasta el de Yerbas Buenas localizado a la latitud de la ciudad de Puerto Varas.

1.1. La homogeneidad litológica y el predominio de los relieves de falla

La simple observación de la carta geológica de Chile (SERNAGEOMIN-1982) denota la uniformidad litológica y estructural de la cordillera costera. Con excepción del sector septentrional al río Maule, donde afloran rocas sedimentarias marinas y volcánicas del Cretácico inferior y el sur del río Bueno donde afloran sedimentitas Terciarias, en el resto del área de estudio predominan las rocas cristalinas granodioríticas y rocas metamórficas de edad Paleozoica. Aunque esta homogeneidad litológica permite suponer que las diferencias de resistencia de las rocas a la erosión no son importantes en la configuración del

relieve y en el modelado de laderas, observaciones en terreno muestran que, a nivel local, la erodabilidad de las rocas graníticas es variable, dependiendo fundamentalmente de la densidad de fisuras, composición mineralógica o textura y deformaciones tectónicas.

El área de estudio está mayoritariamente constituida por la unidad geológica denominada Basamento Cristalino de Chile central (Aguirre *et al.*, 1972), de edad Paleozoica. En este basamento se distinguen rocas metamórficas (basamento metamórfico) y rocas graníticas (batolito de la Costa). Los afloramientos graníticos paleozoicos que forman el eje y el margen oriental de la cordillera en el extremo norte, se amplían hacia el sur hasta ocupar todo el relieve montañoso entre los ríos Itata y Biobío. La vertiente occidental del macizo costero está estructurada principalmente por rocas metamórficas de la misma edad, cuyos afloramientos prácticamente desaparecen entre los ríos Itata y Biobío, y luego reaparecen progresivamente, hasta formar parte de casi toda la cordillera costera entre Traiguén y Chiloé.

La litología del batolito costero ha sido descrita por Gana y Hervé (1983) al norte del río Itata y por Hervé (1977) y Ferraris (1981) al sur de este río, particularmente en el sector de la cordillera de Nahuelbuta. El reconocimiento y caracterización de las rocas del basamento metamórfico de Chile central ha sido efectuado por Aguirre *et al.*, (1972) y por Gana y Hervé (1983) en la cordillera costera de Talca. Las rocas de este basamento están cubiertas por secuencias sedimentarias del Triásico y Terciario en diversas localidades, tanto hacia el interior como hacia el sector costero. La homogeneidad litológica de todo este dominio es notable; no existen discontinuidades que impliquen un comportamiento diferenciado de la erosión.

No es fácil identificar las fallas en el terreno. Por lo general, ellas son discernibles a partir de índices morfológicos, del trazado de la red hidrográfica y de manifestaciones secundarias de reactivación estructural. Los escarpes se presentan muy evolucionados para que se pueda observar el afloramiento de líneas de falla, por lo demás a menudo ocultas y fosilizadas por sedimentos cuaternarios más recientes. En el margen norte del área investigada se han reconocido tres lineamientos de falla principales (Gana y Hervé, 1983): NS, NW y NE, de edad Triásico-Jurásica, los dos primeros y de edad postpliocénica, el último.

En la cordillera de Nahuelbuta, las fracturas de gran ángulo (mayor de 45°), la mayoría con manteo cercano a la vertical, parecen corresponder a movimientos de falla con direcciones ENE y NW (Alfaro, 1976[1]; Ferraris, 1981). Dichas fracturas son fundamentales para comprender la morfología de las cuencas lacustres de los lagos Lleulleu y Lanalhue y el trazado de la red hidrográfica (Mardones y Reuther, 1999). El contacto entre llanuras y macizos al sur de Temuco es también producto de estructuras oblicuas. La dorsal montañosa de Loncoche-Tres Cruces invade la Depresión Intermedia y se extiende hacia el sector andino, orientada por un accidente NW-SE con una componente

[1]Alfaro G. (1976). Prospección de minerales básicos y ferrosos en Arauco. Convenio Instituto de Investigaciones Geológicas. SERPLAC-VIII Región. Mimeografiado.

perpendicular de dirección NE-SW. En la sección sur, desde la ciudad de La Unión, los escarpes de los macizos se alinean de manera casi esquemática sobre una sucesión de fallas en esta misma dirección.

1.2. Origen de las morfoestructuras y las herencias orogénicas y morfoclimáticas

Según todos los estudios realizados a la fecha, la neotectónica y la morfogénesis Pliocuaternaria y Actual explican los relieves principales de la cadena costera. Auboin *et al.* (1973) concluyen que el relieve de la Cordillera de la Costa debe su volumen positivo de conjunto a un abombamiento de edad Mioceno superior-Plioceno inferior y los relieves regionales a la tectónica de bloque Pliocuaternaria.

La juventud de los movimientos verticales y la erosión han hecho desaparecer prácticamente todo testigo claro de morfogénesis pre-Miocénica. Sólo la alteración particularmente intensa de las rocas graníticas y la presencia de niveles de aplanamiento fragmentados por la erosión actual, permiten rescatar algunos aspectos de esta fase evolutiva. En efecto, se ha descrito la importancia que tienen en esta cadena, y a la latitud investigada, los afloramientos de granito y de granodioritas paleozoicas (véase Glosario), a menudo rodeados de rocas metamórficas, principalmente hacia el borde litoral. Los afloramientos son modelados, especialmente en el margen norte, por rinconadas (pequeñas cuencas de erosión, semicirculares). Incluso pueden presentarse pequeños alvéolos (cuencas de erosión diferencial en granitos de textura gruesa o de estructura fracturada) erosionados en las rocas cristalinas (granitos y granodioritas). La meteorización química en dichas rocas produce arenas denominadas maicillo, que a menudo envuelven en profundidad bolas de roca en vías de desagregación laminar. El proceso de erosión de estas rocas es considerado una herencia de periodos más húmedos y cálidos del Terciario (Laugenie, 1982). Birot (1970) agrega que la meteorización detectada en los rocas graníticas de la Cordillera de la Costa de Chile central es muy superior a la observada en Argentina.

Por otra parte, el modelado de la cordillera costera muestra cimas relativamente planas situadas a diferentes altitudes, 200 m al NE de Concepción, 800-900 m en la cordillera de Nahuelbuta al este de Cañete y en la cordillera de Sarao, al sur de Osorno. Estas cimas planas han sido interpretadas como testigos de antiguas superficies de erosión formadas en el Terciario medio (Borde, 1966).

Según Dresch (1973), en el Plioceno superior se produjo una fase tectónica extensiva y un ajustamiento de bloques que individualizó la cordillera costera y separó el océano Pacífico de la Depresión Intermedia, que fue rellenada por formaciones continentales procedentes principalmente de la erosión andina. Se supone que hasta este período la vertiente occidental de los Andes (incluyendo la Cordillera de la Costa) estaba todavía nivelada por una superficie de erosión o peneplano Terciario, cuyos vestigios se encuentran en las altas superficies de los macizos costeros. Laugenie (1982) señala que la Depresión Intermedia y la

Cordillera de la Costa, al menos desde la latitud de Concepción hacia el sur, habrían comenzado a formarse en el Mioceno. Según este autor, los escarpes de falla que delimitan llanuras y macizos son tan evolucionados que no se pueden atribuir a una génesis reciente.

La intensa disección de los cordones costeros y la profundidad de los valles confirman la antigüedad del proceso erosivo. Se encuentran valles locales de una amplitud considerable, por ejemplo el río Mahuidanche (39°13' S) serpentea en una ancha llanura inscrita 400 m en las crestas principales de la cordillera del mismo nombre; una llanura sin relación con la dimensión de su cuenca. Estos antecedentes sugieren que las morfoestructuras de la Cordillera de la Costa remontan al menos al Plioceno. Otra evidencia de la antigüedad del solevantamiento se observa en el piedemonte de Malleco, cuyos depósitos del Plioceno superior vienen a depositarse contra los escarpes de falla que limitan el bloque tectónico de Collipulli. Por otra parte, Laugenie (1982) argumenta que desde Los Ángeles al sur se observan sedimentos de diferente naturaleza, dispuestos en cuencas pequeñas que prefiguran la Depresión Intermedia. A la latitud de Temuco, en el río Toltén, en Valdivia y en Maullín, la Cordillera de la Costa en el Mioceno estaba fragmentada por mares interiores; las depresiones actualmente existentes que datan de este período muestran solamente depósitos locales, es decir eran cuencas encerradas en macizos costeros ya individualizados, lo que permite afirmar que la cordillera andina todavía no se había elevado. El mar sumergía valles y cuencas tectónicas. Por tanto, el Mioceno aparece como punto de partida de la subsidencia de la Depresión Intermedia y, por lo tanto, de la formación de la Cordillera de la Costa como unidad morfoestructural.

Posteriormente ocurrió un largo período de erosión laminar que dejó como testimonio superficies de erosión y relieves residuales. Una muestra de esta situación se presenta en Hueyusca, cerca de Osorno, donde la superficie de erosión de Pampa Bonita registra 850 m de altitud y de ella se eleva un cerro isla de 1.015 m. En las cercanías de la localidad de Florida, al este de Concepción, se observan también restos de superficies de erosión a 200 m de altitud, sobre roca granítica y de ella emerge el cerro Cayumanque, estructurado en el mismo tipo de roca, con 850 m. Analizando los sedimentos de las cuencas, se descubre que las superficies de erosión estaban ya modeladas en el Mioceno superior (Laugenie, 1982).

La evolución morfológica durante el Pliocuaternario puede ser analizada gracias al trazado de la línea de costa, la que ha emergido desde fines del Mesozoico, pero se presenta afectada por la tectónica Terciaria y Cuaternaria. La presencia de sedimentitas marinas de edad Pliocénica sólo en el borde Pacífico confirman esta aseveración. Por otra parte, durante el Cuaternario y Holoceno la cordillera costera muestra gran inestabilidad tectónica, especialmente desde la región del Biobío al Sur, donde la actividad tectónica ha solevantado la costa al norte de Lebu y la ha hundido 1-2 m a la latitud de Valdivia, durante la ocurrencia de grandes terremotos (Watanabe y Karzulovic, 1960; Weischet, 1960; Mardones y Reuther, 1999). Los sismos estarían también relacionados con numerosas marcas de derrumbes que modelan las laderas de los macizos costeros.

1.3. Una barrera al drenaje fluvial y a las acumulaciones andinas

Es posible agrupar en dos tipos las cuencas hidrográficas que drenan las aguas de escorrentía superficial de la Cordillera de la Costa: las cuencas locales y las cuencas andinas. Las primeras corresponden a cuencas exorreicas de escurrimiento permanente o intermitente; ellas drenan tanto las laderas occidentales como las laderas orientales del cordón costero, conectándose las primeras con el océano Pacífico y las segundas con la Depresión Intermedia. La red de drenaje se caracteriza por distintos patrones y densidades de canales, debido al control litológico y estructural. Sobre las rocas graníticas y metamórficas el patrón de drenaje es dendrítico y geométrico, con densidad media a alta, según el grado de adaptación de los drenes a los lineamientos estructurales y a la impermeabilidad de la roca. Allí donde la cordillera costera está estructurada por rocas sedimentarias permeables, la densidad del drenaje es gruesa y el trazado de la red está controlado principalmente por la tectónica.

El segundo tipo corresponde a cuencas de origen andino (Fig. 1 a 3). Dada su disposición norte-sur, los macizos costeros bloquean la salida al mar de estos sistemas hidrográficos, cuya dirección general es perpendicular a los escarpes de falla que limitan la cordillera costera por el este. Cada uno de estos sistemas hidrográficos drena una sección de la cordillera andina y Depresión Intermedia, situada entre el sector septentrional del área de estudio y el canal de Chacao. De norte a sur se distinguen los siguientes sistemas hidrográficos principales:

Al norte el río Mataquito, penetra en una cordillera costera relativamente maciza (>700 m) al oeste de Curicó. Su valle estrecho y de trazado anguloso que combina direcciones NE-SW y SSW-NNE, desemboca en el mar en la playa de Los Rincones, donde es desviado hacia el norte por una larga flecha litoral. Cincuenta kilómetros hacia el sur, el río Maule inicia su inscripción en la cordillera costera entre los cerros Minque y Manquimávida, de 600 y 700 m, respectivamente. Es un valle más estrecho que el anterior y de trazado levemente anguloso y meandriforme (véase Glosario), cuya desembocadura se localiza inmediatamente al norte de Constitución. Es necesario recorrer 130 km hacia el sur para encontrarse con el valle del río Itata. Luego de recibir la confluencia del Ñuble, este valle inicia su salida al mar entre los cerros Cayumanque (714 m) y Cucha (572 m). Toma dirección NNW para desembocar al océano en un delta, en el sector de Vegas de Itata.

El Biobío es un valle de dirección SE-NW, levemente inscrito (aproximadamente 200 m) en el margen norte de la cordillera de Nahuelbuta, cuyo trazado aunque epigenético en su conjunto, se presenta en algunos tramos adaptado (sector oeste de Santa Juana) a lineamientos tectónicos. Su contacto con el océano se produce a través de un delta, en cuya sección emergida se emplazan actualmente las ciudades de Concepción y Talcahuano. La Cordillera de Nahuelbuta es un macizo infranqueable para los ríos andinos. Ningún valle logra atravesarla. Sólo cuando ella se extingue, casi 200 km al sur del río Biobío, se encuentra el río Imperial. Este valle corta una cordillera de apenas 20 km de ancho, muy fragmentada y disminuida en altura; para salir al mar al norte de

Puerto Saavedra, en un sector de planicies costeras, fuertemente controlado por dunas y cordones litorales.

El río Toltén bordea por el norte al macizo de Mahuidanche, discurre en la depresión de Boroa y modela una estrecha garganta a través del macizo de Comuy, antes de desembocar al mar a través de terrazas costeras remodeladas por el viento. El valle del río Lingue o Mehuín es un paleovalle que atraviesa la Cordillera de la Costa, aunque actualmente está desconectado de toda alimentación andina y sólo drena una cuenca local. Más al sur, el valle del río Valdivia es un amplio estuario transformado en un verdadero canal marítimo, durante el maremoto de mayo de 1960.

El río Bueno es un gran valle en "V" que conforma una garganta profunda, inscrita 700-800 m en el macizo costero. El vigor de este cavamiento contrasta con las aguas calmas de este río, al que la marea remonta hasta 70 km al interior. Al sur del río Bueno se encuentran cuatro valles que atraviesan la Cordillera de la Costa y que como el valle del Lingue, drenan cuencas locales y limitadas: valles de Llesquehue, Contaco, Hueyelhue y de Llico. En cuanto al valle del Maullín, éste sale al océano Pacífico en el sector donde la Cordillera de la Costa prácticamente desaparece. Todos estos valles tienen en común ser valles epigenéticos (véase Glosario) o desconectados de la tectónica de falla, cuya formación es anterior al solevantamiento andino. Los valles presentan la imagen de una vieja red hidrográfica en total desacuerdo con las estructuras orogénicas actuales. Según Laugenie (1982), su formación es contemporánea al establecimiento del sistema de pendientes y posterior al relleno de las cuencas miocénicas. No existe, señala este autor, ningún dato estratigráfico preciso para datar su formación; pero es dificilmente aceptable situarla durante el Cuaternario. Este autor argumenta que varios valles presentan una morfología en tres niveles (valles de los ríos Lingue, Contaco y Hueyelhue, en la región de Los Lagos), mientras que otros presentan una adaptación bastante notable a la paleogeografía del Mioceno superior (ríos Cautín, Toltén, Lingue, Valdivia y Maullín).

Geomorfológicamente, no se distinguen superficies de erosión generalizadas que puedan situarse entre el retroceso de los mares miocénicos y el establecimiento de los valles andinos, razón por la cual es probable que esta red hidrográfica andina se haya emplazado durante el Plioceno inferior y al momento de la fase orogénica del Plioceno superior, conformando estrechos corredores epigenéticos, los que actualmente cortan los macizos costeros para salir al Pacífico. Esto concuerda con estudios de Paskoff (1970) en el Norte Chico y Borde (1966) y Vicente (1972) en Chile central.

1.4. Pérdida de suelos en la Cordillera de la Costa

Desde el punto de vista de la ocupación humana, la cordillera costera presenta diferencias notables de norte a sur. Al norte del Biobío, río que limitó hasta el siglo XIX la región de la Frontera española-indígena, la cordillera fue tempranamente deforestada y ocupada por los colonizadores hispanos. Entre los ríos Maule y Mataquito aún subsiste en este complejo orográfico la gran propiedad ganadera extensiva, con estructuras aldeanas dispersas, las que están siendo progresivamente

invadidas por el uso forestal. Reyes (1992) señala que la ocupación del suelo en la provincia de Ñuble se inició a fines del siglo XVI, con una agricultura de subsistencia que fue progresivamente sustituida en el siglo XVII por ganadería y en el siglo XVIII y XIX por la agricultura cerealera. Según Carmagnani (1973), esta última fase logró niveles excepcionales de producción y rentabilidad, particularmente en el siglo XIX, debido a la gran demanda de trigo desde los mercados de California y Australia y el Norte Grande de Chile. El esplendor cerealero decayó a fines del siglo XIX, pero el cultivo de trigo dejó vastos territorios degradados por una erosión severa de los suelos, tanto de tipo laminar (erosión en manto), como lineal (erosión en cárcavas), que se mantiene hasta el presente.

Numerosos estudios han evaluado tal deterioro ambiental causado por estas actividades. Elizalde (1958) indicaba que el Departamento de Itata se encontraba gravemente erosionado en un 40% de su territorio, siendo los sectores de Ninhue y Quirihue los más afectados. Investigaciones de IREN-CORFO (1965) estimaban que el 75% de los suelos con erosión hídrica en la región del Biobío estaban emplazados en la Cordillera de la Costa. El mismo estudio señalaba que en las comunas de Coelemu, Quirihue, Portezuelo y Ninhue el porcentaje de suelos erosionados era de aproximadamente 45%, de los cuales más del 85% correspondían a erosión moderada a severa.

Recientemente, Peña (1999) realizó una detallada investigación sobre la erosión del suelo y sus efectos ambientales en el curso inferior de la cuenca del río Itata, concluyendo que la erosión hídrica abarca una superficie cercana al 30% del área estudiada. Las áreas de mayor erosión se sitúan en el sector oriental de la cordillera costera, sobre las plataformas y cordones estructurados en roca granítica del Paleozoico, donde se desarrolló un intenso uso agrícola desde el siglo pasado hasta la actualidad. Este estudio revela que las formaciones nativas de matorral se extienden en forma muy fragmentada sobre 469 km^2, equivalente al 23% del área estudiada, en tanto que las formaciones boscosas han desaparecido. Entre 1978-1994 se calcula que se incrementó en 20% la superficie con cárcavas de erosión hídrica. En los sectores más severamente afectados por erosión en cárcavas, se estimó la evolución de éstas entre los años 1994 a 1997 mediante el uso de estacas en parcelas experimentales, registrándose un crecimiento promedio en los tres años de 62,1 cm de longitud, 10,6 cm de ancho y una profundización de 15,6 cm. En Tomeco, al oriente de la ciudad de Florida, Endlicher (1985) demostró que el área dominada por cárcavas había aumentado de 6,2 a 9,6% entre 1943-1978. Resultados similares obtuvo Jaque (1996) en la cuenca del río Andalién; hoya costera de 775 km^2 que drena los cordones y plataformas graníticas de la Cordillera de la Costa, situados entre la ciudad de Florida y Concepción. Se ha estimado que 18% de esta cuenca presenta una erosión severa del suelo y 36% tiene limitantes para su uso económico, por la misma causa. Existe bastante similitud entre la historia de la ocupación de la cuenca del Andalién y la del curso inferior del Itata, analizada anteriormente. Los suelos de la cuenca del Andalién se integran al uso productivo a fines del siglo XVII (Carmagnani, 1973). Según Cunill (1971), a comienzos del siglo XVII la ausencia de caminos expeditos dificultó la introducción masiva

del cultivo de trigo, destinándose la mayor parte de las estancias a la ganadería tradicional. En 1699 se exportaban al Perú desde este sector alrededor de 6.177 qq de sebo. A mediados del siglo XVIII se inició un ciclo agrícola estimulado por la apertura de los mercados trigueros del Pacífico; este primer ciclo transformó en trigales los territorios ganaderos de poblamiento antiguo. El uso agrícola se emplazó fundamentalmente en las plataformas graníticas, testigos de las antiguas superficies de erosión. La ocupación se efectuó en detrimento del bosque nativo del período prehispánico. Según Jaque (1996), de este bosque sólo resta el 10% (8.387 ha) y en condiciones muy fragmentadas, en la cuenca del Andalién. Esta área geográfica presenta actualmente el 14% de su territorio con densidades de cárcava superiores a 30 ha/km^2. Desde fines del siglo XIX hasta mediados del siglo XX se ha desarrollado una agricultura de subsistencia, con técnicas tradicionales de labranza que incrementaron la erosión del suelo. Esta ocupación ha sido sustituida en el presente por un uso mixto, forestal-ganadero.

¿Qué factores han favorecido la erosión de los suelos en este ambiente de montaña? Álvarez (1988) estima que la erosión de los suelos se produce sobre estos relieves con una lluvia diaria superior a 12 mm y con una pendiente superior a 10°. Considerando las características pluviométricas del régimen climático tipo mediterráneo dominante en el área de estudio, este umbral de intensidad de lluvia diaria es sobrepasado en varias oportunidades durante un año normal. Por otra parte, de acuerdo a Peralta (1976), un campo cultivado en este sector retiene sólo 10-15% de las lluvias comparado con una retención de 23-30% en un bosque nativo.

Experiencias realizadas por Endlicher (1985) constatan que la agricultura cerealera de secano, con prácticas de barbecho, es uno de los usos que ocasiona mayores pérdidas de suelo, que en la Cordillera de la Costa de Concepción alcanzan 3 ton/ha/año. El segundo efecto erosivo en importancia es el cultivo de la vid.

Investigaciones de Oyarzún (1993) en la cuenca del Picoiquén (222 km^2), situada en la vertiente oriental de la cordillera de Nahuelbuta, al NNW de Angol (VII Región), han demostrado que la vegetación y la cobertura del suelo son los principales factores que controlan la pérdida de suelo y que los factores asociados al tipo de sustrato pueden ser de menor importancia. Se estima que al año 1993, el 54% de esta cuenca estaba aún colonizada por bosque nativo. Este autor estudió los efectos del uso del suelo y especialmente de las plantaciones forestales sobre el escurrimiento superficial, erosión y transporte de sedimentos, en suelos derivados de rocas metamórficas entre los años 1991-1992. Los tratamientos comparados fueron: tala rasa sin residuos/quemadas, tala rasa con residuos y parcelas de control no alteradas. Los resultados señalan un incremento significativo de las pérdidas de suelo en el tratamiento sin residuos/quemadas, en una proporción de 31,5:1 y de 14,2:1 respecto de las parcelas con residuos/control. Oyarzún (1993) constató además que la pérdida de suelos en territorios sin residuos es 77,4 veces más alta que en un área control con cubierta de vegetación nativa. En la cuenca del río Picoiquén este autor estimó una pérdida de suelo equivalente a 6,66 ton/ha/año en suelos sin residuos (con uso forestal-pino radiata), mientras que para el área control con bosque nativo alcanzó a 0,086 ton/ha/año y en tratamientos con residuos de 3,38 ton/ha/año. Los

principales efectos de este proceso erosivo en la Cordillera de la Costa son: el incremento del transporte de sedimentos fluviales hacia las cuencas y el consecuente aumento de la frecuencia de inundaciones en las llanuras litorales, la estructuración de un paisaje degradado casi desprovisto de bosque nativo, con suelos infértiles y poco productivos. Como consecuencia, los campesinos del secano costero han debido emigrar a centros urbanos vecinos, generando bolsones de pobreza.

Al sur del río Biobío la ocupación de la cordillera costera es relativamente reciente. Hasta el valle del Toltén, los macizos costeros, especialmente los fondos de valle, terrazas y llanuras litorales, sirvieron de refugio a las comunidades mapuches hasta los inicios del siglo XX. Desde el río Toltén hasta Chiloé, con la excepción de la ciudad de Valdivia y de pequeños poblados costeros, la cordillera ha permanecido deshabitada y boscosa hasta la mitad del siglo XX. Sin embargo, la tala indiscriminada del bosque nativo y su reemplazo por plantaciones forestales o por actividades ganaderas, practicada en la segunda mitad del siglo XX hasta el presente, está registrando los mismos efectos anteriormente descritos para el sector septentrional.

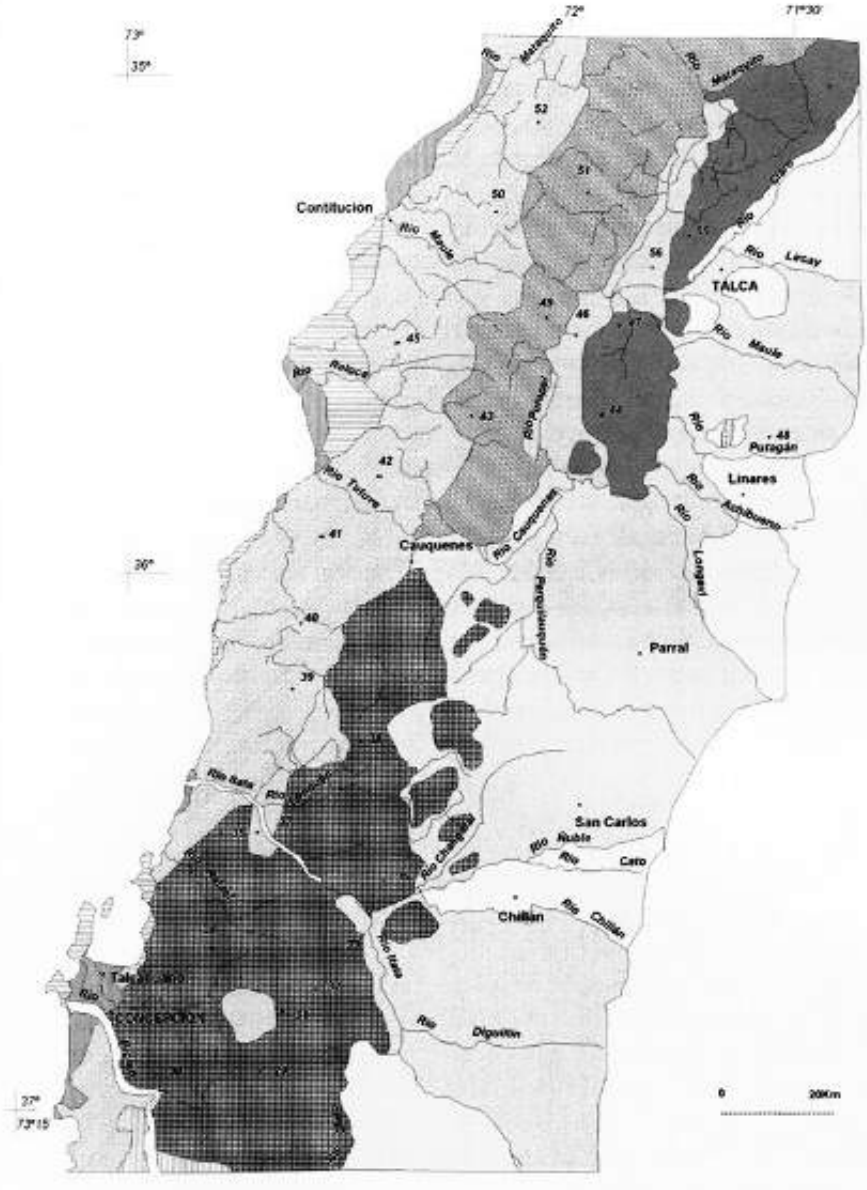
1.5. Regiones morfoestructurales de la Cordillera de la Costa

Atendiendo a las características morfológicas y morfométricas, se han diferenciado nueve unidades morfoestructurales en el área estudiada:

a) Río Mataquito-río Maule. Al sur del río Mataquito la Cordillera de la Costa se presenta dividida en dos ejes orográficos principales de dirección norte-sur, separados por la depresión intramontañosa de los esteros Tapihue-Los Puercos (Fig. 1). Ésta toma su mayor ancho y altitud en el sector NE, al este del estero Los Puercos y en el sector poniente de las ciudades de Talca y Curicó, cuyas altitudes superan los 780 m en el cerro Mocho. El frente oriental de la cordillera tiene aspecto de muro de más de 700 m, mirado desde el llano central, y está bordeado en dirección NE-SW por el curso inferior del río Claro, afluente del Maule.

   En el sector central afloran granitos paleozoicos e intrusivos cretácicos incluyendo rocas sedimentarias triásicas. Al oeste, y extendiéndose hasta el borde costero, se observa una franja de afloramientos en la misma dirección longitudinal que el anterior, con rocas pertenecientes a la unidad geológica denominada Basamento Metamórfico de Chile central (Aguirre *et al.*, 1972). En el margen litoral las terrazas de abrasión marina se modelan en las rocas metamórficas.

   Tanto los fondos de valle que miran hacia la Depresión Intermedia, como aquellos de los ríos Maule y Mataquito están rellenados por depósitos pleistocénicos de origen andino, sobre los que se inscriben depósitos fluviales holocénicos de ripios, gravas y arenas; mientras que las rinconadas contienen depósitos actuales de escombreras de laderas de cerro y los valles locales, sedimentos arenosos y areno-limosos de edad holocénica y Actual. En el contacto con el océano, entre Iloca (situada al norte del río Mataquito) y Constitución, se desarrolla una gran llanura cuaternaria modelada en dunas.



29. Cerro Caipo, 517 m.
31. Florida, 200 m.
33. Cerro Cayumanque, 764 m.
35. Cerro Quilten, 554 m.
37. Coelemu, 210 m.
39. Cerro Guanaco, 595 m.
41. Cerro Nigini, 807 m.
43. Cerro Name, 810 m.
45. Cerro Lagunillas, 493 m.
47. 830 m.
49. Cerro Mingre, 722 m.
51. Cerro Guachos, 819 m.
30. Cerro Manquimavida, 463 m.
32. Cerro Queine, 598 m.
34. 640 m.
36. Cerro de la Cucha, 572 m.
38. Cerro Coiquén, 908 m.
40. Cerro Mitrio, 683 m
42. Cerro Caiquén, 725 m.
44. Huertos del Maule, 896 m.
46. 400 m.
48. 161 m.
50. Cerro Guapi, 543 m.
52. Alto los Cruceros, 553 m.

Cordones de erosión estructurados en lutitas y limolitas, con niveles volcanoclásticos y roca intrusiva. Formación Lo Valle (Cretácico superior - Terciario inferior)

Bloques fragmentados por fallas, estructurados en rocas metamórficas, con pequeños afloramientos de granito paleozoico y rocas sedimentadas triásicas.

Cordones de erosión estructurados en rocas metamórficas paleozoicas, principalmente filitas y micaesquistos.

Cordones de erosión estructurados en rocas graníticas de edad paleozoica.

Llanuras y plataformas de piedemonte. Sedimentos piroclásticos y fluvovolcánicos

Llanuras y terrazas de depósitos cineríticos pleistocénicos.

Terrazas y llanuras fluviales antiguas y recientes.

Llanuras litorales: playas, dunas, llanuras arenosas.

Conos, llanuras y terrazas del piedemonte fluvio volcánico del río Laja (lahares y arenas) basálticas, remodeladas en dunas en el margen occidental de la Depresión Central.

Plataformas de piedemonte (sedimentos fluviales y rocas volcánicas y volcanoclásticas) Terciario superior - Pleistoceno inferior.

Cuencas intramontañosas;

Cordones de erosión estructurados en rocas sedimentarias triasicas de la Formación Santa.

+52 Cotas de altitud y nombres de cerros y cordilleras.

Centros poblados;

Conurbación Concepción - Talcahuano.

Figura 1. Geomorfologia de la Cordillera de la Costa entre los ríos Mataquito y Biobio, VII y VIII Regiones, Chile.

b) Río Maule-río Biobío. La Cordillera de la Costa fuertemente meteorizada se levanta con gran energía y aspecto de muro en el sector septentrional, entre el estrecho valle del río Maule y la quebrada de Reloca-laguna El Ciénaga, donde se repite el mismo esquema morfoestructural y afloramientos rocosos antes descritos, es decir dos bloques basculados separando una fosa estructural. Al este, un bloque alto en Huerta del Maule (896 m) conformado por rocas sedimentarias cretácicas y rocas graníticas paleozoicas, el que desciende progresivamente hacia la depresión estructural de Purapel orientada en la misma dirección que el estero Los Puercos. En el eje cordillerano se distribuye una línea de cerros cuyas altitudes varían de 722 m en cerro Mingre, 730 m en cerro Peñasquín y 810 m en cerro Name. El relieve disminuye su altitud hacia la costa, donde se organizan una serie de cordones constituidos por roca metamórfica paleozoica, que no sobrepasan los 548 m y que descienden progresivamente hasta conectarse con terrazas de abrasión marina de 400 m de altitud. El trazado de la línea de costa cambia violentamente su dirección de NE-SW a NW-SE en el sector de dunas de Chanco; el límite sur de esta área geomorfológica está determinado por una falla de dirección ESE-WNW. Desde aquí (sector de quebrada Reloca-cerro Name) hasta el Biobío, la cordillera no presenta un límite abrupto con la Depresión Intermedia, que es reemplazado por un borde desmembrado en cerros islas. Aquí la costa es fundamentalmente rocosa, con bahías de origen tectónico, de dirección N-S. Hasta las nacientes del río Lonquén (36°15' S), las mayores altitudes están del lado occidental en los cerros Caiquén (725 m), Niguini (807 m) y Mitrio (683 m), estructurados fundamentalmente sobre el Basamento Metamórfico de edad paleozoica. En el frente interno de éstos afloran rocas graníticas de edad paleozoica y rocas volcánicas y sedimentarias de edad triásica, sobre las cuales se emplaza la cuenca tectónica de Cauquenes, absolutamente desconectada del litoral, pero abierta hacia la Depresión Intermedia, con relleno aluvial procedente de sistemas andinos. El importante relleno ha provocado cambios en el sentido del drenaje. En el litoral, el bloque monoclinal de Pelluhue inclinado al oeste, ha comprometido en su solevantamiento el tronco de la Cordillera de la Costa y la cuenca de Cauquenes, lo que desplaza 25 km hacia el este el curso del río Perquilauquén, que antiguamente ingresaba a dicha cuenca. Esta desconexión ha generado un drenaje caótico y presencia de pequeñas depresiones lacustres y pantanos.

Al norte de Tomé se distinguen hasta tres niveles de terrazas marinas situados entre 50 y 120 m de altitud, distribuidos irregularmente desde el sur del río Tutuven y labrados en los esquistos y filitas paleozoicas (véase Glosario). A partir de la ciudad de Tomé, la costa se organiza en penínsulas y bahías (penínsulas de Tomé y Concepción-Talcahuano), donde alternan bloques y fosas compartimentadas por fallas y constituidas por rocas sedimentarias (lutitas, areniscas gruesas a finas y mantos de carbón, véase Glosario) de edad terciaria, correspondientes a la Formación Curanilahue (Eoceno) (Ferraris,

1981). En la península de Concepción-Talcahuano se emplazan las marismas de Lenga y Rocuant, esta última con 993 ha es una de las más extensas y degradadas de la región del Biobío. En este mismo sector se distribuyen además un conjunto de sistemas lacustres litorales asociados al delta del río Biobío y a la presencia de obstrucciones eólicas (dunas). Ellos son las lagunas Las Tres Pascualas, Lo Galindo, Lo Méndez y laguna Redonda.

c) Río Biobío- río Imperial. Al sur del río Biobío la cordillera tiene un aspecto de bloque macizo y elevado, bien individualizado, en cuyos interfluvios y a diferentes altitudes siguen conservándose restos de superficies de erosión (Fig. 2). Se denomina cordillera de Nahuelbuta, la que se extiende por 190 km de N-S hasta el río Imperial. Tiene un ancho máximo de 50 km a la latitud de Cañete-Angol y una altitud máxima de 1.533 m en sus crestas orientales, a la misma latitud. El trazado y organización de la red hidrográfica, permiten deducir que el relieve resulta de una combinación de bloques quebrados por sistemas de fallas. En relación con estos bloques estructurados por la tectónica, restos de antiguas superficies de erosión se elevan de manera irregular hacia el este.

No obstante la perfecta individualización orográfica de la cordillera de Nahuelbuta, la morfología de sus contactos con la costa y el interior permiten definir dos sectores: el sector septentrional entre el Biobío y la latitud de Cañete, tiene aspecto macizo y de bloques que se elevan progresivamente hacia el sur por la presencia de fallas de dirección ENE-WSW en el sector de Patagual-Colcura (300-650 m) y en el sector del río Lía, al sur de cuyo lineamiento el macizo se eleva a más de 750 m, para ascender progresivamente a 1.000 m al SE de Curanilahue y a más de 1.500 m en el sector Alto de Nahuelbuta. La franja central y oriental de la cordillera está conformada por rocas intrusivas del batolito de la costa, entre las que predominan granitos, granodioritas y dioritas. Al oeste, los relieves están estructurados principalmente por la Serie Oriental del Basamento Metamórfico. A ambas unidades litológicas se les ha asignado una edad Paleozoico superior (Ferraris, 1981).

El contacto de este sector con la Depresión Intermedia se realiza mediante un escarpe de trazado recto y abrupto de 400 a 600 m de altura, mientras que la ladera occidental está compuesta por un sistema de terrazas de abrasión marina escalonadas, las que descienden desde los 400 hasta los 50 m de altitud. En el sector septentrional, estas terrazas conectan el macizo de Nahuelbuta con una llanura litoral (llanura de Concepción-Coronel), en cuyo contacto se localizan cuatro cubetas lacustres originadas por obstrucción marina y eólica; ellas son las lagunas San Pedro Chica y Grande, laguna La Posada y lago Quiñenco. Hacia el sur, el macizo cae

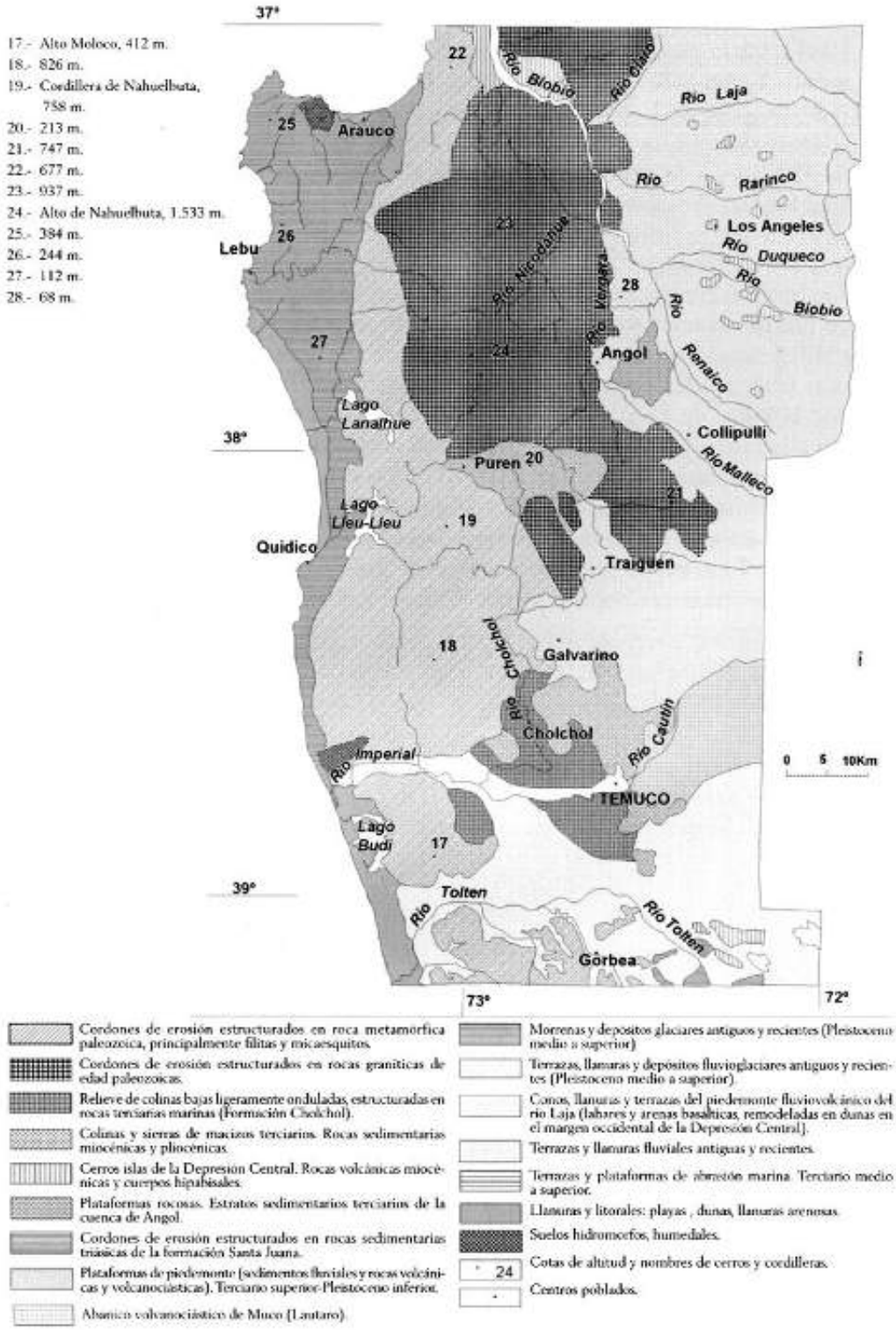


Figura 2. Geomorfología de la Cordillera de la Costa entre los ríos Biobío y Toltén, VIII y IX Regiones, Chile.

hacia la península de Arauco, plataforma de abrasión marina de 20-40 km de ancho, 170 km de largo y de 100 a >350 m de altitud, estructurada en rocas sedimentarias (lutitas, areniscas y mantos de carbón) de edades que fluctúan entre el Cretácico superior (Formación Quiriquina) y el Plioceno superior (Formación Tubul).

Al sur de una linea de falla que se orienta diagonalmente entre Cañete y Traiguén (SERNAGEOMÍN - 1982), la cordillera desciende a 850 y 750 m y varia su composición litológica. Los afloramientos de rocas graníticas se disponen hacia el este y se fragmentan para desaparecer en el sector de Collipulli, siendo reemplazados en el cerro Ñielol por rocas sedimentarias marinas, volcánicas y continentales de edad miocénica.

La cordillera de Nahuelbuta se hunde entre los ríos Pellahuén e Imperial, donde además es fragmentada por la acción erosiva de los sistemas fluviales, desarrollándose en el valle del Imperial un ancho corredor, a través del cual penetra libremente la influencia marítima hasta la Depresión Intermedia.

d) Río Imperial-río Toltén. En este sector la Cordillera de la Costa se reduce a suaves lomajes de no más de 10 km de ancho y con una altitud máxima de 412 m en el Alto Molco (Fig. 2). La constitución litológica es la misma del sector anterior. La Depresión Intermedia se desplaza hacia el oeste confundiéndose prácticamente con el litoral.

En la costa, sobre una planicie litoral de aproximadamente 15 km de ancho, se emplaza el lago Budi, sistema lacustre originado por obstrucción eólica y que funciona como laguna costera, al interior de la cual las mareas tienen influencia en sus características físicas, químicas y dinámicas.

e) Río Toltén-río Bueno. Al sur del río Queule reaparece el cordón costero en la cordillera de Mahuidanche, cuyo punto culminante es el cerro Puralaco con 534 m (Fig. 3). De este sector hasta el río Llico, sobre un recorrido de 210 km hacia el sur, el macizo costero incrementa su altitud, desde 800 m en la cordillera de Mahuidanche hasta más de 1000 m en la cordillera Pelada al sur de Valdivia.

Desde el valle del río Toltén, los cordones esquistosos (véase Glosario) y fragmentados de Mahuidanche se elevan sobre las llanuras de Gorbea y avanzan hacia el este al encuentro de la cordillera andina. Es el dominio de los macizos centrales de Loncoche los que interrumpen la Depresión Intermedia entre Villarrica y Riñihue, a lo largo de fracturas de dirección NW-SE. Hasta el río Bueno los macizos delimitados y fragmentados por grandes dislocaciones oblicuas ocupan la totalidad del espacio subandino.

Sus interfluvios están modelados principalmente al sur de San José de la Mariquina por superficies de erosión marina y continental, localizadas a altitudes entre 300 y >750 m. Los valles se adaptan o no a la red de bloques solevantados y depresiones tectónicas, en una sucesión compleja de llanuras y gargantas epigenéticas. La unidad de los paisajes en este dominio geomorfológico se relaciona fundamentalmente con la uniformidad litológica, dada por los afloramientos de esquistos paleozoicos de la Serie Occidental del Basamento Metamórfico, que forman tanto los macizos costeros como los macizos centrales de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos. Sólo en la costa de Valdivia se observan pequeños afloramientos aislados de rocas sedimentarias marinas miocénicas y pliocénicas. En el sector costero, el estuario del río Valdivia presenta un trazado geométrico que ha sido afectado por repetidas subsidencias durante los grandes terremotos ocurridos del Pleistoceno (Weischet, 1960).

f) Río Bueno-río Llico. Al sur del valle del río Bueno la cordillera retoma el carácter de bloque tectónico costero. Reaparece la Depresión Intermedia y los cordones se alinean a lo largo de grandes dislocaciones NE-SW, que se encadenan desde la llanura de Paillaco hasta el río Llico (Fig. 3). En el detalle, los bloques se disponen en escalones; los escarpes que los separan dibujan una serie de indentaciones oblicuas NW-SE y NE-SW, que se repiten con una regularidad geométrica hasta la desembocadura del río Maullín. La tectónica de falla reciente explica la disposición de estos macizos.

La altitud media de la cordillera es cercana a 600 m. Destacan por su elevación los cerros Pampa Alegre (990 m), Trafún (656 m), Maicolpué (800 m), entre los valles de Contaco-Hueyelhue, la cordillera de Los Espejos (940 m) y pampa de San Juan (850 m). A partir del valle del río Llico, la cordillera pierde altura (<500 m) y termina por desaparecer en las depresiones de Maullín. Los cerros de Yerbas Buenas y la cordillera de Sarao, constituyen los últimos bastiones costeros que preceden al canal de Chacao, que separa el continente de la isla de Chiloé. En el margen occidental, la línea de costa Pacífica recorta vigorosamente estos cordones. Sólo estrechos jirones de terrazas de abrasión marina interrumpen la continuidad y el rigor de los acantilados costeros.

Desde el punto de vista litológico, los relieves continúan estructurados en el Basamento Metamórfico, con excepción del margen oriental de la cordillera, donde afloran rocas sedimentarias de edad terciaria que conforman las plataformas de Quilacahuín-Huilma-Riachuelo. Areniscas, limolitas, lutitas y tobas de origen tanto continental (véase Glosario) como marino conforman estos afloramientos del período Mioceno (Sociedad Geológica de Chile, 1966; SERNAGEOMIN - 1982).

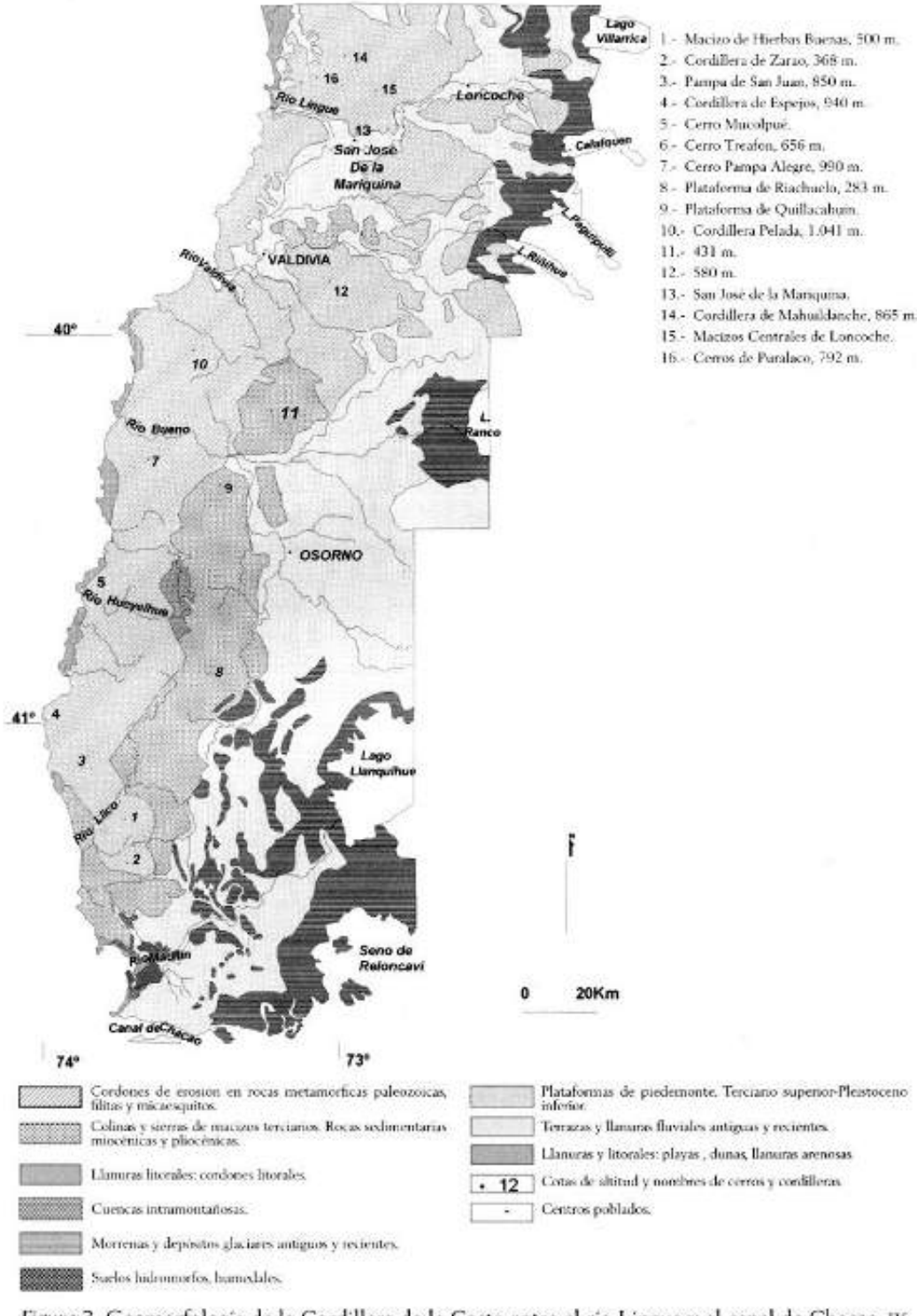


Figura 3. Geomorfología de la Cordillera de la Costa entre el río Lingue y el canal de Chacao, IX y X Regiones, Chile.

g) Río Llico-ríos Chepu-Puntra (Chiloé). Al sur del río Llico se reorganiza el modelado litoral y el macizo costero se hunde bajo el mar para reaparecer en la isla de Chiloé (Fig. 3 y 4). La gran isla de Chiloé es un trozo de continente de aproximadamente 200 km de largo, que se inicia a la latitud donde los glaciares pleistocénicos invaden la Depresión Intermedia y llegaron hasta el nivel del mar. Allí donde el sobreexcavamiento fue profundo, una vez que los hielos retrocedieron, el territorio fue invadido por el mar, tal como ocurre por ejemplo en el canal de Chacao y en la costa interior de la isla. La isla de Chiloé es el último bastión donde se pueden distinguir al menos parcialmente las unidades morfoestructurales clásicas de Chile centro-sur, es decir: cordillera andina, Depresión Intermedia y cordillera costera; aunque la mayor parte de la Depresión Intermedia, afectada por hundimiento tectónico y fuerte erosión glacial, se encuentra transgredida por el mar.

En esta sección, la Cordillera de la Costa muestra el impacto de una intensa erosión glaciar que modela un conjunto estrecho de colinas, que apenas superan los 300 m de altitud, estructuradas en rocas sedimentarias marinas (areniscas) de edad miocénica y en rocas volcánicas (andesitas, tobas e ignimbritas) pliopleistocénicas. A la latitud del río Chepu, la Cordillera de la Costa es fragmentada por corredores glaciales y fluvioglaciales, que alcanzaron el océano Pacífico.

h) Río Chepu-Puntra y lagos Huillinco-Cucao-río Cauyahue. Al sur de los 42°15' S y hasta los lagos Huillinco y Cucao, se emplaza la única elevación importante de la isla. Es la cordillera de Piuchué, de 60 km de largo y 25 km de ancho, que ha actuado durante el Cuaternario como muro de contención de los glaciares procedentes del sector andino, puesto que en su margen oriental vienen a colapsar todos los cordones morrénicos de la última glaciación (Fig. 4). Ella se aprecia como un potente bloque tectónico, de macizos amesetados, estructurados completamente en roca metamórfica de edad paleozoica. Está conformado por altas superficies de erosión inclinadas hacia el oeste sobre la vertiente pacífica, cruzadas por una red de ríos que explotan la intensa fracturación. Las más altas cabeceras hidrográficas (>700 m) de este macizo costero alojaron glaciares locales, ya que existen en los valles huellas evidentes de erosión glacial. En su límite WNW el río Petraquito se adapta a una línea de falla que eleva la cordillera de 300 a más de 700 m e incluso a 830 m en los cerros de Cucao. A la latitud de Castro se presenta la sección más estrecha de la isla (26 km). El sobreexcavamiento glacial produce un estrangulamiento de la Depresión Intermedia y los relieves de la Cordillera de la Costa conforman casi todo el ancho del territorio isleño. A esta latitud, las morrenas construidas por la última fase glacial alcanzan la vertiente oriental de dicha cordillera hasta 350 m de altitud.

El margen costero de la cordillera de Piuchué es rocoso, con un trazado indentado debido a la acción erosiva de un mar pleistocénico congelado. El acantilado es más abrupto al norte del río Abtao, donde alcanza 300 m de altura, mientras que al sur de este río su altura es inferior a 200 m. El único delta que interrumpe la rigidez de esta costa rocosa es el de los ríos Abtao-Curi.

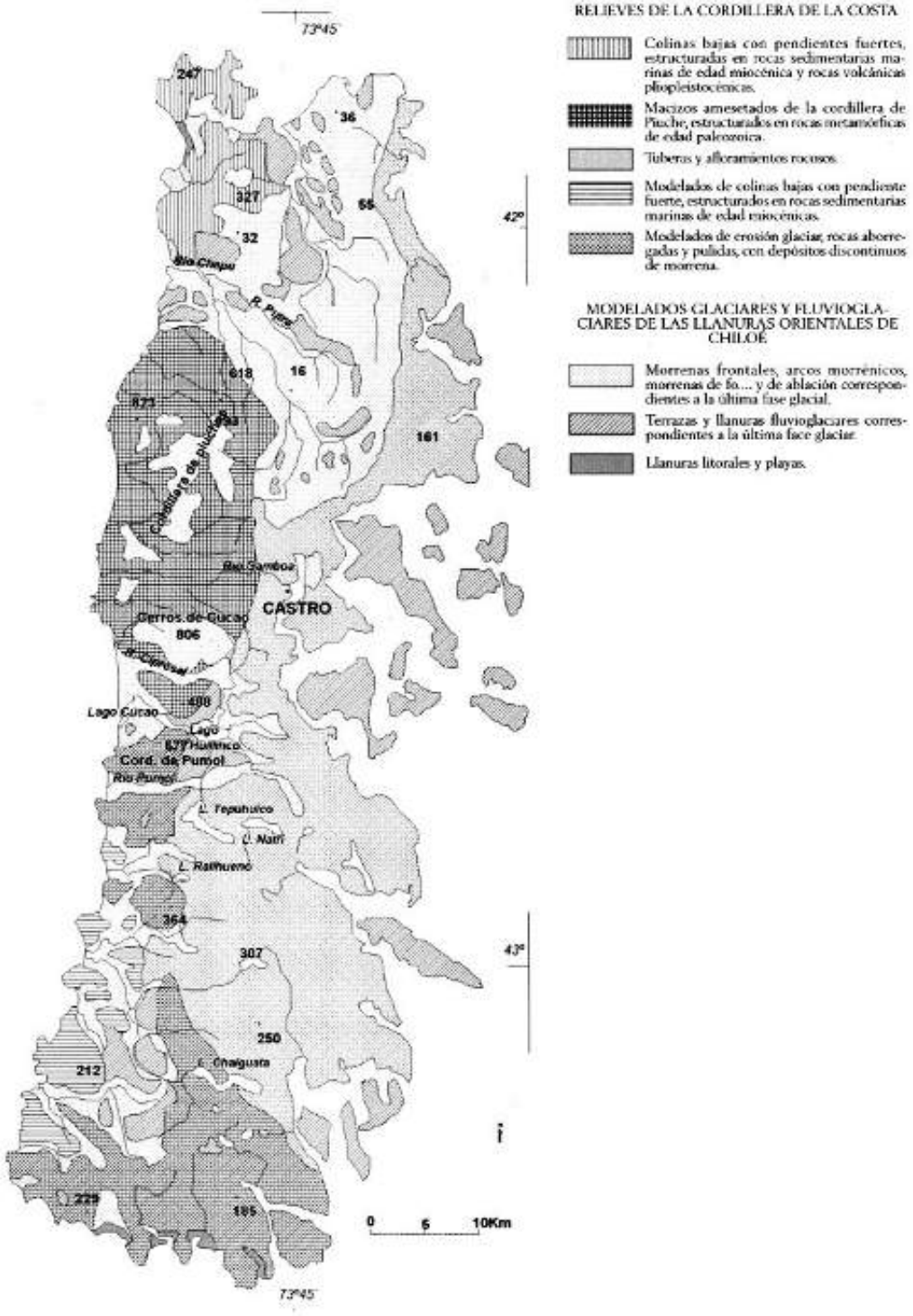


Figura 4. Geomorfología de la isla de Chiloé, X Región, Chile (modificado de Greunier, 1979).

i) Sector meridional de la isla de Chiloé. Los lagos Huillinco y Cucao, dispuestos en cadena en una dirección E-W, seccionan la isla en dos paisajes diferentes (Fig. 4). Al sur de estos lagos, la Cordillera de la Costa se estrecha a 10 km de ancho y se reduce a pequeñas colinas estructuradas en areniscas miocénicas fuertemente destrozadas por la erosión glacial, que escasamente superan los 350 m de altitud. El último cordón de cierta importancia orográfica es la cordillera de Pirulil (527 m). Al sur del río Pumol (42°45' S), la cordillera se diluye en una franja cada vez más estrecha, modelada por colinas de débil altitud, aborregadas por los glaciares y consteladas hacia el este por lagos elongados y digitados. En este conjunto, las morrenas frontales observadas a la latitud de Castro invaden progresivamente el sector occidental de la isla, hasta llegar al mar (Grenier, 1979). Según Grenier, se puede seguir estas morrenas en el frente de los lagos Tepuhueico, Ralihueno y Chaiguaco. Sistemas de terrazas embutidas se extienden desde el frente morrénico hasta el océano Pacífico y fragmentan en islotes, de algunas decenas de kilómetros cuadrados, las colinas miocénicas que conforman la cordillera costera, hasta culminar en el extremo sur con el dominio de modelados de erosión glacial, débilmente cubiertos por placas morrénicas, discontinuas. A los 43°20' S la isla de Chiloé y la Cordillera de la Costa desaparecen por la tectónica de hundimiento y por la erosión glacial, en el golfo de Corcovado.

1.6. Conclusiones

Aunque la Cordillera de la Costa es globalmente una unidad morfoestructural dispuesta longitudinalmente al oeste de la cordillera andina, las diferencias latitudinales, de altitud y estructurales, generan una gran variedad de paisajes locales y caracteristicas ambientales.

Es una cadena cuya dirección empieza a esbozarse desde el Mioceno y termina por configurar sus rasgos morfoestructurales definitivos entre el Plioceno superior y Cuaternario antiguo. Pequeñas cuencas intramontañosas alternan con macizos elevados por la tectónica de falla, variaciones en el trazado de los cordones, valles que disectan perpendicularmente la cordillera, modulando las condiciones climáticas zonales y facilitando el desarrollo de enclaves biogeográficos azonales (véase Villagrán y Armesto, en este volumen). En relación a una cordillera andina glaciada durante gran parte del Pleistoceno, estos enclaves costeros menos fríos y desprovistos de glaciares actuaron como hábitat y refugio para las formaciones vegetales desplazadas por el hielo.

Los procesos que tienen mayor incidencia en la dinámica erosiva de las laderas desde el Pleistoceno al Actual son: las variaciones climáticas producidas por la alternancia de fases glaciales e interglaciales y la reducción y cambio de cobertura vegetal producida por el ser humano desde el período Colonial hasta el Actual. En el presente, la cordillera costera es uno de los paisajes más homogeneizados por el predominante uso forestal y el más degradado por la erosión de sus suelos.

Glosario

Arenisca: roca sedimentaria formada por la compactación de granos de arena.

Conos coluviales: forma de acumulación localizada en la parte inferior de una ladera constituida por sedimentos finos (arcillas, limos, arenas finas), asociados al escurrimiento hídrico difuso de tipo laminar.

Esquistos: rocas metamórficas foliadas (como láminas) que pueden romperse con facilidad en pequeñas placas. Contienen más del 20% de minerales planares y alargados que normalmente incluyen las micas y el anfíbol. Se originan por una intensa compactación de rocas sedimentarias (lutitas) por presión al interior de la tierra. Los esquistos compuestos fundamentalmente por micas se denominan micaesquistos.

Filita: roca metamórfica foliada, compuesta fundamentalmente por cristales muy finos de moscovita (mica) o clorita. Representa una gradación en el metamorfismo entre la pizarra y el esquisto. Sus minerales planares son más grandes que los de la pizarra, pero no lo bastante como para ser claramente identificables a simple vista. Se distingue además de la pizarra, por su brillo satinado.

Granito: roca plutónica (de origen ígneo), cristalina, cuyos minerales principales son el cuarzo (25-30%) y los feldespatos (posee más del 50% de feldespato potásico y de plagioclasa rica en sodio, esta última en menor proporción que la primera). Otros constituyentes comunes son la moscovita (mica blanca) y algunos silicatos oscuros, en particular la biotita y el anfíbol. Se forma a partir del magma, el que se solidifica lentamente en zonas profundas del interior de la Tierra.

Granodiorita: rocas plutónicas, cristalinas, cuyos minerales principales se asemejan al granito, pero posee una menor proporción de cuarzo (10%), mayor proporción de mica (15%) y la plagioclasa prevalece sobre la ortoclasa (véase también granito).

Lutita: roca sedimentaria, compuesta por granos finos cementados, del tamaño de la arcilla y del limo.

Superficie de aplanamiento: superficies planas donde la diferencia entre valles e interfluvios es muy débil. Resultan de procesos de erosión hídrica generalizados, a escala regional, que tienden a reducir los relieves salientes. Este concepto se ha asociado a extensas planicies originadas por un largo proceso de erosión fluvial, en dominios geomorfológicos con escasa actividad tectónica.

Toba: roca piroclástica compuesta fundamentalmente por diminutos fragmentos del tamaño de cenizas, producidos por una erupción volcánica, los que se han cementado después de su caída.

Trazado meandriforme: sinuosidad regular en forma de lazo, descrita por el canal o cauce de un río bien calibrado.

Valles epigenéticos: son valles inadaptados a la estructura; ello implica la persistencia de su dirección general cortando afloramientos de rocas resistentes a la erosión y líneas de falla. Para el caso de la Cordillera de la Costa se estima que la inadaptación es por antecedencia, es decir, el trazado de la red hidrográfica es anterior a los levantamientos tectónicos y específicamente a la formación de dicha cordillera.

2. Bioclimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile

Bioclimates of the Coastal Range in south-central Chile

FEDERICO LUEBERT y PATRICIO PLISCOFF

Abstract

A bioclimatic classification of the coastal range of south-central Chile (35° -43° S) is proposed. We identified two major bioclimatic units: mediterranean pluviseasonal-oceanic and temperate hyperoceanic bioclimates. Within the first bioclimate, three altitudinal belts or zones were identified: mesomediterranean dry, subuhmid and humid belts. In the second bioclimatic unit, four belts were recognized: thermotemperate hyperhumid, mesotemperate hyperhumid, mesotemperate humid, and supratemperate hyperhumid. The mediterranean bioclimate is distributed in the northern portion of the study area. The temperate bioclimate is distributed in the southern coastal range. The geographic pattern of bioclimates is controlled by atmospheric factors (cyclonal and anticyclonal influences), oceanographic factors (distance to the sea and the Humboldt current), orographic factors (rain-shadow effect) and latitudinal factors (distance to the pole and incident solar irradiance).

Introducción

Diversos autores han propuesto clasificaciones climáticas para Chile (Almeyda y Sáez, 1958; Fuenzalida, 1950; 1965b; 1966; Quintanilla, 1974; Huber, 1975; di Castri y Hajek, 1976; Peña y Romero, 1977; Romero, 1985; INIA, 1989; Santibáñez, 1990; Santibáñez y Uribe, 1993; Amigo y Ramírez, 1998a), utilizando aproximaciones metodológicas distintas. En lo esencial, sin embargo, coinciden en definir dos tipos de clima para la Cordillera de la Costa de la zona centro-sur (35° S-43° S), diferenciados por la duración del periodo de aridez estival, con un limite aproximadamente a los 38° S. Algunos autores (Quintanilla, 1974) incluyen un bioclima de transición mediterráneo-templada, denominado submediterráneo, que Rivas-Martínez (1993; 2001) considera como una variante del bioclima templado.

El propósito de este trabajo es presentar una caracterización y delimitación de zonas o pisos altitudinales bioclimáticos de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile (35 ° S-43° S), tomando como base la propuesta global de Rivas-Martínez (1993, 2001).

2.1. Métodos

La clasificación de Rivas-Martínez (1993; 2001) ha sido aplicada en diferentes regiones del mundo (*e.g.*, Rivas-Martínez y Armaiz, 1984; Peinado *et al.*, 1997; Amigo y Ramírez, 1998a; Rivas Martínez *et al.*, 1999; Luebert y Gajardo, 2000; Navarro y Maldonado, 2002). Esta clasificación redefine varios conceptos bioclimáticos con sentido ecológico (Barbour, 2001). La propuesta considera de manera crítica algunos elementos de clasificaciones previas (*e.g.*, Köppen, 1948; Thornthwaite, 1948; Bagnouls y Gaussen, 1957), e incorpora nuevos conceptos que consideran rasgos importantes de la biosfera (Rivas-Martínez, 2001). La clasificación es resultado de aproximaciones empíricas sucesivas en el contexto global.

Los tipos bioclimáticos (Anexo 1) se determinan a partir de la combinación de los valores del índice de continentalidad (Ic) y del índice ombrotérmico (Io). Los pisos o zonas bioclimáticas se definen para cada macrobioclima en función de termotipo y ombrotipo. Los termotipos se determinan a partir de los valores que asumen el índice de termicidad compensado (Itc) y la temperatura positiva (Tp), mientras que los ombrotipos a base del índice ombrotérmico (Io) (véase Anexo 1 para definiciones y cálculos).

El Io evalúa la disponibilidad hídrica anual, relacionando la precipitación y la temperatura acumulada de uno o más meses con temperatura media mayor a 0° C. El Io es de especial utilidad para la identificación de bioclimas mediterráneos, donde es importante atender a la disponibilidad hídrica durante la estación cálida. El Ic está definido por la amplitud térmica anual, es decir, la diferencia entre la temperatura media del mes más frío y la temperatura media del mes más cálido. El índice de termicidad (It) es una medida de las restricciones térmicas impuestas por la temperatura media anual y las temperaturas medias máximas y mínimas del mes más frío. Esto último es también un buen reflejo de la continentalidad en climas tropicales, pero en las zonas extratropicales muy oceánicas o muy continentales es necesario incluir valores de compensación, para lo que se utiliza el Itc. La Tp es la suma de las temperaturas medias mensuales mayores a 0° C que se correlaciona con los períodos de actividad de los organismos. La definición de clima mediterráneo, de importancia fundamental en la bioclimatología y biogeografía chilena, resulta a menudo difícil de consensuar (di Castri y Hajek, 1976). De acuerdo con Rivas-Martínez (1993; 2001), el clima mediterráneo se identifica por una fuerte estacionalidad en las precipitaciones y temperaturas, con precipitaciones invernales (el trimestre más frío del año es el de mayor precipitación) y sequía estival (el trimestre más cálido del año es el de menor precipitación). En su extremo más húmedo, el período de aridez es al menos dos meses consecutivos.

La notable carencia de datos meteorológicos confiables para localidades de altitud lleva a una difícil estimación de la distribución geográfica de los termotipos, que por lo general se presentan en sucesión altitudinal (Barry y Chorley, 1998). Este problema se extiende a todo Chile y constituye una seria limitación para el progreso de la bioclimatología. Sin embargo, a partir de la interpretación de la distribución altitudinal de las comunidades vegetales, es a menudo posible inferir la distribución altitudinal de los pisos bioclimáticos (Luebert y Gajardo, 2000; Luebert *et al.*, 2003; Luebert y Gajardo, datos no publicados).

2.2. Clasificación bioclimática

2.2.1. *Bioclimas*

La zona de la Cordillera de la Costa de la región centro-sur de Chile está bajo la influencia de los macrobioclimas mediterráneo en su zona norte (34° 40' S-37° 15' S) y templado en el sector sur (37° 15' S-43° 20' S) (Tabla 1, Amigo y Ramírez,

1998a). A partir de los diagramas ombrotérmicos (Fig. 1) se visualizan las estaciones meteorológicas que se encuentran bajo influencia mediterránea y templada, diferenciadas por la presencia o ausencia de un período de aridez mayor o igual a dos meses consecutivos durante el verano. Al interior de la zona mediterránea sólo se puede reconocer el tipo pluviestacional-oceánico, mientras que dentro del área templada sólo se presenta el tipo hiperoceánico (Anexo 1).

El límite mediterráneo-templado se presenta en forma diagonal noroeste-sureste. El bioclima templado penetra hacia el norte a través de la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa hasta ca. 37° 30' S, mientras que el mediterráneo se prolonga hacia el sur por la vertiente oriental hasta ca. 38° S. En la cordillera de los Andes el límite mediterráneo-templado nuevamente se desplaza hacia el norte describiendo una forma en U (di Castri y Hajek, 1976; Amigo y Ramírez, 1998a).

2.2.2. *Temperaturas y termotipos*

Las temperaturas medias anuales manifiestan una tendencia a disminuir con el aumento de la latitud (Fig. 2, véase también Arroyo *et al.*, 1996). No es posible deducir de los datos (Tabla 1) una tendencia altitudinal de la temperatura en la Cordillera de la Costa, lo cual es esperable debido al escaso número de estaciones analizadas. A partir de estas estaciones meteorológicas no se encuentran diferencias apreciables entre las temperaturas medias anuales de la vertiente occidental y oriental de la Cordillera de la Costa.

Sobre la base de los datos de las estaciones meteorológicas se definen tres termotipos en el área de estudio, uno mediterráneo (mesomediterráneo) y dos templados (termotemplado y mesotemplado). Los termotipos se suceden en el gradiente altitudinal, producto de la disminución de la temperatura. La presencia de estaciones meteorológicas por sobre el nivel altitudinal máximo de las actuales, podría indicar termotipos adicionales en las cumbres costeras (Mardones, en este volumen).

2.2.3. *Continentalidad*

La continentalidad, estimada por la amplitud térmica anual (Ic), presenta diferentes tendencias en ambas vertientes de la Cordillera de la Costa. En la vertiente occidental no se observan cambios significativos con la latitud debido a la fuerte influencia marina. En la vertiente oriental, la continentalidad es mayor, pero tiende a disminuir hacia el sur hasta equipararse con la vertiente occidental en la porción más austral de la zona de estudio (Fig. 2). Probablemente esto se debe a la penetración de la influencia marina hacia el interior (Mardones, este volumen), y a la influencia de los grandes cuerpos de agua dulce de la región de Los Lagos.

Tabla 1. Variables e índices climáticos para las estaciones localizadas en la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile. Abreviaciones en Anexo 1

Estación	LS	LW	Elevación (m)	T	M	m	Tmin	Tmax	P (mm)	ETP*	Pp (mm)	Tp	Ic	Io	Ios2	It	Itc	Fuente
Constitución	35°19'	72°25'	12	14,1	14,6	6,0	10,3	18,2	898	693,8	898	1.692	7,9	5,3	0,48	347	336	INIA 1989
Talca 1	35°26'	71°40'	97	14,7	13,6	3,7	8,3	21,9	737	737,0	737	1.764	13,6	4,2	0,33	320	320	FAO 1985
Talca 2	35°26'	71°40'	97	14,9	13,6	3,8	8,7	21,7	735	740,3	735	1.788	13,0	4,1	0,34	323	323	INIA 1989
Cauquenes	35°57'	72°19'	177	15,2	14,1	4,6	9,4	22,1	642	757,3	642	1.824	12,7	3,5	0,42	339	339	INIA 1989
Punta Tumbes	36°37'	73°06'	120	12,1	13,0	6,7	9,5	15,1	908	641,5	908	1.452	5,6	6,3	0,76	318	284	FAO 1985
Talcahuano	36°43'	73°07'	5	12,7	12,2	6,3	9,3	16,6	1.107	658,5	1.107	1.524	7,3	7,3	1,17	312	295	INIA 1989
Concepción 1	36°49'	73°03'	15	13,1	13,3	5,0	9,1	18,0	1.294	672,9	1.294	1.572	8,9	8,2	1,08	314	313	FAO 1985
Concepción 2	36°50'	73°02'	10	13,1	13,3	5,0	9,2	17,9	1.330	670,9	1.330	1.572	8,7	8,5	1,23	314	311	INIA 1989
Angol	37°47'	72°42'	77	13,3	11,8	4,3	8,1	19,5	1.055	690,2	1.055	1.596	11,4	6,6	0,97	294	294	INIA 1989
Contulmo	38°02'	73°13'	30	12,7	13,6	4,8	8,6	17,4	1.961	666,4	1.961	1.524	8,8	12,9	2,67	311	309	FAO 1985
Traiguén	38°15'	72°40'	177	12,2	11,6	4,1	7,4	18,0	1.208	660,3	1.208	1.464	10,6	8,3	1,54	279	279	FAO 1985
Carillanca	38°41'	72°25'	200	10,0	9,7	2,3	6,0	14,6	1.394	570,3	1.394	1.200	8,6	11,6	3,26	220	216	INIA 1989
Temuco	38°46'	72°39'	114	12,0	12,0	4,1	7,6	17,2	1.191	653,6	1.191	1.440	9,6	8,3	2,11	281	281	FAO 1985
Puerto Saavedra	38°46'	73°24'	5	12,3	12,7	6,5	9,6	15,7	1.182	649,5	1.182	1.479	6,1	8,0	2,50	315	286	INIA 1989
Loncoche	39°33'	72°38'	115	12,5	11,8	3,3	7,6	18,4	2.139	667,9	2.139	1.500	10,8	14,3	3,97	276	276	INIA 1989
Valdivia 1	39°41'	73°04'	53	11,9	11,0	4,7	7,7	17,0	2.540	649,1	2.540	1.428	9,3	17,8	4,13	276	276	FAO 1985
Valdivia 2	39°48'	73°14'	5	12,2	11,0	4,7	7,9	17,2	2.531	655,6	2.531	1.464	9,3	17,3	4,00	279	279	INIA 1989
La Unión	40°15'	73°02'	29	11,6	10,8	3,6	7,2	16,5	1.267	640,1	1.267	1.392	9,3	9,1	4,00	260	260	INIA 1989
Remehue	40°35'	73°09'	73	11,4	11,4	3,2	7,3	16,2	1.383	637,3	1.383	1.368	8,9	10,1	4,17	260	259	INIA 1989
Purranque	40°55'	73°01'	58	10,9	10,0	3,0	6,5	15,6	1.542	625,9	1.542	1.308	9,1	11,8	5,31	239	239	INIA 1989
El Tepual	41°26'	73°07'	88	10,7	10,5	4,1	7,3	14,6	2.021	618,6	2.021	1.284	7,3	15,7	6,83	253	236	INIA 1989
Puerto Montt	41°28'	72°56'	110	11,0	10,4	4,6	7,6	15,2	1.982	626,8	1.982	1.320	7,6	15,0	7,63	260	246	FAO 1985
Maullín	41°37'	73°35'	47	10,9	11,1	4,0	7,6	14,8	1.890	623,2	1.890	1.308	7,2	14,4	5,87	260	242	INIA 1989
Punta Corona	41°47'	73°52'	56	10,5	10,2	5,5	7,9	13,8	2.148	611,7	2.148	1.260	5,9	17,0	6,79	262	231	FAO 1985
Castro	42°29'	73°48'	24	10,4	10,4	3,2	6,9	14,4	1.942	613,3	1.942	1.248	7,5	15,6	5,41	240	225	INIA 1989

*Evapotranspiración potencial según la fórmula Thornthwaite (1948)

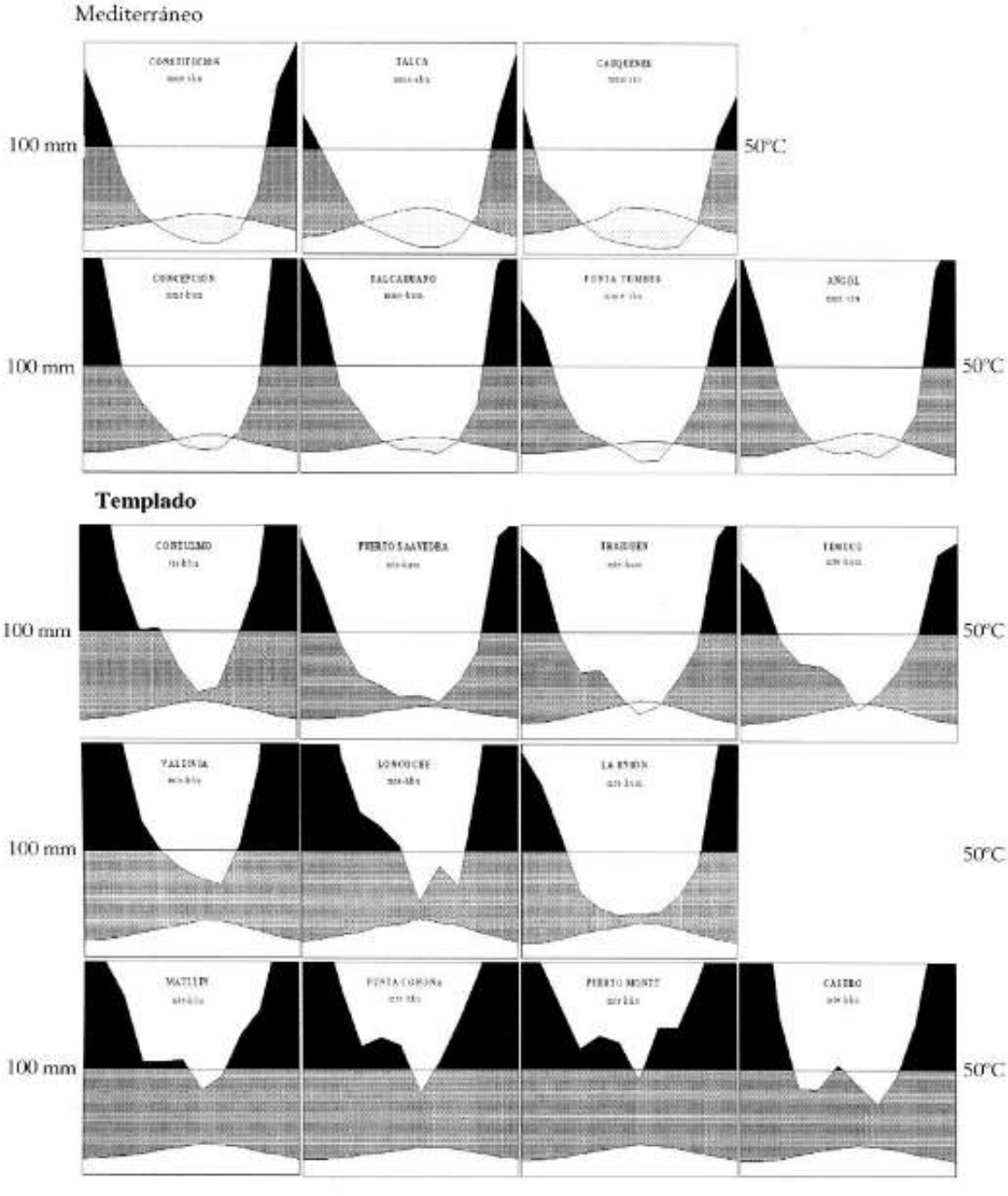


Figura 1. Diagramas ombrotérmicos obtenidos en estaciones meteorológicas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile. Precipitación (mm) en el eje Y izquierdo y temperatura (°C) en el eje de la derecha. Los achurados indican periodos de precipitación alta (>100 mm) mensuales (zona oscura), intermedia (zona gris), o sequía (zona punteada). Se indica termotipo (mme: meso-mediterráneo, tte: termotemplado, mte: mesotemplado) y ombrotipo (sec: seco, shu: subhúmedo, hum, húmedo, hhu: hiperhúmedo). Ubicación, variables e índices de las estaciones en la Tabla 1.

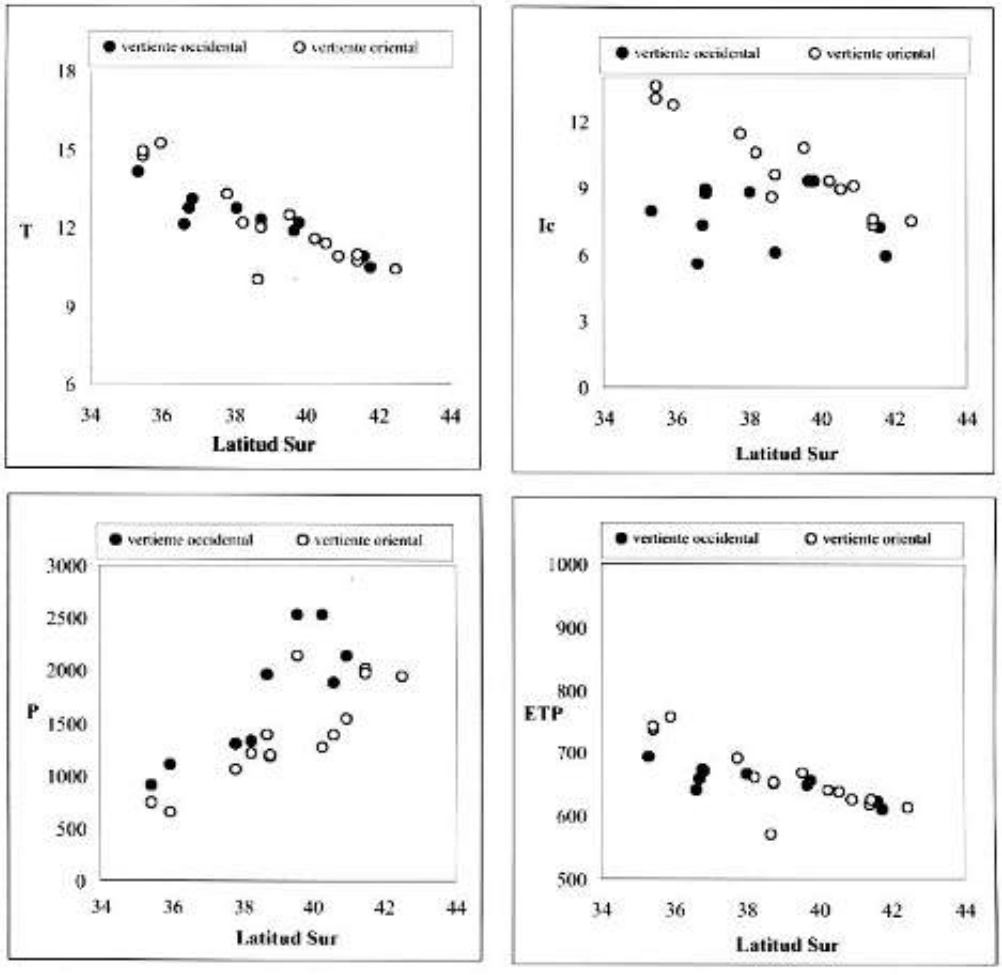


Figura 2. Variación latitudinal de la temperatura media anual (arriba-izquierda), índice de continentalidad (arriba-derecha), precipitación media anual (abajo-izquierda y evapotranspiración potencial (abajo-derecha) para la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile.

No obstante esta variación del índice de continentalidad (Tabla 1, Anexo 1), no es adecuado utilizar en Chile la denominación "clima continental" (*cf.*, di Castri y Hajek, 1976), en comparación con otras regiones continentales del planeta donde la influencia marina es baja o ausente. Los tipos climáticos oceánicos se concentran en la vertiente oriental de la porción septentrional. En el resto del área predominan los tipos hiperoceánicos.

2.2.4. *Precipitación y ombrotipos*

Las precipitaciones presentan un aumento latitudinal y de este a oeste (Fig. 2). Los ombrotipos presentan, a una misma latitud, una sucesión este-oeste, de una vertiente a otra de la Cordillera de la Costa. Se observan ombroclimas más hú-

medos en la vertiente occidental y más secos en la oriental (Mardones, en este volumen). Esta situación es más pronunciada en las grandes masas montañosas, como la cordillera de Nahuelbuta y la cordillera Pelada (Fig. 3, Cuadernillo 1). La idea se ve reforzada por el hecho de que las estaciones meteorológicas que se encuentran en el interior de los valles fluviales intermontanos, presentan ombroclimas más húmedos que sus análogas situadas al este de las cordilleras (*cf.*, Almeyda y Sáez, 1958; Huber, 1975; Santibáñez y Uribe, 1993; Tabla 1, Fig. 1 y Fig. 4, Cuadernillo 1).

2.2.5. *Evapotranspiración potencial y balance hídrico*

La evapotranspiración potencial (ETP) anual disminuye al aumentar la latitud (Fig. 2), como es esperable a partir del cálculo del índice de Thornthwaite (1948). También es esperable una disminución altitudinal de la ETP conforme disminuyen las temperaturas medias. Tampoco se observan diferencias importantes entre la ETP anual entre ambas vertientes de la Cordillera de la Costa (Fig. 2).

La diferencia entre la precipitación anual y la ETP anual es una estimación del balance hídrico anual. Sólo las estaciones mediterráneas de Talca y Cauquenes presentan un balance hídrico anual negativo de -3 y -115 mm, respectivamente. Ambas están situadas en la vertiente oriental del extremo norte del área de estudio. El balance hídrico estival, que considera los tres meses más cálidos del año, es negativo para la mayor parte de las estaciones, excepto El Tepual, Puerto Montt, Maullín, Punta Corona y Castro. Hay también una tendencia latitudinal de incremento del balance hídrico estival.

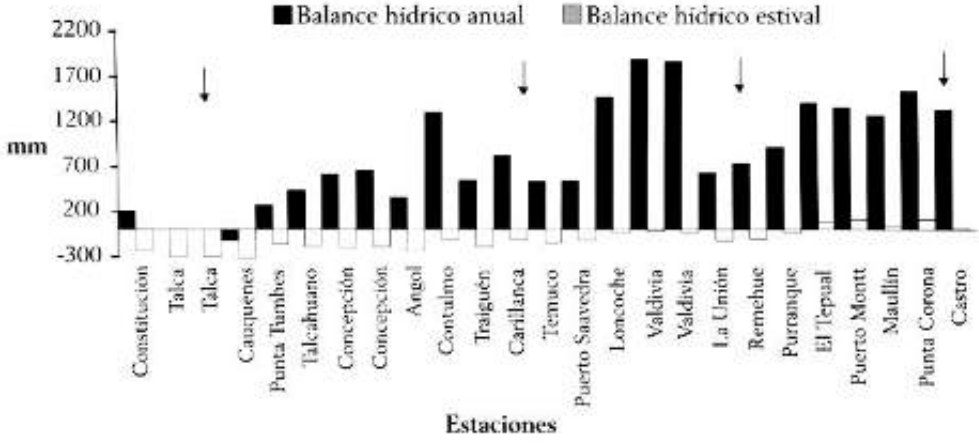


Figura 3. Balance hídrico anual y estival de las estaciones meteorológicas analizadas en la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile. Las estaciones se ordenan latitudinalmente de norte a sur. Las flechas indican las estaciones situadas a sotavento de la Cordillera de la Costa, mostrando el efecto de sombra de lluvia.

2.2.6. *Pisos o zonas bioclimáticas*

A base de los patrones climáticos observados, la aplicación del gradiente adiabático y de datos vegetacionales se propone una zonificación bioclimática para la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile (Fig.4, Cuadernillo 1). La Fig. 3 esquematiza la distribución latitudinal y altitudinal de los pisos bioclimáticos y la vegetación asociada. En la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile se pueden reconocer los siguientes pisos bioclimáticos (termotipo+ombrotipo).

Bioclima mediterráneo pluviestacional-oceánico

Piso mesomediterráneo seco

Representado solamente por la estación de Cauquenes (diagnosis bioclimática Ic = 12,7; Io = 3,5; Ios_2 = 0,42; Itc = 339). Se distribuye en la vertiente oriental de la VII Región (35° 30' S-36° 30' S) entre 100 y 500 m de altitud. La vegetación corresponde a matorrales espinosos de *Acacia caven* (espino) y remanentes de bosques esclerófilos de *Cryptocarya alba* (peumo). Su área de distribución se encuentra fuertemente intervenida por la presencia de cultivos agrícolas intensivos. La misma vegetación y bioclima se extienden por la depresión intermedia hasta los 33° S, a la latitud de Santiago (Gajardo, 1994; Amigo y Ramírez, 1998a).

Piso mesomediterráneo subhúmedo

Representado por las estaciones de Constitución, Talca, Punta Tumbes y Angol (diagnosis bioclimática Ic = 5,6-13,6; Io = 4,1-6,6; Ios_2 = 0,33-0,97; Itc = 284-336). Se distribuye en la vertiente occidental e interior de los valles fluviales de la región del Maule (35° 15' S-36° 40' S) entre 0 y 200 m (Amigo *et al.*, 2000b) y en la vertiente oriental de la VIII y IX Regiones (36° 30' S-38° 15' S), entre 0-600 m. La vegetación es un bosque esclerófilo de *C. alba* (Gajardo, 1994; Amigo *et al.*, 2000b), muy fragmentado por la sustitución por áreas de cultivo y plantaciones forestales. Tiene un equivalente bioclimático y vegetacional en el piedemonte andino, en el mismo rango latitudinal, hasta aproximadamente 300 m (Amigo *et al.*, 2000b).

Piso mesomediterráneo húmedo

Representado por las estaciones de Concepción y Talcahuano (diagnosis bioclimática: Ic = 7,3-8,9; Io = 7,3-8,5; Ios_2 = 1,08-1,23; Itc = 295-313). Distribuido en la vertiente occidental y las cumbres de la región del Maule, VII Región, sobre 200 m, llegando su límite inferior hasta el nivel del mar en las provincias de Concepción y Arauco (VIII Región). También reciben influencia de este bioclima las partes altas de la vertiente oriental de las regiones del Maule y Biobío sobre 300 y 400 m, respectivamente (véase Amigo *et al.*, 2000b). La vegetación corresponde a bosques caducifolios de *Nothofagus*

glauca, *N. obliqua* y *N. alessandrii*, en las que también participan elementos laurifolios (Donoso, 1975; San Martín *et al.*, 1984; 1988b; Gajardo, 1994; Amigo *et al.*, 2000b; San Martín; Arroyo *et al.*, en este volumen). En sectores hiperoceánicos de este piso bioclimático se encuentran asociados una serie de endemismos leñosos, entre los que destacan *Gomortega keule*, *Pitavia punctata* y *N. alessandrii* (San Martín, Arroyo *et al.*; Bustamente *et al.*, en este volumen). El área se encuentra fuertemente fragmentada por plantaciones de pino insigne. Este piso tiene su equivalente en la cordillera de los Andes en las provincias de Colchagua a Ñuble entre aproximadamente 300 y 800 m (Donoso, 1975; Amigo y Ramírez, 1998a; Amigo *et al.*, 2000b).

Bioclima templado hiperoceánico

Piso termotemplado hiperhúmedo

Representado sólo por la estación de Contulmo (diagnóstico bioclimático: Ic=8,8; Io=12,9; Ios_2=2,67; Itc=309). Se distribuye únicamente en la zona baja del reborde montañoso occidental de la cordillera de Nahuelbuta en la provincia de Arauco, por debajo de los 100 m; su límite altitudinal desciende con la latitud. Sus características particulares de humedad estarían determinadas por el efecto de la cordillera de Nahuelbuta, la barrera orográfica más importante de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile. La vegetación es bosque laurifolio muy diverso, dominado por *Aextoxicon punctatum* y presencia de elementos típicamente laurifolios como *Caldcluvia paniculata*, *Eucryphia cordifolia*, *Laureliopsis philippiana* y *Myrceugenia planipes* (Schulmeyer, 1978; Baeza *et al.*, 1999). La humedad ambiental, reforzada por el efecto del dosel arbóreo, propicia la presencia de elementos propios de ambientes hiperhúmedos, como especies de helechos de la familia Hymenophyllaceae (Baeza *et al.*, 1999). Esta situación única no tiene equivalentes bioclimáticos en Chile, y su vegetación aparece nuevamente al sur de los 40° S, tanto en la Cordillera de la Costa de Valdivia (Ramírez *et al.*, 1996a) y Chiloé (Armesto *et al.*, 1996; Villagrán, 2002), como en la cordillera de los Andes de la región de Los Lagos (Villagrán *et al.*, 1974).

Piso mesotemplado húmedo

Representado por las estaciones meteorológicas de Traiguén, Temuco, Puerto Saavedra, Carillanca, La Unión, Remehue y Purranque (diagnóstico bioclimático: Ic=6,1-10,6; Io=8,0-11,8; Ios_2=1,54-5,30; Itc=216-283). Las estaciones de Traiguén, Temuco y Puerto Saavedra corresponden a la variante submediterránea, que se identifica por la existencia de un mes de sequía y marca la transición mediterráneo-templada. Se distribuye tanto en la costa como en el interior de la región de la Araucanía y en las partes bajas de la vertiente oriental de la región de Los Lagos (excluyendo el área insular) entre 0 y 400 m. Están presentes bosques caducifolios dominados por *N. obliqua*, con elementos laurifolios como *Persea lingue* y *Laurelia sempervirens* o *Peumus boldus* (San Martín *et al.*, 1991a; Ramírez *et al.*, 1996a; Amigo y Ramírez, 1998a). Su distribución se extiende por toda la Depresión Intermedia de la zona centro-sur de Chile, donde la instalación de cultivos agrícolas ha gene-

rado una importante disminución y fragmentación de la vegetación original (San Martín *et al.*, 1991a; Gajardo, 1994; Amigo y Ramírez, 1998a).

Piso mesotemplado hiperhúmedo

Representado por las estaciones de Valdivia, Loncoche, Maullín, El Tepual (Puerto Montt), Punta Corona y Castro (diagnosis bioclimática: Ic = 5,9-10,3; Io = 14,3-17,0; Ios_2 =3,97-4,63; Itc = 225-276). Se distribuye en las partes bajas de la vertiente occidental de las cordilleras de la región de Los Lagos y de la cordillera de Nahuelbuta. El límite altitudinal superior del piso varía entre 700 m, en la cordillera Pelada, y 400 m en la cordillera de Piuchué, donde se encuentra en ambas vertientes. La vegetación natural corresponde a un bosque laurifolio, que en los rangos más cálidos (mesotemplado inferior hiperhúmedo) es dominado por *A. punctatum*, y en los rangos más fríos (mesotemplado superior hiperhúmedo) por *N. dombeyi*, *Weinmannia trichosperma* y *Laureliopsis philippiana* (Schulmeyer, 1978; Gajardo, 1994; Armesto *et al.*, 1996; Ramírez *et al.*, 1996a; Amigo y Ramírez, 1998a; Villagrán, 2002). La presencia de este último tipo de bosque en las laderas orientales medias de la cordillera Pelada, permite inferir que tales situaciones también se encuentran bajo la influencia de un ombroclima hiperhúmedo, debido a que las precipitaciones orográficas afectan también las cumbres y las partes más elevadas de la vertiente oriental. Bosques caducifolios de *N. alpina* con presencia de elementos laurifolios como *Persea lingue* y *Dasyphyllum diacanthoides*, también crecen en este piso bioclimático, en los sectores de mayor continentalidad, como la vertiente occidental de la cordillera de Nahuelbuta (Schulmeyer, 1978) y cordillera Pelada (Ramírez *et al.*, 1996a). Los mismos tipos de vegetación han sido descritos para la cordillera andina en este piso bioclimático, correspondientes a bosques caducifolios de *N. alpina* en las provincias de Malleco, Cautín y Valdivia (Ramírez, 1978; Gajardo, 1994; Becerra y Cruz, 2000; Pollmann, 2001; Luebert *et al.*, 2003) y bosques laurifolios de *A. punctatum* y *L. philippiana-W. trichosperma* en las provincias de Osorno y Llanquihue (Villagrán *et al.*, 1974; Peralta *et al.*, 1990; Gajardo, 1994).

Piso supratemplado hiperhúmedo

No hay estaciones meteorológicas que indiquen la existencia de este piso bioclimático en el área de estudio. Pero la presencia de tipos de vegetación de la cordillera de los Andes, en la Cordillera de la Costa, permite inscribir algunos bosques resinosos, siempreverdes y caducifolios micrófilos al piso supratemplado hiperhúmedo. Se distribuye en las partes altas de la cordillera de Nahuelbuta (>1.000 m), cordillera Pelada (>700 m) y cordillera de Piuchué, Chiloé (>500 m). La vegetación natural varía latitudinalmente. En la cordillera de Nahuelbuta se encuentran bosques de *Araucaria araucana*, *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* (Ferrière, 1963; Schulmeyer, 1978; Gajardo, 1994; Donoso, 1998), similares a los de la cordillera andina de las provincias de Malleco y Cautín (Ramírez, 1978; Gajardo, 1980; Hildebrand-Vogel *et al.*, 1990; Gajardo 1994, Amigo y Ramírez, 1998a; Becerra y Cruz, 2000; Luebert *et al.*, 2003). En la cordillera Pelada y cordillera de Piuchué, la vegetación se compone de bosques siempreverdes con coníferas dominados por *Nothofagus nitida-Podocarpus*

nubigena, *Fitzroya cupressoides* o *Pilgerodendron uviferum*, alternados por formaciones turbosas de *Lepidothamnus fonckii* (Armesto *et al.*, 1996; Ramírez *et al.*, 1996a; Villagrán, 2002), que también tienen representantes análogos en los Andes a la misma latitud (*e.g.*, Villagrán *et al.*, 1974; Tomaselli, 1981; Peralta *et al.*, 1990). No es posible en este momento discriminar los bosques de la cordillera de Nahuelbuta de los de las cordilleras Pelada y Piuchué basándose en sus rasgos bioclimáticos. Es muy probable que en su diferenciación estén influyendo también factores geológicos, edáficos e históricos (Mardones, en este volumen; Villagrán y Armesto, en este volumen).

2.2.7. *Factores explicativos climáticos*

La presencia de un centro de bajas presiones situado en el Pacífico Sur determina la ocurrencia de precipitaciones en toda el área de estudio. Debido a su localización geográfica, las localidades situadas a latitudes más altas presentan mayor precipitación. El desplazamiento hacia el sur del anticiclón del Pacífico sur-oriental durante el verano austral, genera una disminución estival de las precipitaciones. Este fenómeno es más pronunciado a latitudes más bajas. La interacción entre la influencia del centro de bajas presiones del Pacífico sur y el anticiclón define los regímenes de estacionalidad que se observan (Romero, 1985). Los fenómenos de aridez en el centro-norte de Chile responden fundamentalmente al efecto anticiclónico (Hartley, 2003). Los vientos del oeste generan una inestabilidad atmosférica que refuerza el patrón anterior, provocando una mayor regularidad de las precipitaciones a latitudes más altas (Barry y Chorley, 1998).

El efecto termorregulador del océano Pacífico determina oscilaciones térmicas más atenuadas en localidades más cercanas al mar. Esto se manifiesta en el incremento de la continentalidad hacia el interior (di Castri y Hajek, 1976; Romero, 1985; Barry y Chorley, 1998). Los grandes cuerpos de agua de la zona de Los Lagos, en el sur del área de estudio, probablemente también tienen una influencia moderadora de las temperaturas. La corriente fría de Humboldt genera particularidades regionales en los regímenes térmicos y pluviométricos. La temperatura del agua provoca un enfriamiento generalizado y una menor evaporación, por lo que no existe el termotipo termomediterráneo como ocurre a latitudes equivalentes del oeste norteamericano (Peinado *et al.*, 1997) y el Mediterráneo europeo (Rivas-Martínez y Armaiz, 1984).

El principal factor orográfico es el efecto de sombra de lluvias provocado por las masas montañosas de la Cordillera de la Costa, al forzar la elevación de las masas de aire. Las precipitaciones son, por lo tanto, mayores a barlovento y en las cumbres que a sotavento (Romero, 1985; Barry y Chorley, 1998). Por la misma razón, es posible observar una penetración longitudinal de ombroclimas más húmedos a lo largo de los valles fluviales intermontanos (Almeyda y Sáez, 1958; Huber, 1975; Santibáñez y Uribe, 1993).

La cercanía a la zona polar y la menor incidencia de radiación a mayores latitudes (Huber, 1975), determinan el gradiente latitudinal de las temperaturas y la disminución progresiva del límite altitudinal inferior de los termotipos (Amigo

y Ramírez, 1998a). Lo anterior también influye en la disminución latitudinal de la evapotranspiración potencial.

2.3. Discusión

Existen fenómenos climáticos relevantes y ampliamente documentados que no son posibles de representar a la esacala regional de la clasificación, y que tampoco se pueden deducir de los datos meteorológicos disponibles. Algunos de tales fenómenos son discutidos a continuación.

De acuerdo con Hajek *et al.* (1972), la sequia estival en Chile se prolongaría más allá de los límites del bioclima mediterráneo, tal como es definido por varios autores (*e.g.*, Quintanilla, 1974; di Castri y Hajek, 1976; Santibáñez y Uribe, 1993). Esta afirmación sólo considera los datos de las estaciones meteorológicas. Un análisis de la sequía estival debiese incluir el efecto de las neblinas costeras, que ocurren tanto en la costa como en el interior del área estudiada, modificando positivamente el balance hídrico (Cereceda, 1989; Cereceda y Schemenauer, 1991). Las estaciones meteorológicas actuales no son sensibles a tales efectos (Cereceda y Schemenauer, 1991).

El relieve y la microtopografía generan variaciones microclimáticas que en última instancia influyen en la distribución de la vegetación, pero no son reflejados en el análisis regional. La presencia de centros locales de altas y bajas presiones generan anomalías, afectando la distribución geográfica, magnitud y estacionalidad de las precipitaciones y temperaturas (Barry y Chorley, 1998).

Por otra parte, hay un efecto de la altitud sobre la continentalidad que tampoco se ve reflejado en el análisis. Existen antecedentes que permiten predecir un aumento de la amplitud térmica anual, a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, para lo que algunos autores proponen un índice de continentalidad corregido (véase Rivas-Martínez, 1993). Este efecto también podría tener influencia en la distribución de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile, especialmente en Nahuelbuta, donde los bosques caducifolios de *N. pumilio* se desarrollan en las partes altas (*ca.* 800 m) de la vertiente occidental (Schulmeyer, 1978).

Algunos patrones fitogeográficos regionales no son suficientemente explicados por el análisis bioclimático. Además del ya mencionado caso de los bosques de coníferas supratemplados, los bosques dominados por *N. obliqua* tienen un rango de distribución que va más allá de los bioclimas, ombrotipos, termotipos y tipos de continentalidad. Es evidente que hay otros factores que explican la distribución de la vegetación. Por ejemplo, la roca madre o sustrato geológico tiene una influencia fundamental en la vegetación (*e.g.*, Abi-Saleh *et al.*, 1976; Harrison *et al.*, 2000a; b; Rodríguez-Rojo *et al.*, 2001; Safford y Harrison, 2001), aunque en Chile no existen estudios del tema.

Algunos ejemplos de azonalidad climática son los bosques pantanosos de mirtáceas (Ramírez *et al.*, 1995b), las comunidades de *N. antarctica* en los bolsones fríos de las cordilleras de Cauquenes (San Martín *et al.*, 1988b) y Pelada (Ramírez

et al., 1996a), y las turberas subantárticas dominadas por *Lepidothamnus fonckii* y *Donatia fascicularis* en las cordilleras Pelada, del Sarao y de Piuchué (Ramírez *et al.*, 1996a; Villagrán, 2002). Los remanentes de bosques de *F. cupressoides* de la Depresión Intermedia de la provincia de Llanquihue sobre suelos de ñadis, también tienen un carácter azonal. Gran parte de los taxa característicos de estas comunidades son relictuales en el área de estudio, probablemente ocuparon el territorio bajo un clima diferente al actual, manteniendo su presencia por condiciones especiales de suelo, generadas en parte por la influencia glacial.

Agradecimientos

Agradecemos al Profesor Rodolfo Gajardo por la lectura crítica del trabajo y sus valiosos comentarios.

Anexo 1

Tipos bioclimáticos, conceptos, variables e índices bioclimáticos utilizados para definir los bioclimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile.

Tipo Bioclimático	Io	Ic
Mediterráneo		
Pluviestacional-oceánico	<2,0	<21
Pluviestacional-continental	>2,2	>21
Xérico-oceánico	0,9-2,0	<21
Xérico- continental	0,9-2,2	>21
Desértico-oceánico	0,1-0,9	<21
Desértico-continental	0,1-0,9	>21
Hiperdesértico	<0,1	<30
Templado		
Hiperoceánico	>3,2	<11
Oceánico	>3,2	11-21
Continetal	>3,2	>21
Xérico	>3,2	>7

Ombrotipo	Io	Ic
Mediterráneo		
Ultrahiperárido	<0,1	
Hiperárido	0,1-0,3	
Árido	0,3-1,0	
Semiárido	1,0-2,0	
Seco	2,0-3,6	
Subhúmedo	3,6-7,0	
Húmedo	7,0-14,0	
Hiperhúmedo	14-28	
Ultrahiperhúmedo	>28	
Templado		
Semiárido	<2,2	
Seco	2,2-3,6	
Subhúmedo	3,6-6,0	
Húmedo	6-12	
Hiperhúmedo	12-24	
Ultrahiperhúmedo	>24	

Termotipo	Itc	Tp
Mediterráneo		
Inframediterráneo	450-580	>2450
Termomediterráneo	350-450	2150-2450
Mesomediterráneo	210-350	1500-2150
Supramediterráneo	80-210	900-1500
Oromediterráneo	-	450-900
Crioromediterráneo	-	1-450
Atérmico	-	0
Templado		
Infratemplado (Infracolino)	410-480	>2350
Termotemplado (Termocolino)	300-410	2000-2350
Mesotemplado (Colino)	180-300	1400-2000
Supratemplado (Montano)	20-180	800-1400
Orotemplado (Subalpino)	-	380-800
Criorotemplado (Alpino)	-	1-380
Atérmico	-	0

Tipos de Continentalidad	Ic
Hiperoceánico	0-11
Extremadamente hiperoceánico	0-3
Euhiperoceánico	3-7
Levemente hiperoceánico	7-11
Oceánico	11-21
Euoceánico	11-18
Semicontinental	18-21
Continental	21-65
Subcontinental	21-28
Eucontinental	28-46
Hipercontinental	46-65

T: Temperatura media anual (° C), M: Temperatura media máxima del mes más frío del año (° C), m: Temperatura media mínima del mes más frío del año (° C), Tmax: Temperatura media del mes más cálido del año (° C), Tmin: Temperatura media del mes más frío del año (° C), P: Precipitación anual (mm), Tp (Temperatura positiva anual): suma de la temperatura media de los meses cuya temperatura media es mayor a 0° C (° C/10), Pp (Precipitación sositiva anual): suma de las precipitaciones de los meses cuya temperatura media es mayor a 0° C (mm), Ic (Índice de continentalidad): Tmáx - Tmín, Io (Índice ombrotérmico): 10 (Pp/Tp), Ios_2 Índice ombrotérmico del bimestre más cálido del verano, It (Índice de termicidad): 10 (T + M + m), Itc (Índice de termicidad compensado): It + C, Si Ic<9, C=10Ic-90, Si 18>Ic>9, C=0

UNIDAD II

Historia y biogeografía

Historia y biogeografía

La relevancia de la Cordillera de la Costa en la conformación histórica de las biotas de Chile centro-sur queda claramente demostrada en las contribuciones de esta Unidad. Para facilitar la comprensión de los eventos biogeográficos tratados, se presenta en la Tabla 1 una Carta Geológica que describe los periodos y eventos más importantes tratados del Paleozoico al Cuaternario. En los Capítulos que siguen se tratan dos temas principales:

1) La historia de la biota del sur de Sudamérica y, específicamente, la flora y vegetación de la Cordillera de la Costa desde el Mezosoico (231 millones de años atrás) hasta el presente. Leppe e Hinojosa se basaron en los escasos registros fósiles del Mesozoico y en la más rica paleoflora del Terciario para hacer inferencias sobre las condiciones paleoclimáticas y la vegetación que ocupaba el territorio central de Chile en distantes épocas pasadas. Leppe presenta antecedentes fósiles sobre la antigua paleoflora gondwánica de pteridospermas y helechos que predominó en la región a principios del Mesozoico. En cambio, los registros fósiles de fines del Mesozoico (Cretácico superior) muestran la importancia de la flora de carácter tropical, dominada por angiospermas, en el margen continental, que correspondería al territorio de Chile. Hinojosa, por su parte, muestra que a principios del Terciario la flora de carácter tropical lluvioso del cono sur de América estuvo conformada por una mezcla de elementos que caracterizaron los bosques gondwánicos, con vínculos australasianos. En el Terciario medio se produjo una mezcla de elementos de carácter tropical y templado, en tanto que hacia fines del Terciario Chile central habría sido ocupada nuevamente por una flora con elementos más cálidos y endémicos, similar a la flora que persiste hasta hoy en la región mediterránea. El aporte de Hinojosa es novedoso, en cuanto busca establecer rigurosamente cuáles son las floras actuales que más se asemejan a las paleofloras reconocidas que ocuparon el sur de América durante el Terciario. Este análisis documenta el aporte histórico de la conservación de determinados tipos de bosques chilenos, especialmente en la Cordillera de la Costa, ya que representan los remanentes de antiguos vínculos con las floras terciarias de América austral y con distantes continentes del hemisferio sur que formaron parte de Gondwana. Villagrán & Armesto, por otra parte, muestran que hacia fines del Terciario, y principios del Cuaternario, como consecuencia del alzamiento final de la cordillera de los Andes y de la formación de la diagonal árida de Sudamérica, se produjo el aislamiento geográfico de gran parte de la biota de la vertiente Pacífico, lo que acentuó el endemismo regional. En consecuencia, el intercambio biótico

entre las floras tropicales húmedas del continente y los ecosistemas de la costa de Chile quedó severamente limitado desde hace unos 10-15 millones de años. Procesos posteriores, ocurridos en los últimos tres millones de años, marcados por extensas glaciaciones en las altas latitudes, llevaron a la actual conformación florística de los bosques costeros de Chile y realzaron su valor histórico como refugios de la biodiversidad frente a grandes cambios climáticos.

2) Por su particular importancia biogeográfica en la costa de Chile central, se presentan análisis de la vegetación y la avifauna de los bosques relictos, en cimas de cerros costeros, de la región semiárida (30° S). Estos bosques relictos se encuentran actualmente rodeados de una matriz de vegetación semidesértica, y se habrían originado a partir de bosques costeros preglaciales, que fueron fragmentados por un proceso de aridización climática durante el Pleistoceno (ver discusión en Villagrán & Armesto). Su actual ubicación en cimas de cerros se debe a su dependencia del aporte hídrico de la neblina costera. No sólo la flora, sino también la avifauna que compone estos bosques muestran fuertes vinculaciones a nivel de especies con los bosques templados del sur de Chile. Cornelius *et al.* nos hacen notar que los patrones de extinción de aves en estos bosques fragmentados indican que algunas especies son más susceptibles a la reducción del bosque, y esta historia puede enseñarnos acerca de las consecuencias de los procesos de fragmentación actual a que se ven sujetos los bosques de más al sur. Squeo *et al.* nos señalan que estos bosques, así como otros bosques relictos en la costa de la zona semiárida, son considerados clave para la comprensión de la historia de la flora chilena y deben hacerse los mayores esfuerzos para su conservación.

Tabla 1. Carta geológica que incluye las edades y períodos más relevantes de la historia geológica y biogeográfica del cono sur de América, indicando los principales eventos que afectaron la historia de los ecosistemas de la Cordillera de la Costa. No se incluyen los períodos del Paleozoico.

Era	Período	Época	Edad (millones de años)	Eventos significativos en la historia de la Cordillera de la Costa
Cuaternaria	Neógeno	Holoceno	0,01	Inicio de interglacial actual
		Pleistoceno	1,6	Glaciaciones en el sur de América
		Plioceno	5,2	Glaciación de Antártica oeste
Terciaria o Cenozoico		Mioceno	23,3	Fase final del levantamiento andino (aislamiento geográfico)
	Paleógeno	Oligoceno	35,4	Separación de Antártica y Sudamérica
		Eoceno	56,5	Inicio de glaciación Antártica y enfriamiento global
		Paleoceno	65,0	Prevalecen climas tropicales en el sur de América y Antártica
Secundaria o Mesozoico	Cretácico		97,0	Dominancia de bosques tropicales de angiospermas. Inicio de fragmentación de Gondwana
	Jurásico		203,0	Sudamérica forma parte de Gondwana
	Triásico		245,0	Dominancia de coníferas y helechos
Paleozoico			600,0	Colonización de los ambientes terrestres. Origen de plantas y animales multicelulares

3. Flora del cono sur de América en el Mesozoico

Flora of southern South America during the Mesozoic

MARCELO LEPPE

Abstract

This chapter reviews the fossil floras of south-central Chile during the Mesozoic. The upper Triassic is very well characterized by the "Dicroidium flora", an extinct lineage that was common over much of Gondwanaland. A gap in the fossil record exists between Jurassic and lower Cretaceous. The upper Cretaceous shows a tropical paleoflora with an increasing dominance of angiosperms over gymnosperms.

Introducción

Los estudios paleobotánicos de la región centro-sur de Chile se han concentrado en los yacimientos terciarios y cuaternarios. Sin embargo, el conocimiento de los períodos geológicos anteriores al Terciario, como el Mesozoico (245 a 65 millones de años a.P.) es exiguo. En esta época ocurrieron tres de las cinco más grandes extinciones masivas que ha sufrido la Tierra, originándose los principales grupos de plantas que dominan las floras terrestres del mundo actual (Gifford y Foster, 1989).

Existen pocos yacimientos fosilíferos del Mesozoico en la Cordillera de la Costa y en Chile en general. Éstos no pueden ser asociados a la topografía moderna debido a que la cordillera de los Andes sólo alcanzó su relieve a fines del Terciario y no existía una formación montañosa costera. En base a los limitados antecedentes disponibles, este trabajo documenta la historia mesozoica de Chile centro-sur, territorio que constituía el margen sur del supercontinente Gondwana. Se discuten los principales eventos de diversificación y extinción de linajes que han tenido relevancia en la historia de la biota chilena durante este período.

3.1. El Mesozoico: marco general

La historia del Mesozoico comienza con el mayor evento de extinción masiva en una escala global: la extinción del límite Pérmico/Triásico (P-Tr). La transición P-Tr exhibe un reemplazo gradual de paleofloras de clima templado frío a paleofloras más cálidas (Knoll, 1984), con un aumento en el número de linajes en el Triásico inferior (Meyen, 1973). Estos reemplazos y la diversificación subsiguiente se habrían verificado en un lapso de 30 millones de años, período bastante largo si aceptamos la idea generalizada de que la extinción de fines del Pérmico fue un evento catastrófico ocurrido en tiempo restringido. Sin embargo, antecedentes

palinológicos (registros de polen fósil) evidencian un quiebre bastante abrupto en el límite P-Tr de Sudamérica (Lima y Sundaram, 1982). En el hemisferio sur se produjo un reemplazo total de la paleoflora gondwánica de *Glossopteris*, que dominó casi sin contrapeso el Paleozoico. El género *Glossopteris* se ubica dentro de las Pteridospermophyta, o Glossopteridales (helechos con semillas), linaje sin representantes actuales. *Glossopteris* aparece como el componente megafósil dominante en la flora pérmica de Gondwana, representada en todos los continentes mayores del hemisferio sur y fragmentos gondwánicos, incluyendo India (Pant, 1996), Australia (Gould y Delevoryas, 1977), Sudamérica (Archangelsky, 1970), Sudáfrica y Antártica (Pigg y Taylor, 1990). La distribución de este género fósil ha proporcionado evidencia de que los continentes australes estuvieron unidos en una sola masa de tierra. Como los fósiles marinos del Pérmico son esporádicos y difíciles de correlacionar a nivel global, los fósiles terrestres como *Glossopteris* son un registro bioestratigráfico invaluable de Gondwana (Hallam y Wignall, 1997).

3.1.1. *El Triásico en Chile centro-Sur*

La flora triásica está bien representada en la mayor parte de los fragmentos actuales de Gondwana. El sector austral de Sudamérica ha sido estudiado fundamentalmente en Argentina, Chile y Brasil. El Triásico fue un período de activa tectónica extensiva en el margen sur del continente Gondwana. En este marco geológico aparece por primera vez en el registro fósil el género *Dicroidium*, que llegó a estar ampliamente distribuido en los continentes de origen gondwánico, constituyendo las "Floras de *Dicroidium*" (Archangelsky, 1970). El género *Dicroidium* pertenece a las Corystospermáceas, linaje de plantas extintas que exhiben muchos paralelismos con las Glossopteridáceas. Las Glossopteridales se han llegado a considerar como precursoras de las Angiospermas, ya que sus órganos reproductivos son aparentemente bisexuales, presentan "al menos superficialmente" polen angiospérmico, o presentan frutos con semillas cubiertas (Plumstead, 1956). Las Corystospermáceas presentan conos (microesporangios) y semillas cupuladas uniovuladas cerradas (Crane, 1985).

Se han descrito localidades fosilíferas triásicas en Chile centro-sur en Gualleco, estero Oñolco y cuesta El Culebrón (provincia de Talca) con *Pterophyllum*, *Baiera* sp. y *Clathropteris platyphylla* (Thiele, 1965); Vichuquén-Tilicura, Curepto, Cerro Gupo, Pillay, Pocillas y Hualañé en la VI y VII Regiones (Corvalán, 1976; Charrier, 1979). En la VIII Región se hallan los depósitos triásicos de la Formación Santa Juana (localidades de Santa Juana, Quilacoya, Gomero, Calquinhue, El Patagual y Coronel), en la cuenca del bajo Biobío, con edad Triásico superior (Leppe *et al.*, 2000a; b; c[1]; Leppe *et al.*, 2001[2]). Existen depósitos en esta misma región en la

[1] Leppe M., E. Abad & S. Palma-Heldt (2000c). Paleoflora del Triásico superior del bajo Biobío (localidad cerro Calquinhue), VIII Región de Chile. Biological Research 3-4: R-75.

[2] Leppe M., E. Abad & A. Marticorena (2001). Nuevos hallazgos de estructuras reproductivas en el Triásico superior de Chile. Biological Research 3-4: R-58.

localidad de Pocillas (NW de la provincia de Ñuble, VII Región), con ejemplares pertenecientes a la última etapa del Triásico superior, tales como *Taeniopteris mayaresiaca* y *Dicroidium lancifolium* (Hervé *et al.*, 1976) que asemejan mucho a los afloramientos de La Ternera en el norte de Chile. Más al sur, en la provincia de Cautín, en Ñielol-Huimpil, se encuentran secuencias de lutitas con restos de flora y carbón (Corvalán, 1976). Estos yacimientos presentan gran similitud litológica con los del valle inferior del río Biobío (Formación Santa Juana) (Hervé *et al.*, 1976). En el cerro Tralcán (Región de la Araucanía, IX Región) se encuentra gran número de improntas dominadas por *Pterophyllum, Cladophlebis, Equisetites, Neocalamites* y *Chiropteris* (Hervé *et al.*, 1976). La Formación Panguipulli agrupa los depósitos triásicos del lago Panguipulli, del margen norte del lago Calafquén e isla Huapi en el lago Ranco, todos en la región de Los Lagos (Thiele *et al.*, 1976; Arrondo *et al.*, 1988).

El ambiente Triásico de Chile centro-sur estaba caracterizado fundamentalmente por la presencia de terrenos bajos. Se podía reconocer un gradiente vegetacional desde el área costera (al oeste), primero con un estrato arbóreo dominado por *Linguifolium lilleanum*, una probable glossopteridal, frecuentemente asociados con *Heidiphyllum elongatum*, una conífera de bosques deciduos de pantanos o terrenos costeros anegados, generalmente junto a helechos arbustivos (Leppe *et al.*, 2000 a; b) y progimnospermas, un linaje extinto precursor de las coníferas actuales. Esta vegetación frecuentemente se veía perturbada por transgresiones marinas, marcadas por la presencia de bivalvos de agua salada. Estos eventos habrían sido tan frecuentes que en algunos afloramientos como el de Mardoñal, en la cuenca del río Biobío, se reconocen hasta ocho eventos transgresivos en cinco metros de potencia (espesor del afloramiento) de roca (Leppe *et al.*, 2001[3]). Estas amplias cuencas, de cursos de agua meandriformes, habrían sido comunes en la zona centro sur de Chile, lo que sugiere que la extensión de las llanuras era bastante amplia y de poca pendiente. Asociaciones florísticas similares han sido reconocidas en Nueva Zelandia, región que se asemeja a Chile central por su posición costera en el Gondwana y por la presencia de llanuras de inundación (Retallack, 1987). Hacia el interior de las llanuras probablemente predominaban asociaciones vegetacionales mucho más diversas. *Dicroidium* dominaba en el estrato arbóreo con otras seis especies. Además, tienen ya una fuerte presencia Cycadales y Cycadeoidales, tales como *Pseudoctenis* y *Pterophyllum*, así como Ginkgoales y helechos con semilla (Fig. 1).

[3] Op. cit.

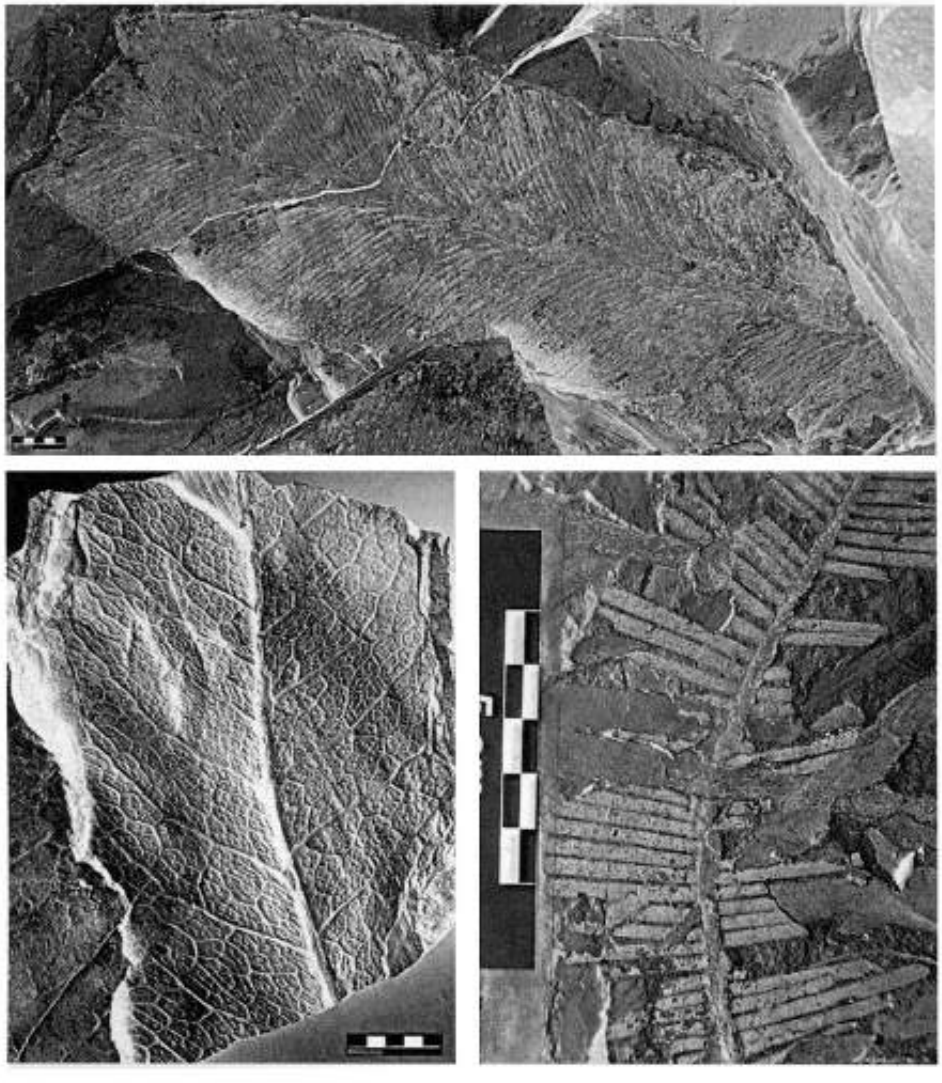


Figura 1. Vegetación típica del Triásico de Chile centro-sur. Arriba: *Pseudoctenis* Seward, O. Cycadales, procedente de cerro Calquinhue (VIII Región). Abajo a la izquierda: *Linguifolium lilleanum* Arber, clásico representante de las floras gondwánicas triásicas costeras, Gomero (VIII Región). Abajo a la derecha: *Dicroidium odontopteroides* Gothan, le da nombre a las floras que dominan el Triásico. Procedente de Santa Juana (VIII Región).

3.1.2. *Cretácico superior en Chile centro-sur*

En general, el Jurásico y el Cretácico inferior no se encuentran representados en rocas de Chile centro-sur, pero sí el Cretácico superior. En las latitudes altas del hemisferio sur la temperatura global vuelve a elevarse a fines del Cretácico, condición que duró hasta mediados del Terciario (Barrera, 1994; Zachos *et al.*, 1989).

La extinción masiva asociada con el límite Cretácico-Terciario (K/T) es uno de los más dramáticos episodios plasmados en el registro fósil. Un considerable volumen de evidencia apoya la tesis de que la extinción K/T, que representó la extinción total de linajes como los dinosaurios y amonites, se relaciona con el impacto de un objeto extraterrestre, meteorito o cometa (Sharpton y Ward, 1990; Hallam y Wignall, 1997). La posibilidad de que el evento de extinción K/T haya sido gradual en las altas latitudes, ha probado ser particularmente tangible. Patrones graduales han sido establecidos en ambos hemisferios para un amplio rango de macro y microbiotas (Keller *et al.*, 1993), que sugieren diferencias en las intensidades de extinción masiva. En el oeste de Norteamérica y noreste de Asia se ha documentado la ostensible disminución del 75% de taxa vegetales a través del límite K/T (Hallam y Wignall, 1997). En el hemisferio sur, Antártica, Nueva Zelanda y Chile, los cambios parecen haber sido menores (Askin, 1988; Leppe *et al.*, 1998 a[4]; b[5]).

Mientras en otras tafofloras de finales del Cretácico del cono sur predominaban las asociaciones con *Nothofagus* (además de Myrtaceae y Proteaceae), formaciones de Chile centro-sur, como Quiriquina (Campaniano-Maastrichtiano), adolecían totalmente de este género. Se reconocen en cambio elementos florísticos presentes en las tafofloras de Nueva Zelanda, Australia y Argentina (Archangelsky, 1965; 1970), que muestran una pérdida gradual de dominancia de Gimnospermas y paulatina imposición de las Angiospermas. El registro de improntas no aclara si existe una explosiva invasión de Angiospermas a partir del Terciario inferior. La palinología arroja resultados más interesantes, ya que se detecta un cambio gradual en los palinomorfos, desde un bosque húmedo dominado por Gimnospermas, con la presencia de esporas de pteridófitas y hongos epífitos, hasta un bosque tropical dominado por Angiospermas, afín a la paleoflora de río Pichileufú, Argentina (Berry, 1938).

Una localidad clásica en el estudio del Cretácico superior de Sudamérica es la isla Quiriquina (VIII Región), que le da nombre a una formación (Fig. 2). Se cree que dicha formación se depositó en una zona costera intermareal (con bancos de bivalvos como *Cardium* y una línea de costa marcada por el molusco bivalvo *Trigonia*) caracterizada por la presencia de flora terrestre, principalmente Angiospermas, tales como Gunneráceas, Sapindáceas (*Cupaneidites*), Lorantáceas (*Syndemicolpites petriellai*), Sapotáceas, Proteáceas, Lauráceas y Monimiáceas. Entre las Angiospermas monocotiledóneas son muy abundantes el polen de Liliaceae e Iridaceae, maderas y polen de palmeras (*Psilamonocolpites medius*). Entre las Pteridófitas fósiles se encuentran Polipodiáceas, Cyatheáceas, Polipodiales, Matoniáceas y Dicksoniáceas, además de taxa de afinidad discutida

[4] Leppe M., V. Prado, K. Ruiz & S. Palma-Heldt (1998a). Nuevos antecedentes de Araucariaceae y Podocarpaceae en la Formación Quiriquina (Campaniano-Maastrichtiano), VIII Región, Chile. VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía: 6.

[5] Leppe M., K.B. Ruiz & S. Palma-Heldt (1998b). Interpretación paleoambiental de la Formación Quiriquina sobre la base de antecedentes paleobotánicos. Noticiero de Biología 6: 75.

como *Clavifera triplex* y *Leiotriletes regularis*. Las Gimnospermas están representadas por las morfoespecies polínicas *Podocarpidites marwickii* y *Araucariacites australis* y maderas fósiles de *Araucarioxylon pluriresinosum*, *A. resinosum* y *A. pseudoparenchymatosum*.

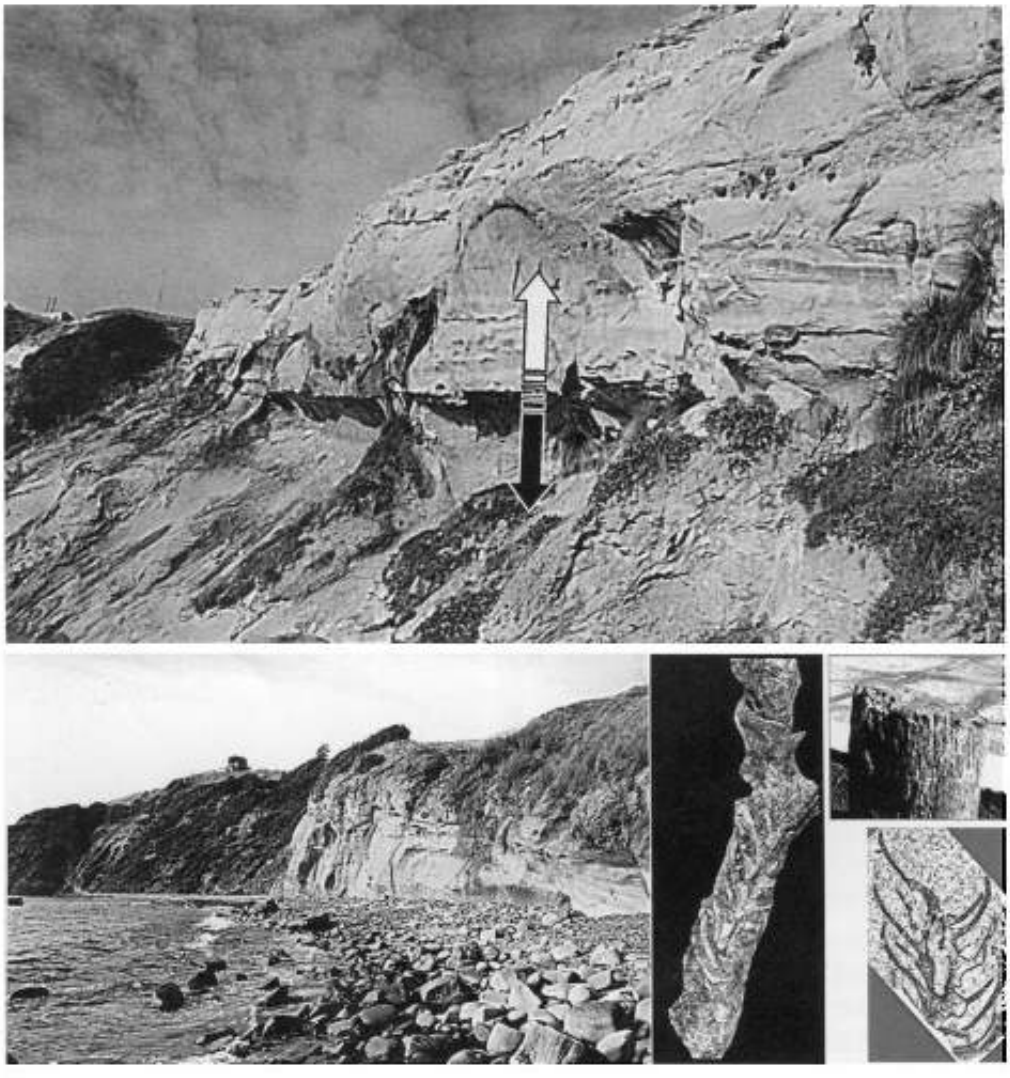


Figura 2. Arriba a la izquierda: límite Cretácico-Terciario en la isla Quiriquina; arriba a la derecha: madera fósil de *Araucarioxylon* del Cretácico superior; abajo: playa Las Tablas en la isla Quiriquina, localidad tipo del Cretácico superior.

Los estudios paleobotánicos de esta formación han sido limitados. Doubinger (1972, 1975) realizó un estudio palinológico de la Formación Quiriquina y el Terciario de Arauco; Takahashi (1977a; b; 1978) describió la palinoflora Cretácica y Terciaria de la bahia de Concepción; Stinnesbeck (1986) realizó un breve

análisis palinológico de las areniscas finicretácicas, Torres y Biro-Bagóczy (1986) hicieron uno de los primeros estudios detallados de las maderas silicificadas de la isla Quiriquina; y Nishida (1985; 1990) y Nishida *et al.* (1990) realizaron el estudio xilológico más acabado publicado hasta el momento sobre maderas fósiles de la isla. A partir de 1997, el estudio sistemático de la paleoflora de la Formación Quiriquina ha abarcado aspectos xilotómicos, palinológicos y de improntas (Leppe *et al.*, 1997[6]; Palma-Heldt *et al.*, 1998[7]).

3.2. Conclusiones

Al período Triásico se asocia el comienzo de la fragmentación del supercontinente Gondwana, contexto paleogeográfico que explica los vínculos florísticos entre los continentes del hemisferio sur. El Triásico superior presenta afloramientos dominados por bosques caducifolios, donde las corystospermáceas (*Dicroidium*) desaparecen del estrato arbóreo. Las áreas fluviales poseen bosques caducifolios estacionales con vegetación arbórea principalmente compuesta por Voltziales, Cycadales y Ginkgoales, mientras que las Corystospermáceas quedan relegadas al sotobosque. En los ambientes marginales lacustres, subtropicales, de influencia marina, se presentan bosques caducifolios con predominio casi absoluto de *Linguifolium*. El Cretácico superior se caracteriza por la dominancia de Gimnospermas que gradualmente dan paso al dominio de Angiospermas. Este fenómeno de reemplazo gradual es una característica común a varios afloramientos coetáneos de las altas latitudes, incluido Chile centro-sur.

[6] Leppe M., V. Prado, G. Fuentes-Arce, K. Ruiz & S. Palma-Heldt (1997). Comparación xilopalinológica de la flora Cretácico-terciaria de la isla Quiriquina, VIII Región, Chile. Actas X Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología: 28.

[7] Palma-Heldt S., K. Ruiz, V. Prado & M. Leppe (1998). Análisis polínico de la Formación Quiriquina, Maastrichtiano, en su localidad tipo Las Tablas, isla Quiriquina, Chile. VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía: 26.

4. Relaciones entre la flora terciaria del sur de Sudamérica y los bosques actuales de la Cordillera de la Costa de Chile central: fisionomía foliar y fitogeografía

Relationships between the Tertiary flora of southern South America and the contemporary forests of the central Chilean Coastal Range: foliar physiognomy and phytogeography

LUIS F. HINOJOSA

Abstract

Coastal Range forests of south-central Chile exhibit a conservative character because they were less affected by the glacial ages of the Quaternary period. I propose to identify which contemporary forests of the Chilean Coastal Range are direct descendents of the Tertiary paleofloras that have been recognized in southern South America. To do this, I conducted a foliar physiognomy analysis and a phytogeographical comparison of floristic elements in five contemporary forest floras from the Coastal Range of south-central Chile (33°- 40° S), with similar data from 15 Tertiary paleofloras of southern South America.

Results suggest that the present vegetation of the Chilean Coastal Range exhibits strong resemblance in foliar physiognomy and composition of floristic elements to the Mixed and Subtropical Neogene Paleofloras from the Tertiary. The Mixed Paleoflora from the late Eocene is strongly related to the present Maulino deciduous forest (Los Ruiles and Los Queules). In turn, Subtropical Neogene Paleoflora of the Miocene is more closely related to the sclerophyllous forests (La Campana) of the Mediterranean climate region of central Chile.

Introducción

Una de las singularidades de la distribución actual de los bosques de Chile reside en su aislamiento geográfico de otros bosques de Sudamérica, producto del desarrollo de extensas formaciones áridas y semiáridas que forman parte de la denominada Diagonal Árida de Sudamérica (Villagrán, 1993; Villagrán, 1995; Villagrán e Hinojosa, 1997; Villagrán y Armesto, en este volumen). El desarrollo de la Diagonal Árida habría ocurrido durante el Plioceno-Pleistoceno, como consecuencia de la sombra de lluvias ejercida por la cordillera de los Andes durante su levantamiento final en el mismo período (Villagrán, 1993; Villagrán, 1995; Villagrán e Hinojosa, 1997).

Otra singularidad de los bosques de Chile es el carácter fitogeográfico mixto de su flora a nivel de géneros (Schmithüsen, 1956). Así, muchos géneros del bosque chileno se distribuyen también en regiones distantes del globo, como los territorios austral-antárticos, Australasia y el neotrópico, incluyendo además una

alta proporción de géneros endémicos (Villagrán e Hinojosa, 1997; Arroyo *et al.*, 1996). La mezcla fitogeográfica que caracteriza la flora actual de Chile tendría su origen en las paleofloras que ocuparon el cono sur de América durante el período Terciario. Estas paleofloras habrían integrado una diversidad de linajes, llegados al territorio en diferentes períodos del Terciario, bajo condiciones geográficas y climáticas muy distintas a las actuales (Hinojosa, 2002a[1]; b[2]; 2003; Hinojosa y Villagrán, 1997; Schmithüsen, 1956).

Se han propuesto diferentes modelos de la sucesión temporal y geográfica de la vegetación en el sur de Sudamérica durante el Terciario (Romero, 1978; 1986a; Hinojosa y Villagrán, 1997; Troncoso y Romero, 1998). Recientemente, Hinojosa (2002a[3]; b[4]; 2003) propuso la sucesión temporal de al menos cuatro paleofloras en el sur de Sudamérica (Fig. 1), sobre la base de registros paleoclimáticos y procedencias fitogeográficas de los elementos de 15 tafofloras (floras fósiles) terciarias (Tabla 1). Así, durante el Paleoceno (53-65 millones de años atrás), gran parte del cono sur habría estado ocupado por una paleoflora gondwánica en un territorio continuo con Antártica y Australia, bajo condiciones climáticas tropicales, cálidas y muy húmedas. Esta paleoflora estaba constituida por una mezcla de géneros que se distribuyen actualmente en todas las regiones cálidas del mundo (Australasia, neotrópico). Desde comienzos del Eoceno hasta el Eoceno medio (53-45 millones de años atrás), habría predominado en el cono sur una paleoflora subtropical gondwánica, bajo condiciones climáticas algo menos cálidas que las del período anterior y un régimen de lluvias biestacional, con aportes de humedad provenientes tanto de vientos del este como del oeste. Los elementos florísticos de esta paleoflora eocénica tienen actualmente distribución neotropical y pantropical, con una menor proporción de elementos australasianos, y una representación muy baja de elementos Austral-Antárticos. Desde fines del Eoceno hasta comienzos del Mioceno (37-20 millones de años atrás) se habría conformado una paleoflora mixta, bajo condiciones climáticas que reflejan un enfriamiento progresivo del clima global y precipitaciones en declinación. El rasgo más relevante de esta paleoflora fue el aumento sustancial de elementos de distribución actual Austral-Antártica, aunque persisten proporciones importantes de elementos cálidos, de distribución neotropical y pantropical. Este hecho permite postular que esta flora tendría un carácter verdaderamente mixto, por la presencia de una mezcla equiparada de elementos de procedencias contrastantes. Desde el Mioceno inferior al superior (24-5 millones de años atrás) Chile central habría sido ocupado por una paleoflora subtropical neógena, bajo condiciones climáticas más cálidas y lluviosas que el período anterior, aunque con tendencia hacia la sequía estival. El desarrollo de esta paleoflora

[1] Hinojosa L.F. (2002a). Vegetación y clima continental del Terciario del Sur de Sudamérica. VIII Congreso Latinoamericano de Botánica, Cartagena de Indias, Colombia, 2002. Libro Resúmenes: 373.

[2] Hinojosa L.F. (2002b). Clima Continental del Terciario del sur de Sudamérica. Biological Research 35: r82

[3] Op. cit.

[4] Op. cit.

se correlaciona con un evento de calentamiento global (aumento de temperaturas medias 6-9° C) registrado en este período (Fig. 1; Hinojosa, 2003). Sin embargo, el creciente efecto orográfico de la cordillera de los Andes, con alturas que alcanzaban al menos la mitad de las actuales (Gregory-Wodzicki, 2000a), habría reducido o eliminado las lluvias procedentes del este. En la composición fitogeográfica de esta paleoflora destaca nuevamente la dominancia de elementos cálidos (neotropical, pantropical y australasiano), una disminución de elementos Austral-Antárticos, y un significativo aumento de géneros actualmente endémicos de los bosques del sur de Sudamérica.

Tabla 1. Tafofloras del cono sur de Sudamérica utilizadas en el análisis de caracteres foliares (Según Hinojosa, 2003).

Tafoflora	Edad relativa	Fecha (millones de años)	Localización (Latitud S)	Referencia
Jakokkota	Mioceno superior	10,6 (Ar/Ar)	17°17'	Gregory-Wodzicki *et al.* (1998); Hinojosa y Villagrán (1997); Villagrán e Hinojosa (1997)
Potosí	Mioceno inferior a medio	20-13 (Ar/Ar)	19°61'	Gregory-Wodzicki *et al.*, (1998); Hinojosa y Villagrán (1997); Villagrán e Hinojosa (1997)
Boca Pupuya	Mioceno medio	?	33°57'	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa y Villagrán (1997); Troncoso y Romero (1998)
Los Litres	Mioceno inferior	21 (Ar/Ar)	33°18'	Hinojosa (1996); Hinojosa y Villagrán (1997); Selles e Hinojosa (1997); Hinojosa (datos sin publicar)
Goterones	Mioceno inferior	23 (Sr)	33°57'	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa y Villagrán (1997); Troncoso y Romero (1998); Gregory-Wodzicki (comunicación personal)
Las Águilas	Oligoceno superior	26-23 (Ar/Ar)	33°19'	Hinojosa (1996); Hinojosa y Villagrán (1997); Selles e Hinojosa (1997); Hinojosa (datos sin publicar)
Formación Ñirihuau medio	Oligoceno	?	41°19'	Fiori (1940); Romero (1978; 1986); Romero y Dibbern (1984); Troncoso y Romero (1998)
Formación Ñirihuau inferior	Eoceno superior/Olig inferior	?	41°15'	Berry (1928); Fiori (1931; 1939); Romero (1978, 1986), Romero y Dibbern (1984); Troncoso y Romero (1998)
RíoTurbio	Eoceno medio	?	51°33'	Hünicken (1967), Romero (1978; 1986); Troncoso y Romero (1998)
Laguna del Hunco	Eoceno inferior	52 (Ar/Ar)	42°27'	Berry (1925); Romero (1978; 1986); Troncoso y Romero (1998); Wilf *et al.*, (2003)
Quinamávida	Eoceno inferior	?	35°07'	Troncoso (1992); Troncoso y Romero (1998)
Pichileufu	Eoceno inferior	?	41°07'	Berry (1938); Romero (1978; 1986); Troncoso y Romero (1998)
Cocholgue	Paleoceno/ Eoceno?	?	36°35'	Gayó (2001); Moreno-Chacón (2000)*; Moreno-Chacón *et al.* (2001)
Lota-Coronel	Paleoceno superior	?	37°	Engelhardt (1891); Hinojosa y Villagrán (1997); Romero (1978; 1986); Troncoso y Romero (1998)
Ligorio Márquez	Paleoceno superior	<57 (K/Ar)	46°45'	Suárez *et al.* (2000); Troncoso *et al.*,(2002)

*Moreno-Chacón M. (2000). Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgüe, VIII Región (Chile). Unidad de Investigación para optar al grado de Licenciado en Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción, Concepción.

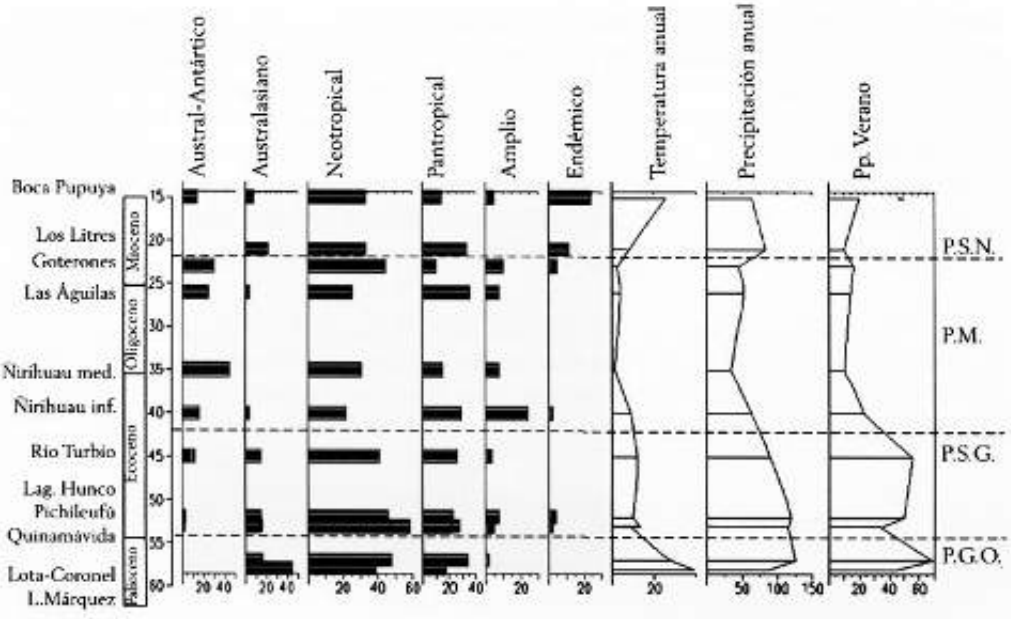


Figura 1. Distribución de elementos fitogeográficos en las paleofloras terciarias consideradas en este trabajo. PGO: Paleoflora gondwánica occidental; PSG: Paleoflora subtropical gondwánica; PM: Paleoflora mixta; PSM: Paleofloras subtropical moderna (según Hinojosa y Gregory-Wodzicki, datos no publicados). En el eje horizontal se representa el porcentaje de la frecuencia de cada elemento.

De acuerdo a los antecedentes paleoclimáticos, la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur fue menos afectada por las repetidas glaciaciones del Cuaternario, sirviendo de refugio a los bosques durante este período (Villagrán y Armesto, en este volumen). En este trabajo se propone identificar las regiones más representativas de los remanentes de estas floras terciarias en la región de la Cordillera de la Costa de Chile central. El presente análisis se basa en una comparación de la fisionomía foliar (arquitectura y anatomía de las hojas) de la flora actual de los bosques en cinco localidades de la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur (33°- 40° S) y en 15 tafofloras de edad terciaria del sur de Sudamérica. Adicionalmente se comparó la composición de elementos fitogeográficos (a nivel de géneros) de las floras fósiles y actuales incluidas en el análisis. Se espera inferir cuáles son los bosques actuales de la Cordillera de la Costa que constituyen los descendientes más próximos de las paleofloras terciarias.

4.1. Métodos

4.1.1. *Análisis fisionómico-foliar*

El muestreo del material foliar moderno se realizó en cinco localidades de bosques, regionalmente representativos, de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur, abarcando un gradiente latitudinal de 33° a 40° S (Tabla 2). En cada localidad, cada 100

metros de altitud, se recolectó material foliar fresco de dicotiledóneas leñosas hasta completar un número mínimo de 30 especies. Las hojas de las muestras herborizadas (mezclando hojas de sol y de sombra) fueron digitalizadas. A partir de las fotos digitales se midieron 31 caracteres foliares (Tabla 3). El área foliar y la relación largo/ancho se obtuvieron utilizando el programa SigmaScan v5.0. El total de muestras colectadas en las 5 localidades fue de 1.168 y el total de hojas medidas fue de 11.755. En el caso de las improntas fósiles, los datos de caracteres foliares fueron tomados de Hinojosa (2003), quien analizó las hojas de 15 tafofloras del cono sur (Tabla 1).

Tabla 2. Localidades actuales de la Cordillera de la Costa (33°-40° S) consideradas en el estudio de la fisionomía foliar. Se muestran el tipo de vegetación al que pertenecen, posición latitudinal, rango altitudinal de proveniencia de las muestras, exposición, número de muestras y hojas colectadas.

Localidad	Tipo vegetación	Localización (Latitud S)	Rango altitudinal (msnm.)	Exposición	N Muestras	N Hojas
La Campana	Esclerófila	33°	400-800	Este	261	2.610
Los Ruiles	Deciduo maulino	35°50'	200-400	Este	213	2.451
Los Queules	Deciduo maulino	35°59'	400-500	Este	292	3.242
Nahuelbuta	Deciduo *Nothofagus*	37°49'	400-800	Este	186	1.971
Cordillera Pelada	Laurifolio siempre verde	40°13'	0-400	Oeste	216	1.481

4.1.2. *Morfología foliar y reconstrucción paleoclimática*

Las relaciones entre fisionomía foliar y clima actual permiten usar análogos modernos para las reconstrucciones del paleoclima, en especial del clima del Terciario (Bailey y Sinnot, 1916; Dilcher, 1973; Dolph y Dilcher, 1979; Kovach y Spicer, 1996; Sinnott y Bailey, 1915; Wolfe, 1979). Estos análisis se basan en la correlación existente entre caracteres morfológicos de hojas de dicotiledóneas leñosas y variables climáticas (temperatura y precipitación).

La información de morfología foliar así como datos climáticos actuales de las localidades chilenas fueron añadidas, como muestras pasivas, a una base de datos que contiene información de más de 140 localidades de América del Norte, Asia y Sudamérica (Gregory-Wodzicki, 2000b; Wolfe, 1993). Esta nueva base de datos, que se denominó CLAMP4, fue utilizada en un análisis de correspondencia canónica (CANOCO, v. 4, Ter Braak y Smilauer, 1998) con ocho variables climáticas actuales.

Tabla 3. Distribución de frecuencia de caracteres foliares registrados en la flora de 5 localidades de la Cordillera de la Costa en Chile central. Localidades y tamaños muestrales en Tabla 2.

Carácter foliar	La Campana	Los Ruiles	Los Queules	Nahuelbuta	Cordillera Pelada
Hojas lobadas	5	10	4	10	13
Borde entero	50	54	50	37	43
Tipo diente					
Regulares	32	29	30	42	33
Cercanos	30	26	26	39	43
Redondeados	26	22	25	31	32
Agudos	24	24	25	32	25
Compuestos	18	17	12	13	16
Tamaño foliar					
Nanofila	5	3	2	2	1
Leptofila 1	0	11	5	5	6
Leptofila 2	4	19	15	20	23
Microfila 1	25	28	23	27	24
Microfila 2	35	24	25	25	24
Microfila 3	17	11	19	12	13
Mesofila 1	7	4	9	7	6
Mesofila 2	2	0	1	3	1
Mesofila 3	0	0	1	0	2
Tipo ápice					
Emarginado	17	18	13	6	3
Redondeado	33	31	37	35	20
Agudo	58	61	56	58	69
Atenuado	6	7	7	6	11
Tipo base					
Cordada	15	12	9	4	15
Redondeada	32	23	23	20	28
Aguda	52	67	68	76	57
Relación largo:ancho					
<1:1	5	0	0	0	0
1-2:1	40	41	44	32	39
2-3:1	32	33	35	37	36
3-4:1	15	15	17	21	30
>4:1	8	9	3	10	6
Forma foliar					
Obovada	21	20	20	13	9
Elíptica	37	32	43	47	44
Ovada	41	48	36	39	47

Mediante este análisis se comparó, utilizando el procedimiento descrito por Pielou (1984), la posición relativa de las floras modernas con respecto a las siguientes variables ambientales: temperatura media anual (TMA), precipitación media durante la estación de crecimiento (PMC, precipitación durante los meses en que TMA supera los 10° C) y precipitación media de la estación seca (tres meses consecutivos más secos, PMS). Considerando que el área foliar promedio de la vegetación local es un buen estimador de precipitación media anual en dicha localidad (PMA; Wilf *et al.*, 1998), se comparó también el área foliar promedio de las floras de bosques actuales y paleofloras.

4.1.3. *Análisis de elementos fitogeográficos*

Para las floras de bosques modernos se realizó un análisis de distribución actual de géneros (Mabberly, 1987; Willis, 1985). Basado en Villagrán e Hinojosa (1997) y Gayó *et al.* (datos sin publicar), se definieron seis elementos fitogeográficos: 1) elemento Austral-Antártico (AA), incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica que exhiben disyunciones con territorios continentales distantes del hemisferio sur, principalmente al sur del trópico de Capricornio. Ellos son los bosques templados y subtropicales de Nueva Zelanda, Tasmania, Nueva Caledonia y sur de Australia, incluyendo en este grupo a *Nothofagus;* 2) elemento Australasiano (AU), integra los géneros de bosques del sur de Sudamérica que además de estar presentes en los territorios austral-antárticos, extienden su distribución hacia los trópicos y subtrópicos del NE y norte de Australia, Nueva Guinea, Malasia, Indomalasia, SE de Asia e islas del Pacífico occidental y Sudamérica, además de presentarse a veces en el neotrópico; 3) elemento Neotropical (N): incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica que se distribuyen en forma discontinua en los trópicos del continente americano. Se incluyen taxa de bosques subtropicales de la costa atlántica de Brasil, como asimismo de la vertiente andina oriental de Perú y Bolivia; 4) elemento pantropical (P): incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica, disyuntos con los bosques de la franja circumtropical del globo, incorporando el continente africano y/o la isla de Madagascar. Algunos taxa de este elemento están ausentes en Australasia tropical; 5) elemento Amplio (A): incluye los géneros del sur de Sudamérica que además se distribuyen en amplias regiones del globo, integrando territorios situados en las franjas tropical, subtropical y templada. Se incorpora en esta categoría elementos cosmopolitas; 6) elemento endémico (E): incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica restringidos a los bosques subtropicales y templados de Chile (desde 30° S) y a la vertiente oriental de los Andes en Argentina (desde 37° S).

4.2. Resultados

4.2.1. *Relación fisionomía foliar-clima*

Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia canónica explicaron el 87,7% de la varianza total (Fig. 2). La relación entre morfología foliar actual y variables ambientales fue estadísticamente significativa para todos los ejes de CLAMP4 ($F = 31,457$; $P < 0,001$, prueba de Monte Carlo), lo que sustenta la reconstrucción paleoclimática. El eje 1 discriminó diferencias en temperatura,

mientras que el eje 2, precipitación. Las paleofloras terciarias, que habrían presentado un clima más próximo al de alguna de las localidades modernas, corresponden a las paleofloras mixtas de fines del Eoceno (Fig. 2). Las cinco floras de bosques modernos se separaron claramente por su posición en el gráfico de las floras fósiles del Paleógeno (paleoflora tropical gondwánica y subtropical gondwánica), ya que estas últimas se habrían desarrollado bajo condiciones mucho más cálidas y húmedas durante todo el año. Del mismo modo, las paleofloras subtropical neógenas también se separaron de los bosques actuales por sus condiciones de paleoclima más cálido.

4.2.2. *Distribución de las floras en los vectores ambientales*

Las floras modernas se distribuyen en el vector de temperatura media de acuerdo a su ubicación latitudinal, desde las más frías y australes (cordillera Pelada) hasta las más cálidas y boreales (Los Queules y La Campana) (Fig. 3). Paralelamente, las paleofloras se distribuyen en un gradiente térmico acoplado al eje temporal, que va desde la paleoflora gondwánica del Paleógeno (más cálida), hasta las paleofloras mixtas (más templadas), y análogas en su posición en el gráfico a las floras actuales de las localidades Los Ruiles y Los Queules. Las paleofloras subtropicales neógenas se desvían, sin embargo, de la tendencia de temperatura media decreciente desde las paleofloras gondwánicas a las mixtas, postulándose valores de temperatura equivalentes a los de la antigua paleoflora tropical gondwánica.

Las floras modernas convergen con las paleofloras subtropicales neógenas y mixtas en su posición a lo largo del vector "precipitación media durante la estación de crecimiento" (Fig. 4). En contraste, las paleofloras gondwánicas representarían la condición de más alta precipitación de este vector. Se observan anomalías en la tafoflora subtropical de Boca Pupuya y en la tafoflora mixta de Ñirihuau inferior, las cuales se habrían desarrollado en condiciones más húmedas que sus análogas.

En el vector "precipitación durante la estación seca", las floras modernas se ubican cercanas a las paleofloras mixtas (Fig. 5). Las antiguas tafofloras gondwánicas del Paleógeno se ubican en la posición más húmeda del vector. En contraste, las tafofloras subtropicales neógenas de Bolivia y cerro Los Litres (Chile) se posicionan en el sector más seco del vector, con la excepción de la tafoflora costera de Boca Pupuya.

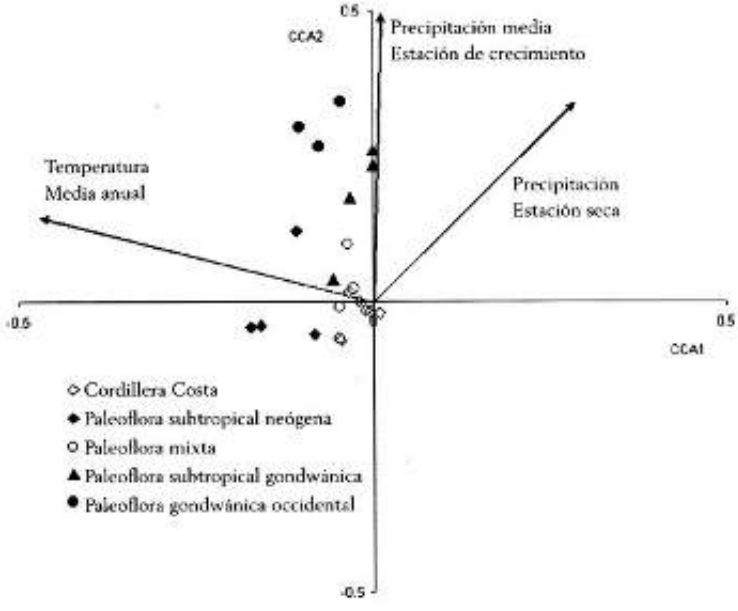


Figura 2. Análisis de correspondencia canónica entre la base de datos CLAMP4 (n= 161). Los dos primeros ejes canónicos explican el 87,7% de la varianza total. El eje uno (CCA1) discrimina por temperatura mientras que el eje dos (CCA2) por humedad. Se muestran vectores de temperatura media anual (r= -0,88 con el eje 1), vectores de precipitación media de la estación de crecimiento (r= 0,84 con el eje 2), y precipitación de la estación seca (r= 0,58 con el eje 2). Como muestras pasivas se grafican las paleofloras terciaras del sur de Sudamérica.

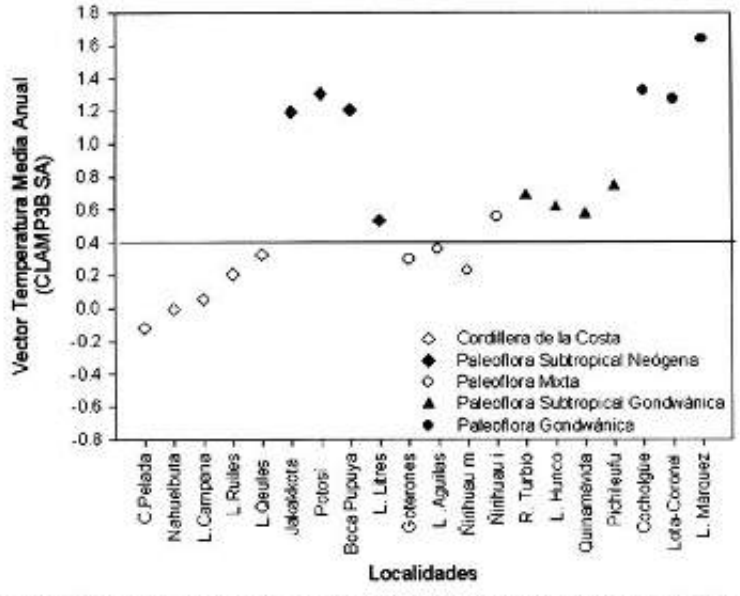


Figura 3. Distribución de floras modernas de la Cordillera de la Costa de Chile central, y paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, de acuerdo a su posición en el vector de temperatura media anual de la Fig. 2.

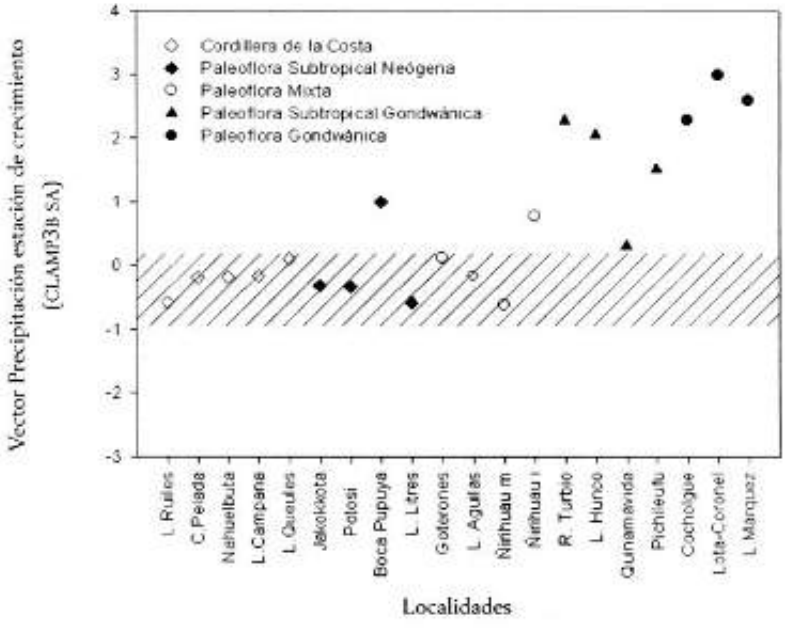


Figura 4. Distribución de floras modernas de la Cordillera de la Costa de Chile central, y las paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de precipitación media durante la estación de crecimiento (precipitación de los meses con temperatura media superior a 10°) de la Fig. 3. Área achurada corresponde a distribución de localidades de la Cordillera de la Costa.

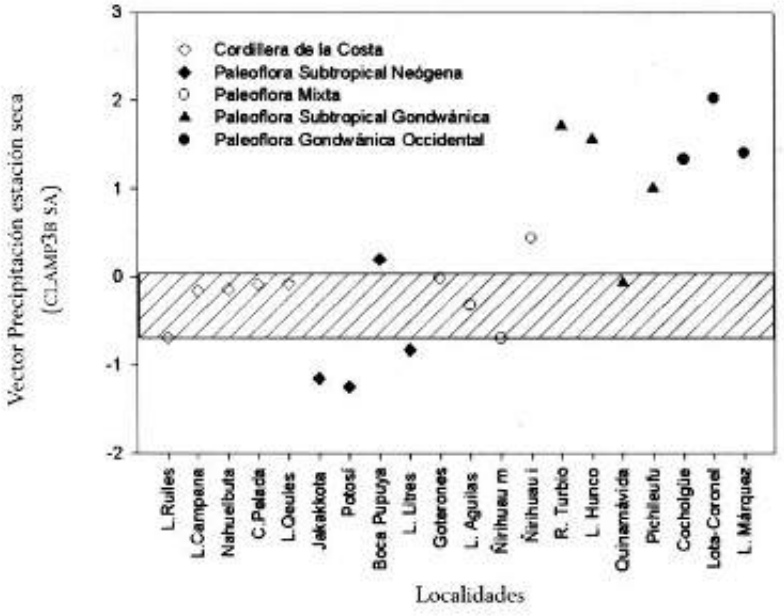


Figura 5. Distribución de localidades de la Cordillera de la Costa de Chile central y las paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de precipitación durante la estación seca (tres meses consecutivos más secos) de la Fig. 3. Área achurada corresponde a distribución de localidades de la Cordillera de la Costa.

4.2.3. *Análisis de elementos fitogeográficos de la flora actual*

El análisis de la proporción de elementos fitogeográficos representados en las cinco floras de bosques actuales muestra que en la localidad más boreal (La Campana) el elemento dominante es el Neotropical (27%), seguido por el Amplio (24%) y el Endémico (22%) (Fig. 6A). Los elementos Australasianos y Pantropical no presentan más del 14% cada uno, mientras que el elemento Austral-Antártico no está representado. En Los Ruiles el elemento dominante es el Neotropical (32%), seguido del Endémico (24%) y del Austral-Antártico (19%) (Fig. 6B). Aquí, los elementos Amplio, Australasiano y Pantropical presentan baja proporción (5-11%). En Los Queules domina el elemento endémico (36%), seguido de una distribución equiparada de los elementos restantes, excepción del elemento Amplio, que se encuentra menos representado (7%) (Fig. 6C). En Nahuelbuta la proporción de los elementos Austral-Antárticos (23%), Australasianos (20%), Pantropical (17%) y Amplio (17%) es relativamente homogénea (Fig. 6D). En menor proporción se encuentra el elemento Endémico (13%) y el neotropical (10%). Finalmente, en la cordillera Pelada domina el elemento Endémico (38%), seguido en importancia por los elementos Australasianos y Neotropical (19% y 17%, respectivamente) (Fig. 6E). Los elementos Austral-Antártico y Amplio están representados en un 12%, mientras que el pantropical se reduce a un 2%.

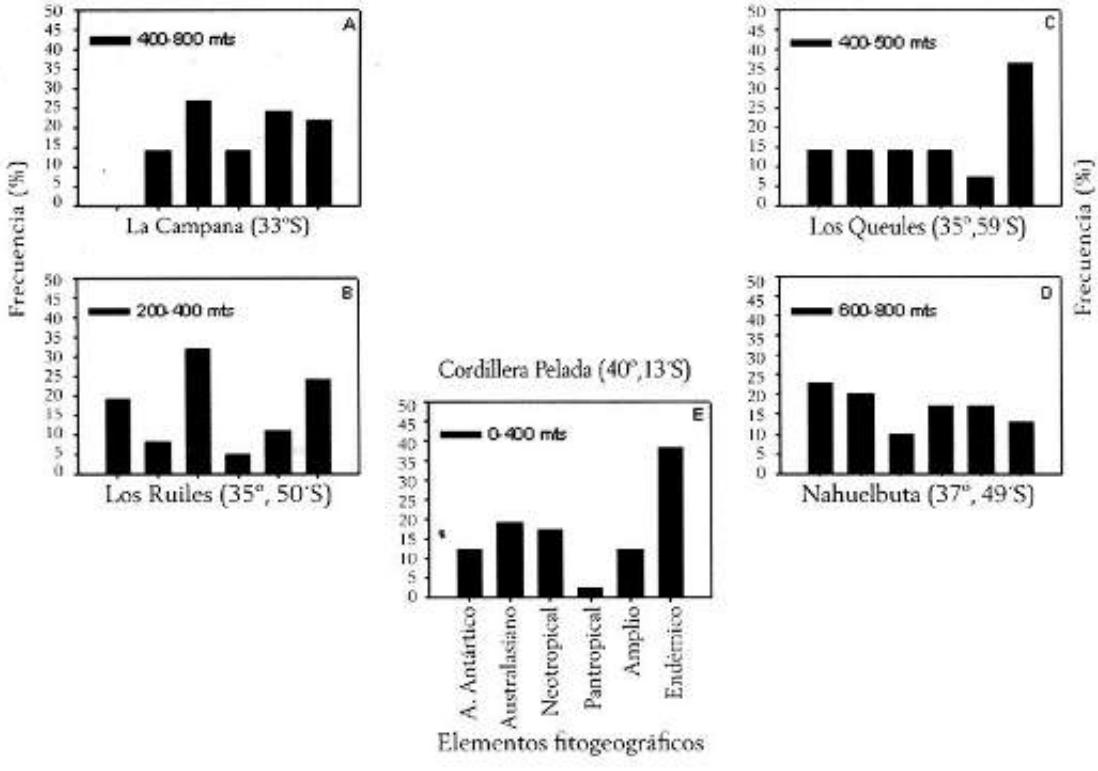


Figura 6. Frecuencia de elementos fitogeográficos en cinco floras modernas de la Cordillera de la Costa en Chile centro-sur.

4.3. Discusión

4.3.1. *Fisionomía foliar moderna y fósil*

De acuerdo al análisis de correspondencia canónica, existe una notoria divergencia entre los caracteres foliares de las paleofloras paleógenas del Terciario y las floras modernas de los bosques costeros. Estas diferencias en morfología foliar pueden atribuirse a las condiciones muy cálidas y húmedas que imperaron durante el Terciario inferior que no tienen parangón actual (Hinojosa, 2002a[5]; b[6]; 2003; Hinojosa y Villagrán, 1997). En contraste, la morfología foliar de las floras modernas de bosques de la Cordillera de la Costa (Los Ruiles y Los Queules) muestran convergencia con las morfologías foliares de algunas paleofloras mixtas (Goterones, Ñirihuau medio y cerro Las Águilas). Esta área de la costa de Chile central destaca por el carácter relictual de su flora boscosa, fenómeno que se refleja en el elevado porcentaje de especies leñosas (>50% de la flora total), alta concentración de endemismos (*e.g.*, Gomortegaceae, Villagrán, 1995; Marticorena y Rodríguez, 2001; Arroyo *et al.*, en este volumen), así como la restringida distribución de *Nothofagus alessandrii*, representante más primitivo del género (Gandolfo, 1994; Humphries, 1981; Manos, 1997; Melville, 1973; Tanai, 1986).

A pesar de la convergencia fisionómica entre las floras mixtas de fines del Terciario y las floras modernas de la Cordillera de la Costa, la reconstrucción de las condiciones de temperatura y precipitación del Terciario sugiere que el clima de este período no presentaría análogos actuales en el cono sur de Sudamérica (Hinojosa, 2002a[7]; b[8]; 2003; Hinojosa y Villagrán, 1997). Consecuentemente, la convergencia fisionómica observada entre las tafofloras mixtas y floras actuales del bosque deciduo maulino, se explicarían por una "inercia" evolutiva de los linajes sobrevivientes. Por sus caracteres foliares, estos linajes representarían una sobreestimación de la precipitación actual en la zona. Ello afectaría fundamentalmente a las localidades más boreales, que en la actualidad presentan una larga sequía estival, un atributo del clima mediterráneo moderno (Miller, 1976; Luebert y Pliscoff, en este volumen).

4.3.2. *Elementos fitogeográficos*

La distribución de los elementos fitogeográficos de la flora moderna de bosques costeros sigue el patrón general descrito para los bosques chilenos por Villagrán e Hinojosa (1997). La comparación de la composición de elementos fitogeográficos entre las floras modernas y fósiles indica que ninguna de las 15 tafofloras corresponde exactamente a la composición fitogeográfica actual, aunque existen convergencias interesantes. Por ejemplo, la flora de La Campana y la localidad fosilífera de cerro Los Litres, del Mioceno de Chile central, comparten la dominancia de los elementos neotropical y endémico, así como la ausencia del elemento Austral-Antártico. Así, en la flora fósil de

[5] Op. cit.
[6] Op. cit.
[7] Op. cit.
[8] Op. cit.

Los Litres se registra la presencia de elementos esclerófilos, tales como *Persea*, *Peumus*, *Beilschmiedia* y *Cryptocarya*, taxa actualmente componentes de los bosques esclerófilos mésicos de la Cordillera de la Costa (*e.g.*, La Campana). En consecuencia, la tafoflora de Los Litres representaría la antecesora más cercana del bosque subtropical actual de Chile central (Hinojosa, 1996; Hinojosa y Villagrán, 1997; Selles e Hinojosa, 1997; Villagrán e Hinojosa, 1997). No obstante, las paleofloras subtropicales neógenas, que incluyen cerro Los Litres, se desarrollaron bajo condiciones climáticas que diferían de las actuales. Las reconstrucciones paleoclimáticas sugieren ambientes más cálidos que los actuales, asociados al calentamiento global del Mioceno medio (Hinojosa 2003; Zachos *et al.*, 2001), y precipitaciones débilmente afectadas por el efecto de sombra de lluvia de la cordillera de los Andes, debido a su menor altura (Gregory-Wodzicki, 2000a; Hinojosa, 1996; 2003; Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán e Hinojosa, 1997).

Finalmente, la composición de elementos fitogeográficos de las tafofloras mixtas de Goterones y cerro Las Águilas (Oligoceno superior y Mioceno temprano) de Chile central (Troncoso, 1991; Hinojosa, 1996; Selles e Hinojosa, 1997), es similar a las floras actuales de Los Queules y Nahuelbuta, debido a la distribución equilibrada de elementos fitogeográficos contrastantes, exceptuando el elemento endémico que constituye un carácter moderno.

4.4. Conclusiones

Nuestros resultados sugieren que las paleofloras terciarias denominadas mixta y subtropical neógena podrían ser las antecesoras más cercanas de la vegetación actual de la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur. La paleoflora mixta se desarrolló en Chile central durante el Oligoceno-Mioceno, bajo condiciones climáticas subtropical-templadas. Esta paleoflora pareciera estar relacionada particularmente con la formación de bosque deciduo maulino (Los Ruiles-Los Queules). La paleoflora subtropical neógena, que se desarrolló en Chile central durante el Mioceno-temprano a medio, bajo condiciones de clima más cálido que el actual, con una incipiente sombra de lluvia andina (Gregory-Wodzicki, 2000a; Hinojosa, 2003), sería más cercana a la actual vegetación esclerófila de Chile central. Ambas paleofloras terciarias habrían configurado la composición florística actual de los bosques subtropicales de Chile centro-sur, determinando la convergencia en la representación de elementos fitogeográficos, fisionomía foliar, y singularidad florística. Esta gran similitud entre la flora de bosques actuales y las paleofloras terciarias es sorprendente, especialmente si consideramos los procesos tectónicos y grandes cambios climáticos que marcaron el final del Terciario y todo el Cuaternario.

Agradecimientos

Quisiera agradecer a los doctores Carolina Villagrán y Juan Amesto, por sus valiosos comentarios a este trabajo. El presente trabajo fue financiado por FONDECYT 2000025 y parcialmente por FONDECYT 1501-0001 del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad.

5. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile

Historical phytogeography of the Chilean Coastal Range

CAROLINA VILLAGRÁN Y JUAN J. ARMESTO

Abstract

Because of its ancient geologic age and its condition of glacial refuge, the Coastal Range of south-central Chile has played a fundamental role in the history of the Chilean vegetation. The legacies of climatic and vegetation changes that took place during the Quaternary can still be found in the Coastal Range, and these legacies can be used for testing biogeographic hypotheses. In this work, we examine the singularities of the present distribution of vegetation on the coastal mountains of south-central Chile, including isolated plant communities in hilltops, coastal-andean disjuncts, zones of concentration of species richness, endemism, and Pacific coastal disjunctions. We discuss the palynological evidence for major climatic changes and vegetation migrations during the last glacial cycle, particularly in the Lake District. During this period, the coastal range served as one of the main refuges for the warm elements of the Valdivian rain forest. The biological consequences of this history are expressed in genetic variation and distribution patterns of populations, which imply that coastal range populations will become of critical importance to face the climatic fluctuations that characterize the present interglacial, in addition to land transformation associated with human impact.

Introducción

En este capítulo presentamos un análisis histórico y fitogeográfico de las principales formaciones vegetales representadas en la Cordillera de la Costa de Chile sur-central. Esta serie de macizos montañosos costeros han jugado un papel clave en la historia de la vegetación chilena, debido a la antigüedad de su basamento geológico, así como por su carácter de refugio, ya que debido a la influencia oceánica se mantuvo en gran medida libre de cubierta de hielo durante las extensas eras glaciales del Cuaternario. Durante los últimos 2 a 3 millones de años, la cobertura y diversidad de los bosques del cono sur fueron transformadas en forma catastrófica por marcados cambios climáticos, particularmente descensos en la temperatura y avances de glaciares. Las huellas de estos grandes cambios climáticos están aún presentes en la vegetación actual de la Cordillera de la Costa y serán el objeto principal de las discusiones de este capítulo.

5.1. Singularidades de la distribución actual de la vegetación de la Cordillera de la Costa

5.1.1. *Diagonal Árida y aislamiento de la flora de la costa Pacífica de Sudamérica*

El marcado contraste este-oeste del clima del cono sur de América, condicionado en gran medida por la orografía andina, determina la existencia de una franja continua de clima árido que cruza el continente en sentido NW-SE, la llamada "Diagonal Árida" (Garleff *et al.*, 1991; Veit y Garleff, 1995; Villagrán e Hinojosa, 1997; Garleff y Stingl, 1998; Abraham, 2000). Formaciones vegetales de desiertos y semidesiertos, configuran esta franja climática, desconectando la región de los bosques de latitudes medias y altas de la costa Pacífica de otras formaciones boscosas del continente. El desarrollo de la Diagonal Árida, es decir, del proceso de aislamiento paulatino de los bosques de austro-Sudamérica de los restantes bosques continentales, es uno de los acontecimientos más significativos en la historia biogeográfica del cono sur. El examen de la distribución de los componentes actuales de los bosques chilenos, tanto plantas vasculares (Villagrán e Hinojosa, 1997) como hepáticas y musgos (Villagrán *et al.*, 2002), permiten establecer fehacientemente el carácter relictual de su flora, una consecuencia del prolongado aislamiento geográfico que han experimentado. Así, el síndrome de este proceso se manifiesta en elevadas proporciones de especies y géneros endémicos, muchos de ellos aislados taxonómicamente (monotípicos), y también en la gran diversidad de familias representadas, lo que contrasta con la pobreza en especies, este último rasgo probablemente asociado a altas tasas de extinción de la flora preglacial. Por otra parte, las vinculaciones florísticas con distantes territorios, como por ejemplo el importante número de linajes austral-antárticos y neotropicales, dejan de manifiesto pasadas conexiones gondwánicas con Australasia, como asimismo con bosques de Sudamérica tropical. Tales conexiones anteceden al desarrollo de la Diagonal Árida.

El examen del registro paleontológico y paleobotánico del Terciario, asociado con los principales eventos geológicos y climáticos que marcaron ese período, permiten discriminar los factores determinantes en el desarrollo de la Diagonal Árida y los principales cambios vegetacionales asociados. De acuerdo a evidencias isotópicas procedentes de paleosuelos y mamíferos fósiles del NW argentino (Latorre *et al.*, 1997), la estacionalidad climática habría incrementado en este sector de América a partir del Mioceno superior y Plioceno, entre 7 y 4 millones de años, evento asociado al origen de las plantas C-4 en el registro fósil. Evidencia fósil indica que durante el Plioceno se produjo el desmembramiento de los bosques subtropicales del cono sur y la expansión de las formaciones xéricas a lo largo de la actual Diagonal Árida (Hinojosa y Villagrán, 1997). La creciente aridez en los subtrópicos fue determinada por una secuencia de masivos eventos geoclimáticos pliopleistocénicos, los cuales incluyen el levantamiento final de los Andes, la formación del campo de hielo Antártico oeste, la vigorización de

la corriente fría de Humboldt y del anticiclón subtropical del Pacífico Sur, a los que siguió el inicio de las glaciaciones continentales en Patagonia.

La posición más o menos constante del centro de la Diagonal Árida de Sudamérica durante el Cuaternario (Garleff *et al.*, 1991; Garleff y Stingl, 1998; Abraham, 2000), sumada a los repetidos avances de glaciares andinos en las latitudes altas, junto a procesos periglaciales y cambios climáticos, han determinado en gran medida los actuales patrones de distribución de los bosques australes chileno-argentinos. Gran parte de las transformaciones más recientes de estos patrones de vegetación son una herencia de los profundos cambios climáticos que caracterizaron el último ciclo glacial-interglacial durante los últimos cien mil años. En particular, la distribución actual de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile, menos afectada por cobertura de glaciares, exhibe una serie de rasgos fitogeográficos que testimonian su historia glacial. Numerosos autores han contribuido a la interpretación de estas "huellas biogeográficas", sobre la base del examen de los rangos de distribución de las especies y del análisis de distintos indicadores paleoclimáticos contenidos en registros continentales de lagos, turberas y océanos (*e.g.*, depósitos glaciales, sedimentos, polen, restos macrofósiles, microalgas, carbón en el suelo, etc.).

A continuación se destacan los rasgos más notables y distintivos de la actual distribución de la vegetación a lo largo de la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur y se comentan los antecedentes paleoclimáticos que sustentan su interpretación histórica.

5.1.2. *Formaciones aisladas en cimas de cerros*

Una serie de taxa y comunidades vegetales exhiben notables discontinuidades en sus rangos de distribución latitudinal (Villagrán, 1990a; 1995), conformando "islas" en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile (Fig. 1).

Indudablemente, las "islas" de vegetación más enigmáticas del territorio costero son los bosques "relictos de neblina" del Norte Chico (Fig. 1, Squeo *et al.*, en este volumen), dominados por el olivillo (*Aextoxicon punctatum*), la petrilla (*Myrceugenia correifolia*) y una serie de otros taxa de sotobosque, cuya distribución principal ocurre al sur de los 36° S (Villagrán y Armesto, 1980). Distinguidos fitogeógrafos y botánicos han propuesto hipótesis sobre el origen de estos relictos, postulando tanto un origen glacial (Looser, 1935; Muñoz y Pisano, 1947; Sköttsberg, 1948), como un posible origen Terciario (Schmithüsen, 1956). Troncoso *et al.* (1980) examinaron ambas hipótesis, concluyendo que no son alternativas excluyentes. Si bien la flora de los relictos corresponde a linajes que ocuparon el subtrópico de Sudamérica durante el Neógeno (Villagrán e Hinojosa, 1997), la distribución actual de la comunidad en cimas de cerros costeros es consecuencia del cambio climático de mésico a árido ocurrido durante los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno.

En las altas cumbres de la Cordillera de la Costa de Chile central, entre los paralelos 32° y 35° S, existen fragmentos aislados de vegetación altoandina (Fig. 1), con una flora de más de 150 especies cuya distribución principal está en los Andes de Chile central y en la estepa Patagónica occidental (Villagrán *et*

al., 1998). En estas mismas cumbres costeras se desarrollan bosques deciduos de *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa* (robledales), asociados a especies valdivianas tales como *Lomatia hirsuta* (radal), *L. dentata* (avellanillo) e *Hydrangea serratifolia* (pahueldín) (Cassasa, 1986), todos ellos desconectados de su distribución principal al sur de 35° S. Similarmente, en la Cordillera de la Costa de Curicó, alrededor de los 35° S, entre 350 y 600 m de altitud, Troncoso (1992) ha documentado la presencia aislada de vanguardias boreales de especies arbóreas subantárticas, tales como *Nothofagus dombeyi* (coigüe) y *N. antarctica* (ñirre), asociadas a especies características del bosque Valdiviano (San Martín, en este volumen).

En la interfase de las zonas mediterránea y templada, en las cimas de la cordillera de Nahuelbuta (37°-39° S) y en la región de Los Lagos, en las cimas de las cordilleras Pelada, Sarao, San Pedro y Piuchué (Fig. 1), entre 40° y 43° S, se desarrolla un complejo mosaico vegetacional integrado por bosques subantárticos, dominados por diversas especies de *Nothofagus* (*e.g.*, lenga, ñirre, coigüe de Chiloé y Magallanes) y coníferas, alternado con fragmentos de tundras magallánicas. Esta última formación exhibe actualmente su distribución más continua al sur de los 49° S, en la zona de los canales (Villagrán *et al.*, 1998. a,b).

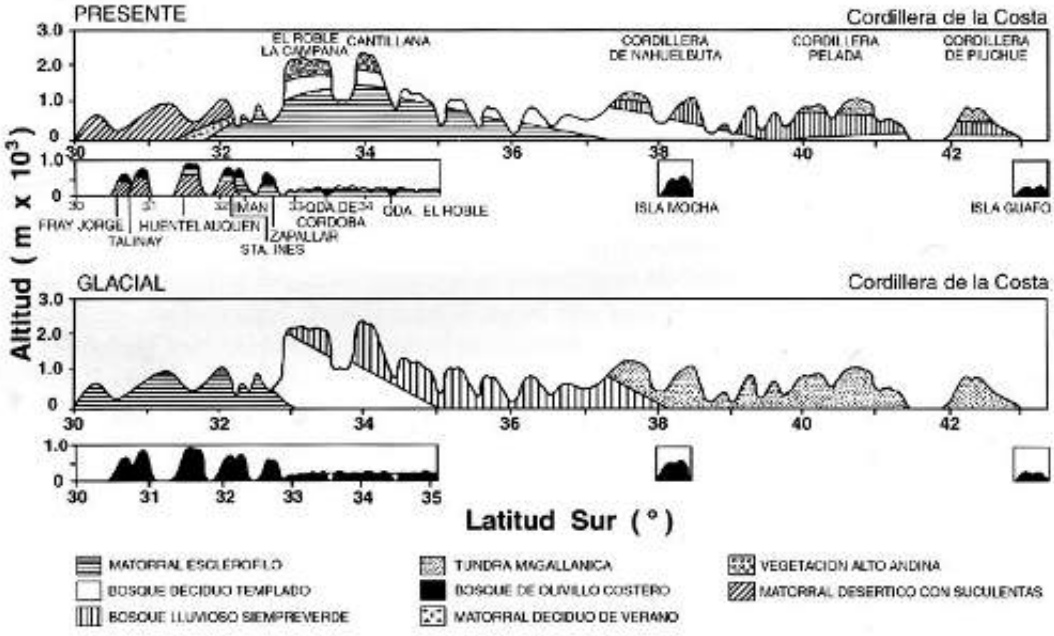


Figura 1. Discontinuidad de los principales tipos de comunidades vegetales en las cimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile, durante el periodo glacial y en el presente. En el recuadro se muestra la distribución de las comunidades de olivillo costero (*Aextoxicon punctatum*), actualmente aisladas en cimas y quebradas de Chile central.

5.1.3. *Disyunciones Cordillera de la Costa-Andes*

Algunas poblaciones y comunidades vegetales aisladas en las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur exhiben también interesantes hiatos distribucionales con la vegetación de los escalones altitudinales intermedios y altos de la cordillera de los Andes, interrumpidas por el desarrollo de otras formaciones vegetales de menor altitud en ambas cordilleras y en la Depresión Intermedia. Por ejemplo, entre los paralelos 37° y 43° S, todas las especies de coníferas de los bosques de las cimas de los cerros costeros exhiben una distribución principalmente andina. Por ejemplo, *Araucaria araucana* (pehuén) exhibe dos núcleos poblacionales discontinuos: en la cordillera de Nahuelbuta, en torno a las latitudes 37°30' S y 38°30' S, y en la cordillera de los Andes, entre 37°24' S y 40°03' S. La misma discontinuidad de rangos exhibe *Fitzroya cupressoides* (alerce), con poblaciones relativamente extensas en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa, desde cordillera Pelada (40° S) hasta la cordillera de Piuchué en Chiloé (42°30' S), y en los Andes entre 41°00' S y 42°40' S, con unas pocas poblaciones de reducido tamaño en el llano longitudinal de Llanquihue (Allnutt *et al.*, 1999). *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera) presenta también poblaciones pequeñas y discontinuas en la Cordillera de la Costa, en Nahuelbuta entre los 37° y 37°10' S, y un amplio rango de distribución en los Andes mediterráneo-templados, entre 32°39' S y 43°35' S. *Prumnopitys andina* (lleuque) presenta una reducida población en la cordillera de Nahuelbuta, a la latitud 37°50' S, y numerosas poblaciones andinas (35°54' S - 39°25' S). Otras coníferas chilenas, tales como *Podocarpus nubigena*, mañío macho (39°50' S - 50°23' S); *Saxegothaea conspicua*, mañío hembra (36°00' S - 45°45' S); *Pilgerodendron uviferum*, ciprés de las Guaytecas (39°54' S - 54°15' S) y *Lepidothamnus fonckii*, ciprés enano (40°10' S - 55° S) exhiben también hiatos distribucionales entre ambas cordilleras (Villagrán *et al.*, 1998).

De manera análoga, poblaciones de especies de angiospermas leñosas de los géneros *Maytenus, Drimys, Schinus* y *Lomatia* presentan discontinuidades de distribución entre ambas cordilleras. Así también, formaciones vegetales abiertas, como por ejemplo las ya mencionadas floras altoandinas de Chile central, exhiben una discontinuidad similar. Este tipo de vegetación, distribuida por encima de 2.300 m en los Andes, se encuentra ampliamente disyunta con formaciones floristicamente similares en cimas de alrededor de 2.000 m de la Cordillera de la Costa. Otro caso similar son las comunidades de tundras subantárticas de las cimas costeras, cuya distribución principal está en la costa al sur de 48° S. Las mencionadas vanguardias discontinuas de tundras en las cimas de la Cordillera de la Costa (entre 37° y 43° S), presentan disyunciones con tundras andinas a la latitud de los glaciares de Hornopirén, en Chiloé continental, a los 42° S (Villagrán *et al.*, 1998).

5.1.4. *Concentración de la riqueza de especies*

El análisis del patrón de distribución latitudinal de la flora arbórea (Villagrán, 1995) y del sotobosque (Villagrán e Hinojosa, 1997) de las comunidades forestales del sur de Chile, permiten establecer que los máximos niveles de riqueza de especies de todos los estratos se encuentran en un área geográficamente restringida, específicamente la zona entre los ríos Maule y Valdivia, entre 36° y 40° S. Esta región concentra entre el 50 y el 70% de las especies de plantas vasculares del bosque templado. La riqueza de especies de plantas de bosque decrece rápidamente a valores cercanos al 10 y 20% de la flora total, al norte de 30° S y al sur de 45° S, respectivamente (Fig. 2).

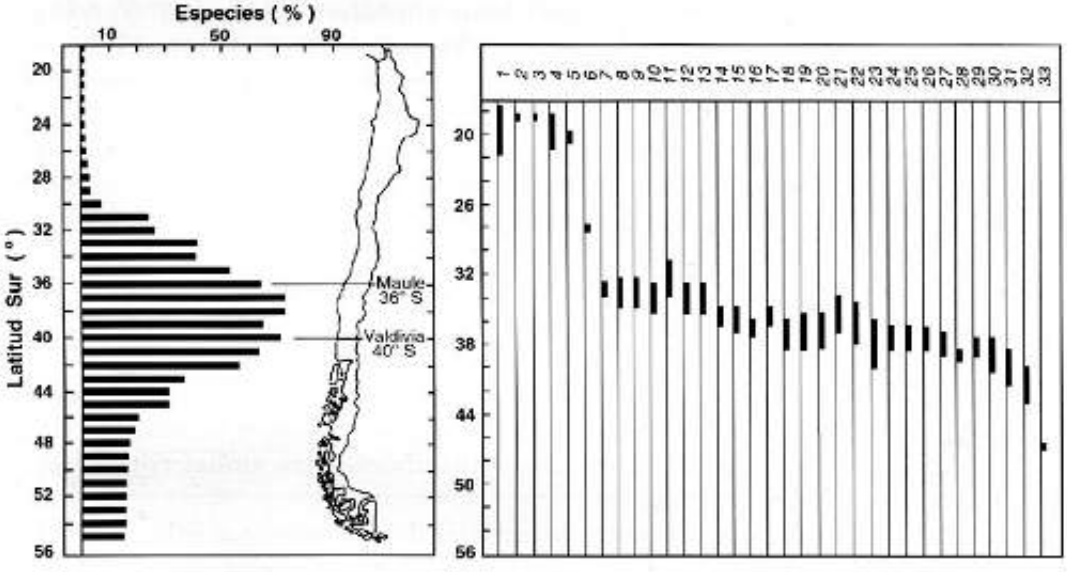


Figura 2. Distribución latitudinal del número de especies forestales chilenas pertenecientes a distintos elementos fitogeográficos, mostrando la concentración de especies entre Maule y Valdivia (36-40° S). Especies leñosas con distribución restringida en Chile, mostradas en el recuadro derecho, son: 1. *Polylepis tarapacana*; 2. *Polylepis tomentella*; 3. *Polylepis besseri*; 4. *Escallonia angustifolia* var. *angustifolia*; 5. *Prosopis tamarugo*; 6. *Schinus pearcei*; 7. *Escallonia rubra* var. *thalassica*; 8. *Beilschmiedia miersii*; 9. *Dasyphyllum excelsum*; 10. *Jubaea chilensis*; 11. *Myrceugenia rufa*; 12. *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa*; 13. *Schinus kauselii*; 14. *Nothofagus alessandrii*; 15. *Legrandia concinna*; 16. *Beilschmiedia berteroana*; 17. *Nothofagus leonii*; 18. *Gomortega keule*; 19. *Pitavia punctata*; 20. *Myrceugenia pinifolia*; 21. *Nothofagus glauca*; 22. *Escallonia rubra* var. *glutinosa*; 23. *Prumnopitys andina*; 24. *Schinus patagonicus* var. *crenuloides*; 25. *Eucryphia glutinosa*; 26. *Myrceugenia leptospermoides*; 27. *Escallonia alpina* var. *glabrata*; 28. *Escallonia gayana*; 29. *Escallonia florida*; 30. *Araucaria araucana*; 31. *Escallonia rubra* var. *dumetorum*; 32. *Fitzroya cupressoides*; 33. *Schinus marchandii*.

5.1.5. *Endemismos y disyunciones en la costa Pacífica*

Por otra parte, una serie de taxa endémicos de Chile, generalmente monotípicos, exhiben rangos de distribución estrechos y discontinuos (Fig. 2), restringidos al litoral y vertiente Pacífica de la Cordillera de la Costa, dentro del mismo ámbito latitudinal en que se manifiesta la citada concentración de especies arbóreas (Villagrán, *et al.*, 1998; Arroyo *et al.*, en este volumen). Por ejemplo, el michai rojo, *Berberidopsis corallina*, especie de liana leñosa, endémica de Chile, de la familia Berberidopsidaceae (35°59'- 40°23' S); el queule, *Gomortega keule*, género arbóreo monotípico de la familia endémica Gomortegácea (35°47' S - 37°41' S); el pitao, *Pitavia punctata*, género arbóreo endémico y monotípico de la familia Rutacea (35°21' - 37°45' S); el ruil, *Nothofagus alessandrii*, especie endémica, con escasas poblaciones (35°05' - 35°52' S). Otros taxa deciduos del género *Nothofagus* también se restringen en gran medida a la región entre los ríos Maule y Valdivia, como por ejemplo, el hualo, *Nothofagus glauca*; el raulí, *Nothofagus alpina*, y el híbrido entre *N. obliqua* y *N. glauca*, la huala, *N. leonii*.

De las 12 especies del género *Myrceugenia* (Mirtáceas) de Chile continental, once se encuentran distribuidas entre los ríos Maule y Valdivia (Landrum, 1981), incluyendo dos especies endémicas de esta región: *Myrceugenia pinifolia* (35°20' S - 38°07' S) y *M. leptospermoides*, la murtilla del malo o macollo (36°38' S - 38°14' S).

Entre las Criptógamas, es interesante destacar que varias especies raras de musgos exhiben su distribución principal en el litoral Pacífico, exhibiendo amplias disyunciones en sus rangos y distribución restringida a las latitudes de Chiloé, Valdivia y Valparaíso, en el continente, y al archipiélago de Juan Fernández. Tal es el caso de los musgos *Ptychomnion falcatulum*, de Chiloé, Valdivia y Juan Fernández; *Macromitrium longirostre*, *Fissidens berterii* y *Hennediella kunzeana*, registradas en Valparaíso y en Chiloé y, la última especie, también en Coquimbo (Villagrán *et al.*, 2003). Entre las Hepáticas también se presenta este patrón, como en el caso de *Anthoceros sköttsbergii*, *Noteroclada confluens*, *Plagiochila gayana* y *Radula dusenii*, restringidas a Chiloé y Juan Fernández (Villagrán *et al.*, 2002). El mismo fenómeno ha sido documentado para algunos helechos, con numerosas especies disyuntas entre Chiloé, Valdivia y Juan Fernández, como *Blechnum corralense*, *Trichomanes exsectum*, *Hymenophyllum fuciforme*, *Histiopteris incisa* y *Gleichenia litoralis* (Villagrán *et al.*, 1986a).

Probablemente, la mayoría de estos casos se trate de endemismos de antigua data, que tuvieron una distribución más amplia en la costa de Chile centro-sur, antes y durante las glaciaciones, y cuya persistencia en localidades restringidas de la costa y vertiente Pacífica de la Cordillera de la Costa se deba al clima oceánico imperante. En contraste, otras formaciones vegetales con discontinuidades en la costa Pacífico de Chile central y faldeos orientales de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos parecieran tener una historia holocénica. Por ejemplo, en la costa de Chile central y Norte Chico existen formaciones edáficas de bosques pantanosos dominados por Mirtáceas (*Luma chequen*, *Myrceugenia exsucca*, *Blepharocalyx cruckshanksii*), constituyendo fragmentos discontinuos asociados a fondos de quebradas y riberas de lagos y ríos. Estos fragmentos incorporan especies de distribución austral, tales como

Rhaphithamnus spinosus, Drimys winteri, Hyppolepis poeppigii, Gunnera tinctoria, entre otras. Evidencias palinológicas indican que el desarrollo de estos bosques pantanosos se produjo durante el Holoceno tardío, hace 4.000 años, lapso con clima relativamente más húmedo (Villa-Martínez y Villagrán, 1997; Maldonado, 1999).

En los faldeos de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos se encuentran también retaguardias fragmentadas de bosques esclerófilos típicos de Chile central, como por ejemplo, bosques de boldo (*Peumus boldus*) en la cordillera Pelada (Oberdörfer, 1960; Ramírez y San Martín, en este volumen). Probablemente estos fragmentos sean la expresión de los desplazamientos hacia el sur que experimentaron los bosques esclerófilos durante períodos recientes de clima más cálido y seco del Holoceno temprano y medio, entre 8.000 y 4.000 años a.P. (Villagrán, 2001).

5.2. Los efectos de las glaciaciones del Cuaternario

5.2.1. *Desplazamientos de zonas climático-vegetacionales*

Como se dijo, los ensambles florísticos, estructura y patrones de distribución actuales de los bosques del cono sur de América están vinculados a las transformaciones que experimentó el clima y la vegetación durante las repetidas glaciaciones del Pleistoceno. ¿Cómo y cuándo se produjeron las discontinuidades de rangos de distribución a lo largo de la Cordillera de la Costa y litoral de Chile? ¿Qué factores determinaron la concentración de especies y endemismos en una estrecha región geográfica? ¿Dónde se situaron los refugios glaciales de la biota templada? De acuerdo al naturalista Charles Darwin (1859), las poblaciones actualmente aisladas en cimas de cerros del hemisferio norte podrían ser remanentes de poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud y latitudes más bajas durante el avance de los hielos. Considerando la gran extensión latitudinal del territorio chileno, y la presencia de dos cordones montañosos paralelos entre Chile central y Chiloé, es razonable esperar desplazamientos de este tipo a lo largo del territorio durante los ciclos glaciales-interglaciales. Caviedes (1972) postuló que el gradiente latitudinal de lluvias a lo largo de Chile habría experimentado cambios durante los ciclos glaciales, debido a desplazamientos latitudinales del cinturón de los vientos del oeste. Los datos paleoclimáticos que se discuten a continuación apoyan las hipótesis de Darwin (1859) y Caviedes (1972) en relación con la vegetación chilena.

Los antecedentes geológicos y glaciológicos sobre la cobertura de hielos durante el último máximo glacial (Hollin y Schilling, 1981; Denton, 1999, Fig. 3), con depresiones de temperatura estimadas en 6-8° C (Heusser *et al.*, 1999), indican que alrededor de dos tercios de la actual superficie de bosques, particularmente al sur de 43° S y en los Andes de la región de Los Lagos, fue devastada por glaciares. Paralelamente, efectos periglaciales como la solifluxión y la actividad glaciofluvial (Veit y Garleff, 1995) impactaron los bosques de la Depresión Intermedia y cimas de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos (39°- 43° S), principalmente los del ámbito del bosque Valdiviano. En contraste, en el litoral, en las altitudes intermedias de la cordillera de Nahuelbuta y en los faldeos de las cordilleras Pelada

y Sarao hubo posibilidades de mantención de los sustratos y de la vegetación, como lo sugiere la distribución de los suelos rojos arcillosos del Cuaternario antiguo (Fig. 3) y la ausencia de huellas de actividad periglacial (Veit y Garleff, 1995).

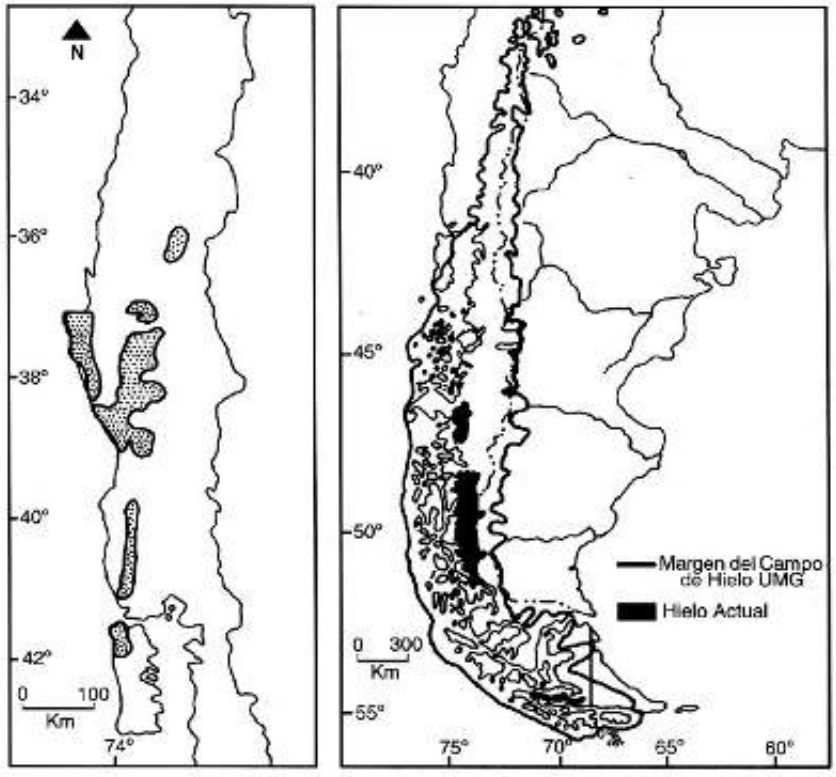


Figura 3. Cuerpos de hielo actuales (áreas en negro), distribución de suelos rojos arcillosos (nitisols) del Cuaternario antiguo (áreas punteadas en el recuadro izquierdo), y límite estimado de los glaciares durante el último máximo glacial (UMG) del Pleistoceno según Hollin y Schilling (1981).

5.2.2. *Antecedentes palinológicos de sitios bajos de la región de Los Lagos*

Para el período precedente al último Máximo Glacial (UMG), entre 60 y 30 mil años a.P., existen pocos antecedentes palinológicos (Heusser, 1974; 1976; 1981; 1990a; Heusser *et al.*, 1995; 1999; Villagrán, 1985; Villagrán *et al.*,1996). Éstos provienen de registros de sitios bajos de Llanquihue y Chiloé, en cortes situados en áreas aledañas a los lóbulos de los glaciares de Llanquihue, Reloncaví, Ancud y Corcovado (Heusser *et al.*, 1999). Durante este período, con varios lapsos correspondientes a clima interestadial (períodos relativamente más cálidos durante una glaciación), los espectros polínicos documentan desarrollo de bosques subantárticos en zonas bajas de la región de Los Lagos, representados por *Nothofagus* y coníferas, tales como *Fitzroya/Pilgerodendron, Saxegothaea conspicua, Lepidothamnus fonckii* y *Podocarpus nubigena*. Este tipo de bosque mixto, con dominancia de coníferas sobre angiospermas, es actualmente característico de las cimas de la Cordillera de

la Costa y de la interfase entre bosques perennes y deciduos de la cordillera de los Andes. Recientes hallazgos de maderas y troncos subfósiles de *Fitzroya cupressoides, in situ*, fechados como correspondientes al lapso pre-UMG, en perfecto estado de conservación, asociados a estos registros polínicos, corroboran el desarrollo de este tipo de bosques en torno a los lóbulos glaciales y permiten inferir condiciones lluviosas y relativamente mésicas para el clima interestadial (Roig *et al.*, 2001).

La vegetación imperante durante los estadiales de la última glaciación (períodos relativamente más fríos), entre 30 mil y 14 mil años a.P. (Denton *et al.*, 1999), está documentada en cuatro registros polínicos continuos, procedentes de turberas situadas en sitios bajos del norte de la isla de Chiloé, Taiquemó (Heusser y Flint, 1977; Heusser *et al.*, 1990), Río Negro (Villagrán, 1988a) y Loncomilla (Villagrán, 1990b), y Llanquihue, canal de la Puntilla (Moreno *et al.*, 1999). Todos documentan el desarrollo de vegetación abierta, más tolerante a las condiciones frías imperantes. Los espectros polínicos sugieren un mosaico de tundras subantárticas, dominadas por *Astelia pumila, Donatia fascicularis, Lepidothamnus fonckii*, gramíneas y compuestas, alternando con poblaciones probablemente pequeñas de *Nothofagus* y coníferas.

Durante el Tardiglacial (14-10 mil años a.P.), numerosos registros en las mismas áreas geográficas documentan la desaparición de la vegetación de tundras subantárticas y la rápida expansión del bosque norpatagónico-subantártico (*Nothofagus*, coníferas, Mirtáceas) con dosel cerrado, siguiendo el rápido colapso de los glaciares piedemontes en la región de Los Lagos (Denton *et al.*, 1999).

Desde inicios del Holoceno (10 mil años a.P.), el elemento templado-frío de los bosques chilenos es reemplazado por el elemento más calidófilo del bosque Valdiviano, representado por taxa arbóreos tales como *Weinmannia trichosperma, Eucryphia cordifolia* y/o *Caldcluvia paniculata*. Este espectro florístico relativamente más cálido domina los diagramas polínicos de los sitios bajos durante el Holoceno temprano y medio (10.000 a 4.000 años a.P.), tanto en el sur (Villagrán *et al.*, datos sin publicar) y centro de la isla de Chiloé (Villagrán, 1985), como en la región de Los Lagos (Heusser *et al.*, 1999; Moreno *et al.*, 1999). Durante el Holoceno tardío se instauran las condiciones modernas, algo más frías y lluviosas que en el lapso anterior, a juzgar por la mezcla de elementos valdivianos y nordpatagónicos que muestran los registros.

5.2.3. *Registros polínicos de las cimas de la Cordillera de la Costa, región de Los Lagos*

En la literatura se han documentado cinco secuencias palinológicas procedentes de turberas con tundras magallánicas ubicadas en las cimas de las cordilleras de Nahuelbuta y Sarao (Villagrán, 2001), cordillera Pelada (Heusser, 1982), cordillera de San Pedro (Godley y Moar, 1973) y cordillera de Piuchué (Villagrán, 1991a). Las edades basales de estos registros datan entre 12.500 y 7.000 años a.P., mostrando el desarrollo de tundras en estas cimas costeras durante el Tardiglacial y Holoceno. Como ejemplos se muestran los diagramas de polen de Piuchué (Fig. 4) y Sarao (Fig. 5). En contraste con los antecedentes discutidos de los sitios bajos de la región de Los Lagos, los registros de cimas documentan la colonización por parte de tundras magallánicas y bosques

mixtos con coníferas después del retiro de los hielos, a partir de 12.000 años a.P. De estos datos se desprende que las fuentes de la actual vegetación aislada en las cimas de la Cordillera de la Costa provienen de los sitios de baja altitud de la misma región de Los Lagos, en donde dominó este tipo de vegetación durante la última glaciación.

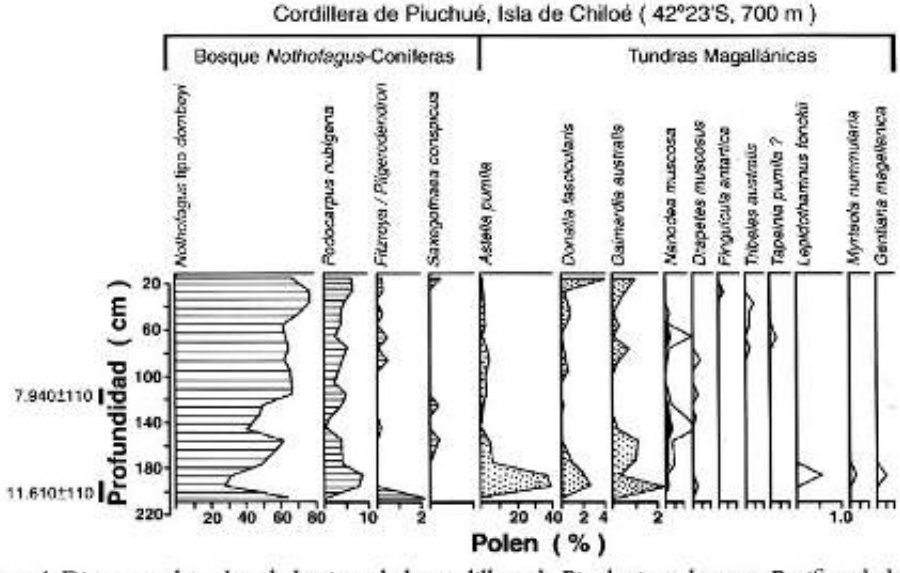


Figura 4. Diagrama de polen de la cima de la cordillera de Piuchué, en la costa Pacífico de la isla de Chiloé, mostrando la presencia de especies de tundras magallánicas después de los 10.000 años a. P. Dos dataciones radiocarbónicas se muestran al lado del eje de profundidad del perfil de suelo.

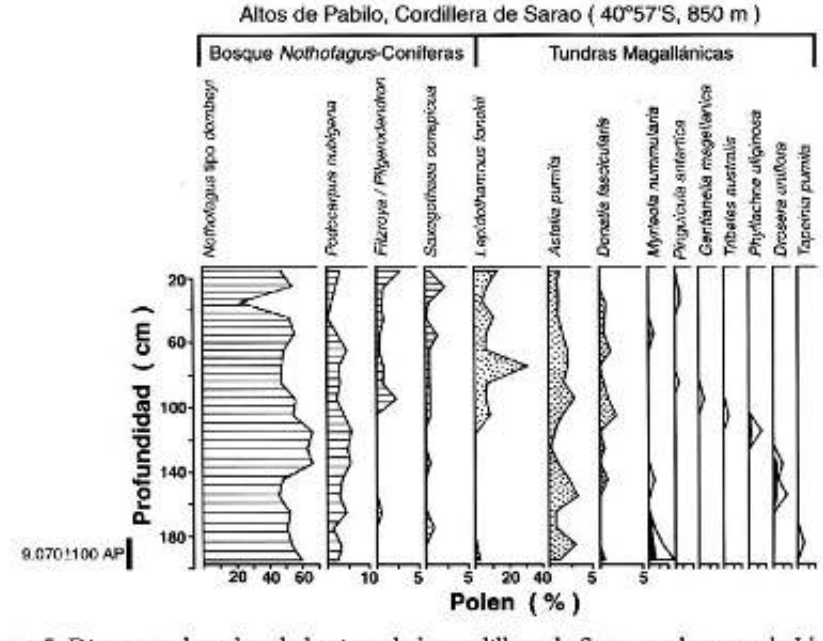


Figura 5. Diagrama de polen de la cima de la cordillera de Sarao, en la costa de Llanquihue, mostrando la presencia de especies de tundras magallánicas después de los 9.000 años a. P. La datación radiocarbónica basal se muestra al lado del eje de profundidad del perfil de suelo.

5.2.4. *Un modelo de la dinámica histórica en la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur*

Sobre la base de los antecedentes palinológicos, Villagrán (2001) propuso un modelo de la dinámica histórica de la vegetación de la región Los Lagos del sur de Chile. De acuerdo a este modelo (Fig. 6), durante las edades glaciales el elemento más higrófilo y resistente al frío, como las tundras y bosques subantárticos, habría ocupado los sitios bajos de esta región, probablemente en poblaciones discontinuas ubicadas entre 40° y 42° S. Durante el Tardiglacial, inmediatamente después del retiro de los glaciares, se habrían producido reavances latitudinales hacia el sur de esta vegetación glacial, mientras que en áreas bajas habría expandido el bosque nordpatagónico de dosel cerrado. El bosque Valdiviano, que ocupa actualmente estos sitios, habría arribado a la región de Los Lagos a inicios del Holoceno (10.000 años a.P.). Durante el máximo de la última glaciación (UMG), los glaciares habrían cubierto ambas vertientes andinas, mientras que procesos periglaciales como la solifluxión habrían afectado las cimas de la Cordillera de la Costa, removiendo los suelos y devastando la vegetación. Después del retiro de los hielos, durante el Tardiglacial y Holoceno, las cumbres fueron colonizadas por la flora de tundras magallánicas y de bosques mixtos con coníferas. Así, la actual disyunción de estas formaciones higrófilas entre las cumbres costeras y andinas sería la expresión de los ascensos altitudinales de la vegetación que predominó en zonas bajas durante los períodos glaciales.

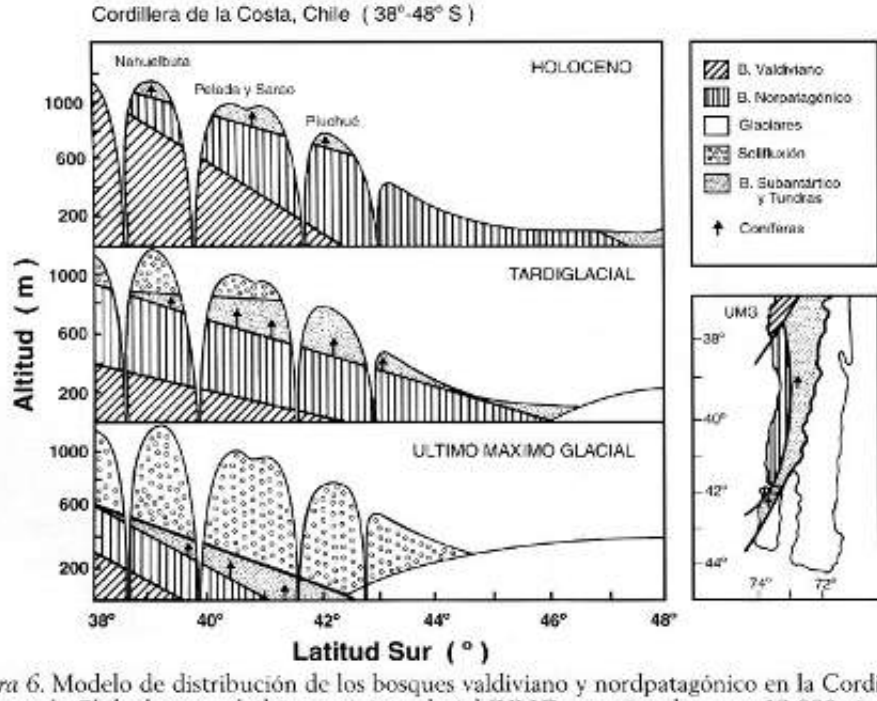


Figura 6. Modelo de distribución de los bosques valdiviano y nordpatagónico en la Cordillera de la Costa de Chile durante el último máximo glacial (UMG, aproximadamente 18.000 años atrás), durante el Tardiglacial (11-10.000 años atrás) y en el Holoceno (presente interglacial). Modificado de Villagrán (2001).

5.2.5. *Inferencias del modelo*

El valor retrodictivo (capacidad de predicción del pasado) de este modelo se puede evaluar examinando los registros polínicos de las áreas del sur de Chile que fueron totalmente glaciadas, como la cordillera de los Andes de la región de Los Lagos, el sur de la isla de Chiloé y la zona de los canales. Los registros polínicos de todas estas zonas documentan los patrones de recolonización de la vegetación, después del retiro de los hielos. Así por ejemplo, en el Tardiglacial (14.000 -10.000 años a.P) se registró la expansión de los taxa de tundras y de bosque nordpatagónico con coníferas hacia el sur de la isla de Chiloé (43° S), como lo atestiguan los registros de lago Tarahuin (Villagrán, 1990b), puerto Carmen, laguna Chaiguata, y laguna Soledad (Villagrán, 1988b). En la zona de los canales, el perfil laguna Oprasa, alrededor de 44° S, muestra el mismo patrón de recolonización Tardiglacial. Recién en el Holoceno se registra el reavance del elemento de tundras magallánicas hacia su actual área de distribución continua, al sur de 46° S (Bennett *et al.*, 2000), y las turberas de Puerto Edén (Ashworth *et al.*, 1991), al sur de 49° S. Concordantemente, numerosos registros polínicos publicados para Magallanes (>50° S) muestran un paisaje deforestado durante el Tardiglacial y expansión del bosque subantártico a partir del Holoceno.

El registro del cerro Derrumbes, en los Andes de la región de Los Lagos, en el límite norte de la actual área de concentración de poblaciones andinas de alerce (41° S), muestra la llegada muy reciente de esta conífera, sólo en los últimos 3.000 años (Villagrán, 1980).

Del modelo (Fig. 6) se puede inferir que migraciones vegetacionales similares ocurrieron en Chile central durante el último ciclo glacial-interglacial. Por ejemplo, los bosques deciduos de roble (*Nothofagus obliqua*) de las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central serían el resultado de ascensos altitudinales postglaciales de formaciones que actualmente se desarrollan en zonas bajas al sur del río Maule. Así lo sugiere el único registro polínico publicado para la Depresión Intermedia de Chile central (34°30' S), laguna de Tagua Tagua (Heusser, 1990b). Éste documenta una vegetación dominada por *Nothofagus* y coníferas entre 43 y 10 mil años a.P. En contraste, un espectro polínico con predominio de herbáceas caracteriza al Holoceno. En consistencia con esta hipótesis, estudios demográficos de las poblaciones de roble aisladas en cimas de cerros costeros de Chile central muestran estructuras de edades caracterizadas por escasez de juveniles y ausencia de regeneración, sugiriendo que se trata de bosques relictos (Casassa, 1986; Golowasch *et al.*, 1982). Los bosques de olivillo, mantenidos por la neblina en cimas de cerros del Norte Chico (Squeo *et al.*, en este volumen), probablemente constituyan también remanentes de una distribución continua de bosques húmedos a lo largo de la costa de Chile central-norte, durante las edades glaciales con clima más húmedo (Troncoso *et al.*, 1980).

5.3. Consecuencias biológicas

Las evidencias discutidas en este trabajo muestran que nuestro país constituye el escenario ideal para poner a prueba hipótesis biogeográficas, como las que postularan Charles Darwin en 1859 y Caviedes en 1972. De estas evidencias y del modelo histórico (Fig. 6) se desprenden consecuencias que revisten significativa importancia para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad y del patrimonio genético de la flora y vegetación de la Cordillera de la Costa.

5.3.1. *Áreas de refugios bióticos*

Sobre la base de la correlación entre diagramas de polen y el modelo histórico (Fig. 6) se puede deducir la ubicación de posibles áreas de refugios de los bosques templado lluviosos de Chile centro-sur durante las glaciaciones. Villagrán (1991b; 1995) postuló cuatro posibles áreas de refugios glaciales: 1) La Depresión Intermedia de Chile centro-sur, en la región de Los Lagos y en el norte de la isla de Chiloé (35-42° S), donde habría persistido el elemento más resistente al frío de la vegetación chilena, es decir, tundras y bosques subantárticos, incluyendo las especies más tolerantes del género *Nothofagus* y coníferas. 2) La costa de la región de Los Lagos (40-42° S) habría servido de refugio al bosque nordpatagónico, como lo demuestra la rápida dominancia del espectro polínico característico de esta comunidad, inmediatamente después del colapso de los glaciares a los 14 mil años a.P. 3) Los escalones altitudinales medios y bajos de la Cordillera de la Costa, al norte de la región de Los Lagos (36-40° S), habrían albergado al elemento relativamente más cálido del bosque Valdiviano, cuyas especies características se incorporaron más tardíamente a los bosques de la región de Los Lagos, a inicios del Holoceno. 4) El litoral y los faldeos costeros de Chile central, entre 35° y 30° S, donde habrían habitado bosques de olivillo con una distribución más continua, como lo sugiere la cadena de fragmentos hoy ubicados en quebradas y cumbres de cerros a lo largo de esta franja latitudinal (Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen).

La actual concentración de especies y endemismos restringidos, entre los ríos Maule y Valdivia, sugieren que en estas latitudes se situaron los principales refugios glaciales de los bosques chilenos, particularmente los elementos de bosques laurifolios más calidófilos (Valdiviano y Esclerófilo). Esta hipótesis concuerda con los antecedentes geológicos que muestran que estas áreas, especialmente el entorno de la cordillera de Nahuelbuta, habrían sido menos afectadas por la aridez y por los procesos periglaciales, manteniendo los suelos preglaciales y la cubierta vegetal (Veit y Garleff, 1995).

5.3.2. *Evidencias genéticas*

Estudios recientes usando técnicas de genética molecular (RAPDs), y en algunos casos isoenzimas (Allnutt *et al.*, 1999; Premoli *et al.*,1997; 2000), han examinado los niveles de variación genética dentro y entre poblaciones de especies leñosas que presentan distribuciones discontinuas o restringidas en el sur de Sudamérica. Es el caso de *Fitzroya cupressoides*, el alerce, que

presenta poblaciones importantes en las cimas de la Cordillera de la Costa, entre Chiloé y Valdivia (40-42° S), así como en las cumbres andinas de Chile y Argentina, con pequeñas poblaciones en la Depresión Intermedia (Fig. 7). Otros ejemplos estudiados incluyen poblaciones andinas y costeras de pehuén, *Araucaria araucana* (Auracariaceae) y michai rojo, la enredadera *Berberidopsis corallina* (Berberidopsidaceae), restringida a los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur.

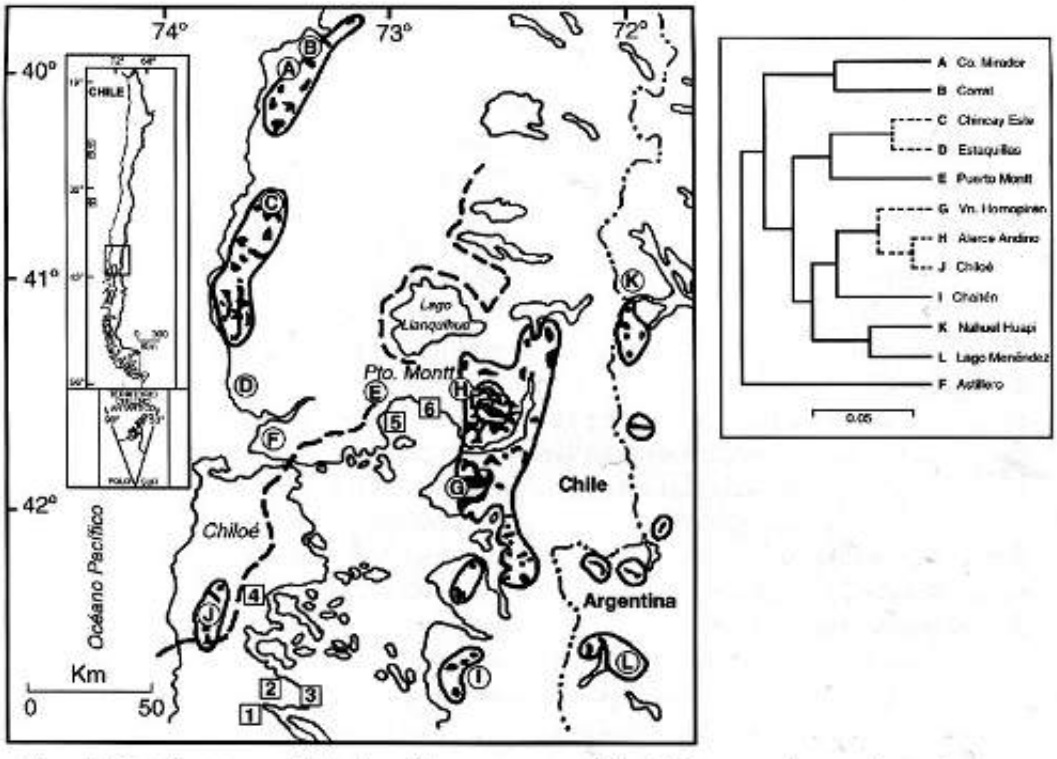


Figura 7. Distribución actual del alerce (*Fitzroya cupressoides*) en la Depresión Intermedia, en las cimas de la Cordillera de la Costa y en las vertientes andinas, de la región de Los Lagos (40-42° S). A la derecha se muestra el dendrograma de similitud genética (basado en RAPDs) entre poblaciones de alerce (tomado de Allnutt *et al.*, 1999). La línea punteada indica límite aproximado de los glaciares durante el Último Máximo Glacial (UMG). Los números en cuadrados indican sitios con madera fósil de alerce de edad interestadial: 1, Molulco; 2. Detico; 3. Aituy; 4. Pidpid; 5. Isla Tenglo; 6. Pelluco (véase Foto 1, Cuadernillo 1). Los círculos con letras indican poblaciones muestreadas por Allnutt *et al.* (1999).

En Chile, las poblaciones de alerce habrían persistido en zonas bajas de la Depresión Intermedia de Llanquihue y Chiloé durante los interestadiales de los períodos temprano e intermedio de la última glaciación (Llanquihue), como lo muestran las evidencias palinológicas y los hallazgos de troncos fósiles ya documentadas (Foto 1, Cuadernillo 1). Estas áreas constituyeron posteriormente los límites máximos de extensión de los lóbulos glaciales en el período Llanquihue tardío (Fig. 7). En concordancia, una de las poblaciones remanentes de la

Depresión Intermedia, "Astillero", ubicada en el margen oeste del lóbulo glacial Llanquihue, muestra mayor diferenciación genética de todas las restantes en el dendrograma (Fig. 7), representando probablemente a poblaciones ancestrales de edad glacial (Allnutt *et al.*, 1999). Las poblaciones de las cimas de cerros de la Cordillera de la Costa, en el límite norte de la distribución actual del alerce ("cerro Mirador" y "Corral"), serían derivadas de estas poblaciones glaciales que ocuparon la Depresión Intermedia. Ambas poblaciones costeras exhiben también alta diferenciación en el dendrograma (Fig. 7), probablemente una consecuencia de su temprano aislamiento del resto de las poblaciones. Éste se debería a la discontinuidad geomorfológica del sector norte de la Cordillera de la Costa, disectada por el valle del río Bueno. Posteriormente, como lo muestra la evidencia palinológica, en el Tardiglacial se habrían producido avances hacia zonas litorales situadas al oeste y el paulatino ascenso altitudinal de las poblaciones de alerce para ocupar las cimas costeras y andinas. Estos grupos de poblaciones muestran una amplia heterogeneidad genética (Allnutt *et al.*, 1999), destacando diferencias entre las poblaciones del litoral ("Chincay", "Estaquillas" y "Puerto Montt"), por un lado, y las poblaciones de la isla de Chiloé y andinas, tanto chilenas como argentinas (Fig. 7). Estos patrones podrían ser consecuencia del aislamiento de las poblaciones de alerce en hábitats subóptimos de la Depresión Intermedia y el paulatino ascenso altitudinal de las mismas, debido a la expansión de bosques laurifolios de angiospermas, que ocuparon la Depresión Intermedia durante el Tardiglacial y Holoceno.

La diferenciación genética entre las poblaciones chilenas y argentinas ha llevado a postular refugios glaciales de coníferas (*Fitzroya, Araucaria*) en ambas vertientes de los Andes (Premoli *et al.*, 2000). Sin embargo, no existen antecedentes palinológicos ni troncos fósiles de coníferas de edad glacial en la Patagonia argentina. Por otra parte, las diferencias genéticas entre las poblaciones de ambas vertientes andinas son menores que las que exhiben poblaciones de la Depresión Intermedia y costa de la región de Los Lagos de Chile (Alnutt *et al.*, 1999), precisamente los sectores donde su presencia en el período glacial ha sido documentada. Alternativamente, la diferenciación genética entre las poblaciones del este y del oeste podría ser una consecuencia de expansiones y contracciones de rangos que experimentaron las poblaciones andinas debido a fluctuaciones climáticas del Tardiglacial y Holoceno (Abraham *et al.*, 2000).

En el caso de la enredadera *Berberidopsis*, los datos genéticos (Etisham-Ul-Haq *et al.*, 2001) indican que las poblaciones de la costa de Chile central (VII Región del Maule) son muy distintas a las poblaciones de la zona de la Cordillera de la Costa de Osorno. Esta evidencia sugiere que estas poblaciones han mantenido por largo tiempo una discontinuidad geográfica, posiblemente como consecuencia de la antigüedad de las poblaciones costeras.

Similarmente, en Chile central los estudios con marcadores genéticos moleculares en poblaciones de *Colliguaja* (Bull y Martínez, en prensa) muestran diferenciación reciente entre las poblaciones de la Cordillera de la Costa y de los Andes, que habrían estado conectadas durante las edades glaciales.

5.3.3. *Implicancias para la conservación*

Los antecedentes históricos documentados muestran que la Cordillera de la Costa ha jugado un papel central en la mantención de la diversidad de especies, diversidad genética, y comunidades de los bosques templados durante períodos de grandes catástrofes climáticas en el sur de Sudamérica. Con excepción de algunas especies subantárticas adaptadas al frío (*e.g.*, especies de *Nothofagus* y coníferas), la mayoría de las especies asociadas al bosque templado-lluvioso tuvieron distribuciones más restringidas que las actuales durante los eventos glaciales, debido a los efectos físicos y climáticos ya descritos. Su sobrevivencia fue posible en pequeñas áreas de condiciones oceánicas más favorables denominadas "refugios". Esta fragmentación se expresa actualmente en diferencias genéticas entre poblaciones. Es importante notar, entonces, que en términos de variabilidad genética es esperable que muchas especies de la flora chilena sean heterogéneas, con zonas de mayor y menor diversidad genética, como se observa actualmente en *Fitzroya* y *Berberidopsis*. La conservación de las poblaciones con mayor variabilidad genética es importante, ya que esta variabilidad hace posible que las especies sobrevivan a futuros cambios climáticos y grandes perturbaciones de su hábitat.

Por otra parte, la historia de cambios climáticos asociados a las glaciaciones en el sur de Sudamérica ha dejado su impronta en la vegetación actual de Chile centro-sur, determinando la distribución latitudinal de la riqueza de especies y su concentración en las zonas que fueron menos afectadas por tales catástrofes (Fig. 2). En particular, la Cordillera de la Costa habría mantenido vegetación boscosa en gran parte de su extensión, con expansiones boreales de algunas comunidades (*e.g.*, bosques de *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa*), por lo que encontramos zonas de alta diversidad biológica en áreas donde la cordillera costera tiene mayor desarrollo en extensión y altitud, tales como la cordillera Pelada, Nahuelbuta, Maule y cerro Cantillana. Estas zonas presentan actualmente la mayor concentración de endemismos, generalmente especies aisladas dentro de un género o familia. Probablemente, sus congéneres habrían desaparecido de otras áreas del sur de Sudamérica durante las glaciaciones.

Otro aspecto destacable es que la conservación de estas áreas de refugios de la Cordillera de la Costa tiene gran relevancia en la mantención del potencial de las especies para responder a rápidos cambios climáticos. En efecto, evidencias históricas muestran que las especies que se distribuyen hoy en los bosques andinos australes son descendientes de las poblaciones costeras que se expandieron en los periodos interglaciales más cálidos. La recolonización postglacial de la región de Los Lagos ocurrió en períodos de calentamientos climáticos relativamente rápidos, de unos pocos milenios, a partir de poblaciones ubicadas en estos refugios. La variabilidad climática es una característica propia de los periodos interglaciales como el actual, en que fases frías-húmedas y más cálidas-secas se alternan repetidas veces. En este escenario de variabilidad climática, al que hay

que añadir la incertidumbre asociada a cambios acelerados en la cobertura del suelo y el clima inducidos por los seres humanos, la protección de las zonas de mayor diversidad biológica, tanto en términos de números de especies como de variabilidad genética, adquiere una relevancia crítica.

Estas zonas de importancia para la conservación han sido identificadas en la Cordillera de la Costa, a través de estudios biogeográficos e históricos. Las vicisitudes climáticas, y los desafíos evolutivos del futuro bajo la impronta humana, impondrán fuertes y, posiblemente, nuevas presiones selectivas a las especies de plantas y animales de los bosques nativos (véase Estades y Escobar, en este volumen). Sobrevivencia y extinción son procesos permanentes en la historia de la vida. Cuántas especies sobrevivirán y cuántas se extinguirán dependerá en gran medida de nuestro esfuerzo para mantener hábitats protegidos en las zonas de mayor diversidad biológica, donde las especies pueden mantener su potencial evolutivo.

Agradecimientos

Carolina Villagrán agradece el apoyo del proyecto FONDECYT 1000905. JJA agradece el apoyo de los proyectos P99-103 FICM (Iniciativa Científica Milenio) y FONDAP-FONDECYT 1501-0001

Refugios para la biodiversidad: ¿pueden encontrarse fuera de la Cordillera de la Costa?

Biodiversity refugia: can they be found outside the Coastal Range?

ANDREA PREMOLI

Abstract

The Coastal Mountain Range is considered the most important biotic refuge during Pleistocene glaciations. Based on genetic analysis of Fitzroya cupressoides, *it is proposed here that lower zones of Andean eastern slope, in Argentina, were additional Pleistocene refugia.*

Los cambios climáticos asociados a las glaciaciones del Pleistoceno influyeron en los rangos de distribución de las especies del cono sur de América, produciendo la extinción local de poblaciones en algunos territorios y alterando los patrones regionales de selección natural y flujo génico. Estos eventos y procesos deberían reflejarse en las características genéticas de las especies y poblaciones actuales. Por lo tanto, el estudio de los patrones de distribución espacial de la variación genética podría contribuir a entender la historia biogeográfica de la biota del cono sur de América, en este caso de las especies de plantas.

En Patagonia, el registro fósil sugiere que durante las glaciaciones del Pleistoceno, cuyo último máximo tuvo lugar hace aproximadamente 20.000 años, la vegetación, incluidas especies de árboles, sobrevivió localmente en áreas libres de hielo. La presencia de polen fósil de especies arbóreas en zonas bajas del sur de Chile y en la isla de Chiloé durante el período glacial, llevó a postular que esas áreas constituyeron refugios para algunas de las especies de los bosques templados. Asimismo, el aumento de la abundancia de polen arbóreo, a partir de los 11.000 años antes del presente (a.P.), indica una rápida expansión de distintas especies arbóreas luego del retiro de los glaciares (Villagrán e Hinojosa, 1997). Este reavance del bosque habría sido prácticamente simultáneo sobre ambas vertientes de los Andes. Esta información, juntamente con el hecho que bosques con composición similar de especies existen hoy sobre ambas vertientes andinas, llevó a proponer la hipótesis sobre la existencia de refugios glaciales al este de la cordillera de los Andes (Premoli *et al.*, 2000).

Si las poblaciones arbóreas actuales se hubieran originado a partir de un refugio ubicado al oeste de los Andes en el sur de Chile, esperaríamos que

las poblaciones orientales fueran similares y derivadas de las occidentales. Además, las poblaciones orientales estarían empobrecidas genéticamente, ya que el proceso de migración a distancia probablemente habría ocurrido a través del establecimiento de un número limitado de individuos capaces de una dispersión transandina, sufriendo en consecuencia los efectos de "cuellos de botella" tanto demográficos como genéticos. Si por el contrario, los campos de hielo en Patagonia no fueron tan extensos y continuos como se ha propuesto para el hemisferio norte, poblaciones de algunas especies habrían sobrevivido localmente en zonas libres de hielo sobre ambas vertientes de los Andes. Bajo este escenario, de "refugios múltiples", se esperaría encontrar una notable divergencia genética entre poblaciones ubicadas sobre laderas opuestas de los Andes, así como niveles comparables de variación genética intrapoblacional.

Para analizar estas hipótesis se analizó información referente a la distribución de la variación genética en poblaciones actuales de alerce (*Fitzroya cupressoides*), una conífera longeva que puede vivir más de 3.000 años y que habita los bosques templados lluviosos del sur de Chile y Argentina. Muestras de follaje fresco de 24 poblaciones, cubriendo el rango de distribución geográfica del alerce, fueron analizadas considerando la información provista por 21 loci isoenzimáticos que permitieron calcular índices de variación y divergencia genética entre las poblaciones estudiadas.

Los resultados indicaron que las poblaciones que se encuentran actualmente sobre laderas opuestas de los Andes son genéticamente diferentes y que las poblaciones orientales son igualmente o más diversas que las occidentales. Esto sugiere la posibilidad de refugios glaciales ubicados sobre ambas vertientes de los Andes en Chile y Argentina. Es probable que las menores precipitaciones existentes sobre la vertiente oriental andina resultaron en menor acumulación de hielo y que, conjuntamente con la heterogeneidad de ambientes encontrados en los valles cordilleranos, determinaron la existencia de áreas libres de hielo. Además, las poblaciones orientales de alerce resultaron ser genéticamente diferentes entre sí. Aquellas situadas en el límite sur de distribución del alerce en Argentina fueron genéticamente más variables y se separaron claramente de las ubicadas más al norte, lo que sugiere que estas últimas serían el resultado de expansión postglacial a partir de refugios ubicados más al sur y/o en el oeste.

En consecuencia, postulamos que las características físicas y climáticas del sur de Sudamérica, así como el efecto barrera de los Andes sobre los frentes de tormenta originados en el Pacífico, en conjunto con una marcada influencia de ambos océanos, permitieron la supervivencia del alerce en sitios microclimáticamente favorables en ambas laderas de la cordillera de los Andes durante el Pleistoceno (Premoli *et al.*, 2000). El registro fósil confirma esta hipótesis, ya que perfiles polínicos indican que durante el

último máximo glacial algunas especies arbóreas estuvieron presentes en zonas de baja altitud, pero en abundancias menores a las actuales (Villagrán *et al.*, 1996; Villagrán e Hinojosa, 1997).

Las distribuciones geográficas, características genéticas y tolerancias ecológicas de las especies de los bosques templados andino-patagónicos han evolucionado bajo el efecto de climas con gran influencia oceánica, menos extremos que los de Europa y Norteamérica (Moore, 2000). Si bien, al igual que en el hemisferio norte, numerosas extinciones marcaron el curso del Terciario y los últimos 1,5 millones de años en los bosques templados de Sudamérica austral, la evidencia genética indicaría la persistencia local de algunas especies leñosas de estos bosques en múltiples refugios durante períodos climáticos adversos. Por ejemplo, elevados niveles de variación genética y reducida diferenciación entre poblaciones de especies como el coigüe (*Nothofagus dombeyi*), sugieren la presencia continua de poblaciones de esta especie durante largos períodos del Pleistoceno (Premoli, 1997). El uso de marcadores genéticos, en combinación con información proveniente del registro fósil, permiten interpretar los patrones biogeográficos y reconocer los factores históricos determinantes (Widmer y Lexer, 2001).

En el caso particular del alerce, este tipo de estudios sugiere fuertemente que las poblaciones actuales son el resultado de la expansión postglacial a partir de al menos dos áreas de refugios, uno ubicado en zonas bajas en la región de los lagos de Chile y otro situado hacia el sur de la distribución de la especie en Argentina, sobre las laderas orientales andinas. Más estudios genéticos y paleobotánicos de otras especies arbóreas son necesarios para comprender la historia glacial de los bosques templados de Sudamérica. En particular, necesitamos conocer las respuestas migratorias de las especies arbóreas intolerantes al frío y los marcadores genéticos pueden ser una valiosa herramienta para tal fin.

6. Área, exposición y caracterización florística del bosque relicto de Fray Jorge, Coquimbo, Chile

Area, aspect, and floristic characterization of the relict Fray Jorge forest, Coquimbo (Chile)

FRANCISCO A. SQUEO, GINA ARANCIO, JOSÉ E. NOVOA

Abstract

The relict forest of Fray Jorge (FJ), located in "Altos de Talinay" (Coastal Range of Coquimbo, Chile) is characterized by the presence of Valdivian plant species in the semiarid region. These species are not connected with the continuous temperate forests further south. FJ forest covers an area of 86.7 ha, predominantly on south and south-western aspects. It is comprised of rainforest fragments that range from 0.02 to 15 ha. Only eight out of 188 patches are larger than 2 ha, mainly those located in the better-preserved central sector. The largest 45 patches, which comprise about 80% of the total forested area, have values of perimeter/area ratios lower than 0.87, indicating a ratio of edge to interior of 1:5. The elongated and irregular shape of patches have positive and negative consequences for conservation. On the one hand, the more elongated patches present a greater front edge to capture cloud water. On the other hand, a greater perimeter/area ratio (equivalent to edge/interior ratio) would favor the growth of forest margin species in addition to those exclusive of forest interior. FJ forest is dominated by Aextoxicon punctatum *(100% of patches), followed in frequency by* Myrceugenia correifolia *(97% of the patches),* Griselinia scandens *(90%) and the moss* Ptychomnium cygnisetum *(83%). Other common woody species are* Azara microphylla *and* Rhaphithamnus spinosus. *FJ forest is a heterogeneous plant community, dependent on cloud water interception. Together with topographic factors, past human disturbance (e.g., cattle grazing, fires, felling of trees) seems to have determined the current floristic heterogeneity.*

Introducción

El bosque relicto de Fray Jorge (30°38' S) (Foto 2, Cuadernillo 1) representa el límite norte de distribución de una comunidad boscosa costera dominada por *Aextoxicon punctatum* (olivillo). Esta comunidad se presentaba en forma continua, antes de la ocupación europea de Chile sur-central, a más de 650 km al sur del bosque Fray Jorge (Philippi, 1884; Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen). Este bosque se encuentra dentro de la principal área de concentración de diversidad vegetal de la región de Coquimbo (Squeo *et al.*, 2001).

Para la comunidad boscosa presente en Fray Jorge (FJ) se ha propuesto tanto un origen austral Cuaternario, debido a migraciones septentrionales de la flora valdiviana durante las glaciaciones (Looser, 1935; Sköttsberg, 1948; Muñoz y Pisano, 1947), como uno tropical Terciario (Schmithüsen, 1956), o una mezcla de las dos anteriores (Wolffhügel, 1949). La hipótesis más aceptada plantea que este bosque sería un remanente de un bosque continuo que dominó la costa de Chile central-sur durante el Pleistoceno, hasta el fin de la última glaciación (Troncoso *et al.*, 1980; Villagrán y Armesto, 1980). Su actual aislamiento sería una consecuencia de los cambios climáticos y de las variaciones del nivel del mar ocurridos durante los ciclos glaciales-interglaciales del Cuaternario (Pérez y Villagrán, 1994). Según Gajardo y Grez (1990), estos antecedentes convierten al bosque de Fray Jorge en un elemento clave para la comprensión de la historia de la flora chilena.

Existe coincidencia en que la existencia de estos bosques relictos estaría determinada por el mesoclima que generan las neblinas costeras en la cima de los cerros de la región de Coquimbo (Philippi, 1884). Según Kummerow (1960; 1962; 1966), la condensación de la neblina podría superar largamente al agua aportada por las lluvias invernales, alcanzando valores de hasta 1.000 mm anuales. Sin embargo, Santibáñez (comunicación personal, datos de 1985-86) indica que la precipitación horizontal anual producto de la intercepción del agua de neblina por los árboles es de sólo 474 mm. Este último valor se obtuvo utilizando una red de 25 pluviómetros instalados bajo dosel y algunos controles fuera del bosque, mientras que Kummerow (1960; 1962; 1966) utilizó neblinómetros.

Muñoz y Pisano (1947) realizaron el estudio florístico-vegetacional más completo del bosque de FJ, que incluyó 12 parcelas de muestreo distribuidas desde Las Papas (centro) hasta El Corcovado (norte) (Fig. 1). Estos autores propusieron que la disponibilidad de agua y la diferencia de humedad dentro del bosque determinaba dos asociaciones vegetales básicas: a) en los sectores de mayor humedad, al abrigo de la constante condensación de la camanchaca, se encuentra la asociación *Aextoxicon punctatum-Drimys winteri*, siendo la segunda especie la que presenta un mayor número de plántulas por unidad de área, y b) la otra asociación constituida por *Aextoxicon punctatum-Myrceugenia correifolia*, localizada en el sector norte y más seco del bosque. Ellos distinguieron a *Drimys winteri* como la especie más higrófila de la comunidad y a *Myrceugenia correifolia* como la más xerófila.

Los objetivos de este trabajo son: a) caracterizar la distribución espacial de los fragmentos de bosque en el Parque Nacional Fray Jorge, analizando la superficie y exposición de los bosquetes, y b) examinar la similitud florística entre los bosquetes de *Aextoxicon punctatum*.

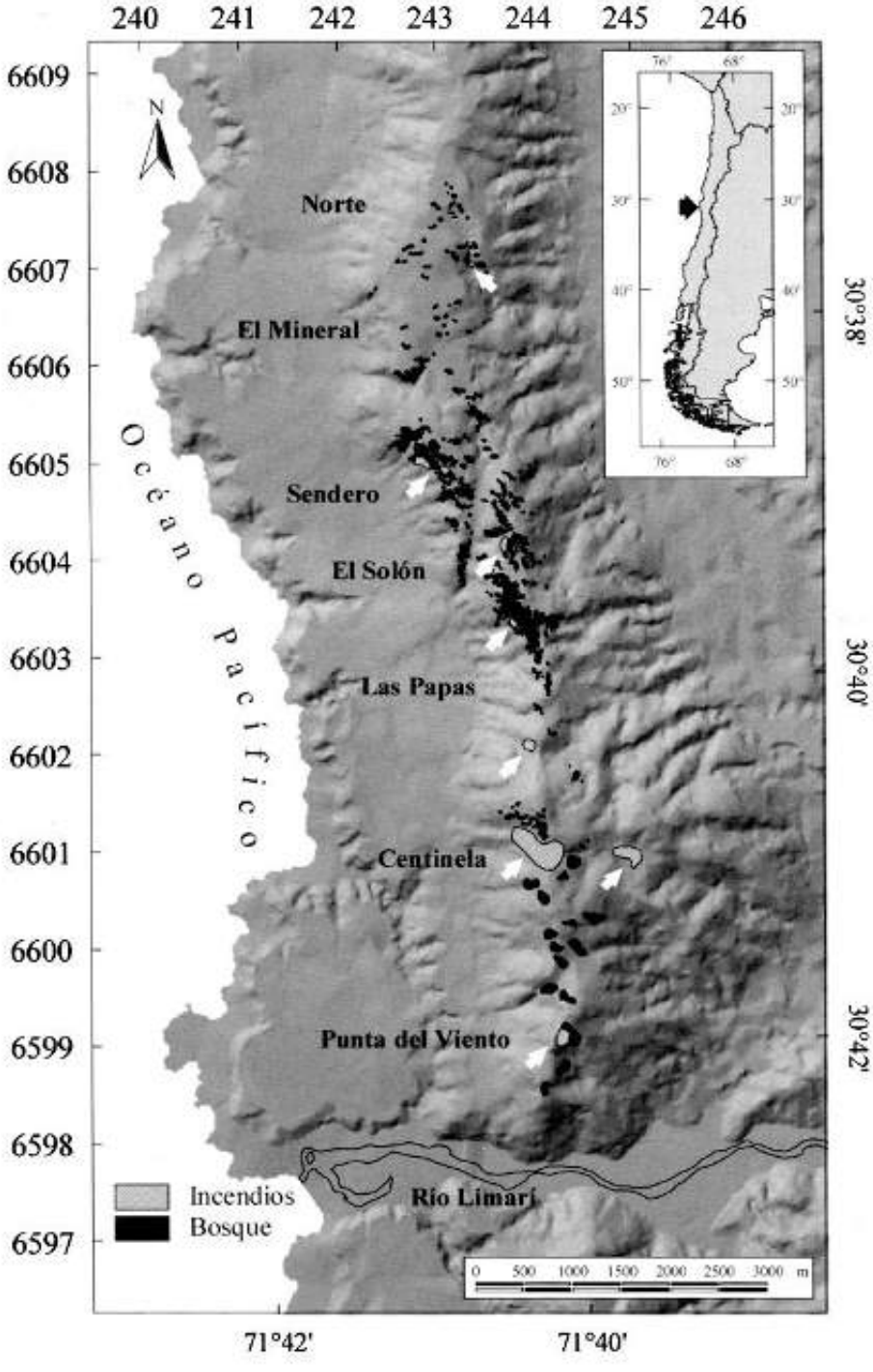


Figura 1. Distribución de la formación boscosa en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge, IV Región de Coquimbo, Chile. Las zonas con evidencia de incendios se indican con flechas blancas.

6.1. Métodos

6.1.1. *Sitio de estudio*

El estudio se realizó en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge, PNBFJ (30°38' S - 71°40' W), que se localiza en la comuna de Ovalle, provincia de Limarí, región de Coquimbo, 110 km al sur de La Serena, en el área de los Altos de Talinay y zonas litorales adyacentes. Topográficamente, el área de FJ presenta al este del cordón de cerros costeros un desarrollo de quebradas semiáridas, mientras que al oeste se extiende una terraza marina que limita con el océano Pacífico. El bosque se extiende entre 30°38' y 30°43' S, cubriendo una distancia norte-sur de 9,7 km en la cima del cordón montañoso, entre los 350 y 660 m (Körbler, 1982; Novoa *et al.*, 2004).

El clima es mediterráneo semiárido, con una precipitación promedio anual de 85 mm (promedio últimos 30 años, Gutiérrez *et al.*, 1993), que incluye años secos, con precipitaciones <30 mm, y años con precipitaciones superiores a 200 mm (Levicán, 1996). El 90% de las precipitaciones cae durante los meses de invierno (mayo-septiembre). Los meses de verano son calurosos y secos, pero la niebla marina contribuye con humedad adicional durante algunos meses (Kummerow, 1966). La temperatura media máxima en el mes más caluroso (enero) es de 24° C, y la temperatura media mínima en el mes de más frío (julio) es de 4° C. Los patrones de precipitaciones en la región muestran una periodicidad de aproximadamente 3-4 años secos entre años lluviosos (Armesto *et al.*, 1993).

6.1.2. *Fotointerpretación y Sistema de Información Geográfica*

La fotointerpretación del bosque se realizó utilizando una ortofoto georreferenciada a escala 1:20.000, generada a partir de fotos del vuelo CH6-D-SAF de diciembre de 1976 (Servicio Aerofotogramétrico de la Fuerza Aérea de Chile, escala aproximada 1:60.000). Las unidades reconocidas y validadas en terreno fueron digitalizadas a formato vectorial e incorporadas a un Sistema de Información Geográfica. Los polígonos que representan al bosque fueron integrados con la cobertura de exposición generada con *ArcView* a partir de topografía oficial (1:50.000), lo que permitió determinar los descriptores del sistema (*e.g.*, superficie, perímetro, número de unidades) para rangos de orientaciones específicas (Novoa *et al.*, en prensa).

6.1.3. *Establecimiento de parcelas de muestreo y mediciones*

El muestreo de la flora y vegetación se realizó entre diciembre de 1998 y marzo de 1999. Se establecieron 127 estaciones de muestreo que cubrieron toda la distribución latitudinal de *A. punctatum* en el bosque de Fray Jorge, de norte a sur: Norte (12 estaciones), el Mineral (42), Sendero (18), El Solón (20), Las Papas (8), Centinela (21) y Punta del Viento (6) (Fig. 1). En cada estación se realizó una lista de las especies que crecían bajo dosel. También se registró evidencias de incendios y otras alteraciones antrópicas.

Al conjunto de datos (presencia de especies en estaciones) se le realizó un análisis de agrupación utilizando la distancia euclidiana entre pares de parcelas (o especies). Se generó así la matriz de similitud florística, y posteriormente un dendrograma de similitud (Squeo *et al.*, 2004 a y b). De estos análisis se excluyeron las especies exclusivas de la periferia de los bosquetes, y aquellas con una frecuencia menor a 3 estaciones.

6.2. Resultados y discusión

6.2.1. *Área del bosque*

El área que presentaría potencialmente las condiciones para el desarrollo de una formación boscosa fue definida por el polígono formado por la curva de nivel 450 m en la ladera de exposición oeste y 500 m en la ladera de exposición este, el límite norte coincide con el límite del Parque, y el límite sur coincide con el río Limarí (Fig. 1). Este polígono tiene un área de 726,4 ha y una longitud norte-sur de 9,7 km.

El área efectivamente cubierta con bosque son 86,7 ha (11,9% del área potencial). Si se subdivide el área de estudio en tres grandes bloques, la proporción del área cubierta con bosque varía en forma importante (Fig. 1). El sector norte, que incluye 175,8 ha ubicadas entre el límite norte del Parque y El Mineral, posee 9,5 ha de bosque (5,4% del área potencial). El sector central, que corresponde a 276,3 ha donde se ubican las zonas del Sendero de Interpretación, El Solón y Las Papas, posee 54,3 ha de bosque (19,7%). El sector sur del área de estudio, con 274,3 ha que incluyen al Centinela y Punta del Viento, posee 22,9 ha de bosque (8,4%). La predominancia boscosa en el sector central coincide con los bosques mejor conservados y de mayor biodiversidad, constituidos fundamentalmente por la formación olivillo-petrillo-canelo (Squeo *et al.*, en prensa; Arancio *et al.*, 2004).

6.2.2. *Exposiciones preferentes*

La exposición dominante del área de estudio es suroeste (*i.e.*, un cuarto de las laderas tienen esa exposición) (Fig. 2a). Al analizar por sectores, las exposiciones predominantes son sur y suroeste en las secciones norte y central, y suroeste sólo en el sector sur (Fig. 2c, e, g). Dentro del área de estudio, cerca de la mitad de la masa boscosa se localiza en las exposiciones sur y suroeste (24% y 23%, respectivamente).

El cuociente entre la superficie cubierta por bosque y el área total según exposición, previamente normalizadas en función del área total de cada situación topográfica, indica casos de sobre o subrepresentación del bosque. Un valor 1 de este cuociente indicaría una distribución relativa del bosque igual a la superficie total disponible para esta exposición. Valores inferiores a 1 indican subrepresentación y mayores que 1 sobrerrepresentación. En el área de estudio, las exposiciones sur y suroeste poseen dos veces más cobertura boscosa de lo esperado para estas orientaciones, mientras que las exposiciones más ecuatoriales (noroeste a este) poseen cerca de la mitad de lo esperado (Fig. 2b). Este patrón de exposición se relacionaría directamente con el vector de desplazamiento de las masas de aire húmedo marítimo de dominancia oeste (*i.e.*, que resulta en una entrada de agua al sistema por condensación) y con la menor radiación incidente en las laderas de exposición sur (*i.e.*, que resulta en una menor pérdida de agua del sistema por evapotranspiración). Este patrón es más evidente en los sectores norte y sur del Parque, los que presentan exposición preferente suroeste. El sector norte tiene más bosque en las exposiciones suroeste

(2,5 veces más de lo esperado), oeste (1,5) y sur (1,4), con casi nula cobertura en las laderas con orientación noroeste a sureste (Fig. 2d). En el sector sur, el bosque tiene clara preferencia por las laderas de exposición suroeste (3,0) y sur (1,5), y está subrepresentado en las laderas noroeste a este (Fig. 2h). La existencia de bosque con orientación sureste en este sector puede ser explicada por la penetración de neblina desde el valle inferior del río Limarí hacia el norte, por detrás del cordón montañoso. El bosque del sector central, que es el mejor conservado y también el más abundante (63% del total de bosque), abarca una mayor variedad de exposiciones, con cobertura sobre la esperada en las laderas de exposición sur (2,0), suroeste (1,7) y oeste (1,5), y subrepresentación en las exposiciones noroeste a este (Fig. 2f).

6.2.3. *Superficie y perímetro de los bosquetes*

La superficie de los bosquetes en el área de estudio varia entre 0,02 y 15 ha, con una mediana de 0, 12 ha (promedio ± error estándar = 0,5 ± 0, 09 ha , n = 188). Sólo 8 de los 188 bosquetes (4%) tienen un área superior a 2 ha, seis de los cuales se ubican en el sector central, *i.e.*, tres en El Sendero (con áreas de 3,1 - 3,8 y 5 ha), dos en El Solón (14,5 y 3, 4 ha) y uno en Las Papas (3 ha, uno en el sector norte (en El Mineral, 2,2 ha) y uno en el sector sur (en Punta del Viento, 2,6 ha). El perímetro de los bosquetes varió entre 55 y 5.307 m, con una mediana de 145 m (media = 291 ± 36 m).

La forma de los bosquetes puede tener consecuencias importantes en su dinámica ecológica. Un buen descriptor de su configuración espacial es el cuociente perímetro/área, que se comporta en forma equivalente al cuociente área de borde/área de interior del fragmento de hábitat. La relación perímetro/área de los bosquetes varía entre 0,027 y 0,28 m^{-1}, con un promedio de 0,127 ± 0,004 m^{-1}. El 24% de los bosquetes (45 de 188) tienen valores menores a 0,87 (*i.e.*, equivalente a una relación máxima entre el área de borde y centro de 1:5). Estos bosquetes representaron cerca del 80% del área de bosque. El 30% de los bosquetes del sector central y sur (40 de 133) cumplen con este criterio, en comparación con sólo el 9% de los bosquetes del sector norte (5 de 55). Este cuociente está inversamente correlacionado con el área de los bosquetes: log (perímetro/área) = 0,26-0,38 (±0,01) log (área del bosquete); $r^2 = 0,89$, $P < 0,001$. Si los bosques fueran circulares, la pendiente de esta ecuación debería ser -0,50 ± 0,01. Este resultado indica una tendencia hacia formas más alargadas e irregulares de los bosquetes.

En el sistema estudiado, la forma de los bosquetes tiene repercusiones positivas y negativas en términos de conservación. Por un lado, bosquetes más alargados ofrecen un mayor frente de captura de neblina. Por otro lado, se aumenta la relación área/perímetro (y área de borde/área de interior), lo que favorecería a las plantas capaces de crecer en los bordes respecto de las exclusivas al sotobosque. Un caso extremo de esta relación se evidencia en el sector norte, donde la disponibilidad de neblina es menor. Aunque los bosquetes de este sector están orientados perpendicularmente a la dirección de las neblinas (Fig. 1), lo que maximiza su potencial de captación de agua, al ser más pequeños y alargados poseen una composición florística más pobre, con ausencia de los elementos más higrófilos de sotobosque (Squeo *et al.*, en prensa).

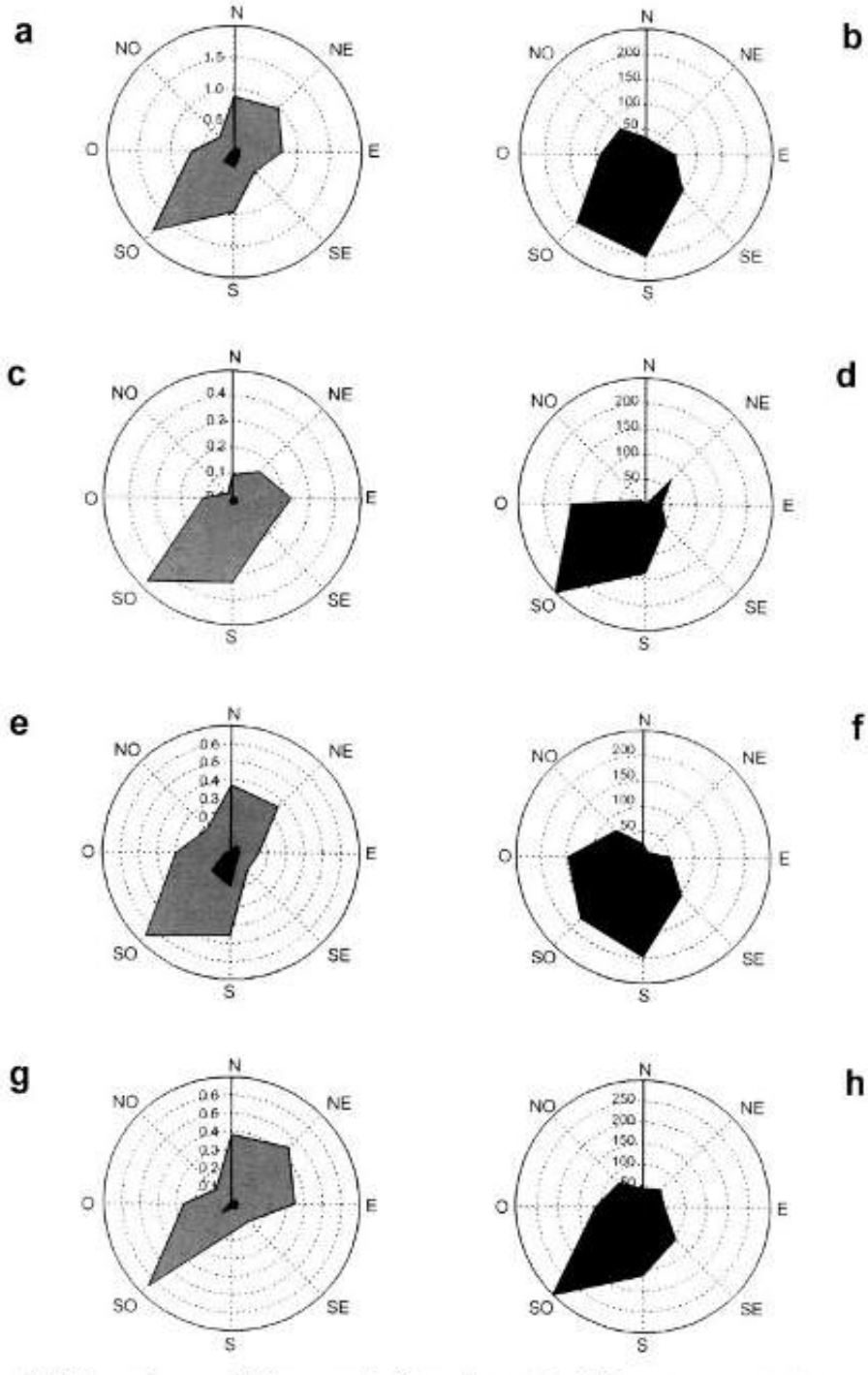


Figura 2. Patrones de exposición para toda el área de estudio (a, b), sector norte (c, d), central (e, f), y sur (g, h). A la izquierda de la figura (a, c, e, g) se muestra el área total del análisis (gris) y la cubierta por bosque (negro) expresadas en km^2. A la derecha (b, d, f, h) se muestra la proporción de área boscosa estandarizada por la proporción de área disponible (en porcentaje).

6.2.4. *Composición florística*

Las especies más frecuentes en el interior de los fragmentos de bosque de FJ fueron *A. punctatum* (100% de las estaciones de muestreo) y *M. correifolia* (97%), seguidas de *Griselinia scandens* (90%), *Azara microphylla* (71%) y *Rhaphithamnus spinosus* (62%) (Anexo 1). *Drimys winteri* sólo estuvo presente en 30 de las 127 estaciones de muestreo.

El análisis de similitud de la composición florística de estas estaciones muestra seis agrupaciones principales (Fig. 3, Anexo 1). El primer grupo de parcelas (A) coinciden con la asociación *Aextoxicon-Drimys* descrito por Muñoz y Pisano (1947) y Sköttsberg (1950). Esta unidad vegetacional la integran estaciones de muestreo localizadas al sur de la UTM 6.605.200 hasta el cerro Centinela, y corresponden al bosque mejor conservado. Las especies características de esta unidad (*i.e.*, con mayor frecuencia en esta unidad en comparación a las otras) fueron *Blechnum hastatum* (96%), *D. winteri* (71%), *Mitraria coccinea* (43%), *Peperomia coquimbensis* (75%), *Peperomia fernandeziana* (25%), *Polypodium feuillei* (82%), *R. spinosus* (100%) y *Urtica magellanica* (82%).

El grupo B correspondió a la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia*, y lo integran 31 parcelas, 26 de ellas localizadas al norte de la UTM 6.605.200 (El Mineral y Norte). Esta unidad corresponde a una versión empobrecida de la formación vegetal de FJ, y se caracteriza por la ausencia de las especies más higrófilas.

El grupo C lo integran 13 estaciones, 7 de las cuales se ubican en el cerro Centinela y cinco de ellas muestran evidencias de incendios. Corresponderían a la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia*, donde *D. winteri* está presente sólo en un bosquete. Las especies indicadoras de este grupo son *Alonsoa meridionalis* (54%), *A. microphylla* (92%), *Berberis actinacantha* (77%), *Ageratina glechonophylla* (85%), *Nassella pungens* (15%), *Ribes punctatum* (54%), *Uncinia phleoides* (92%) y dos hongos basidiomicetes. *Margyricarpus pinnatus* ocurre en el 23% de estas parcelas y es exclusivo del grupo C. Varias de las especies presentes son características del margen del bosque, lo que sería un indicador de un dosel abierto.

Un tercer conjunto de 7 estaciones del Centinela se reúnen en el grupo D, junto a 2 estaciones de Las Papas, 3 del Solón y 2 del Norte. El grupo D correspondería parcialmente a la asociación *Aextoxicon-Drimys*, donde *D. winteri* está presente en 8 de los 15 bosquetes (53%). Al igual que el grupo A, las especies características son *P. coquimbensis* (53%), *Polypodium feuillei* (87%), musgos y hongos; sin embargo están ausentes otras especies indicadoras del grupo A.

El grupo E, que en el dendrograma aparece cercano al grupo D, corresponde a la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia*, con ausencia de *D. winteri*. Lo conforman parcelas localizadas a lo largo de todo el bosque de FJ, incluyendo a dos parcelas del Solón con evidencias de incendio marginal. Las especies indicadoras son *Blechnum hastatum* (87%) y *Adenopeltis senata* (27%), esta última especie característica del bosque esclerófilo de Chile central.

Por último, el grupo F lo conforman 25 parcelas, 17 de ellas ubicadas al norte de la UTM 6.605.000, más 4 del Sendero y 4 del Solón. Corresponderían a la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia*, donde *D. winteri* sólo está presente en una

estación (sector Sendero). Las especies indicadoras son *Galium aparine* (60%), *Stellaria chilensis* (72%) y *Urtica magellanica* (76%).

Figura 3. Resumen del dendrograma de similitud florística entre las estaciones de muestreo dentro del bosque de Fray Jorge, región de Coquimbo, Chile. Nombres científicos de las especies en Fig. 4

6.2.5. *Asociación entre especies*

El análisis de asociación de especies generó un dendrograma que permite distinguir siete grupos (Fig. 4): El grupo I está conformado por las cuatro especies más frecuentes en el conjunto de fragmentos del bosque (*A. punctatum* (100%), *M. correifolia* (97%), *G. scandens* (90%) y el musgo *Ptychomnium cygnisetum* (83%)). El grupo II incluye a especies acompañantes de los elementos dominantes que definen el grupo I. Estas especies tienen alta frecuencia en la unidad vegetacional A (entre 43 y 100%) y en general están presentes en todas las otras unidades. Entre ellas se encuentran *A. microphylla* y *R. spinosus*. El grupo III corresponde a especies que estando presentes en la unidad vegetacional A, con frecuencias de entre 14 y 25%, tienen baja frecuencia o están ausentes en las otras unidades. Entre ellas se encuentran *P. fernandeziana* y *Sarmienta scandens*.

Los grupos IV y V corresponden a especies con baja frecuencia en el bosque de FJ. Las tres especies del grupo IV son frecuentes en la unidad C, mientras que las especies del grupo V están presentes en baja frecuencia en la unidad F (Norte-El Mineral). El grupo VI está conformado por especies con una frecuencia intermedia (10 a 27%) en el bosque de Fray Jorge, y en general están presentes en las unidades A, C y F. Por último, el grupo VII corresponde a especies frecuentes en las unidades A y D (asociación *Aextoxicon-Drimys*). Entre ellas están *D. winteri, P. coquimbensis* y *Asplenium dareoides*.

Gajardo (1994) afirma que el bosque de FJ corresponde a la asociación *Aextoxicon punctatum-Rhaphithamnus spinosus*, la que queda integrada a la subregión del bosque laurifolio Valdiviano. Según este autor, las especies representativas son *A. punctatum, Blechnum auriculatum, M. correifolia, R. spinosus* y *Uncinia pheoides*. Entre las especies acompañantes están *D. winteri, P. coquimbensis* y *Ur-*

tica magellanica. Esa caracterización de la asociación *Aextoxicon-Rhaphithamnus* es coincidente con la unidad vegetacional A y la asociación *Aextoxicon-Drimys* de Muñoz y Pisano (1947). Una caracterización más general del bosque de FJ debe tomar como base las especies del grupo I (*i.e., Aextoxicon punctatum, M. correifolia, Griselinia scandens* y *Ptychomnium cygnisetum*).

El análisis de las especies arbóreas que componen los bosques de *A. punctatum* de la Cordillera de la Costa de Chile, realizado por Pérez y Villagrán (1994), muestran que el bosque de FJ (asociación *Peperomio-Aextoxiconetum* de Oberdörfer, 1960) tendría una similitud florística y edáfica muy estrecha con los bosques de *A. punctatum* al sur de los 39° - 40° S (asociación *Lapagerio-Aextoxiconetum* de Oberdörfer, 1960). La presencia de ejemplares de *Lapageria rosea* en el bosque de FJ es coincidente con lo planteado por esos autores (Arancio *et al.*, en prensa; Squeo *et al.*, 2001). Por el contrario, las localidades de la zona central y centro-sur de Chile mostraron ser asociaciones florísticamente independientes. Las especies características del bosque de FJ (*A. microphyla, M. correifolia, R. spinosus* y *A. punctatum*) se separan tanto de las especies características del bosque templado-cálido de *Nothofagus* (incluido *D. winteri*), como de las especies del bosque esclerófilo de la zona central de Chile. En consecuencia, el bosque de neblina que se desarrolla en Fray Jorge representaría un auténtico relicto vegetacional y edáfico de una paleocomunidad correspondiente a un clima más mésico.

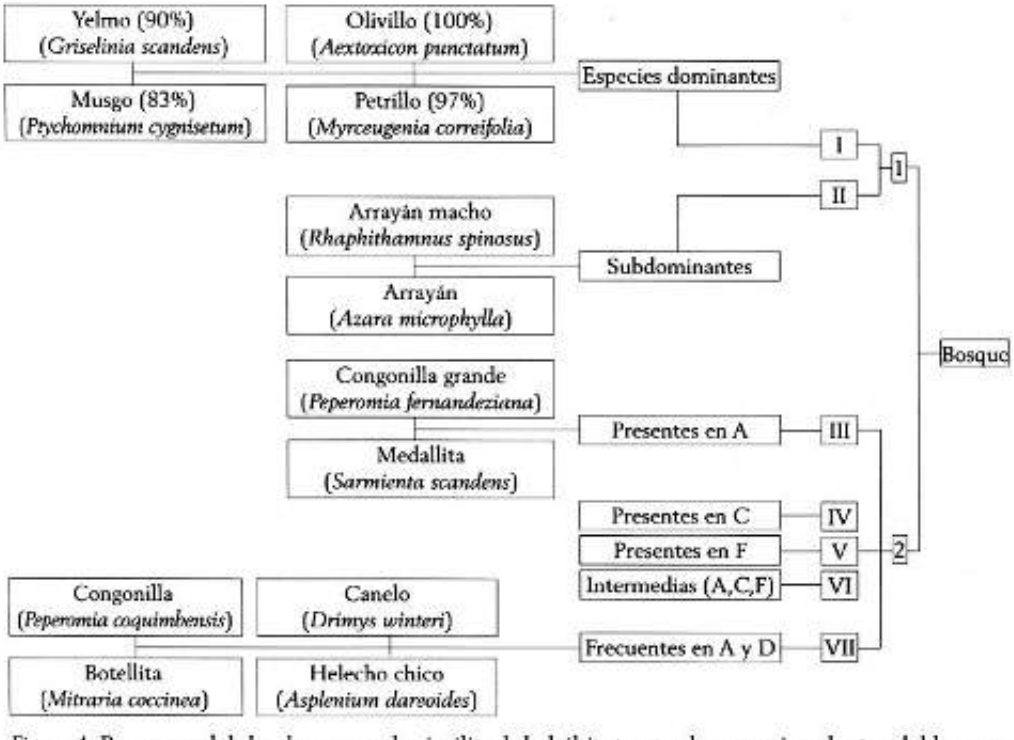


Figura 4. Resumen del dendrograma de similitud de hábitat entre las especies dentro del bosque de Fray Jorge, región de Coquimbo, Chile. En el Anexo 1 está la identificación y ubicación de las especies en las distintas unidades vegetacionales.

6.2.6. *Incendios*

En el área estudiada se reconocieron evidencias de incendios, los cuales datarían principalmente de finales de los siglos XVIII y XIX (Fuentes y Torres, 1991). La mayoría de las evidencias de incendios se ubican en el sector centro-sur del bosque. En el sector norte sólo se reconoció un pequeño incendio que comprometió a tres olivillos adultos en la periferia de un bosquete aislado. El sector del sendero de interpretación presenta un incendio en la ladera de exposición oeste "Troncos Quemados" que quedó representado en tres estaciones. En el sector del Solón se encontró evidencia de un incendio de matorrales en la ladera de exposición este que comprometió sólo marginalmente al bosque. En el sector de Las Papas todavía quedan evidencias de cultivos y de un incendio menor, que en su conjunto no habría comprometido un área mayor a 1,5 ha. Esta zona, antiguo límite sur del Parque, habría mantenido cultivos hasta la década de 1970 (Fuentes y Torres, 1991). La mayor área del bosque afectada por incendios se localiza en el cerro Centinela. Según Muñoz y Pisano (1947), existió una antigua explotación maderera en el Portezuelo de la Labranza, que habría eliminado a *D. winteri*. Estos autores también citan una fuerte actividad ganadera en todo el bosque hasta 1943, que habría afectado la estructura vegetacional. La actividad ganadera continuó desde Las Papas hacia Punta del Viento hasta la década del 70 (Bustamante, 1986; Fuentes y Torres, 1991).

6.2.7. *Consecuencias para planes de conservación/restauración*

La particular combinación de especies presente en FJ es dominada por *A. punctatum*, debido a su capacidad de capturar agua de neblina (Vega *et al.*, 2000). Gajardo *et al.* (1984) describe este fenómeno diciendo que "la existencia del bosque depende de la presencia del bosque", sugiriendo que es el dosel arbóreo el que interceptaría las neblinas. Las condiciones de altitud, pendiente y velocidad de movimiento de las corrientes de aire que transportan la neblina difieren a lo largo del bosque. La zona al norte de la UTM 6.605.200 presenta una menor disponibilidad de neblina que se traduce en la ausencia de las especies más higrófilas, incluido *D. winteri*. De las cuatro unidades vegetacionales que coinciden con la asociación *Aextoxicon-Myrceugenia* de Muñoz y Pisano (1947), las unidades B y F están conformadas principalmente por bosquetes localizados al norte de la UTM 6.605.200. El sector norte del cerro Centinela también presenta una asociación *Aextoxicon-Myrceugenia* (unidad C), lo que es parcialmente explicado por la ocurrencia de incendios que redujeron la capacidad de capturar agua.

Por otro lado, en los sectores con mayor captura de neblina se desarrolla la asociación *Aextoxicon-Drimys* (unidades A y D). La unidad A es la más diversa y con mayor cantidad de elementos higrófilos de todo el bosque de FJ. En conclusión, el bosque de FJ es una comunidad heterogénea, producto de las diferencias

en la disponibilidad de neblina y de la capacidad del bosque para capturarla. Junto con los factores físicos (*e.g.*, pendiente, altitud, existencia de un valle seco interior que genera una fuerza de succión de la neblina), la perturbación humana pasada (*e.g.*, ganadería, incendios, tala de árboles) parece haber jugado un papel relevante en la actual heterogeneidad florística.

En base a los antecedentes analizados, la zona con mayor potencialidad de expansión del bosque se localiza alrededor de la UTM 6.601.000. Los esfuerzos para recuperar este bosque relicto deberían estar concentrados en facilitar la capacidad de captura de neblina mediante la forestación con *Aextoxicon punctatum*. Sin embargo, la mantención de la biodiversidad vegetal también debe considerar un programa urgente de propagación de las especies más raras del bosque.

Agradecimientos

Agradecemos a I.R. Hernández y al personal de CONAF del P.N. Fray Jorge por el apoyo logístico y valiosos comentarios a este trabajo. Este estudio forma parte del proyecto "Investigación de Tratamientos Silviculturales Rescate Parque Nacional Fray Jorge" financiado por el Gobierno Regional de Coquimbo (B.I.P. 20092545-0).

Anexo 1

Taxa vegetales y hongos presentes bajo dosel en el bosque de Fray Jorge, IV Región, Coquimbo. Se indica la frecuencia (%) de estaciones de muestreo en que la especie está presente en cada una de las 6 unidades florísticas ilustradas en la Fig. 2. También se indica el número total de estaciones en que la especie está presente.

Taxón	Frecuencia por unidad florística (%)						Total (%)	Número de estaciones totales
	A	B	C	D	E	F		
Adiantum chilense	43	0	8	13	33	56	27	34
Adenopeltis serrata	25	6	23	7	27	0	13	17
Aextoxicon punctatum	100	100	100	100	100	100	100	127
Ageratina glechonophylla	43	32	85	20	47	52	44	56
Alonsoa meridionalis	11	10	54	0	0	12	13	16
Aresteguietia salvia	0	6	0	0	13	4	4	5
Asplenium dareoides	61	0	0	13	13	12	19	24
Azara microphylla	79	35	92	73	87	84	71	90
Baccharis vernalis	11	13	31	0	13	4	11	14
Berberis actinacantha	11	0	77	0	0	4	11	14
Blechnum hastatum	96	13	31	67	87	56	57	72
Bowlesia incana	0	3	0	0	0	12	3	4
Calceolaria integrifolia	4	13	23	7	0	28	13	16
Colletia hystrix	0	0	15	0	7	4	3	4
Drimys winteri	71	0	8	53	0	4	24	30
Erigeron luxurians	0	3	0	0	0	8	2	3
Fuchsia lycioides	14	6	23	0	7	16	11	14
Galium aparine	29	6	0	0	0	60	20	25
Galium hypocarpium	21	0	31	7	0	0	9	11
Griselinia scandens	100	68	100	93	93	96	90	114
Loasa sclareifolia	57	0	0	0	13	4	15	19
Margyricarpus pinnatus	0	0	23	0	0	0	2	3
Megalastrum spectabile	18	3	0	0	0	0	5	6
Mitraria coccinea	43	0	0	0	13	4	12	15
Moscharia pinnatifida	25	3	8	0	7	20	12	15
Myrceugenia correifolia	96	90	100	100	100	100	97	123
Nassella pungens	0	3	15	0	0	0	2	3
Parietaria debilis	21	0	0	0	0	4	6	7
Peperomia coquimbensis	75	0	8	53	0	4	24	31
Peperomia fernandeziana	25	0	0	0	0	0	6	7

Continuación Anexo 1

Polypodium feuillei	82	26	46	87	40	8	46	58
Rhaphithamnus spinosus	100	6	92	80	60	64	62	79
Ribes punctatum	21	13	54	7	13	12	18	23
Rumohra adiantiformis	7	0	23	0	0	0	4	5
Sarmienta repens	14	0	0	0	0	0	3	4
Senecio coquimbensis	57	0	8	0	0	20	17	22
Senecio planiflorus	18	39	46	0	0	28	24	30
Senna stipulacea	7	0	0	7	0	8	4	5
Solanum furcatum	0	6	0	0	13	24	8	10
Solanum pinnatum	7	6	23	13	7	28	13	17
Sonchus oleraceus	11	0	0	0	0	0	2	3
Stellaria chilensis	57	16	31	13	7	72	36	46
Tristerix verticillatus	14	0	15	0	0	8	6	8
Uncinia phleoides	71	19	92	40	40	28	45	57
Urtica magellanica	82	3	31	0	13	76	39	49
Urtica urens	4	10	0	0	7	4	5	6
Valeriana crispa	0	3	8	0	7	8	4	5
Valeriana lobata	25	13	23	0	7	24	17	21
Psychomnium cygnisetum	96	71	92	100	80	72	83	106
Fomes applanatus	25	0	0	33	7	0	10	13
Basidiomicota sp-1	21	0	46	60	0	0	17	21
Basidiomicota sp-2	43	0	38	40	0	8	20	25
Número de especies	44	31	36	24	29	41	52	
Número de estaciones	28	31	13	15	15	25	127	

Conservación de la avifauna de los bosques relictos del Norte Chico y su relación con los bosques costeros valdivianos

Conservation of the avian species assemblage of relict forests of north-central Chile and its relationship to Valdivian coastal forests

CINTIA CORNELIUS, SHARON REID Y PABLO A. MARQUET

Abstract

An analysis of the bird assemblage of two coastal relict forests in the semiarid region of Chile (IV Region) was carried out. These forests are remnants of the preglaciation temperate forests. Bird species of the southern temperate forests of Chile, which are not present in the relict forests, share particular traits such as low dispersal capacity and high habitat specificity. These relict forests can serve as natural experiments to analyze the long-term effects of habitat isolation on bird communities of south-temperate forests.

En la zona centro-norte de Chile (30° - 33° S), también conocida como Norte Chico, se encuentra una serie de bosques templados relictos cuya distribución excede los márgenes del bosque templado austral (35° - 55° S) (Armesto *et al.*, 1996a). Estos bosques son remanentes de una comunidad forestal preglacial y probablemente tienen un origen común con los bosques templados del sur de Chile (Troncoso *et al.*, 1980; Villagrán y Armesto 1980; Squeo *et al.*, en este volumen).

Los bosques relictos se encuentran restringidos a algunas cimas y quebradas de la Cordillera de la Costa en la zona semiárida y mediterránea de Chile, donde se mantienen gracias a condiciones microclimáticas inducidas por la neblina. Son sistemas ecológicos frágiles que se encuentran aislados, por formaciones áridas, de otros bosques similares en Chile. Estos bosques están escasamente protegidos por el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas (Armesto *et al.*, 1998). Por ejemplo, sólo los bosques de Fray Jorge y Ocoa se encuentran dentro de un Parque Nacional, y el bosque de Talinay sólo recientemente ha sido incorporado a un área protegida. Los bosques de Santa Inés, Huentelauquén, Quebrada del Tigre y Córdoba están en tierras privadas, no presentan un nivel de protección adecuado y la mayoría exhibe altos grados de deterioro debido a actividades ganaderas o recreativas no reguladas apropiadamente (Reid *et al.*, 2002).

Los bosques costeros del Norte Chico presentan alta similitud edáfica y florística con los bosques templados del sur de Chile (Pérez y Villagrán, 1994). Esta similitud también se ha observado en la composición de la comunidad de aves, la cual es más semejante a las comunidades de los bosques templados del sur que a las comunidades de aves asociadas al matorral semiárido adyacente

a los bosques relictos (Cornelius *et al.*, 2000; Reid *et al.*, 2002). Sin embargo, la comunidad de aves de los bosques relictos es un ensamble empobrecido, en comparación con los bosques australes. Rozzi *et al.* (1996a) describieron un ensamble de 30 especies de aves (sin considerar aves acuáticas ni rapaces) en bosques templados del sur de Sudamérica, de las cuales sólo 18 se encuentran en los bosques relictos del Norte Chico (Tabla 1).

Tabla 1. Aves presentes en los bosques relictos de Santa Inés (Reid *et al.*, 2002) y Fray Jorge (Cornelius *et al.*, 2000) en el Norte Chico y en bosques húmedos templados del sur de Chile (Rozzi *et al.*, 1996). La categoría "aves de bosque" comprende especies que anidan y/o se alimentan en los márgenes o interior del bosque de acuerdo a Rozzi *et al.* (1996). El análisis no consideró aves rapaces ni acuáticas.

Familia	Especie	Bosque templado	Santa Inés	Fray Jorge
Columbidae	*Columba araucana*	x	x	x
Psittacidae	*Enicognathus ferrugineus*	x		
	Enicognathus leptorhynchus	x		
Trochilidae	*Patagona gigas*	x	x	x
	Sephanoides sephaniodes	x	x	x
Picidae	*Campephilus magellanicus*	x		
	Colaptes pitius	x	x	x
	Picoides lignarius	x	x	x
Emberizidae	*Curaeus curaeus*[a]	x		
	Zonotrichia capensis	x	x	x
Fringilidae	*Carduelis barbata*	x	x	x
	Phrygilus patagonicus	x		
	Phrygilus gayi[b]		x	x
Furnariidae	*Aphrastura spinicauda*	x	x	x
	Leptasthenura aegithaloides[a]	x		
	Pygarrhichas albogularis	x	x	
	Sylviorthorhynchus desmursii	x	x	
Hirundinidae	*Notiochelidon cyanoleuca*	x		
	Tachycineta leucopyga	x	x	x
Muscicapidae	*Turdus falcklandii*	x	x	x
Phytotomidae	*Phytotoma rara*[a]	x		
Rhinocryptidae	*Eugralla paradoxa*	x		
	Pteroptochos castaneus	x		
	Pteroptochos tarnii	x		
	Pteroptochos megapodius[b]		x	x
	Scelorchilus rubecula	x		
	Scelorchilus albicollis[b]		x	x
	Scytalopus magellanicus	x	x	x
Troglodítidae	*Troglodytes aedon*	x	x	x
Tyrannidae	*Anairetes parulus*	x	x	x
	Ochthoeca parvirostris	x	x	x
	Elaenia albiceps	x	x	x
	Xolmis pyrope	x	x	x
Especies de bosque		**30**	**18**	**16**
Total especies		**30**	**21**	**19**

[a]. Especies registradas en Sta. Inés y Fray Jorge, pero asociadas principalmente al matorral semiárido, por lo que no fueron clasificadas como aves de bosque. [b]. Especies registradas en los bosques relictos aunque son aves asociadas principalmente al matorral semiárido y esclerófilo.

Los bosques más norteños como Fray Jorge (30°40' S) y Santa Inés (32°10' S) son los que presentan un mayor grado de aislamiento, ya que se encuentran inmersos en una matriz de matorral semiárido que los separa cientos de km de áreas boscosas similares de gran extensión. El análisis comparativo de la composición de los ensambles de aves en estos dos bosques muestra que las especies del bosque templado austral, que no están presentes en los bosques relictos de Fray Jorge y Santa Inés, comparten una serie de características, tales como baja capacidad de dispersión o alta especificidad de hábitat (Cornelius *et al.*, 2000; Reid *et al.*, 2002). Entre estas especies se encuentran las aves del sotobosque *Pteroptochos tarnii* (huet-huet), *Scelorchillus rubecula* (chucao) y *Eugralla paradoxa* (churrín de la Mocha), las cuales se caracterizan por su escaso desplazamiento en ambientes abiertos (Sieving *et al.*, 1996; Sieving *et al.*, 2000). Otro ejemplo es *Campephilus magellanicus* (carpintero negro), que se encuentra generalmente asociado a hábitats especializados en bosques primarios de *Nothofagus* (Fjeldsa 1990; Díaz *et al.*, datos no publicados). La ausencia de estas especies puede interpretarse como el resultado de extinciones selectivas debidas al alto grado de aislamiento y la reducida área que ocupan actualmente los bosques relictos del Norte Chico (véase discusión en Cornelius *et al.*, 2000; Reid *et al.*, 2002) y/o a la incapacidad por parte de estas especies de recolonizar estos bosques aislados.

Dos especies endémicas del bosque templado, *Sylviorthorhynchus desmursii* (colilarga) y *Pygarrhichas albogularis* (comesebo grande), sólo se han registrado por el norte hasta el bosque relicto de Santa Inés, aproximadamente 200 km al sur de Fray Jorge. La ausencia de estas dos especies en el bosque de Fray Jorge puede ser explicada por su mayor grado de aislamiento y lejanía (*e.g.*, incapacidad de estas especies de aves de dispersarse a través de grandes distancias de matorral semiárido), o por la falta de hábitats para nidificar o forrajear.

Los bosques relictos de Fray Jorge y Santa Inés presentan diferencias en los patrones de abundancias de las especies de aves que comparten. Datos colectados entre septiembre de 1999 y agosto del 2000, mediante censos por puntos de conteo de radio fijo (25 m), muestran que en áreas de tamaño similar, el bosque de Santa Inés presenta una mayor abundancia total de aves (número promedio de individuos por punto de conteo por día) que el bosque de Fray Jorge ($F[1,54] = 7,791$, $P = 0,007$). En Fray Jorge, la abundancia permaneció relativamente constante a lo largo del año, sin embargo en Santa Inés ésta varió entre las estaciones del año ($F[3,20] = 2,983$, $P = 0,056$) (Fig. 1). La mayor diferencia entre estos dos bosques se observó durante el invierno, cuando la abundancia de aves en Santa Inés (10,9 ± 1,5 individuos/punto-día) fue mayor que en Fray Jorge (5,8 ± 0,6 individuos/punto-día) ($F[1,12] = 12,201$, $P = 0,004$) (Fig. 1). La diferencia en la abundancia de aves entre estos dos sitios está dada por los aumentos del número de aves en Santa Inés durante el invierno y la primavera. Estos aumentos estacionales sugieren que las poblaciones de aves en Sta. Inés están menos aisladas que

las de Fray Jorge y, por lo tanto, serían más influenciadas por fluctuaciones en las abundancias de aves a nivel regional. En consecuencia, las poblaciones de aves en Santa Inés serían poblaciones abiertas, que reciben un flujo importante de individuos durante ciertas épocas del año desde localidades boscosas que se encuentran a unos 40 km más al sur, como los bosques en las quebradas costeras de la V Región. En contraste, en Fray Jorge, el flujo de individuos provenientes de otras localidades boscosas es reducido por su aislamiento, lo que podría explicar el patrón de abundancia más constante a lo largo del año. No obstante, se requiere de estudios que evalúen el efecto de fluctuaciones climáticas de gran escala (*e.g.*, El Niño Oscilación del Sur) y de los cambios en estructura y conectividad del paisaje sobre las poblaciones de aves residentes en estos bosques relictos.

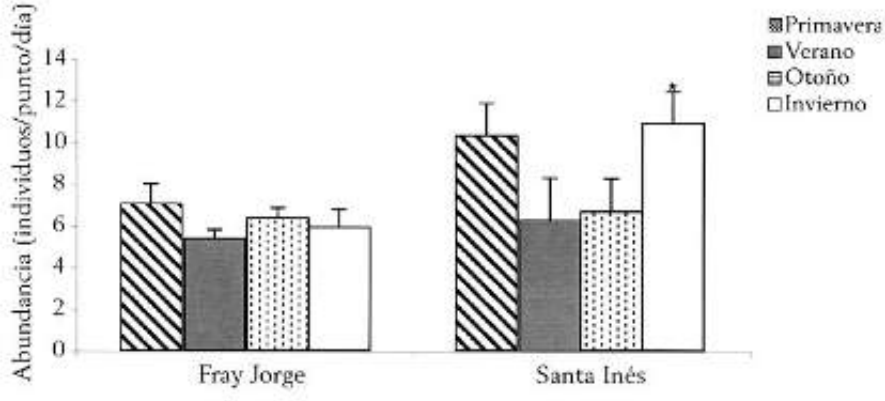


Figura 1. Abundancia estacional de aves, medida como número promedio de individuos por punto de conteo (radio = 25 m) por día, entre septiembre de 1999 y agosto del 2000, en los bosques relictos de Fray Jorge y Santa Inés en la costa del Norte Chico. Las líneas sobre las barras representan error estándar y el asterisco indica diferencias significativas con $P < 0,05$.

En resumen, el análisis de las comunidades de aves en los bosques relictos del Norte Chico sugiere que el alto grado de aislamiento, especialmente del bosque de Fray Jorge, tiene un efecto sobre la composición y abundancia de las comunidades de aves asociadas. Estos sistemas ecológicos debieran recibir una alta prioridad de conservación, ya que son sistemas únicos, espacialmente muy restringidos y constituidos principalmente por pequeñas poblaciones periféricas, muy susceptibles a perturbaciones, las cuales tienen especial relevancia para el mantenimiento de la diversidad genética. Por otro lado, dada la distribución discreta de estos bosques relictos, cada unidad es un eslabón fundamental para el mantenimiento de la conectividad del paisaje, por lo que la protección de todos los fragmentos de bosques relictos es esencial para asegurar la persistencia de las poblaciones de aves de estos sistemas.

Por último, los bosques relictos pueden servir como un experimento natural que demuestra los potenciales efectos a largo plazo y a gran escala del aislamiento de hábitat sobre las comunidades de aves del bosque templado. En el sur de Chile, el bosque está siendo transformado o erradicado por actividades humanas relacionadas con el sector forestal y agrícola, lo que ha resultado en un alto grado de fragmentación y deterioro del hábitat (Armesto *et al.*, 1992; 1998; Donoso y Lara, 1996; Lara *et al.*, 1996; Armesto *et al.*, en este volumen, Bustamante *et al.*, en este volumen). Los patrones de abundancia y riqueza de las comunidades de aves en los bosques relictos del Norte Chico bien podrían reflejar el futuro de las comunidades de aves en la zona sur, si los escasos bosques que aún persisten (especialmente en la X Región) siguen siendo transformados y reducidos a pequeños fragmentos. En este escenario hipotético, pero factible, no sería posible asegurar la sobrevivencia en el largo plazo de muchas de las poblaciones de aves del bosque templado. Es prioritario el diseño de un sistema de reservas que asegure la representatividad de las especies y la conectividad del paisaje para asegurar la persistencia de estos ecosistemas.

Agradecimientos

Los autores agradecen el financiamiento del proyecto FONDAP-FONDECYT 1501-0001.

UNIDAD III

Biodiversidad en la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile

Biodiversidad en la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile

Flora

El conocimiento de la flora vascular de los bosques de la Cordillera de la Costa se ha visto impulsado recientemente por proyectos que han reunido información sobre áreas específicas de la costa relativamente poco exploradas, o bajo fuerte amenaza antrópica, como son la región del Maule y de Los Lagos (Arroyo *et al.*, Bustamante *et al.* y Smith-Ramírez *et al.*, Larraín, Méndez *et al.*, Valdovinos *et al.* en este volumen). Igualmente importante, en este contexto, es la sistematización del conocimiento sobre la distribución de la flora de la Cordillera de la Costa de la región del Biobío (Cavieres *et al.*, en este volumen) incluido el fitoplancton de sus lagos (Parra *et al.*, en este volumen). En el ámbito geográfico estudiado, resalta notoriamente el desconocimiento de la flora vascular de uno de los territorios continentales más alterados por la acción humana, cual es la costa de la región de la Araucanía (sin embargo, ver la descripción de unidades vegetacionales de Hauenstein *et al.*). Esta zona, así como las regiones de Biobío y el Maule se encuentran profundamente transformadas en terrenos agroforestales, por lo que el relevo florístico de las pequeñas áreas silvestres remanentes es urgente, considerando la alta probabilidad de extinción local de muchas especies en las próximas décadas.

Las aproximaciones al conocimiento de la flora regional han seguido históricamente dos líneas, reflejadas en las contribuciones de esta Unidad. Una línea está representada por estudios fitosociológicos, que buscan reconocer asociaciones florísticas, con una nomenclatura propia, a partir del conocimiento detallado de la flora local (ver Ramírez & San Martín, J. San Martín y Hauenstein *et al.*, en este volumen). Una segunda línea, más reciente, es el estudio metódico de los patrones de distribución de especies y de la riqueza florística en unidades geográficas predefinidas (*e.g.*, cuadrantes de un grado de latitud, o gradientes altitudinales). Este enfoque es usado en las contribuciones de Arroyo *et al.*, Smith-Ramírez *et al.* y Cavieres & Tecklin. La identificación precisa de los patrones regionales de riqueza de especies pueden ser usados posteriormente en la definición de áreas prioritarias de conservación (*e.g.* Squeo *et al.*, 2001) o en la exploración de hipótesis ecológicas.

Invertebrados

Del total mundial de 1,5 a 1,8 millones de especies conocidas, aproximadamente el 75% corresponderia a invertebrados y un 50% a insectos. Los insectos dominan a todos los otros grupos de animales en número total de individuos

y número de especies. Consecuentemente, la conservación, estudio y conocimiento de las funciones ecológicas de los invertebrados reviste gran importancia en cualquier ecosistema.

Entre las características más generales de los insectos de Chile, que coinciden con otros elementos de la flora y fauna regional, se incluyen sus relaciones gondwánicas y neotropicales, su alto grado de endemismo, escaso nivel de diversificación a nivel genérico, y primitividad filogenética, entre otras (Solervicens, 1995). Su origen se remonta a antecesores establecidos tempranamente en áreas meridionales del supercontinente de Gondwana así como a elementos neotropicales que se adaptaron a condiciones templadas. Su endemismo se refiere a que sus elementos evolucionaron en aislamientos en distintas épocas geológicas, como producto del establecimiento de barreras geográficas. Su escasa diversificación dice relación con el hecho de que muchos géneros son monotípicos. Por último, su primitividad se refiere a la alta conservación de caracteres ancestrales (Solervicens, 1995; González, 1999).

Para enfrentar el incierto escenario futuro para la fauna de invertebrados, se requieren estudios cuantitativos de sus patrones de diversidad, conjuntamente con un impulso a la formación de especialistas. Las contribuciones de esta Unidad describen, categorizan y hacen propuestas respecto a la distribución de las especies de invertebrados y su estado de conservación en los ecosistemas de la Cordillera de la Costa de Chile. Cabe destacar los trabajos en Decápodos (género *Aegla* o pancoras) de Jara y el trabajo de Valdovinos en moluscos terrestres que probablemente constituyen los análisis más completos de grupos discretos y relativamente bien conocidos de los ecosistemas templados costeros. El caso de *Aegla* es especialmente dramático, debido a que presenta dos especies de sistemas límnicos costeros aparentemente extintas. El avance en el conocimiento de los demás grupos, incluyendo coleópteros (Solervicens, Jerez), himenópteros (Ruz & Vivallo) y dípteros (González & Coscarón), si bien aún es fragmentario, permite a los autores hacer propuestas sobre la historia de los grupos y el estado de conservación de las especies. En el caso de Coleóptera e Himenóptera, los estudios apuntan a la necesidad de conservar particularmente la entomofauna del Parque Nacional Nahuelbuta, que se caracterizaría por una notable diversidad y endemismo local.

Anfibios, reptiles y peces

La herpetofauna chilena es aún escasamente conocida, cada año se descubren nuevas especies en sitios poco explorados. Formas (1995) señala que desde 1962 se han descrito 13 especies y 2 géneros nuevos de anfibios, provenientes de zonas andinas y de los bosques templados del sur de Chile. Algunas especies de reptiles, y particularmente anfibios, presentan una estrecha asociación con los bosques templados del sur de Chile. Es el caso del lagarto rojo (*Pristidactylus torquatus*), asociado a los bosques de *Nothofagus* (Donoso-Barros, 1966; Méndez *et al.*, en este volumen). Los sapos del género *Eupsophus* y las ranitas

de Darwin (*Rhinoderma darwinii* y *R. rufus*), los cuales presentarían un origen gondwánico, se encuentran estrechamente asociados a los bosques templados nativos (Cei, 1962; Veloso & Crump, en este volumen). El estado de conocimiento y conservación de los anfibios y reptiles es precario, algunas poblaciones han sido colectadas intensivamente y exportadas como mascotas (Ortiz, 1988), o afectadas por la introducción de especies depredadoras y la destrucción del hábitat (Ortiz e Ibarra Vidal, Veloso & Crump en este volumen). Ortiz (1988) señala que entre 1986 y 1988 se exportaron 24.064 sapos y ranas de los géneros *Caudiverbera, Bufo, Batrachyla, Pleurodema* y *Rhinoderma*, siendo la cordillera de Nahuelbuta, incluido el Parque Nacional, uno de los principales lugares de extracción de anfibios. Algunas especies de anfibios, como es el caso de *Insuetophrynus acarpicus*, sólo se conocen en su localidad tipo (el lugar donde fueron colectadas por primera vez). En el caso de esta especie, Méndez *et al.* (en este volumen) documentan una segunda localidad que amplía su distribución. Las contribuciones de esta Unidad presentan antecedentes sobre la diversidad de anfibios y reptiles de la cordillera de Nahuelbuta (Ortiz e Ibarra-Vidal) y de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos (Méndez *et al.*), además de importantes aportes al conocimiento de la diversidad de peces de agua dulce de la VIII y X Región (Habit & Victoriano, Soto & Arismendi). La situación de conservación de los peces es grave, ya que casi todas las especies nativas se encuentran en un alto riesgo de extinción, posiblemente debido al impacto de la alteración de las cuencas hidrográficas y lacustres y el efecto de especies de peces introducidos. Por otra parte, Veloso & Crump proporcionan antecedentes genéticos preliminares sobre poblaciones de *Rhinoderma darwinii*, especie que está en franca declinación poblacional. Es relevante destacar la necesidad de más estudios que examinen la variación de las especies a nivel molecular y el nivel jerárquico basal de la biodiversidad.

Aves

Los ensambles y poblaciones de especies de aves de los bosques, humedales y playas de la Cordillera de la Costa difieren cualitativamente de los de otras regiones del país, a pesar de que no contienen especies propias. En el caso de las aves acuáticas, parte de las diferencias se relacionan principalmente con la gran cantidad de lagunas costeras, que presentan ambientes menos fluctuantes y más ricos en nutrientes que las lagunas andinas (González y Victoriano, Schlatter en este volumen), atrayendo una amplia diversidad de especies. Es el caso del cisne de cuello negro (*Cygnus melancoryphus*), cuyas poblaciones son abundantes principalmente a lo largo de la costa y en lagunas costeras (Schlater, en este volumen). Parte de estos humedales costeros se encuentran hoy insertos en grandes áreas urbanas, especialmente en el sector de Concepción-Talcahuano, donde existe más de una decena de humedales en precario estado de conservación. La rica avifauna de estos humedales es caracterizada en relación con los tipos de vegetación ribereña y longitud del borde de las lagunas costeras en el capítulo de González y Victoriano (en este volumen).

Además de los trabajos de humedales se presentan tres contribuciones sobre aves de bosques de la región de Los Lagos. Díaz presenta datos de censos de aves y su uso de hábitats de bosques costeros, en tanto que el trabajo de Willson *et al.* entrega una sinopsis de la diversidad de aves en bosques del norte de la isla de Chiloé y nos entregan una propuesta para reducir el riesgo de extinción para estas especies de aves en paisajes de bosques fragmentados. Su propuesta se basa en estudios sobre las poblaciones de Rinocríptidos (aves del sotobosque), un grupo carismático de aves del bosque chileno. Martínez presenta una revisión de los datos sobre la biología del concón (*Strix rufipes*), la "lechuza moteada" de los bosques del cono sur de América. El concón, junto al cisne de cuello negro (Schlatter, en este volumen), son también especies carismáticas de la región de bosques templados, una asociada estrictamente a bosques primarios y la otra a lagunas costeras relativamente bien conservadas. Estas contribuciones ejemplifican el tipo de conocimientos que son necesarios para otras especies de la avifauna de ecosistemas costeros de Chile.

Mamíferos

La diversidad de mamíferos asociada a los bosques costeros de Chile no ha sido establecida hasta el momento en su conjunto, existiendo información parcial para algunas formaciones de bosques como Fray Jorge (*e.g.* Meserve *et al.*, 1999), y La Campana. El bosque templado de Chile en su totalidad albergaría un total de 38 especies nativas (Murúa, 1996), lo que constituye un 36% de las especies del país. Se ha establecido, sin embargo, que la cordillera de Nahuelbuta presentaría una mayor abundancia de mamíferos en comparación a latitudes más altas, o a la Depresión Intermedia y la cordillera andina a la misma latitud (Murúa, 1996).

Los mamíferos son importantes componentes de la biota de las formaciones boscosas costeras, y para algunas especies el bosque constituye su único hábitat (Murúa, 1996). Tal es el caso de *Rhyncholestes raphanurus* (comadrejita trompuda) y *Dromiciops gliroides* (monito del monte), ambos marsupiales monotípicos, representantes únicos de las familias Caenolestidae y Microbioteriidae, respectivamente. En particular el monito del monte es considerado un fósil viviente (Jiménez, en este volumen), por ser el único representante vivo del orden Microbiotheria. Entre los carnívoros de los bosques costeros destaca la restringida presencia del zorro de Chiloé o de Darwin, *Pseudalopex fulvipes* (Jiménez, en este volumen), representado por pequeñas poblaciones en la cordillera de Nahuelbuta y en la isla de Chiloé. Los bosques costeros de la región del Maule representan el límite norte de numerosas especies de mamíferos, tales como *D. gliroides*, *Irenomys tarsalis* (lauchita arbórea), *Pudu puda* (pudú), y *Lontra provocax* (hullín).

De las especies de mamíferos que presentan problemas de conservación en Chile, porcentajes significativos se encuentran asociadas a los bosques costeros. Tal es el caso de la comadrejita trompuda, nutria o huillín (Medina, en este

volumen), *Oncifelis guigna* (güiña) (Acosta & Simonetti, en este volumen) y *Lynchailurus colocolo* (gato colo colo), todos ellos considerados En Peligro (Glade, 1993); *Octodon birdgesi* (degú de los matorrales), zorro chilote, *Galictis cuja* (quique), *Puma concolor* (puma), *Pudu puda* (pudú, Jiménez, en este volumen), considerados como Vulnerables; o monito del monte (Jiménez, en este volumen), *Geoxus valdivianus* (ratón topo) y *Aconaemys fuscus* (tunduco), los cuales son considerados como especies Raras (Glade, 1993). El estado de fragmentación en que se encuentra el bosque costero podría determinar en un corto plazo la extinción de pequeñas poblaciones de mamíferos remanentes (Acosta & Simonetti, en este volumen).

Además de los estudios citados, que tratan las especies de mamíferos más carismáticas de los bosques costeros, dos contribuciones se refieren al grupo de mamíferos numéricamente más importante en Chile, como son los roedores. Se analiza su respuesta a la sucesión forestal en la Depresión Intermedia de la región de Los Lagos (Murúa *et al*) y se establece su composición taxonómica en los últimos reductos de bosque Maulino de la región de Maule (Saavedra & Simonetti). Por último, se analiza la composición de micromamíferos en la dieta de dos depredadores en bosques costeros de la región de Los Lagos (Rau *et al.*), una aproximación indirecta para estimar rápidamente la diversidad local de micromamíferos. Estas contribuciones aportan al conocimiento de la mastofauna presente en bosques costeros de Chile, así como a destacar las condiciones necesarias para su conservación.

7. Diversidad fitoplanctónica de los lagos nahuelbutanos (Chile central)

Phytoplankton diversity of Nahuelbuta lakes (central Chile)

OSCAR PARRA, CLAUDIO VALDOVINOS, SILVIA BASUALTO Y ROBERTO URRUTIA

Abstract

We analyze and discuss phytoplankton diversity of Nahuelbuta lakes, considering the trophic characteristics (nutrient level) of each aquatic system. These lakes are close to the coastline and share a similar geology. They differ nevertheless in soil use, intensity of forestry, tourism, and urban development within their watersheds; all of these variables affect the lakes trophic status. A total of 110 species of microalgae were recorded in all lakes. Most of them are cosmopolitan, and belong to Bacillariophyceae (30,6 %), Chlorophyceae (49,5 %) and Cyanophyceae (10,8 %). Phytoplankton species richness varied between 57 (Large San Pedro lake) and 34 species (Small San Pedro lake).

Introducción

En comparación a otros grupos de organismos acuáticos y terrestres, la diversidad global de las algas es muy poco conocida (Carney, 1998). Wilson (1988) estimó que existen cerca de 26.900 especies de algas eucarióticas y 1.700 especies de algas procarióticas. Sin embargo, la mayoría de los expertos opina que el número de especies debería ser 10 a 100 veces más alto. Chile es un país con abundantes y diversos ecosistemas acuáticos que se distribuyen irregularmente en su largo territorio (Parra, 1998). Los sistemas lacustres albergan una diversidad de microalgas relativamente bien estudiada a nivel taxonómico (Parra *et al.*, 1982; Rivera *et al.*, 1983), pero menos conocida desde un punto de vista ecológico.

El análisis de la composición de especies, abundancia y biomasa puede proporcionar información primaria para reconocer el estado de "salud" ambiental de los lagos (Barbosa *et al.*, 1995; Carney, 1998). La estrecha relación existente entre la cuenca hidrográfica y la biota de los cuerpos de agua contenidos en ella, determina que las actividades en la cuenca afecten la calidad del agua y los componentes bióticos de estos ecosistemas, lo que se traduce en cambios en su biodiversidad (Margalef, 1983; Barbosa *et al.*, 1995; Tundisi y Barbosa, 1995).

Los lagos se clasifican fundamentalmente en tres grupos, por sus niveles de nutrientes: oligotróficos (bajo), mesotróficos (intermedio) y eutróficos (alto nivel de nutrientes). Estos grupos difieren en los organismos más frecuentes, en particular el fitoplancton (Hutchinson, 1957). Se ha constatado que algunas especies de cianoficeas (microalgas procariontes) están asociadas a ciertos niveles de nutrientes en el sistema. Por ejemplo, en Chile *Microcystis aeruginosa*, *Gomphosphaeria lacustris* o *Anabaena flosaquae*, son más abundantes en sistemas eutróficos. Ciertas especies de este grupo se asocian también

con determinadas relaciones de nitrógeno:fósforo (N:P) en el medio. Las cianoficeas capaces de fijar nitrógeno atmosférico (*e.g.*, Nostocales) predominan en ambientes con baja relación N:P y las que no lo hacen (*e.g.*, Oscillatoriales) predominan en ambientes de alto N:P (Margalef, 1983). El fenómeno de floraciones (crecimientos explosivos de microalgas), incluyendo cepas tóxicas de algunas cianoficeas, es frecuente en sistemas eutróficos con alta carga de materia orgánica (Reynolds, 1987; Parra *et al.*, 1986). Por otra parte, las Chlorophyceae (microalgas verdes) muestran una mayor afinidad por aguas oligotróficas (Parra *et al.*, 1999).

El uso de indicadores biológicos es importante en la caracterización de sistemas acuáticos, ya que reflejan los efectos de largo plazo de la contaminación o eutroficación de las aguas. Se conoce que las comunidades fitoplanctónicas responden rápidamente a los procesos de contaminación orgánica y eutroficación (Rocha, 1992), situación que se caracteriza por una mayor abundancia de especies del género Microcystis (*e.g.*, *M. aeruginosa*) y *A. flosaquae*, géneros y especies del orden Chlorococcales, y especies de los géneros *Melosira* y *Aulacoseira* (Nygaard, 1949; Palmer, 1969; UNESCO/WHO, 1978).

El objetivo del presente trabajo es realizar un análisis comparativo de la comunidad fitoplanctónica de cinco lagos del sistema nahuelbutano, y relacionarlo con los cambios en el nivel de nutrientes de cada cuerpo de agua, teniendo como antecedente el uso de las cuencas de este sistema de lagos costeros del centro-sur de Chile.

Tabla 1. Principales características morfométricas, uso de suelos y del recurso hídrico de cinco cuencas lacustres en Nahuelbuta, VIII Región, Chile.

Parámetro	Chica de San Pedro	Grande de San Pedro	Quiñenco	Lanalhue	Lleu-Lleu
Área de la cuenca (km²)	4,50	12,70	3,0	325,0	670,0
Área del lago (km²)	0,82	1,55	0,29	31,90	39,80
Relación área cuenca/área lago	5,5	8,2	10,3	10,2	15,8
Longitud máxima (km)	1,9	2,7	1,1	9,6	13,2
Ancho máximo (km)	0,87	1,40	0,36	4,30	3,70
Profundidad media (m)	10,3	8,3	3,0	13,1	23,5
Profundidad máxima (m)	18,0	13,5	6,1	26,0	46,5
Perímetro (km)	5,7	9,4	2,94	58,6	93,0
Desarrollo línea de costa	1,8	2,1	1,5	2,9	4,2
Volumen (km³)	8,64	12,902	-	-	-
Precipitaciones (mm/año)	1.800	1.800	1.800	2.300	2.300
Profundidad de criptodepresión	13,0	9,5	1,1	14,0	26,9
Altura (msnm.)	5,0	4,0	5,0	12,0	20,0
Tiempo de renovación (meses)	-	24,0	-	12,5	2,2
Principales usos de la cuenca	R, T, Rs, F	R, T, Rs, F	F	R, T, Rs, F, A	R, T, Rs, F, A
Principales usos del cuerpo de agua	R, T	R, T, Rp	Ag, P	R, T, Rp	R, T,

Nota: Agua (Ag); Forestal (F); Recreativo (R); Receptor (Rp); Residencial (Rs); Potable (P); Turismo (T).

Los sistemas acuáticos estudiados se encuentran cercanos a la zona costera (Fig. 1), poseen una base geológica similar, pero difieren fundamentalmente en los usos de suelo, la intensidad de la actividad forestal silvícola, la actividad turística y la ocupación urbana de sus respectivas cuencas hidrográficas (Tabla 1, Parra *et al.*, 2003).

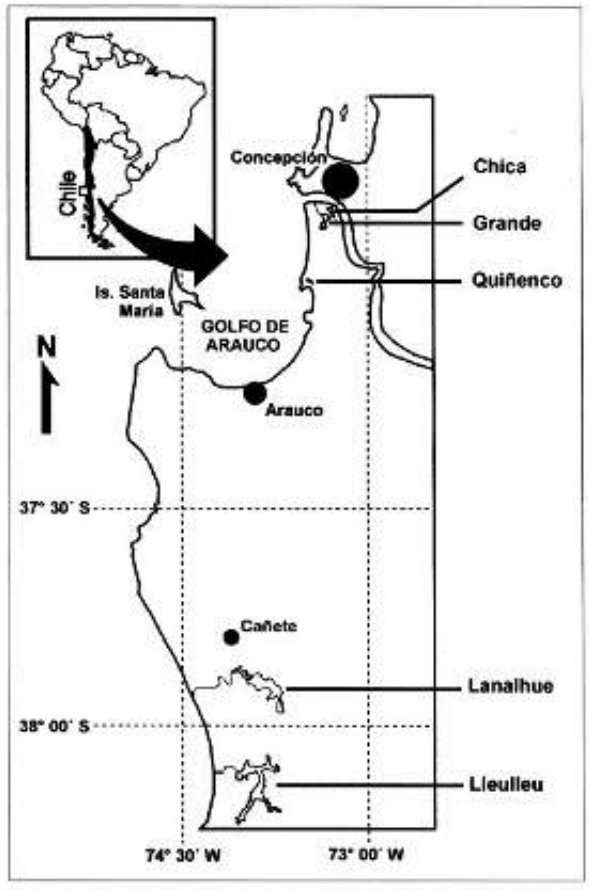


Figura 1. Localización geográfica de las lagunas Grande de San Pedro, Chica de San Pedro y Quiñenco, y de los lagos Lanalhue y Lleu-Lleu, en la costa de la VIII Región, Chile.

7.1 Diversidad fitoplanctónica de los lagos nahuebutanos

7.1.1. Métodos

Para el estudio del fitoplancton se establecieron en cada lago dos o tres estaciones de muestreo, una en el sector de entrada del (o los) afluentes principales, otra en la zona de mayor profundidad (generalmente el centro del lago), y una tercera en las proximidades del efluente principal (Parra *et al.*, 1999). En la estación del centro se hizo un muestreo a tres niveles de profundidad (superficie, medio y fondo). En las estaciones restantes, sólo se muestrearon los niveles de superficie y fondo. Los muestreos se efectuaron en verano (enero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (diciembre) de 1997. Se usó una red

de 55 mm de trama y una botella Rüttner. De cada una de las profundidades se extrajo una muestra de 200 ml, la cual se fijó con una solución de lugol. El conteo de algas se realizó según Utermohl (1958). Información adicional sobre el fitoplancton se obtuvo de los trabajos de Parra *et al.* (1976; 1980; 1981[1]; 1982; 1986; 1989; a[2]), Rivera *et al.* (1983) y Dellarossa y Parra (1985). La determinación de las especies se basó en los trabajos de Parra *et al.* (1982) y Rivera *et al.* (1983).

La composición de microalgas se comparó entre los lagos empleando técnicas de clasificación jerárquica (Clifford y Stephenson, 1975). Para ello se construyó un dendrograma que agrupa los cinco lagos estudiados, sobre la base de una matriz de presencia-ausencia de las diferentes especies de microalgas, considerando solamente aquellas con mayores frecuencias de ocurrencia y abundancias numéricas. Como medida de similitud se utilizó el índice de Jaccard. Para la construcción del dendrograma, se utilizó el método de los grupos promedios (UPGMA). El Índice Acumulativo Fitoplanctónico (IAF), o índice compuesto, se calculó dividiendo el número total de especies de los diversos grupos de algas por el número de especies de la familia Desmidiaceae. El valor de este índice es una medida del nivel de nutrientes o grado de trofía del lago, ya que el grupo de las Desmidiaceae es indicador de aguas oligotróficas (Nygaard, 1949).

7.1.2. Resultados

El conjunto de lagos registró un total de 110 especies de microalgas (Tabla 2), una riqueza específica esperable para lagos templados ubicados a latitudes medias (Thomasson, 1963; Parra, 1998). Al igual que en otras regiones del mundo, gran parte de las especies registradas son cosmopolitas. La mayoría corresponde a Bacillariophyceae (30,6%), Chlorophyceae (49,5%) y Cyanophyceae (10,8%). Las especies restantes pertenecen a Dinophyceae, Cryptophyceae y Euglenophyceae. La laguna Grande de San Pedro presentó la mayor riqueza específica con un total de 57 especies (Fig. 2). La menor riqueza (34 especies) se registró en la laguna Chica de San Pedro. Se definieron como especies raras, aquellas presentes en sólo uno de los cinco lagos. El mayor número de especies raras se registró en las lagunas Grande de San Pedro y Quiñenco, con 15 especies exclusivas cada una. Quiñenco fue el único sistema en el cual se registró Euglenophyceae (*Euglena* y *Phacus*).

La riqueza específica de cada lago, por grupo taxonómico, se presenta en la Fig. 3. Para facilitar la comparación, los lagos han sido ordenados según sus niveles de nutrientes, desde oligotrofía (Lleu-Lleu) a eutrofía (Lanalhue) y distrofia (lagos con aguas ricas en ácidos húmicos, pero pobres en nutrientes) (Quiñenco). A continuación se describen y discuten las características más relevantes de las comunidades fitoplanctónicas de estos cinco sistemas lacustres, comparando su estructura actual con la determinada en estudios previos.

[1] Parra O., E. Ugarte & V. Dellarossa (1978). Estudios limnológicos comparativos de las lagunas Chica de San Pedro, La Posada y Lo Méndez; consideraciones acerca de su contaminación. Informe Universidad de Concepción, Concepción

[2] Parra O., V. Dellarossa, M. Conejeros, H. Campos & W. Steffens (1989a). Estudio de la eutroficación de las lagunas Grande de San Pedro y las Tres Pascualas. Convenio Ilustre Municipalidad de Concepción y Universidad de Concepción, Concepción.

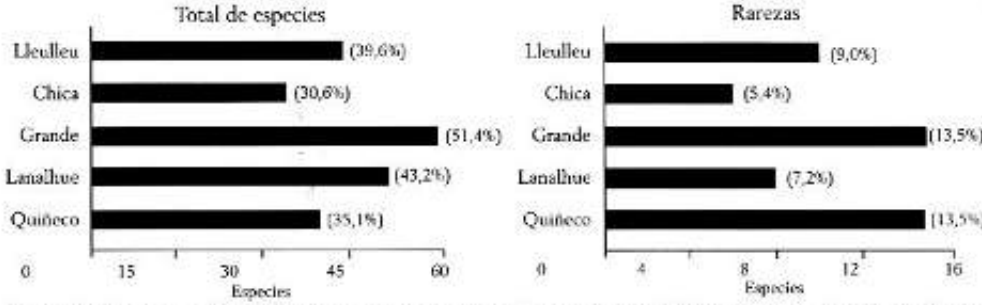


Figura 2. Comparación del número total de especies y rarezas del fitoplancton (número de especies presentes en sólo uno de los cinco lagos). Para ambos parámetros se indica el porcentaje con respecto al número total de especies en el conjunto de lagos (110 especies). Los lagos han sido ordenados según su estado de trofia (nivel de nutrientes), desde oligotrofia (Lleu-Lleu) a eutrofia (Lanalhue) y distrofia (Quiñenco).

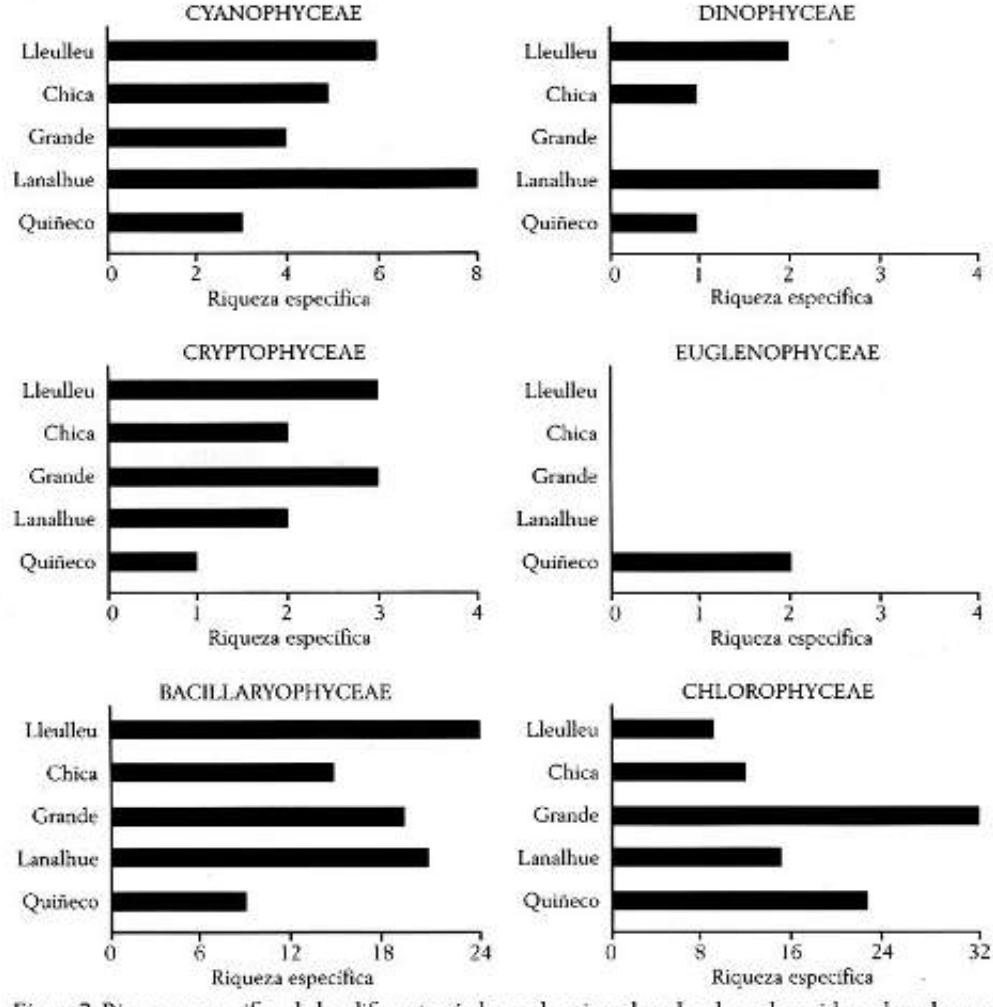


Figura 3. Riqueza específica de los diferentes órdenes de microalgas. Los lagos han sido ordenados según sus niveles de trofia, desde oligotrofia (Lleu-Lleu) a eutrofia (Lanalhue) y distrofia (Quiñenco).

Tabla 2. Composición taxonómica del fitoplancton de cinco lagos nahuelbutanos (VIII Región, Chile), durante los periodos de primavera (P), verano (V), otoño (O) e invierno (I).

Taxón	Chica de San Pedro	Grande de San Pedro	Quiñenco	Lanalhue	Lleu-Lleu
CYANOPHYCEAE					
Anabaena sp.	V		OIP		V
Anabaena spiroides Klebhan				VOIP	
Microcystis aeruginosa (Kuetz.) Lemm.		VOIP			
Microcystis woessenbergii Komárek				VOIP	
Microcystis incerta Lemm.				OV	VP
Microcystis elachista (W. et West) Starmach	VOIP	IV		VP	V
Chroococcus limneticus Lemm.					OVP
Gloeotece sp.	V				
Gomphosphaeria lacustris Chodat	VOIP	IP		V	VOIP
Dinobryon divergens Imhof	V		VP	P	VP
Mallomonas sp.		OIP	OIP	OI	
Stylococcus aureus Chodat				P	
DINOPHYCEAE					
Peridinium aff. *cinctum* (Muller) Ehr.					
Peridinium sp.	VP		V	OV	OVP
Protoperidinium pellucidum (Schutt) Balech				I	
Protoperidinium conicum (Gran) Balech				I	
Protoperidinium steinii (Jörgensen) Balech					O
CRYPTOPHYCEAE					
Rhodomonas lacustris (Pascher et Ruttner) Javorn.	I	OI		VOIP	O
Cryptomonas ovata Ehr.		OI			OVI
Cryptomonas erosa Ehr.	OI	OI	V	OIP	OIP
EUGLENOPHYCEAE					
Euglena spp.			VP		
Phacus spp.			IP		
BACILLARIOPHYCEAE					
Asterionella formosa Hassal		OIP			
Asteromphalus heptactis (Breb.) Ralfs					O
Aulacoseira granulata (Ehr.) Simonsen		VOIP	OIP	VOIP	OVIP
Biddulpjia longicruris Ehr				I	O
Cocconeis placentula Ehr.	IP				
Cyclotella meneghiniana Kutzing	OI	I	I	I	
Cyclotella stelligera (Cleve y Grunow) V. Heurck		P			
Cyclo tella sp.					P

Continuación Tabla 2

Taxón	Chica de San Pedro	Grande de San Pedro	Quiñenco	Lanalhue	Lleu-Lleu
Cylindrotheca closterium (Ehr.) Reimann et Lewin					I
Cymbella affinis Kutzing			IP	P	I
Cymbella naviculiformis Auersw.				I	I
Cymbella tumida (Bréb.) V. Heurck				IP	
Cymbella sp.	VOIP	OP	O	OP	O
Diploneis subovalis Cleve	OIP			P	O
Epithemia adnata (Kuetz.) Breb.	O	IP	I	IP	OI
Gomphonema sp.		O	OI	OI	OI
Gyrosigma sp.		O			OV
Fragilaria sp.	O	OIP	P	VIP	IP
Hannaea arcus (Ehr.) Patrick		O			VI
Melosira distans (Ehr.) Simonsen		OIP		VOIP	
Melosira dikiei (Twaites) Kuetzing	P			P	P
Melosira varians Agardh		O		V	
Navicula cryptocephala Kutz.					P
Navicula viridula (Kutz.) Kutz.	P	OP		OP	OVI
Navicula sp.	OIP	P	IP	OIP	OIP
Nitzschia sigmoidea (Ehr.) Smith	P	OP			O
Nitzschia sp.	O	O			VOIP
Pinnularia major (Kuetzing) Rabenh.	P			V	
Pinnularia sp.					OI
Rhopalodia gibba (Ehr.) Muller	P				P
Surirella guatimalensis Ehr.	IP			IP	OV
Surirella robusta Ehr. V. splendida (Ehr.) V. Heurck		O			
Surirella tenera Gregory	IP	OIP	VIP	OP	VP
Synedra ulna (Nitz.) Ehr.		P	V	O	
CHLOROPHYCEAE					
Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs		O			
Botryococcus braunii Kuetzing		V	V	V	V
Chlamidocapsa sp.					V
Coelastrum pseudomicroporum Kors.		IP		VI	
Closterium acutum Breb.	I	OIP	P	VOIP	
Closterium aciculare T. West					V
Closterium aff. delpontei (Klebs) Wolle			V		
Closterium kuetzingii Breb.			V		
Closterium pronum Breb.				V	
Crucigeniella apiculata (Lemm.) Komárek				IP	V

Continuación Tabla 2

Taxón	Chica de San Pedro	Grande de San Pedro	Quiñenco	Lanalhue	Lleu-Lleu
Desmidium swartzii Agardh ex ralfs					
Dimorphococcus lunatus Braun		V	V		
Dyctiosphaerium pulchellum Naegeli				I	
Elakatothrix gelatinosa Wille	IP	IP			V
Eutetramorus fotti (Hind) Kom.		V			
Eutetramorus sp.					V
Eudorina elegans Ehr.		V			
Gonatozygon monotaenium De Bary			VP		
Gonatozygon pilosum Wolle		V			
Micrasterias radiosa Ralfs			V		
Monoraphidium contortum (Thuret) Kom.-Legner.		IP			
Nephrocytium agardhianum Naegeli		O			
Oocystis lacustris Chodat		OI		OVI	O
Pediastrum angulosum (Ehr.) *Meneghini*			V		
Pediastrum boryanum (Ehr.) *Meneghini*			V		
Pediastrum duplex Meyen		V			
Pediastrum tetras (Ehr.) *Ralfs*		O		I	
Pleurotaenium trabecula (Ehr.) *Naegeli*			V		
Quadrigula closteroides (Bohlin) Printz		O			
Scenedesmus ecornis (Ralfs) Chodat		OIP		OI	
Scenedesmus quadricauda (Turpin) Breb.		O		OI	O
Sphaerocystis schroeteri Chodat	OIP	VOIP		OI	OVP
Staurodesmus dikiei (Ralfs) Lillieroth			V		
Staurodesmus dejectus (Breb.) Teiling	P	OVP		P	
Staurodesmus mamillatus (Nordstedt) Teiling		O			
Staurodesmus subulatus (Kuetzing) Croasdale		OI	V		
Staurodesmus triangularis (Lagerheim) Teiling	V				
Staurastrum furcigerum Breb.		V	V		
Staurastrum gladiosum Turner			V		
Staurastrum gracile Ralfs		VOIP	P	OIP	
Staurastrum leptacanthum Nordstedt			V		
Staurastrum leptocladum Nordstedt		VOIP		VOIP	
Staurastrum leptocladum v. cornutum		V	V		
Stauratrum manfeldtii Delponte v. *annulatus*			V		
Staurastrum muticum Breb.		V			
Staurastrum orbiculare Ralfs		V			
Staurastrum rotula Nordst. v. *smithii*	V				
Staurastrum setigerum Cleve			V		

Continuación Tabla 2

Taxón	Chica de San Pedro	Grande de San Pedro	Quiñenco	Lanalhue	Lleu-Lleu
Staurastrum tohopekaligense Wolle			O		
Staurastrum sp.	O	O			
Sphaerozosma aubertianum West	V	V	V		
Teilingia granulata (Roy et Bisset) Bourrely	V				
Ulothrix sp.	V				
Volvox aureus Ehr.		V		V	
Xanthidium antilopaeum (Breb.) Kuetzing	V	V	V		
Total	34	57	39	48	44

7.1.3. *Laguna Chica de San Pedro*

Estudios realizados antes de 1981 (Parra *et al.*, 1976; 1981; Dellarossa *et al.*, 1976; Dellarossa y González, 1982[3]) determinaron 95 taxa de fitoplancton, siendo dominantes *Botryococcus braunii* y *Sphaerocystis schroeteri*, seguidas por *Aulacoseira granulata* y *Microcystis elachista* var. *planctonica*, y con menor abundancia, *Dinobryon* sp. y *Gomphosphaeria lacustris*. La mayor densidad celular (número de células de microalgas presentes en un litro de agua) se observó en enero (207.900 células/L), disminuyendo hacia noviembre (22.950 células/L). Según Parra *et al.* (1981), el sistema estuvo dominado durante 11 meses por la asociación tipo *Botryococcus* sp. y el resto del año fue del tipo Crisoficeo-oligotrófico, según el sistema de Hutchinson (1957). Se observó incrementos en la producción fitoplanctónica (Parra *et al.*, 1981) a causa del aumento de aporte de nutrientes asociado a intervenciones humanas en la cuenca, por lo que se estima que el sistema se encontraba en una transición entre la oligotrofia y la mesotrofia.

En un remuestreo del lago, 15 años más tarde (Parra *et al.*, 1999), el ensamble de fitoplancton estuvo integrado por sólo 34 taxa (Tabla 2); las algas diatomeas (Bacillariophyceae) y las algas verdes (Chlorophyceae) presentaron 15 especies cada grupo, seguidas por las algas verde-azules (Cyanophyceae) con cuatro especies. El Índice Acumulativo Fitoplanctónico (IAF) osciló entre 3,2 en verano y 17,0 en primavera, con un valor anual promedio de 4,4. La variación estacional de este índice se explica por la aparición de cinco especies de Desmidiaceae en verano. Los taxa más frecuentes a lo largo del año fueron dos Cyanophyceae (*Microcystis elachista* y *Gomphosphaeria lacustris*), tres Diatomeas (*Cymbella* sp., *Navicula* sp. y *Diploneis subovalis*); y una Chlorophyceae (*Sphaerocystis schroeteri*).

Sólo una especie, *S. schroeteri*, aparece entre las cinco especies más abundantes en las cuatro estaciones del año (Parra *et al.*, 1999). Los valores de densidad

[3] Dellarossa V. & M. González (1982), Estudios limnológicos en el sistema de lagunas al Sur del Biobío (lagunas Grande y Chica de San Pedro, la Posada y Quiñenco), VIII Región, Concepción, Chile. Vicerrectoría de Investigación Científica, Proyecto 2.08.82, Universidad de Concepción, Concepción.

celular fluctuaron entre 19.300 células/L (invierno) y 340.950 células/L (verano). El máximo valor de verano fue debido a la diatomea *Fragilaria* sp. (88,6% de la densidad total). Por otra parte, ninguna especie de Desmidiaceae alcanzó abundancias relevantes en este sistema acuático.

Los 95 taxa de fitoplancton citados en estudios previos a 1999, contrastan fuertemente con los 34 taxa encontrados en el estudio más reciente. El grupo que presentó una declinación mayor fue el de las Desmidiaceae (Chlorophyceae). Por otra parte, *B. braunii*, una especie frecuente en estudios previos, se encontró en muy baja densidad y sólo en verano en el censo más reciente (Tabla 2).

Entre 1976 y 1999 fue invadido por la macrófita acuática *Egeria densa*, la cual actualmente se distribuye por toda la zona litoral, hasta la profundidad de 5 m. Asociada a esta macrófita se desarrolla una comunidad epifítica exuberante, que junto a la propia población de la macrófita ha pasado a tener un papel preponderante en el metabolismo del lago (Valdovinos y Figueroa, 2000).

7.1.4. *Laguna Grande de San Pedro*

Este lago ha sido clasificado como eutrófico, sobre la base de sus características físicas y químicas, y particularmente por la alta concentración de nutrientes (Parra, 1989; Valdovinos y Figueroa, 2000). En lo que se refiere al fitoplancton, Parra *et al.* (1999) registraron 57 taxa (Tabla 2). Las Chlorophyceae están representadas por 31 especies, seguidas por las Bacillariophyceae con 19 especies. El IAF varió entre 2,2 en verano y 6,0 en invierno. Las 12 especies de mayor frecuencia se reparten entre Cyanophyceae (1 especie), Chrysophyceae (1), Bacillariophyceae (5) y Chlorophyceae (5). Solamente las especies *M. aeruginosa*, *Asterionella formosa*, *A. granulata*, *Melosira distans*, *S. schroeteri* y *Scenedesmus ecornis*, presentaron abundancias importantes. En verano fueron abundantes *Eutetramorus fotti* (Chlorophyceae) (72,6%) y *A. granulata* (21,5%). En contraste, *M. distans* seguida por *A. granulata* y *A. formosa* fueron abundantes en otoño y *M. distans* (88,1%) y *A. granulata* en invierno. En primavera se invierte la dominancia, siendo más común *A. granulata*, seguida por *Coelastrum pseudomicroporum* y *M. distans*.

Las diatomeas *A. granulata* y *M. distans* son, sin duda, las especies más relevantes en este cuerpo de agua. *M. aeruginosa*, una especie de Cyanophyceae, es típicamente indicadora de eutrofia. La densidad celular fluctuó entre 172.063 células/L (verano) y 1.074.230 células/L (invierno). Al igual que para laguna Chica de San Pedro ninguna Desmidiaceae alcanzó abundancias relevantes.

En 1980 se detectó un crecimiento explosivo de microalgas, principalmente *M. aeruginosa*, más 30 especies de Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Chlorophyceae y Euglenophyceae (Parra *et al.*, 1980). Entre las especies más abundantes estaban *A. granulata*, *S. schroeteri*, *Staurastrum leptocladum*, *Staurodesmus cuspidatus*, *Staurodesmus triangularis*, *Coelastrum cambricum*, *Mallomonas* spp. y *Trachelomonas* spp. Dellarossa y Parra (1985) estimaron 77 taxa, de los cuales 14 conformaron más del 90% de la biomasa. Destacan entre éstos *M. aeruginosa*, *M. elachista* var. *planctonica*, *A. granulata*, *A. formosa*, *Peridinium* aff. *cinctum*,

Rhodomonas minuta, *Cryptomonas* aff. *ovata*. En esa época se produjo también el rápido desarrollo de la macrófita *Egeria densa* en las zonas más profundas y *Limnobium laevignatum* en la zona más superficial.

Para el período comprendido entre diciembre de 1988 y diciembre de 1989, Parra *et al.* (1989) determinaron 157 taxa de fitoplancton, de los cuales 57 representaron el 90% de la biomasa total. Las mayores abundancias poblacionales se registraron entre enero y abril, con valores máximos en febrero.

Parra *et al.* (1999) no detectaron floraciones de *M. aeruginosa* o de *A. formosa*, a diferencia de los estudios anteriores. Esto podría deberse al mejoramiento de las condiciones de manejo de la cuenca, que eliminó la evacuación de aguas servidas en el lago.

7.1.5. *Laguna Quiñenco*

Este pequeño lago con características distróficas (Parra *et al.*, 2003) presenta una comunidad fitoplanctónica particular, con un total de 39 especies (Tabla 2), siendo las más diversas las Chlorophyceae (22 spp.), incluyendo 16 especies de Desmidiaceae, que en su mayoría (15 spp.) estuvieron presentes sólo en verano. Las diatomeas fueron el segundo grupo más numeroso con 10 especies. El resto de los grupos taxonómicos estuvo ausente o pobremente representados. Si bien el número de especies de este lago es similar al de la laguna Chica de San Pedro, un análisis de su distribución temporal indica que la mayoría de ellas se presentaron sólo en verano. El IAF osciló entre 1,6 (verano) y 6,0 (otoño). Esta diferencia se debe esencialmente a la marcada variación estacional de las Desmidiaceae y del número total de especies.

Sólo cuatro especies (*Mallomonas* sp., *Anabaena* sp., *A. granulata* y *Surirella tenera*) aparecen en tres estaciones del año. Sólo en verano fue posible estimar la densidad celular (75.515 células/L), ya que el material particulado en suspensión fue menor al encontrado en las otras estaciones del año.

7.1.6. *Lago Lanalhue*

En este lago de características eutróficas (Parra *et al.*, 2003) se registró un total de 48 especies, predominando las algas Bacillariophyceae (20 spp.) y Chlorophyceae (15 spp.), cuatro de estas últimas fueron Desmidiaceae. Este lago presentó cierta uniformidad en la distribución temporal de las especies, con un IAF que osciló entre 5,5 (otoño) y 9,3 (invierno).

Las especies con mayores abundancias fueron *Anabaena spiroides*, *Microcystis wessenbergii*, *R. lacustris*, *A. granulata* y *M. distans*. En cuanto a la densidad celular, ésta varió entre 254.336 células/L (otoño) y 1.135.260 (invierno).

Dellarossa y Parra (1985) encontraron que *M. aeruginosa*, *M. elachista* var. *planctonica*, *G. lacustris*, *Anabaena* sp., *A. granulata*, *M. distans*, *A. formosa*, *R. minuta*, *Planctonema lauterbornii* y *Monoraphidium* spp., en conjunto, acumularon un 90% de la biomasa. Sobre la base de los datos físico-químicos, productividad

y composición del fitoplancton, este sistema fue caracterizado como un estado intermedio entre la mesotrofia y la eutrofia (Dellarossa y Parra, 1985).

Censos de 1997 indican que el plancton primaveral estuvo dominado por Cyanophyceae, Chlorophyceae y Bacillariophyceae; el de verano y otoño por Cyanophyceae (Tabla 2). Comparando con estudios anteriores (Dellarossa y Parra, 1985), el número de especies es similar, pero existen diferencias en composición. A diferencia de los cambios observados en los lagos Chica y Grande de San Pedro, se observa aquí una mayor estabilidad de la estructura comunitaria del fitoplancton entre ambos períodos estudiados.

7.1.7. *Lago Lleu-Lleu*

El fitoplancton de este lago, clasificado como oligotrófico por sus características físicas y químicas (Parra *et al.*, 2003), estuvo representado por 44 especies, principalmente Bacillariophyceae (24 especies) y Chlorophyceae (9 especies). No existió representación de la familia Desmidiaceae.

Este lago presentó mayor uniformidad temporal del ensamble fitoplanctónico, tanto en términos de las especies más frecuentes como de las más abundantes. En tres de las cuatro estaciones, las especies más abundantes fueron *A. granulata* y *G. lacustris* (Cyanophyceae). La densidad celular varió entre 43.461 células/L (invierno) y 215.147 células/L (verano).

7.2. Análisis comparativo

Considerando que la diversidad de la comunidad fitoplanctónica es un elemento que integra la variación temporal y espacial de las condiciones ambientales de un ecosistema acuático, se puede destacar que en los tres cuerpos de agua se han producido importantes cambios temporales en la composición específica y abundancias relativas de las especies, especialmente en el caso de las lagunas Chica y Grande de San Pedro y un cambio menor en el lago Lanalhue. Estos cambios se han reflejado mayormente en el grupo de las algas verdes o Chlorophyceae, particularmente en las Desmidiaceae, grupo muy sensible a aumento de contaminación orgánica. Estos cambios estarían asociados fundamentalmente a las actividades forestales en las cuencas que alimentan las lagunas.

Además, en estos tres lagos se habían registrado "floraciones", las cuales no se detectaron en el último estudio. Estas floraciones correspondieron a la especie *Microcystis aeruginosa* en la laguna Grande, *M. wessenbergii* en Lanalhue y *Botryococcus braunii* en laguna Chica. Esta situación indica también un profundo cambio de las condiciones ambientales.

Una comparación mediante análisis de conglomerados (Fig. 4), de los datos de la Tabla 2, permite reconocer tres grupos de lagos: Grupo 1, compuesto por la laguna Chica de San Pedro y el lago Lleu-Lleu; Grupo 2, compuesto por el lago Lanalhue y la laguna Grande de San Pedro, y el Grupo 3 integrado sólo por la laguna Quiñenco. La clasificación muestra que el cuerpo de agua más diferente es laguna Quiñenco y las más afines laguna Grande de San Pedro y Lanalhue. Las

diferencias entre grupos estarian dadas fundamentalmente por el estado trófico (nivel de nutrientes) de los lagos. Sobre la base de la composición del ensamble de microalgas, se postula la siguiente clasificación trófica: oligotrofia para el lago Lleu-Lleu, mesotrofia a una ligera eutrofia para la laguna Chica de San Pedro, eutrofia para laguna Grande de San Pedro y el lago Lanalhue, y distrofia producto del material particulado orgánico y probablemente una importante concentración de material húmico, para laguna Quiñenco.

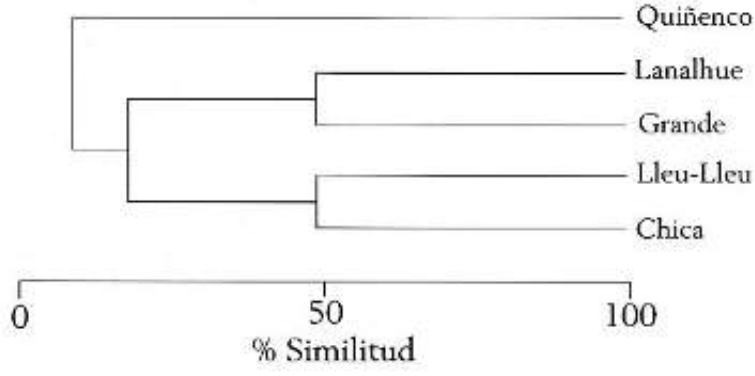


Figura 4. Dendrograma que agrupa cinco lagos nahuelbutanos (VIII Región, Chile), empleando datos presencia-ausencia de las diferentes especies de microalgas (datos Tabla 2).

Agradecimientos

Manuscrito preparado con el apoyo de los proyectos FONDECYT 196-0600 y 1000526.

8. Musgos de la Cordillera de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue: consideraciones ecológicas y lista de especies

Mosses of the coastal range of Valdivia, Osorno and Llanquihue: ecological considerations and list of species

JUAN LARRAÍN

Abstract

A commented preliminary list of 154 species and 3 varieties of mosses from the Coastal Range (CR) of Valdivia, Osorno and Llanquihue Provinces in southern Chile, is presented. The list is based on field collections in a number of previously unexplored sites of the CR, on the specimens deposited in the National Museum of Natural History, Santiago, Chile and data from the literature. A brief description of the habitat and the type of geographic distribution is given for each species based on available information. The analysis of the distribution of 76 species revealed that 50% of them are endemic to southern South America, confirming previous reports of high endemism for temperate rainforests of this region.

Introducción

Las Criptógamas o plantas sin semillas –categoría artificial que agrupa a los líquenes, helechos, musgos y hepáticas– son extremadamente abundantes y diversas en los bosques siempreverdes del sur de Chile (Seki, 1974; Villagrán *et al.*, 2003). Ya Charles Darwin hacia el año 1835 se admiraba contemplando la belleza y abundancia de estas pequeñas plantas en los bosques del archipiélago de los Chonos y Chiloé (Darwin, 1845). La gran pluviosidad y humedad relativa del aire propias del clima oceánico y la heterogeneidad de microambientes que ofrecen las densas selvas valdivianas, especialmente en el cordón montañoso costero de la X Región, facilitan la proliferación de musgos y hepáticas. Regionalmente, estas especies alcanzan una diversidad y abundancia notables: 412 especies de musgos se han descrito para la X Región, de un total nacional de 778 especies (He, 1998), siendo esta diversidad regional sólo superada, a nivel nacional, por la región de Magallanes. Teniendo en cuenta las 10 mil especies de musgos que se estima existen en todo el planeta (Crosby *et al.*, 1999), las 412 especies que crecen en la X Región representan 4,1% de la flora mundial. El presente trabajo representa una contribución pionera al magro conocimiento de la brioflora de la Cordillera de la Costa de la X Región (región de Los Lagos), abarcando una amplia zona de bosques nativos continuos, entre 39° y 41° S. Como antecedente a este

catastro florístico, en la sección siguiente se presenta una breve discusión de los atributos ecológicos y formas de vida de este grupo de plantas.

8.1. Ecología de las briófitas

Las briófitas suelen formar densas carpetas en el suelo del bosque trepando por los troncos de los añosos árboles. Otras especies se limitan a la vida epífita, colgando abundantemente de las ramas de los árboles o adheridas a la corteza, mezclándose con líquenes y epífitas vasculares. Las hay también exclusivas de sitios abiertos o zonas pantanosas. Otras colonizan los troncos caídos y algunas son de vida acuática.

Tradicionalmente, los musgos han sido tratados como una clase (Musci) dentro de la División Bryophyta, lo mismo que las hepáticas (Hepaticae) y los anthoceros (Anthocerotae). Estudios moleculares recientes proponen elevar el grupo de los musgos a la categoría de División (Bryophyta), quedando las hepáticas foliosas, hepáticas talosas y anthoceros en tres divisiones distintas (Bopp y Capesius, 1996). Musgos y hepáticas se diferencian del resto de las plantas terrestres por la dominancia de la fase gametofítica haploide en su ciclo de vida. El esporofito depende nutricionalmente del gametofito y se desarrolla anclado a éste. No poseen flores, frutos ni semillas y realizan la colonización a grandes distancias por medio de esporas aéreas o simplemente por reproducción asexual. La fase sexual, la unión de los gametos, es dependiente del agua, por cuanto los espermatozoides deben nadar hasta alcanzar el huevo de una planta vecina para que ocurra la fecundación. Más de la mitad de los musgos y hepáticas son dioicas (es decir, los individuos machos y hembras se encuentran separados)(Schofield, 1985).

El escaso conocimiento de este grupo de plantas es el resultado de su diminuto tamaño y dificultad para su identificación, sumado a su carencia de valor económico. En Chile, el uso de estas plantas por el ser humano es mínimo. Actualmente, su uso se limita a la extracción del "pompoñ" (*Sphagnum* spp.), el cual tiene múltiples usos, debido a su extraordinaria capacidad para retener agua –hasta 20 veces su peso seco en algunas especies– y sus características antibióticas (Schofield, 1985). Otras especies de musgo se colectan a pequeña escala con fines ornamentales.

Sin embargo, las briófitas tienen funciones importantes en los ecosistemas. Estas plantas son fundamentales en el balance hídrico del bosque, reteniendo humedad proveniente de la lluvia, que puede quedar disponible para las plantas superiores y pequeños animales. El agua que cae del dosel arbóreo arrastra minerales y compuestos orgánicos adheridos a las hojas y ramas de los árboles, los cuales son interceptados, absorbidos y retenidos por las briófitas antes de alcanzar el suelo del bosque, evitando así su lavado y pérdida del ecosistema. Los musgos y hepáticas ubicadas en el suelo del bosque y sobre troncos caídos son un excelente sustrato para el reclutamiento de las semillas de diversas plantas vasculares

(Schofield, 1985). Se ha documentado que protozoos, rotíferos, nematodos, anélidos, moluscos, insectos y arañas viven en estrecha relación con las comunidades de briófitas del bosque (Gerson, 1982). Muchas aves (*e.g.*, picaflores), pequeños mamíferos utilizan ciertas briófitas como material de construcción de nidos y madrigueras. Las especies de *Sphagnum* controlan e impiden el drenaje de las zonas donde se asientan y modifican el paisaje, compitiendo y alternando con los bosques. Son capaces de colonizar zonas inundadas, formando materia orgánica donde, eventualmente, se pueden asentar las plantas superiores (Schofield, 1985). La combinación de acidez, pobreza de nutrientes, crecimiento en densas carpetas y la capacidad de retener agua anegando el sustrato, determinan la naturaleza de las plantas y animales que viven en las turberas de *Sphagnum* (Clymo y Hayward, 1982; van Breemen, 1995)

El estudio de este grupo de organismos presenta algunos problemas que justifican en cierta medida su precario estado de conocimiento. Gran parte de las especies no son identificables en terreno, por lo que hay que sacarlos de su ambiente natural y observarlos al microscopio. Su pequeño tamaño hace que algunas especies sean pasadas por alto al momento de muestrearlas. Muchas especies son muy difíciles de identificar en su estado vegetativo. Todo esto, sumado a la pobreza de información actualizada, catálogos y ejemplares en las colecciones de los museos nacionales, dificulta aún más la investigación de los musgos. A pesar de estas dificultades, debe hacerse un esfuerzo para incluir estas especies en los catastros florísticos, ya que representan el componente mayoritario de la diversidad vegetal en muchos bosques chilenos.

8.2. Métodos

Este estudio de la brioflora de la cordillera costera de la X Región se basa en colectas realizadas durante los meses de octubre del 2001 y enero del 2002. Las colectas abarcaron áreas entre los 39°25' - 41°16' S y los 73°02' - 73°51' W. Esta zona forma parte de la mayor extensión natural de bosques continuos de la costa centro-sur del país y está dominada por bosque siempreverde, conocido como "selva valdiviana". Corresponde aproximadamente a la región montañosa de selvas comprendida entre los ríos Queule por el norte y Llico por el sur, abarcando tanto la vertiente oriental como occidental de la Cordillera de la Costa. La mayor parte de estas áreas no habían sido exploradas botánicamente. Se realizaron colectas en distintos tipos de bosques templados y hábitats asociados, con diferentes grados de intervención antrópica, incluyendo hualves, playas, dunas, pantanos y cavernas (véase mapa en Valdovinos *et al.*, en este volumen). Durante recorridos sistemáticos para cubrir los distintos hábitats, se recolectó especímenes conspicuos al ojo humano, que crecían en el suelo del bosque, a orillas de camino, epífitos sobre troncos, ramas y hojas, postrados sobre rocas y pequeños acantilados, en espacios abiertos, o turberas, intentando incluir el mayor número de microambientes.

En primera instancia se realizó la identificación de las especies de musgos sobre la base de comparaciones con el material del herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Chile (SGO). Muchos taxa fueron identificados sólo hasta el nivel genérico o como afines

a la especie tipo para evitar determinaciones dudosas. Se incorporaron también las especies citadas para la zona por Lorentz (1866), Herzog y Hosseus (1938), Deguchi (1991a -1991b) y Fram (2002). Sólo 125 muestras de SGO correspondían a colectas en la zona de estudio, lo cual limita la extensión del catastro presentado. Es lamentable que la mayor parte de las colecciones de musgos chilenos se encuentren en herbarios extranjeros.

8.3. Resultados

Se encontró un total de 154 especies y 3 variedades de musgos correspondientes a 82 géneros y 38 familias, de las cuales 91 spp. y 2 var. corresponden a nuestras colectas y al material depositado en SGO y 63 spp. y 1 var. a la literatura. Como referencia, He (1998) cita 376 taxa, sin localidad específica, para toda la extensión de las provincias de Valdivia, Llanquihue y Osorno, por lo que la pequeña proporción de la Cordillera de la Costa explorada en este trabajo representó aproximadamente un tercio de la flora regional. La lista de especies se presenta ordenada alfabéticamente en el Anexo 1.

Se incluyeron en la lista los especímenes recolectados durante los meses de octubre del 2001 (JL 1-277) y enero de 2002 (JL 278-580), agregándose los ejemplares correspondientes a esta zona de la colección de SGO (aproximadamente 25% del total). Todos los ejemplares fueron depositados en la Colección de Flora y Fauna Profesor Patricio Sánchez, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile.

Para las especies que se contaba con información suficiente, se describe el tipo de hábitat que ocupan y su distribución geográfica según Seki (1974) y Robinson (1975). Se denominaron endémicas aquellas especies restringidas al sur de Chile y Argentina, a veces presentes en islas Juan Fernández y Malvinas. Las especies con distribución bipolar se encuentran en la región circumboreal y disjuntas en el sur de Sudamérica y/o Nueva Zelanda. Las especies con disyunción gondwánica incluyen en sus rangos de distribución el sur de Chile, Patagonia occidental, Nueva Zelanda, Tasmania y sudeste australiano, extendiéndose en algunos casos a África, Madagascar y Nueva Guinea. Un subgrupo de estas últimas, denominado gondwánico-neotropical, se extiende además a los Andes del norte, Centroamérica, Guyana o Brasil oriental. Las especies circumantárticas se distribuyen preferentemente en las islas subantárticas y no extienden sus rangos más allá de la zona templada. Las especies cosmopolitas viven en todo el planeta sin un patrón de distribución claro.

Analizando las distribuciones geográficas de 76 especies se identificó 38 taxa endémicos, 21 con disyunción gondwánica, nueve de las cuales tienen incursiones neotropicales más extensas, siete bipolares, siete cosmopolitas y tres circumantárticas (Fig. 1). En consecuencia, 50% de los musgos de la zona estudiada es endémico del cono sur de América, confirmando lo registrado por Seki (1974) en Aisén (55,2%) y Villagrán *et al.* (2003) en Chiloé (52%). Cabe destacar que tres de las especies endémicas (*Acroschisma wilsonii*, *Dendroligotrichum dendroides* ssp. *dendroides* y *Pentastichella pentasticha*) tienen discontinuidades distribucionales con el sur del Perú.

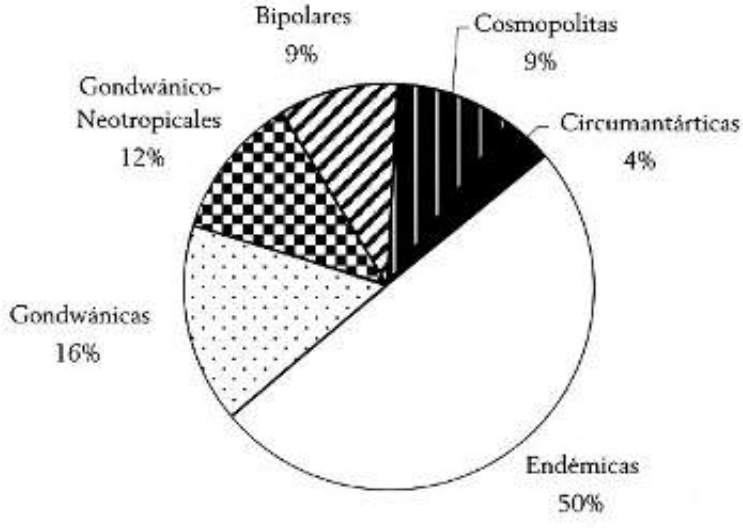


Figura 1. Distribución geográfica de 76 especies de musgos presentes en la Cordillera de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue, X Región, Chile.

Agradecimientos

Antes que todo quisiera agradecer a la Dra. Carolina Villagrán por haber abierto mis ojos hacia el hermoso mundo de las briófitas. A la Dra. Cecilia Smith por su constante apoyo en la realización de este trabajo, por su paciencia y por la revisión del manuscrito. A Ana María Abarzúa y Yeri Miranda, por las colecciones de los sectores Llico y la Catrihuala. A la señora Elizabeth Barrera del Museo Nacional de Historia Natural por su desinteresada ayuda y a Nicolás García por su ayuda en la identificación de algunos grupos. Este estudio fue financiado en su etapa de terreno por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), Proyecto FC49.

Anexo 1.
Catálogo de musgos de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue

Achrophyllum crassirete (Matteri) Matteri (Hookeriaceae)
Namun Lahual, comuna San Juan de la Costa; Osorno, en bosque mixto a 350-400 m (todas las altitudes en msnm) Clave: JL 313. Provincia de Llanquihue. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m. En bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25418, SGO 25435, SGO 25440. Se encuentra en el suelo de bosques mixtos poco perturbados, en sitios sombríos, y a orillas de cursos de agua. Poco frecuente en la zona estudiada. Especie endémica.

Achrophyllum magellanicum Besch. (Hookeriaceae)
Provincia de Llanquihue. Alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m. En bosque de *Nothofagus* a lo largo de arroyo, SGO 25481. Suele crecer en sitios más expuestos y menos húmedos que la anterior. Especie endémica (Foto 3, Cuadernillo 2).

Achrophyllum sp. (Hookeriaceae)
Queule alto, en bosque mixto, JL 447b. Iñi Pulli, comuna de San José de la Mariquina en bosque mixto, 500 m. JL 499a, JL 496a.

Acrocladium auriculatum (Mont.) Mitt. (Amblystegiaceae)
En corteza de gran árbol de alerce (*Fitzroya cupressoides*). En la cima de la cordillera de la Carpa, provincia de Osorno, X Región, ca. 950 m. SGO 83942. Especie poco abundante en la zona. Suele crecer en el suelo húmedo del bosque, a veces epífito y sobre troncos caídos en putrefacción. También en sitios más expuestos en borde de turberas. Abundante en los bosques caducifolios de Tierra del Fuego. Especie endémica.

Acroschisma wilsonii (Hook.f.) Jaeg. (Andreaeaceae)
Provincia de Llanquihue, X Región. A lo largo del camino de Frutillar a Tegualda, ca. 150 m. En sitio abierto entre tocones dispersos de *Nothofagus obliqua*, SGO 25389. Especie endémica de los bosques de austro Sudamérica, disyunta con el Perú (Seki, 1974).

Ancistrodes genuflexa (C. Müll.) Crosby (Meteoriaceae)
Coihuería en la Catrihuala, JL 258. Namun Lahual, en bosque mixto (350-400 m). JL 304. Ladera este de cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 210 m. En bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25407, SGO 25417. Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m. En bosque mixto, SGO 25501. Provincia de Llanquihue. Alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m. En bosque de *Nothofagus* a lo largo de pequeño río, SGO 25478. Especie abundante en la Cordillera de la Costa. Suele crecer en cortes húmedos de senderos, en suelo y troncos podridos en el interior del bosque. Especie endémica.

Andreaea acutifolia Hook.f. y Wils. (Andreaeaceae)
A lo largo del camino de Frutillar a Tegualda, ca. 150 m. En sitio abierto entre tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25390. Especie circumantártica.

Bartramia halleriana Hedw. (Bartramiaceae)
Coihuería en la Catrihuala, provincia de Osorno en el suelo del bosque, JL 247. Catrihuala alta JL 177, JL 191, JL 180. Especie colectada sólo en la zona de la Catrihuala. Se hallaron plantas robustas y fértiles en el suelo del bosque, en la base de los árboles o sobre rocas húmedas. Especie bipolar.

Bartramia sp. (Bartramiaceae)
Iñi Pulli, comuna San José de la Mariquina, en bosque mixto, 500 m. JL 484.

Brachythecium albicans (Hedw.) Schimp. (Brachytheciaceae)
Epífito sobre los árboles, coihuería en la Catrihuala, provincia de Osorno; JL 236, JL 277b. Epífita sobre troncos y ramas, ocasionalmente sobre rocas o en el suelo del bosque. Especie endémica

Brachytecium sp. (Brachytheciaceae)
Coihuería en la Catrihuala, JL 263a.

Breutelia dumosa Mitt. (Bartramiaceae)
Catrihuala, en coihuería, JL 52, JL 235. Namun Lahual, entre 500 y 700 m. JL 284. En la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m. En bosque de alerce, SGO 25471. Cordillera Pelada, SGO 88850. Especie abundante, especialmente en las zonas altas de las cordilleras, sobre 500 m. Crece en el suelo del bosque y sobre troncos podridos. Especie endémica.

Breutelia subplicata Broth. (Bartramiaceae)
En camino entre Maicolpi y Huellelhue, JL 73. Catrihuala, en coihuería, JL 245a, JL 261, JL 266. Crece sobre rocas húmedas a orillas de cursos de agua y en el suelo del bosque. Especie endémica del sur de Chile e isla Más Afuera.

Bryum argenteum Hedw. (Bryaceae)
Catrihuala, coihuería, JL 260. Llico bajo, JL 109c. Alerzal quemado, Llico, JL 137a. San Juan, provincia de Valdivia, SGO 84061. Crece en zonas expuestas en el suelo o sobre rocas, formando conspicuas colonias blanco grisáceas. Especie cosmopolita.

Bryum billardieri Schwaegr. (Bryaceae)
Llico bajo, JL 109d. Propia de sitios perturbados y abiertos. Generalmente sobre rocas.

Calyptopogon mnioides (Schwaegr.) Broth. (Pottiaceae)
A lo largo del camino de Frutillar a Tegualda, ca. 150 m. En sitio abierto entre tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25394. Hábito epifito sobre matorrales en sitios abiertos del bosque. A veces sobre rocas húmedas. Especie con disyunción gondwánica.

Calyptrochaeta odontoloma (Dus. ex Matteri) Matteri (Hookeriaceae)
Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m. En bosque

mixto de *Nothofagus*, SGO 25439. Especie poco frecuente que suele vivir en el interior del bosque cerca de los cursos de agua.

Camptodontium cryptodon (Mont.) Reim. (Dicranaceae)
Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda (ca. 210 m). SGO 25397. Pequeñísimo musgo que forma céspedes en las bases de los árboles o sobre troncos caídos, en el interior del bosque y también en turberas. Especie endémica.

Campylopus chilensis DeNot. (Dicranaceae)
Camino Maicolpi-Huellelhue, JL 38. Catrihuala alta, JL 161. En la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m. En bosque de alerce, SGO 25449. Provincia de Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 81113. Plantas de hasta 10 cm de talla. Crece en bosques poco perturbados, en el suelo o sobre troncos caídos, en sitios húmedos. También asociado a turberas de *Sphagnum* spp. Especie endémica.

Campylopus clavatus (R. Brown) Wils. y Hook.f. (Dicranaceae)
Iñi Pulli, comuna San José de la Mariquina, 500 m. JL 482. Queule, en hualve dominado por Mirtáceas, JL 419. Provincia de Valdivia, X Región, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), ca. de 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *N. obliqua*; ca. 10 m SGO 31146, SGO 31150. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda ca. 210 m. En bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25420. En la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda, ca. 800-870 m. En bosque de alerce, SGO 25442, SGO 25451. Abundante en el suelo del bosque. Forma colonias densas, a veces en los márgenes del bosque. Especie gondwánica-neotropical.

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. (Dicranaceae)
Camino Maicolpi-Huellelhue, JL 11, JL 12. Alerzal quemado en Llico, JL 143, JL 140. Llico bajo, JL 91. Río Colún, 5 m. JL 525a ,JL 501, JL 526b. Namun Lahual, 350-420 m, JL 321, JL 322. Namun Lahual, 420-500 m, JL 295. Lagunas Gemelas, JL 533. Queule, en hualve dominado por Mirtáceas, JL 431. Llico bajo, bosque de olivillo costero, JL 123. San José de la Mariquina, en bosque de robles, JL 569. Queule alto, bosque mixto, JL 445. En coihuería, la Catrihuala, JL 237b. Fundo Purísima y alrededores, ca. 20 km al sur de Valdivia. En bosque de *Nothofagus dombeyi*, ca. 100 m, SGO 31100. A lo largo del camino de Frutillar a Tegualda, ca. 150 m. En sitio abierto entre tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25395. Especie muy abundante en sitios abiertos o en claros dentro del bosque, o sobre las bases de los troncos, a veces en pantanos litorales. Especie cosmopolita.

Campylopus sp. (Dicranaceae)
Camino al alerzal quemado de Llico, JL 217. Namun Lahual, San Juan de la Costa, 420-500 m, JL 298. Quebrada Mississipi, San José de la Mariquina, en terreno abierto a orillas del camino ripiado, JL 468. Lagunas Gemelas, JL 543a.

Catagoniopsis berteroana (Mont.) Broth. (Brachytheciaceae)
Llancacura, Departamento de la Unión, provincia de Valdivia, X Región, SGO 84127. Plantas postradas, verde amarillentas, formando matas densas. Especie endémica del sur de Chile e isla Más a Tierra.

Catagonium nitens (Brid.) Card. (Phyllogoniaceae)
Llico bajo, JL 109a. Quebrada hotel Mehuín, JL 413. Queule alto, JL 444. Especie frecuente, epífita sobre árboles vivos y sobre troncos y ramas caídas en el interior del bosque. También en cortes húmedos de camino. Especie circumantártica.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. ssp. purpureus (Ditrichaceae)
Alerzal quemado, Llico, JL 145, JL 148. A lo largo del camino de Frutillar a Tegualda, ca. 150 m. En sitio abierto entre tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25393. Frecuente en sitios perturbados. Forma densas colonias en suelos expuestos y frecuentemente se encuentran estados reproductivos. Especie cosmopolita.

Ceratodon purpureus ssp. *convolutus* (Reich.) Burley (Ditrichaceae)
En ruta entre Ñapico y Fresia; ca. 100 m. SGO 25486. Especie cosmopolita.

Cratoneuron filicinum (Hedw.) Roth. (Amblystegiaceae)
Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 84139. Especie poco abundante generalmente asociada a caídas de agua, creciendo sobre rocas. Especie bipolar.

Dendrocryphaea gorveana (Mont.) Par. y Schimp. (Cryphaeaceae)
Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m, en bosque mixto, SGO 25496, SGO 25495. Especie endémica.

Dendroligotrichum dendroides ssp. *dendroides* (Hedw.) Broth. (Polytrichaceae)
Coihuería, la Catrihuala, JL 49, JL 47. Catrihuala alta, JL 164. Subida al alerzal quemado, Llico, JL 200. Namun Lahual, 350-420 m. JL 307. Queule alto, bosque mixto JL 448, JL 446. En bosque mixto ribera norte del río Colún, JL 530. Iñi Pulli, 500 m. JL 495, JL 492b. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda ca. 210 m. En bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25429. Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 84196. Creciendo en el suelo, aislados o formando densas poblaciones en sitios húmedos dentro del bosque. Es la especie de mayor talla que se puede encontrar en la zona de estudio, llegando a medir hasta 30 cm de altura. Subespecie endémica del sur de Sudamérica (y sur de Perú), mientras que la ssp. microdendron vive en Nueva Zelanda (Foto 4, Cuadernillo 2).

Dicranella hookeri (C. Müll.) Card. (Dicranaceae)
Provincia de Valdivia, fundo Purísima y alrededores, ca. 20 km al Sur de Valdivia. En bosque de *N. dombeyi*, ca. 100 m. SGO 31097. Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 84247. Especie común sobre rocas a orillas de los arroyos o incluso casi sumergidas, en sitios iluminados. Especie circumantártica.

Dicranoloma aff. *robustum* (Dicranaceae)
Subiendo a alerzal quemado, Llico, JL 222. Catrihuala, en coihuería, JL 248. Namun Lahual, 350-420 m. JL 330. La Barra del río Bueno, JL 353. Ribera norte del río Chaihuín, cercano a Reserva Nacional Valdivia, JL 561, JL 571.

Dicranoloma aff. *imponens* (Dicranaceae)
Camino entre Maicolpi y Huellelhue, JL 53, JL 79.

Dicranoloma billardieri (Brid.) Par. (Dicranaceae)
Catrihuala alta, JL 160. Namun Lahual, 420-500 m, JL 292. Lagunas Gemelas, JL 543b. En la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda, ca. 800-870 m. En bosque de alerce, SGO 25446. Provincia de Valdivia, La Unión, cordillera del Alerce, SGO 84203. Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 84205. Prefiere sitios iluminados y expuestos, en el suelo o sobre rocas cubiertas por humus, en los claros del bosque. Forma colonias de un color amarillo opaco. Especie gondwánica-neotropical (Foto 5, Cuadernillo 2).

Dicranoloma imponens (Mont.) Ren. (Dicranaceae)
Camino entre Maicolpi y Huellelhue, JL 80. Alerzal Llico, JL 116. Namun Lahual, 350-420 m, JL 301, JL 305. Iñi Pulli, JL 449. Crece en sitios muy húmedos y expuestos, sobre rocas o en el suelo, en claros de bosques con muy poca intervención antrópica (Foto 6, Cuadernillo 2).

Dicranoloma menziesii (Tayl.) Par. (Dicranaceae)
La Barra del río Bueno, JL 352. La Barra, en bosque de Mirtáceas, JL 383. Río Chaihuín, ribera norte, cercano a la Reserva Nacional Valdivia, JL 558. Especie con disyunción gondwánica.

Dicranoloma perremotifolium (Dus.) Card. (Dicranaceae)
Camino entre Maicolpi y Huellelhue, JL 67.

Dicranoloma robustum (Hook.f. y Wils.) Par. var. *robustum* (Dicranaceae)
Camino de Maicolpue a Huellelhue, JL 29. Coihuería, la Catrihuala, JL 224. Catrihuala alta, JL 159. Namun Lahual, 500-700 m, JL 279. Iñi Pulli, 500 m, JL 485. En la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda, ca. 800-870 m. En bosque de alerce, SGO 25456, SGO 25457. Es la más conspicua de las especies de *Dicranoloma*, muy frecuente en suelo de bosques poco perturbados. Ocasionalmente crece epífito en los troncos. Forma colonias exuberantes de color verde amarillo brillante. Especie con disyunción gondwánica (Foto 7, Cuadernillo 2).

Dicranoloma robustum var. *longisetaceum* Herz. (Dicranaceae)
Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 84231, SGO 84232.

Ditrichum difficile (Duby) Fleisch. (Ditrichaceae)
Camino entre Maicolpi y Huellelhue, JL 27, JL 66. Catrihuala Alta, JL 174, JL 187. Subida al alerzal quemado, Llico, JL 206. Catrihuala, coihuería, JL 244. La Barra del río Bueno, JL 350. La Barra de río Bueno, playa de arena al sur de la desembocadura, JL 359b. Queule alto, JL 442, JL 447a. Iñi Pulli, JL 450. Iñi Pulli, 500 m, JL 486-B, JL 491, JL 494b, JL 496b, JL 499b. Río Colún, ribera norte, JL 515b, JL 529. San José de la Mariquina, JL 570. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25421. Especie muy abundante en sitios expuestos a orillas de caminos o en el interior del bosque, siempre en sitios luminosos, formando colonias cespitosas. Especie gondwánica-neotropical.

Eucamptodon perichaetialis (Mont.) Mont. (Dicnemonaceae)
Coihuería en la Catrihuala, JL 237a. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25396. Provincia de

Llanquihue. Alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m, en bosque húmedo de *Nothofagus* a lo largo de pequeño río, SGO 25482. Especie generalmente epífita sobre troncos de árboles y arbustos en bosque abierto. Especie endémica del sur de Chile e islas Juan Fernández (Foto 8, Cuadernillo 2).

Eurhynchiella acanthophylla (Mont.) Fleisch. (Brachytheciaceae)
Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25415.

Fissidens asplenioides Hedw. (Fissidentaceae)
Camino Maicolpi-Huellelhue, en bosque mixto, JL 15, JL 55. Llico bajo, JL 89. La Barra, río Bueno, JL 349. La Barra del río Bueno, bosque de Mirtáceas, JL 368b. Río Queule, hualve dominado por Mirtáceas, JL 420b. Río Chaihuín, cercano a Reserva Nacional Valdivia, ribera norte, bosque mixto, JL 556. San José de la Mariquina, JL 580. Especie muy común, sobre todo en cortes húmedos de caminos y epífita sobre las bases de troncos en el interior del bosque. Especie cosmopolita.

Funaria hygrometrica Hedw. (Funariaceae)
Subiendo al alerzal quemado, río Llico, JL 215b. Llico bajo, JL 109b. San Juan, Provincia de Valdivia, X Región, SGO 84300. Generalmente asociada a la proximidad humana en ambientes perturbados. Es difícil de encontrar en los bosques prístinos de la Cordillera de la Costa. Crece asociada con otras especies de musgos como *Oligotrichum canaliculatum* y *Ditrichum difficile*. Especie cosmopolita.

Glyphothecium gracile (Hampe.) Broth. (Ptychomniaceae)
Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25398, SGO 25410.

Hygroamblystegium fuegianum (Besch.) Reim. (Amblystegiaceae)
A lo largo del camino entre Frutillar y Tegualda, ca. 150 m. En sitio abierto con tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25473. Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m, en bosque mixto, SGO 25497, SGO 25498. Endémico del sur de Sudamérica e islas Malvinas.

Hypnodendron microstictum Mitt. (Hypnodendraceae)
La Barra del río Bueno, en bosque de Mirtáceas, JL 366b, JL 367, JL 378b. La Barra del río Bueno, bosque de olivillos, JL 393, JL 396. Río Queule, en hualve de Mirtáceas, JL 420c, JL 423, JL 424. Queule alto, bosque mixto, JL 441a. Mississipi, quebrada junto al camino ripiado, JL 467, JL 470, JL 472. A lo largo del camino entre Frutillar y Tegualda, ca. 150 m. en sitio abierto con tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25474. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m. en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25428, SGO 25433. Especie muy frecuente en el suelo del bosque, en sitios húmedos y protegidos, ocasionalmente en cavernas húmedas del litoral boscoso o en hualves poco luminosos. Especie endémica de Chile e islas Juan Fernández (Foto 9, Cuadernillo 2).

Hypnum chrysogaster C. Müll. (Hypnaceae)
En camino de Maicolpue a río Huellelhue, JL 16, JL 22, JL 41. Bosque costero de *Aextoxicon*, Llico bajo, JL 121. Namun Lahual, 350-420 m, JL 310. La Barra del río Bueno,

JL 334. Iñi Pulli, 500 m, JL 490. Río Colún, ribera norte, cerca de su desembocadura, JL 506, JL 531a. Lagunas Gemelas, JL 551. San José de la Mariquina, JL 563. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25423. Comúnmente creciendo epífita sobre troncos vivos o caídos. Hábito dendroide postrado, a veces colgante, de color dorado brillante. Especie con disyunción gondwánica.

Hypnum cupressiforme Hedw. *var. mossmanianum* (C. Müll) Ando (Hypnaceae)
Provincia de Valdivia, X Región, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), cerca de 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *Nothofagus obliqua*; ca. 10 m. SGO 31137, SGO 31139, SGO 31138.

Hypnum skottsbergii Ando (Hypnaceae)
En bosque mixto, ribera norte del río Chaihuín, cercano a la Reserva Nacional Valdivia, JL 560. Crece sobre troncos caídos en bosques abiertos de *Nothofagus*, o sobre las bases de los troncos. Especie endémica.

Hypopterygium arbuscula Brid. (Hypopterygiaceae)
En camino de Maicolpi a Huellelhue, JL 7, JL 31. Llico bajo, JL 94. Catrihuala alta, JL 181. La Barra del río Bueno, bosque de mirtáceas, JL 366, JL 380. Lagunas gemelas, JL 544b. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25437. La Unión, cordillera del Alerce, Valdivia, SGO 84420. Frecuente en el suelo muy húmedo del bosque, formando verdaderos bosques en miniatura junto a *H. didyction* y *Dendroligotrichum dendroides*. Especie endémica del sur de Chile e islas Juan Fernández (Foto 10, Cuadernillo 2).

Hypopterygium didictyon C. Müll. (Hypopterygiaceae)
Llancacura, Departamento de La Unión, provincia de Valdivia, X Región, SGO 84356. Especie muy similar a la anterior, pero algo más pequeña. Crece en el mismo ambiente que *H. arbuscula* formando matas densas que trepan por las bases de los troncos. Especie endémica (Foto 11, Cuadernillo 2).

Hypopterygium sp. (Hypopterygiaceae)
San Juan, Valdivia, SGO 84428.

Leptostomum menziesii (Hook.) R. Brown. (Leptostomataceae)
Namun Lahual, bosque mixto entre 500-700 m, JL 280, JL 282b. Esta especie crece en bases de troncos o en cisuras húmedas de rocas, formando céspedes laxos. Especie endémica del sur de Chile e islas Juan Fernández.

Leptotheca gaudichaudii Schwaegr. (Aulacomniaceae)
Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque de alerce, SGO 25448. En zonas húmedas en el interior del bosque, ya sea sobre rocas sombrías o en la base de los troncos. Especie con disyunción gondwánica.

Lepyrodon hexastichus (Mont.) Wijk y Marg. (Lepyrodontaceae)
Namun Lahual, entre 350-420, JL 326. La Barra del río Bueno, playa de arena, JL 359a. Río Colún, ribera norte, en corte de camino dentro del bosque, JL 527a

provincia de Valdivia, X Región, fundo Purisima y alrededores, ca. 20 km al sur de Valdivia. En bosque húmedo de *N. dombeyi*, ca. 100 m. SGO 31083. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25399. Provincia de Osorno, X Región, entre Río Negro y Riachuelo. En bosque mixto junto a pradera artificial; ca. 150 m, SGO 31068. Hermosas plantas que crecen sobre troncos caídos o epífitos en la base de los troncos y en ramas gruesas, formando tapices ásperos, en bosques con escasa intervención humana. Especie endémica.

Lepyrodon lagurus (Hook.f.) Mitt. (Lepyrodontaceae)
Cordillera Pelada, SGO 84445. Especie menos restringida que la anterior en cuanto a su hábitat. Puede crecer tanto dentro del bosque como en zonas más abiertas, sobre corteza o troncos caídos. Ocasionalmente en fisuras de rocas. Especie con disyunción gondwánica.

Lopidium concinnum (Hook.f.) Wils. (Hypopterygiaceae)
La Barra del rio Bueno, bosque mixto, JL 355. En hualve de Mirtáceas, río Queule, JL 420a, JL 421. Mississipi, hualve a un costado del camino ripiado, JL 456a. Río Chaihuin, ribera norte, cercano a la Reserva Nacional Valdivia, JL 559. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25416. Especie típica de bosque poco perturbado, generalmente epífito aunque también crece sobre troncos caídos o en cortes húmedos de senderos en el interior del bosque. Especie con disyunción gondwánica (Foto 12, Cuadernillo 2).

Macrocoma gracillima (Besch.) Vitt. (Orthotrichaceae)
Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque de alerce, SGO 25459. Plantas generalmente epífitas. Especie endémica.

Macromitrium microcarpum C. Müll (Orthotrichaceae)
Playa de arena, ribera sur río Bueno, la Barra, JL 360. Quebrada hotel Mehuín, JL 414. Lagunas Gemelas, JL 534, JL 537, JL 552. Especie asociada a zonas costeras, bordes litorales de bosques de Aextoxicon, creciendo sobre rocas o en la base de los troncos.

Neckera scabridens C. Müll. (Neckeraceae)
Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25401. Provincia de Llanquihue. Alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m, en bosque húmedo de *Nothofagus* a lo largo de estero, SGO 25476. Conspicuo musgo epífito. Crece a media altura (100-300 m) en bosques mixtos o de *Nothofagus*. Especie endémica.

Notoligotrichum angulatum (Card. y Broth.) G.L. Smith (Polytrichaceae)
A orillas del camino de Maicolpue a Huellelhue, JL 51b, JL 62b. Catrihuala alta, JL 154. La Catrihuala, coihueria, JL 271, JL 277a.

Oligotrichum canaliculatum (Hook.f. y Arnott) Mitt. (Polytrichaceae)
Camino Maicolpi- Huellelhue, JL 81. Catrihuala, coihueria , JL 51-a. Catrihuala alta, JL 190. Subida al alerzal quemado, Llico, JL 215-a. Iñi Pulli, JL 452, JL 453. Iñi Pulli, 500 m, JL 492-a, JL 494-a. Río Colún, en el bosque, ribera norte, JL 515-a, JL 526-a,

JL 531b. Provincia de Valdivia, X Región, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), ca. de 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *Nothofagus obliqua*; ca. 10 m, SGO 31147. Musgo solitario, prefiere zonas expuestas y luminosas dentro del bosque o a orillas de camino. Común en la zona de estudio. Especie endémica del sur de Chile e islas Juan Fernández.

Pentastichella pentasticha (Mont.) C. Müll (Orthotrichaceae)
En suelo de monte abierto, entre Maicolpi y Huellelhue, JL 3. Catrihuala alta, JL 193. Coihuería en la Catrihuala, JL 241, JL 252, JL 272. Namun Lahual, entre 500-700 m, JL 282-a. La Barra del río Bueno, JL 335, JL 343. Provincia de Valdivia, fundo Purísima y alrededores, ca. 20 km al sur de Valdivia. En bosque húmedo de *N. dombeyi* , ca. 100 m, SGO 31081. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m, en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25409. Provincia de Osorno, entre Río Negro y Riachuelo. En bosque mixto junto a pradera artificial; ca. 150 m, SGO 31056. Se encuentra formando céspedes en zonas abiertas para el pastoreo, a orillas de lagunas, ocasionalmente dentro del bosque, a veces en el suelo, subiendo tímidamente a los troncos por su base o epífito a gran altura. Especie endémica del sur de Sudamérica, también en el sur de Perú e islas Juan Fernández (Foto 13, Cuadernillo 2).

Pohlia wahlenbergii (Web. y Mohr.) Andrews var. *wahlenbergii* (Bryaceae)
(como *Pohlia albicans*) Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 84139. Musgo de ambientes palustres, junto a ríos y arroyos. Especie bipolar.

Polytrichadelphus magellanicus (Hedw.) Mitt. (Polytrichaceae)
Catrihuala alta, JL 155. Namun Lahual, entre 500-700 m, JL 285. Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque de alerce, SGO 25467, SGO 25464, SGO 25443, SGO 25465, SGO 25466. Especialmente conspicua en estados reproductivos, bastante común en el suelo del bosque de alerce y sobre sustratos rocosos húmedos. Especie con disyunción gondwánica.

Polytrichastrum longisetum (Sw. ex Brid.) Smith (Polytrichaceae)
En cerros ribera norte río Huellelhue, JL 23. Catrihuala alta, JL 178, JL 188. Catrihuala, coihuería, JL 269. Ribera norte río Colún en turbera de *Sphagnum magellanicum*, JL 521b. Especie de turbera poco frecuente, generalmente asociada a vegetación palustre, en el suelo inundado. Especie bipolar (Foto 14, Cuadernillo 2).

Polytrichum juniperinum Hedw. var. *juniperinum* (Polytrichaceae)
Alerzal quemado, río Llico, JL 141. En sitios expuestos y degradados. Forma colonias exuberantes, pero pequeñas. Especie cosmopolita.

Porothamnium arbusculans (C. Müll.) Flesich. (Neckeraceae)
Llico bajo, JL 93, JL 106. Llico bajo, bosque de olivillo costero, JL 120. Río Llico, alerzal quemado, JL 138. Namun Lahual, entre 420-500 m, JL 297. Namun Lahual, entre 350-420 m, JL 314. La Barra del río Bueno, en cuevas del litoral rocoso inmediatamente al sur de la desembocadura, camino a lobería, JL 401. Río Colún, ribera norte, 518. Lagunas Gemelas, JL 545. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25438. Provincia de Valdivia, fundo Purísima y alrededores, ca. 20 km al sur de Valdivia. En bosque húmedo de *Nothofagus*

dombeyi, ca. 100 m, SGO 31095, SGO 31094, SGO 31093. Especie frecuente en la zona de estudio. Las plantas son generalmente grandes, dendroides y laxas. Crece en el suelo del bosque junto a *Dendroligotrichum dendroides* e *Hypopterigium* spp. y sobre rocas húmedas y sombrías. Especie endémica del centro-sur de Chile e islas Juan Fernández (Foto 15, Cuadernillo 2).

Porothamnium panduraefolium (C. Müll.) Flesich. (Neckeraceae)
Llico bajo, bosque olivillo costero, JL 118, JL 133. En bosque de Mirtáceas, la Barra del río Bueno, JL 370. La Barra, bosque de olivillos, río Bueno, JL 388. Río Colún, ribera norte, JL 517. Provincia de Osorno, entre Río Negro y Riachuelo. En bosque mixto junto a pradera artificial; ca. 150, SGO 31048B. Crece en el interior del bosque, en ambiente similar a la especie anterior. Especie endémica.

Porothamnium valdiviae (C. Müll.) Flesich. (Neckeraceae)
Quebrada atrás del hotel Mehuín, a orillas del arroyo, JL 417. Queule alto, bosque mixto, JL 441b. Provincia de Valdivia, X Región, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), casi 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *Nothofagus obliqua*; ca. 10 m, SGO 31129, SGO 31120. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25425. Provincia de Llanquihue, alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m en bosque de *Nothofagus* a lo largo de arroyo, SGO 25484. Provincia de Osorno, entre Río Negro y Riachuelo. En bosque mixto junto a pradera artificial; ca. 150 m, SGO 31048a. Muy similar al anterior, pero mucho más escaso en el suelo del bosque, en sitios muy húmedos, a orillas de arroyos en lugares sombríos. Especie endémica del sur de América e islas Juan Fernández.

Pseudocrossidium crinitum (Schultz) Zand. (Pottiaceae)
Provincia de Valdivia, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), cerca de 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *N. obliqua*; ca. 10 m, SGO 31131, SGO 31112. Forma céspedes altos y laxos en suelos húmedos al interior del bosque.

Pseudoleskea chilensis (Lor.) Ochyra (Leskeaceae)
Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m en bosque mixto, SGO 25500. Forma tapices en las cortezas de los árboles.

Ptychomnion aff. *ptychocarpon* (Ptychomniaceae)
Catrihuala, coihuería, JL 239.

Ptychomnion cygnisetum (C. Müll.) Kindb. (Ptychomniaceae)
Llico bajo, JL 105. Alerzal quemado, Llico, JL 138. Catrihuala alta, JL 158, JL 182. Subida al alerzal quemado, Llico, JL 214. Namun Lahual, entre 500-700 m, JL 283. Namun Lahual, entre 350-420 m, JL 299. La Barra del río Bueno, JL 333. La Barra, bosque de Mirtáceas, JL 374, JL 368-a. Río Colún, ribera norte, JL 507-a, JL 510. Lagunas gemelas, JL 544b. Río Chaihuín, ribera norte, cercano a la Reserva Nacional Valdivia, JL 553. San Juan, provincia de Valdivia, SGO 84611. Chamil, Valdivia, SGO 101918. Crece en el suelo del bosque formando extensas carpetas en sitios húmedos, o en forma epífita. Menos frecuente en sitios expuestos. Especie endémica (Foto 16, Cuadernillo 2).

Ptychomnion ptychocarpon (Schwaegr.) Mitt. (Ptychomniaceae)
Catrihuala alta, JL 150. Mississipi, hualve a un costado de camino ripiado, JL 462-a. Hualve dominado por Mirtáceas, epífito en luma, JL 426. Provincia de Valdivia, X Región, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), casi 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *N. obliqua*; ca. 10 m SGO 31113, SGO 31115. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25427, SGO 25430, SGO 25432. Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m en bosque mixto, SGO 25490. Especie generalmente epífita, crece formando matas largas que cuelgan de las ramas, casi siempre en las bases de los troncos. Especie endémica del cono sur de Sudamérica e islas Juan Fernández (Foto 17, Cuadernillo 2).

Ptychomnion sp. (Ptychomniaceae)
Llico bajo, JL 100.

Pyrrhobryum mnioides (Hook.f.) Manuel (Rhizogoniaceae)
En el suelo del bosque, camino desde Maicolpi a Huellelhue, JL 1, JL 8, JL 14, JL 28, JL 37, JL 40, JL 56. Namun Lahual, 420-500 m, JL 294. Namun Lahual, 350-420 m, JL 311. La Barra del río Bueno, JL 347. La Barra, bosque de Mirtáceas, JL 379. Mississipi, en quebrada al costado del camino ripiado, JL 471-a, JL 475. San José de la Mariquina, JL 564. Lagunas Gemelas, JL 542. Río Colún, ribera norte, JL 524-a. Llancacura, Departamento de La Unión, provincia de Valdivia, X Región, SGO 89122. Muy frecuente en el suelo del bosque y sobre troncos caídos, formando matas densas y conspicuas, a veces asociado a *Ptychomnion cygnisetum*. Especie con disyunción gondwánica-neotropical (Foto 18, Cuadernillo 2).

Racomitrium crispipilum (Tayl.) Jaeg. (Grimmiaceae)
Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m. En bosque de alerce, SGO 25470. A lo largo del camino de Frutillar a Tegualda, ca. 150 m en sitio abierto con tocones dispersos de *N. obliqua*, SGO 25392, SGO 25388. Especie poco abundante. Crece sobre rocas húmedas y expuestas cerca de arroyos y cascadas. Especie gondwánica-neotropical.

Racomitrium didymum (Mont.) Lor. (Grimmiaceae)
Catrihuala alta, JL 179b. La Barra del río Bueno, playa de arena, ribera norte, JL 362. Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque húmedo de alerce, SGO 25472, SGO 25463. Crece en las bases de los troncos o en el suelo del bosque. Especie endémica.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. (Grimmiaceae)
Catrihuala alta, JL 152-a, JL 171, JL 194. Namun Lahual, entre 500 y 700 m, JL278. Especie hallada sobre 500 m en la Cordillera de la Costa. Es la más grande de las especies de su género en la zona de estudio. Forma cojines densos de color blanco-verdoso en el suelo seco y expuesto de los alerzales. Especie bipolar (Foto 19, Cuadernillo 2).

Racomitrium sp. (Grimmiaceae)
En camino de Maicolpi a Huellelhue, JL 26.

Rhacocarpus purpurascens (Brid.) Par. (Hedwigiaceae)
Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque de alerce, SGO 25445. Crece en rocas expuestas y húmedas, sólo en alturas sobre 800 m, formando colonias de color rojizo. Especie gondwánica-neotropical.

Rhaphidorrhynchium callidum (Mont.) Broth. (Sematophyllaceae)
Camino de Maicolpi a Huellelhue, JL 64, JL 65. Namun Lahual, entre 500-700 m, JL 290. En bosque de Aextoxicon, la Barra del río Bueno, JL 387. San Juan, provincia de Valdivia, X Región, SGO 89042. Crece preferentemente sobre troncos caídos o rocas expuestas, en sitios luminosos en el interior del bosque formando tapices suaves. Especie endémica.

Rhaphidorrhynchium scorpirus (Mont.) Broth. (Sematophyllaceae)
Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m, en bosque de alerce, SGO 25461. Osorno, cordillera de la Carpa, SGO 89202. Especie menos frecuente que la anterior. Vive sobre rocas expuestas a orillas del agua. Especie endémica.

Rigodium aff. *brachypodium* (Rigodiaceae)
La Barra del río Bueno, JL 342. En bosque de olivillos, Barra del rio Bueno, JL 387. Queule alto, JL 434. Mississipi, quebrada a orillas del camino, JL 476. Río Colún, ribera norte, JL 503b. Crece dentro del bosque, en el suelo húmedo o sobre rocas. Forma matas rastreras, a veces erectas, de color verde amarillento.

Rigodium aff. *toxarion* (Rigodiaceae)
Río Chaihuín, ribera norte, cercano a la Reserva Nacional Valdivia, JL 555.

Rigodium brachypodium (C. Müll) Paris (Rigodiaceae)
En camino Maicolpi-Huellelhue, JL 58. Catrihuala alta, JL 149. La Barra, bosque de olivillos, JL 392. Provincia de Valdivia, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), casi 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *N. obliqua*; ca. 10 m, SGO 31107. Crece en el suelo del bosque o sobre troncos podridos, en sitios luminosos. Es la más conspicua de las especies de *Rigodium* de la zona estudiada. Especie endémica del bosque austral e islas Juan Fernández (Foto 20, Cuadernillo 2).

Rigodium implexum Kunz. (Rigodiaceae)
En bosque camino a Huellelhue, JL 7. La Barra del río Bueno, bosque de Mirtáceas, JL 378-a. Iñi Pulli, 500 m, JL 488. Río Colún, ribera norte, JL 504, JL 507b. Suele crecer formando "bolas" no fijadas al sustrato en el suelo de bosques mixtos, a veces en bosques de mirtáceas. Conocido por la gente como "lana del pobre". Más abundante en sitios bajos. Especie endémica.

Rigodium pseudothuidium Dus. (Rigodiaceae)
Llico bajo, JL 99. Subida al alerzal quemado, Llico, JL 213. Namun Lahual, entre 420-500 m, JL 297b. Hualve de Mirtáceas, Queule, JL 429. En bosques, epífita o rastrera sobre troncos caídos o rocas húmedas. Especie endémica (Foto 21, Cuadernillo 2).

Rigodium sp. (Rigodiaceae)
Llico bajo, bosque de olivillo costero, JL 125.

Rigodium toxarion (Schwaegr.) Jaeg. (Rigodiaceae)
Llico bajo, bosque de olivillo costero, JL 129. La Barra del río bueno, playa de arena, ribera norte, JL 358a , JL 372b. La Barra, bosque de olivillo, JL 420d. Mississipi, hualve a un costado del camino ripiado, JL 461-a. Río Colún, ribera norte, JL 524b, JL 527b. Crece a veces epífito sobre los troncos vivos o sobre troncos caídos en el interior del bosque. Abundante en la zona estudiada. Especie gondwánica-neotropical.

Schimperobryum splendidissimum (Mont.) Marg var. *perdentatum* Matteri (Hookeriaceae)
Camino Maicolpi-Huellelhue, JL 32. La Barra del río Bueno, JL 354. Hualve, queule, epífito colgante sobre Mirtáceas, JL 420e. Mississipi, hualve al costado del camino ripiado, 456b. Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m en bosque mixto, SGO 25489, SGO 25502, SGO 25493. Valdivia, La Unión, SGO 84432. Provincia de Llanquihue, X Región. Alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m en bosque de *Nothofagus* a lo largo de pequeño arroyo, SGO 25479. Hábito epífito, colgante, muy conspicuo, color verde brillante, generalmente en los bosques de Mirtáceas u olivillo. Especie endémica del bosque austral e islas Juan Fernández.

Sphagnum acutifolium Ehrh. (Sphagnaceae)
Cordillera Pelada, Chile, SGO 101834.

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. (Sphagnaceae)
Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque de alerce, SGO 25453.

Sphagnum cuspidatum (Ehrh.) Russ. y Warnst. (Sphagnaceae)
En camino Maicolpi-Huellelhue, JL 2a, JL 63a, JL 70. Namun Lahual, 500-700 m, JL 286.

Sphagnum falcatulum Besch. (Sphagnaceae)
Alerzal quemado, Llico, JL 142. Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m, en bosque de alerce, SGO 25460, SGO 25455. Crece semisumergida, formando colonias pequeñas. Especie con disyunción gondwánica (Foto 22, Cuadernillo 2).

Sphagnum fimbriatum Wils. (Sphagnaceae)
Camino Maicolpi-Huellelhue, JL 82. Catrihuala alta, JL 176. Mississipi, hualve, JL 465. Río Colún, rivera norte, JL 521a, JL 520. Crece en los márgenes de las extensas turberas de *S. magellanicum* y en zonas inundadas en márgenes del bosque. Especie bipolar (Foto 23, Cuadernillo 2).

Sphagnum magellanicum Brid. (Sphagnaceae)
Catrihuala, coihuería, JL 251, JL 245b. Cerca de la cumbre del cerro Pavilo, ca. 16 km al oeste de Tegualda, ca. 800-870 m en bosque de alerce, SGO 25450. Esta es la especie más abundante del género en los pantanos de la zona de estudio. Forma montículos en extensas turberas de color blanco rojizo. Especie bipolar (Foto 24, Cuadernillo 2).

Sphagnum miradorense (Sphagnaceae)
Provincia de Valdivia, cordillera Pelada, cerro Mirador, SGO 89204.

Thuidium furfurosum (Hook.f. y Wils.) Jaeg (Thuidiaceae)
Provincia de Osorno, X Región, entre Río Negro y Riachuelo. En bosque mixto junto a pradera artificial; ca. 150 m, SGO 31075. Especie gondwánica-neotropical

Thuidium sp. (Thuidiaceae)
Namun Lahual, 420-500 m, JL 293. La Barra del río Bueno, playa de arena, JL 357. La Barra, río Bueno, bosque de Aextoxicon, JL 390. Mississipi, hualve, JL 461b, JL 466. Río Colún, ribera norte, JL 528. Musgo cespitoso, muy denso, en el suelo del bosque.

Ulota fuegiana Mitt. (Orthotrichaceae)
Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m, en bosque mixto, SGO 25487. Crece formando densos céspedes sobre la corteza de matorrales y árboles del bosque. Especie endémica.

Ulota rufula (Mitt.) Jaeg (Orthotrichaceae)
Alrededores de Machihue, a lo largo del río Llico; ca. 5-10 m en bosque mixto, SGO 25487. Crece epífita o sobre troncos caídos. Especie con disyunción gondwánica.

Weymouthia cochlearifolia (Sw.) Dix. var. *billardieri* (Hampe) Dix. (Meteoriaceae)
Camino Maicolpi-Huellelhue, JL 36b. Mississipi, hualve, JL 454. Queule alto, JL 433. Lagunas Gemelas, JL 547. La Barra, bosque de mirtáceas, JL 382. La Barra, río Bueno, JL 351. Iñi Pulli, 500 m, JL 500. Presenta hábito epífito, colgante, restringida al bosque, abundante en hualves y matorrales pantanosos no tan sombríos. Generalmente asociada a Mirtáceas. Especie con disyunción gondwánica (Foto 25, Cuadernillo 2).

Weymouthia mollis (Hedw.) Broth. (Meteoriaceae)
Camino de Maicolpi a Huellelhue, JL 36-a. Namun Lahual, 350-420 m, JL 319. La Barra del río Bueno, bosque de Mirtáceas, JL 369. Río Queule, hualve, sobre mirtáceas, JL 427. Mississipi, hualve al costado del camino ripiado, JL 455, JL 462b. Río Colún, ribera norte, JL 523. San José de la Mariquina, JL 575. La Unión, cordillera del Alerce, provincia de Valdivia, X Región, SGO 89387. Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda ca. 210 m, en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25412, SGO 25404. Provincia de Llanquihue. Alrededores de Colegual, ca. 20 km al este de Tegualda; ca. 150 m en bosque de *Nothofagus* a lo largo de pequeño arroyo, SGO 25477. Esta especie se puede hallar tanto en bosques mixtos como en bosques de mirtáceas, siempre epífito y colgante de las ramas de los árboles y arbustos. Especie con disyunción gondwánica (Foto 26, Cuadernillo 2).

Zygodon inermis Malta. (Orthotrichaceae)
Ladera este del cerro Pavilo, ca. 16 km al este de Tegualda ca. 210 m en bosque mixto de *Nothofagus*, SGO 25405.

Zygodon intermedius Bruch y Schimp. (Orthotrichaceae)
Provincia de Osorno, X Región, entre Río Negro y Riachuelo. En bosque mixto junto a pradera artificial; ca. 150 m, SGO 31057. Provincia de Valdivia, fundo San Martín (Universidad Austral de Chile), casi 30 km al sur de San José de la Mariquina. En bosque mixto con *N. obliqua*; ca. 10 m SGO 31128. Especie gondwánica-neotropical.

9. Vegetación y diversidad florística en la Cordillera de la Costa de Chile central (34° 44'-35° 50' S)

Vegetation and floristic diversity in the Coastal Range of central Chile (34° 44'-35° 50' S)

JOSÉ SAN MARTÍN

Abstract

The native vegetation of the Coastal Range in the Maule Region (VII Region) is composed of deciduous forests, with dominance by different Nothofagus *species. According to a floristic and physiognomic definition, the following forest types are recognized: hualo (canopy dominant* Nothofagus glauca*), ruil (*N. alessandrii*), roble (*N. obliqua*), rauli (*N. alpina*), and ñirre (*N. antarctica*). The mail plant formation is the Maulino Forest, dominated by hualo. Other native plant formations, dominated by evergreen trees, are canelo (*Drimys winteri*) and Myrtaceae forests (*Myrceugenia exsucca *and* Luma chequen*); coihue forests (*Nothofagus dombeyi*); queule forests (*Gomortega keule*) and riparian shrublands. Floristic surveys in each of these formations recorded 257 native, vascular plant species, out of a total of 287. Some of them reach their northern or southern distributional limits in this zone. Other species have a distributional gap between Fray Jorge forest (30° S), and the Maule region, including* Desfontainia spinosa, Mitraria coccinea, *and* Sarmienta scandens *(=repens). Because of their biogeographical interest, restricted geographic range, and reduced population numbers, the following species deserve major conservation efforts in the region:* Nothofagus alessandrii, Gomortega keule, Pitavia punctata, Berberidopsis corallina, N. glauca. *Rare species are* Citronella mucronata, Myrceugenia pinifolia, Satureja multifolora *and* Scutellaria valdiviana.

Introducción

La Cordillera de la Costa de la región del Maule (34-36° S) es variable en amplitud, presentando un ancho de 100 km a la latitud de Talca, y 20 km en la zona de Cauquenes. Existe un marcado contraste entre ladera occidental y oriental, con desigualdades fisionómicas debido a diferencias en extensión y altitud, así como en amplitud y profundidad de las quebradas. En la vertiente expuesta al Pacífico, las quebradas son profundas con forma de valles que drenan de aguas interiores (Tricart y Börgel, 1967; Mardones, en este volumen). Precisamente estas estrechas quebradas costeras concentran actualmente la mayor diversidad de especies de plantas vasculares nativas, dando origen a hábitats fragmentados que sirven como refugios o centros de acantonamiento de la flora nativa (Foto 28, Cuadernillo 2). Algunos valles pequeños enclaustrados y depresiones sin

salida se han transformado en cuerpos pantanosos como el ciénago, en el área norte de Cauquenes (Tricart y Börgel, 1967). Es frecuente que en los planaltos y pendientes se encuentren vertientes que, aunque de pequeña superficie, son relativamente independientes de las condiciones de sequía estival que caracterizan la región, albergando particulares especies de plantas.

El macroclima (Luebert y Pliscoff, en este volumen) presenta características subhúmedas, con una temperatura media anual de 12,8° C (media mínima = 8,7°; máxima = 19,3° C). Las precipitaciones están concentradas en el invierno, con un promedio anual de 840,4 mm (San Martín y Troncoso, 1993), alcanzando montos mayores en la vertiente occidental y a mayor altitud.

Este capítulo describe la diversidad vegetacional y su espectro florístico en la Cordillera de la Costa de la VII Región (Maule), resaltando las especies de la flora nativa de interés biogeográfico y con problemas de conservación.

9.1. Diversidad vegetacional

En la Cordillera de la Costa se desarrolla una diversidad de tipos vegetacionales, reconocidos en este trabajo como Formaciones Vegetales. Una Formación Vegetal es la expresión fisionómica, o aspecto, de un grupo de plantas, cuya estructura está definida por la forma de crecimiento dominante. La especie dominante de la formación vegetal es la base para una clasificación tipológica de la diversidad de bosques.

Aplicando estas definiciones, la vegetación costera incluye formaciones de bosques, matorrales, praderas litorales y humedales. En este capítulo se considerará sólo la vegetación de bosques y matorrales (mayor detalle en Arroyo *et al.*, en este volumen).

9.1.1. *Formaciones de bosque*

1) Bosques nativos caducifolios

De acuerdo a la especie dominante, estos bosques incluyen a las formaciones de ruil (*Nothofagus alessandrii*), hualo (*N. glauca*), roble (*N. obliqua*), rauli (*N. alpina*) y ñirre (*N. antarctica*).

Bosques de ruil

El bosque de ruil, dominado por *Nothofagus alessandrii* (ruil), se distribuye entre los ríos Mataquito por el norte y Curanilahue por el sur, restringido al margen occidental de la Cordillera de la Costa de la región del Maule, en laderas de exposición sur y altitudes inferiores a 500 m. Esta especie es un endemismo estrecho, es

decir, está restringida a la región del Maule (VII Región). Por su antigüedad dentro del género *Nothofagus* en el hemisferio sur (Romero, 1986b) y sus características morfológicas, *N. alessandrii* tiene un carácter relictual.

Estos bosques se encuentran fuertemente fragmentados debido a la expansión agroforestal, quedando actualmente escasas poblaciones aisladas inmersas en plantaciones de *Pinus radiata* y bosques de *Nothofagus glauca* (Bustamante *et al.*, 1994; Bustamante y Grez, 1995; Bustamante y Castor, 1998; Grez *et al.*, 1998; (Foto 27, Cuadernillo 2). De acuerdo a los lugareños, hace cien años estos bosques cubrían superficies extensas y eran conocidos como ruilares. Los ruilares soportaron una presión antrópica sostenida de extracción de madera para combustible y construcción de viviendas y barcos antes de la introducción de las plantaciones forestales exóticas. Actualmente, es notable el desconocimiento respecto a la especie y las bondades de su madera. Los bosques remanentes no alcanzan los volúmenes necesarios para un aprovechamiento económico rentable. Además, los fragmentos remanentes no son objetos de manejo y se mantienen aislados por plantaciones forestales. Un eventual incendio en las plantaciones aledañas constituye una seria amenaza para estos remanentes.

Los fragmentos de bosques presentan un alto número de especies siempreverdes de carácter mésico con elementos esclerófilos. Se han descrito113 especies de plantas vasculares, reconocidas en la asociación vegetal denominada *Nothofagetum alessandrii* con dos subasociaciones: *Nothofagetum alessandrii Boldetosum* (de hábitats más secos) y otra propia del margen sur de la distribución, *Nothofagetum alessandrii Pernettyetosum* (San Martín *et al.*, 1984; San Martín y Ramírez, 1986). La diversidad florística del bosque de ruil es compartida con la del bosque de hualo (*N. glauca*). Se destacan, por su singularidad y/o rareza en la zona, los arbustos *Scutellaria valdiviana, Satureja multiflora, Senna stipulacea, Adesmia elegans, Eupatorium salvia*, el árbol *Embothrium coccineum*, y la trepadora *Herreria stellata*.

Bosques de hualo

El hualo (*Nothofagus glauca*, Foto 27, Cuadernillo 2), roble maulino, roble blanco, o roble colorado se distribuye tanto en la Cordillera de la Costa como en la región preandina. Por su exuberancia fisionómica y cobertura homogénea en la región del Maule, dio origen al nombre de bosque Maulino (Pisano, 1954; Fuenzalida, 1965a, Foto 28, Cuadernillo 2).

El área de distribución precolonial del bosque de hualo se extendía desde el sur de la Región Metropolitana, Alhué (Donoso, 1995; Rodríguez *et al.*, 1983), a la ribera norte del río Itata, alcanzando su máxima expresión entre los Altos de Licantén y Cauquenes. Por más de 500 años el bosque de hualo ha sido talado como fuente de leña y carbón, madera para construcción de viviendas, exportación y, en el siglo pasado, para la fabricación de los conocidos faluchos del Maule.

En el bosque de hualo se han registrado 130 especies de plantas vasculares. Desde el punto de vista florístico, el bosque ha sido definido por la asociación *Bomareo-Nothofagetum glaucae* (Amigo *et al.*, 2000b), a pesar de un alto número

de especies compartidas con el bosque de ruil. El conjunto florístico incluye elementos siempreverdes de carácter mésico y esclerófilo. La intervención del bosque ha favorecido la expansión de los elementos florísticos xéricos.

Bosques de rauli

La formación bosque de raulí es dominada por *Nothofagus alpina*, en el extremo sur de la distribución del bosque Maulino y al norte del río Itata, ocupando la ladera occidental de la Cordillera de la Costa (San Martín y Doll, 1999; Pollmann, 2001) y la región preandina. En la costa los fragmentos son pequeños, encontrándose a altitudes de 400 a 500 m. Su composición florística incluye 79 especies de plantas vasculares nativas y algunas exóticas, compartidas en parte con el bosque Maulino costero y el bosque de queule. Se trata de fragmentos remanentes, muy degradados, como lo indica la presencia de tocones y elementos esclerófilos. Comparten con los bosques de hualo elementos esclerófilos y mésicos. Con los fragmentos de queule comparten también especies como las mirtáceas arbustivas *Ugni molinae* y *U. candollei*.

Bosques de roble

La formación bosque de roble, definida por la dominancia de *Nothofagus obliqua* var. *obliqua*, roble, hualle o pellín (Vázquez y Rodríguez, 1999), se extiende también a la región preandina, con escasos remanentes en la Depresión Intermedia (San Martín y Troncoso, 1993). Su mejor expresión fisionómica se encuentra en el extremo sur-occidental de la región, en fragmentos pequeños y dispersos en las plantaciones de *Pinus radiata*, entre 300 y 500 m de altitud. La riqueza de especies de plantas vasculares es menor que en otras formaciones, no superando las 50 especies. En su mayor parte son compartidas con rodales de hualo y queule.

Bosques de ñirre

Esta formación, definida por la prevalencia de *Nothofagus antarctica*, está representada por remanentes de avanzadas boreales de la flora austral durante periodos glaciales del Pleistoceno (véase Villagrán y Armesto, en este volumen). Esta formación se encuentra marginalmente en la Cordillera de la Costa, pero más abundante en la región preandina (San Martín *et al.*, 1991b).

Actualmente esta formación se encuentra degradada y presenta escasa cobertura en el área costera, en márgenes de cursos de agua y suelos anegados de exposición EW. Las altitudes de los sitios con ñirre varían entre 150 y 600 m, en la comuna de Chanco y en Cauquenes, encontrándose también individuos aislados 60 km más al norte, en el margen sur del río Purapel, cerca de Constitución (colectas en las áreas de Quebrada Honda y Pantanillo). Esta comunidad presenta una singular composición de especies (San Martín *et al.*, 1986), con

novedades botánicas y biogeográficas, por cuanto se trata de elementos australes que en la zona alcanzan su límite distribucional norte. En este caso se encuentran especies de árboles como *Embotrium coccineum* (notro), *Lomatia ferruginea* (fuinque), *Weinmannia trichosperma* (tineo), los arbustos *Escallonia florida* (sauco cimarrón), *E. leucantha* (siete camisas), *Desfontainia spinosa* (taique), *Rhamnus diffusus* (palo negro), la trepadora *Campsidium valdivianum* (voqui de canasta) y las hierbas *Pinguicula antarctica* (flor de pantano), *Schoenus rhynchosporoides* y *Aster vahlii* (Troncoso y San Martín, 1988).

En los márgenes de cursos de aguas las especies arbóreas *N. dombeyi* (coihue) y *Pitavia punctata* (pitao) comparten el hábitat del ñirre. En el estrato arbustivo, con gran cobertura lo hacen *Gaultheria tenuifolia* y *Griselinia jodinifolia*. Bajo la sombra de estas especies y en suelo húmedo es posible el desarrollo de hierbas como *Pinguicula antarctica*, *Hymenophyllum peltatum* (helecho película) y *Greigia sphacelata* (chupón). También se observa dominancia de ñirre en sitios pantanosos. Aquí se desarrolla un profuso estrato herbáceo con *Schoenus rhynchosporoides*, *Scirpus cernnus* (can can), *Hydrocotyle marchantioides* (tembladerilla) y *Hediotys salzmanni*. Entre los arbustos se encuentran *Escallonia florida* y *E. leucantha*. La formación incluye 82 especies y en términos florísticos se la define como asociación *Scirpo-Nothofagetum antarticae* (San Martín *et al.*, 1986; 1988a, b).

2) Bosques nativos siempreverdes

Bosques de coihue

El bosque dominado por *Nothofagus dombeyi* está restringido a las orillas de los cursos de agua y quebradas en las laderas con exposición sur y planicies entre 500 y 600 m. Se distribuye tanto en la Cordillera de la Costa como en la región preandina, alcanzando mayor representatividad al sur de la VIII Región. En Chile central su distribución costera se extiende desde el río Mataquito al sur, siendo necesaria su colecta en nuevos sitios registrados por el autor. Asimismo, se ha constatado su presencia en la Depresión Intermedia (San Martín y Troncoso, 1993). Su mejor representación actual está en el área de la Reserva Nacional Los Ruiles (véase Arroyo *et al.*, en este volumen).

Bajo el dosel de coihue se han registrado 75 especies de plantas vasculares nativas. Las especies más frecuentemente asociadas son de carácter mésico siempreverdes, incluyendo *Pitania punctata* (pitao o canelillo), *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y *Dasyphyllum diacanthoides* (trevo). Por su posición espacial, este tipo de bosque es importante protector de las cuencas y quebradas.

Bosques de canelo y Mirtáceas

La formación de bosques de canelo *Drimys winteri* (Winteraceae) y Mirtáceas depende de las fuentes de humedad edáfica más que del macroclima. A pesar de su amplia distribución geográfica, tanto en la Cordillera de la Costa como en la

Depresión Intermedia y precordillera andina, se presenta como una formación fragmentada y de extensión restringida, a causa de su dependencia de vertientes o superficialidad de la napa. No se presenta a orillas de cursos de agua permanentes, ni en áreas expuestas a los fríos y salobres vientos marinos (San Martín *et al.*, 1988a; 1992b). Los bosques pantanosos de canelo y Mirtáceas incluyen una alta diversidad de especies siempreverdes, con algunas especies propias de la formación, tales como *Myrceugenia exsucca* (pitra), *Luma chequen* (chequén), *Blepharocalyx cruckshanksii* (temu), e invasores de vegetación circundante favorecidos por fluctuaciones del nivel freático y degradación antrópica. El resultado es una tendencia a la desestructuración de la comunidad original. En ella se han registrado 157 especies vasculares tanto nativas como exóticas.

Un pequeño número de hierbas puede tolerar la sombra permanente de estos rodales pantanosos, como son Pteridófitos y la Bromeliaceae *G. sphacelata*. Además de *D. winteri*, se encuentran frecuentemente las Mirtáceas *L. chequen*, *M. exsucca*, *B. cruckshanksii* y *Myrceugenia revoluta* (lun), arbustos como *Azara serrata* (aromo). Se han registrado también elementos australes como *C. valdivianum*, *G. jodinifolia*, *E. florida* y *E. leucantha*.

Entre las unidades florísticas pantanosas descritas para la zona se encuentran las asociaciones "Myrceugenietum exsuccae" con *Amomyrtus luma*, bosque de pitra con luma, "Myrceugenietum exsuccae" con *L. chequen*, bosque de pitra con chequén, "Temo-Myrceugenietum exsuccae", bosque de pitra con temu, "Pitavio-Myrceugenietum exsuccae", bosque de pitra con pitao (San Martín *et al.*, 1988a).

La aromaticidad del chequén es privilegiada en algunas zonas para su uso en escobas y hornos de barro, así como para la confección de la Cruz de Mayo al finalizar las cosechas agrícolas (San Martín, 1988).

Bosques de queule

Los bosques de *Gomortega keule* (queule) (Foto 29, Cuadernillo 2, Recuadro), Gomortegaceae, y de *N. alessandrii* son los más emblemáticos de la región costera de Chile central. Su distribución natural está limitada a fondos de quebradas y márgenes de cursos de agua del sector occidental de la Cordillera de la Costa, entre 300 y 550 m. Las poblaciones de queule se distribuyen en fragmentos discontinuos. La antigüedad del taxón (Dohlen, 1999) y su carácter endémico de la zona central han determinado la creación de la Reserva Forestal Los Queules (véase Bustamante *et al.*; Arroyo *et al.*, en este volumen). En el bosque de *G. keule* se registran 94 especies de plantas vasculares, principalmente nativas (San Martín y Sánchez, 2000; véase Arroyo *et al.*, en este volumen). Es una formación con cobertura cerrada, que supera el 80% en el dosel superior. Debido a la frecuente regeneración vegetativa del queule a partir de tocones, los individuos crecen agrupados, limitando la entrada de luz al sotobosque. Entre las especies que alcanzan aquí el límite norte de su distribución está *Pseudopanax valdiviensis* (curaco), Araliaceae (San Martín, 1995).

3) Formaciones de matorral

Matorral higrófilo

El matorral higrófilo siempreverde es una formación marginal a cursos de agua como ríos y esteros permanentes. Muestreos realizados en las riberas del río Purapel y Quebrada Honda, comuna de Constitución, y río Curanilahue, comuna de Chanco, registraron 84 y 107 especies vasculares, respectivamente, contribuyendo Quebrada Honda con 94 especies. La alta diversidad florística de los matorrales ribereños indica también un grado de degradación que favorece la colonización por especies herbáceas, muchas de ellas exóticas. Estas especies herbáceas desaparecen cuando los matorrales son invadidos por elementos arbóreos como *N. dombeyi* y trepadoras como *Chusquea quila* (quila) (Gramineae). Las quebradas estrechas son más favorables para el desarrollo de la flora nativa. Contrariamente, si ésta es abierta y el sustrato es arenoso se favorece la invasión de especies exóticas como *Acacia dealbata* (Mimosaceae), especie de aromo que ha alcanzado altas coberturas en las cuencas de algunos ríos y esteros. Esta especie invasora presenta buena regeneración por semillas (dispersadas por vía acuática) y vegetativa, a lo que se agrega la alelopatía del follaje (Reigosa *et al.*, 1984), que contribuyen a su invasibilidad.

Al comparar diferentes sitios ribereños, las especies más frecuentes son *T. stipularis, M. pinifolia* y *M. lanceolata*. Se han reconocido dos grupos de asociaciones vegetales. El primero corresponde a una condición degradada por fuego y pastoreo, invadido por la especie exótica *Rubus ulmifolius* (Rosaceae), con *Cestrum parqui* (palqui) (Solanaceae), y la asociación "Chusqueetum cumingii", matorral de quila. El segundo grupo incluye la asociación "Pitavio-Nothofagetum dombeyi", bosque de *N. dombeyi* (San Martín, 1988; San Martín *et al.*, 2001).

4) Formaciones vegetales exóticas

Además de las masivas plantaciones de pino y eucalipto, se desarrollan en el área matorrales exóticos con dominancia de *Teline monspessulana* (lluvia de oro o retamilla) y *Ulex europaeus* (espinillo europeo), ambos de la familia Papilionaceae y origen europeo. Estos matorrales tienen estructura monoespecífica. Retamilla es invasora de sitios intervenidos y abandonados después de la cosecha de las plantaciones. La alta densidad y altura de crecimiento, por sobre los 2 m, impide la regeneración de especies nativas. Puede alcanzar alta cobertura en sitios plantados y/o reforestados, lo que obliga a un control mecánico y/o químico. Por otro lado, en los fragmentos remanentes de vegetación nativa puede introducirse en claros y caminos o senderos. El matorral de espinillo, localizado en un sector reducido de la Cordillera de la Costa (Chovellén), se establece en suelos de uso agrícola, a orillas de caminos, y en praderas y suelos abandonados.

9.2. Diversidad florística y su estado de conservación

Un total de 287 especies de plantas vasculares (Tabla 1) han sido registradas en el área de estudio (véase Arroyo *et al.*, en este volumen), sobre la base de inventarios florísticos realizados en cada una de las formaciones vegetales descritas (véase Anexo 1).

Los Pteridófitos incluyen 11 familias, 13 géneros y 20 especies de hábito terrestre y epífito, todas nativas y asociadas con ambientes de bosque. Esta relación de dependencia sugiere que los helechos pueden servir de bioindicadores del estado de conservación del bosque costero.

Tabla 1. Número de especies de la flora vascular nativa y exótica en formaciones de bosque y matorrales de la Cordillera de la Costa en la región del Maule (VII Región) y extremo norte de la VIII Región, Chile central.

Grupo taxonómico	Nativas	Introducidas	Total
Pteridophyta	20	-	20
Gymnospermae	2	2	4
Dicotyledoneae	181	27	208
Monocotyledoneae	54	1	55
Total	257	30	287

Entre las especies de epífitas y enredaderas con distribución regional restringida a la Cordillera de la Costa (Tabla 2), algunas presentan un hiato de distribución entre el bosque de Fray Jorge y Talinay (IV Región) y la región del Maule. En este grupo se encuentran *Asplenium dareoides* (Aspleniaceae), *Ctenitis spectabilis* (Aspidiaceae), *Polypodium feuillei* (Polypodiaceae), *Hymenophyllum peltatum* (Hymenophyllaceae), *Griselinea scandens* (Cornaceae) y finalmente *Mitraria coccinea* y *Sarmienta scandens* (Gesneriaceae) (Muñoz y Pisano, 1947; Troncoso *et al.*, 1980).

Polypodium feuillei (hierba del lagarto) es frecuente en los bosques de *N. glauca* tanto andinos como costeros, y también de *N. alessandrii*. En cambio, en la región del Maule *Hymenophyllum peltatum*, *H. plicatum* e *H. pectinatum* y *Asplenium dareoides* están restringidos a los bosques de la Cordillera de la Costa, particularmente los fragmentos de *G. keule*.

Es necesario destacar, dentro del espectro florístico, algunas especies citadas en la literatura, pero que no han sido colectadas nuevamente en la zona, como *Tetraglochin alatum* citada para la zona de Cauquenes (Rothmaler, 1939) y *Leptocarpha rivularis* para el río Mataquito (Rivera, 1902). Definitivamente desaparecidas del área están *Adesmia arborea* y *Senna candolleana*. Finalmente, *Hymenophyllum fuciforme* no ha sido colectada en la VII Región, zona que se señala como su límite norte de distribución (Rodríguez, 1995; Baeza *et al.*, 1998).

Tabla 2. Taxa de plantas vasculares nativas en formaciones de bosque y matorral con distribución restringida a la Cordillera de la Costa en la región del Maule (VII) y extremo norte de la VIII Región (Chile central).

Taxón	Familia
Árboles	
Amomyrtus luma	Myrtaceae
Gomortega keule	Gomortegaceae
Griselinia jodinifolia	Cornaceae
Lomatia ferruginea	Proteaceae
Nothofagus alessandrii	Nothofagaceae
Pitavia punctata	Rutaceae
Saxegothaea conspicua	Podocarpaceae
Weinmannia trichosperma	Cunoniaceae
Arbustos	
Adesmia elegans	Papilionaceae
Azara celastrina	Flacourtiaceae
Berberis crispa	Berberidaceae
Desfontainia spinosa	Desfontainiaceae
Escallonia florida	Saxifragaceae
Escallonia leucantha	Saxifragaceae
Eupatorium salvia	Compositae
Haplopappus sp.	Compositae
Jovellana punctata	Scrophulariaceae
Myrceugenia parvifolia	Myrtaceae
Myrceugenia pinifolia	Myrtaceae
Pernettya insana	Ericaceae
Rhamnus diffusus	Rhamnaceae
Satureja multiflora	Labiatae
Scutellaria valdiviana	Labiatae
Sphacele chamaedryoides	Labiatae
Tepualia stipularis	Myrtaceae
Ugni candollei	Myrtaceae
Vestia foetida	Solanaceae
Trepadoras	
Berberidopsis corallina	Berberidopsidaceae
Campsidium valdivianum	Bignoniaceae
Galium cotinoides	Rubiaceae
Griselinia scandens	Cornaceae
Herreria stellata	Liliaceae
Luzuriaga polyphylla	Philesiaceae

Continuación Tabla 2

Taxón	Familia
Mitraria coccinea	Gesneriaceae
Mutisia spinosa	Compositae
Pseudopanax valdiviensis	Araliaceae
Sarmienta scandens (ex repens)	Gesneriaceae
Vicia cf. acerosa	Papilionaceae
Vicia vicina	Papilionaceae
Hierbas	
Agrostis umbellata	Gramineae
Asplenium dareoides	Aspleniaceae
Ctenitis spectabilis	Aspidiaceae
Eleocharis maculosa	Cyperaceae
Fascicularia bicolor	Bromeliaceae
Gleichenia squamulosa	Gleicheniaceae
Hydrocotyle marchantioides	Umbelliferae
Hymenophyllum pectinatum	Hymenophyllaceae
Hymenophyllum peltatum	Hymenophyllaceae
Juncus planifolius	Juncaceae
Libertia chilensis	Iridaceae
Libertia tricocca	Iridaceae
Loasa acantifolia	Loasaceae
Loasa triloba	Loasaceae
Lophosoria quadripinnata	Lophosoriaceae
Nertera granadensis	Rubiaceae
Pinguicula antarctica	Lentibulariaceae
Ranunculus minutiflorus	Ranunculaceae
Schoenus rhynchosporoide	Cyperaceaes
Triglochin palustris	Juncacinaceae

Otro aspecto relevante es que 71 especies (28%) presentan su límite de distribución norte (64) o sur (7) en la Cordillera de la Costa de la VII Región del Maule (véase Arroyo *et al.*, en este volumen). Las poblaciones de estas especies tienen carácter marginal, lo que agrava su estado de conservación. En este grupo se incluye a 20 especies de árboles, 17 arbustos, 24 hierbas y 10 trepadoras.

En la región de estudio se han identificado 10 especies con algún grado de amenaza (Tabla 3) (Benoit, 1989). Por su situación de conservación crítica y especial representatividad dentro de la flora nativa se han declarado recientemente Monumento Natural a *N. alessandrii*, *G. keule* (Foto 29, Cuadernillo 2) y *P. punctata* (Diario Oficial de Chile, 1995). Para estas especies se han establecido dos

áreas silvestres protegidas, Reserva Nacional Los Ruiles, y Reserva Nacional Los Queules, en la Provincia de Cauquenes (véase Arroyo *et al.*, en este volumen).

Por su situación demográfica, por la degradación de su hábitat y su distribución marginal deberían considerarse regionalmente amenazadas las 42 especies herbáceas y leñosas que en el área alcanzan aquí sus límites norte o sur (Arroyo *et al.*, en este volumen).

Tabla 3. Lista de especies en estado de conservación crítico en la Cordillera de la Costa de la VII Región (Benoit 1989, Diario Oficial de Chile 1995). * = Especie actualmente protegida por la legislación como Monumento Natural.

Especie	Familia	Estado de conservación
Berberidopsis corallina	Berberidopsidaceae	En peligro de extinción
Citronella mucronata	Icacinaceae	Rara o escasa
**Gomortega keule*	Gomortegaceae	En peligro de extinción
Myceugenia pinifolia	Myrtaceae	Rara o escasa
**Nothofagus alessandrii*	Nothofagaceae	En peligro de extinción
Nothofagus glauca	Nothofagaceae	Vulnerable
Nothofagus leonii	Nothofagaceae	Vulnerable
**Pitavia punctata*	Rutaceae	En peligro de extinción
Satureja multiflora	Labiatae	Rara o escasa
Scutellaria valdiviana	Labiatae	Rara o escasa

Gomortega keule

El nombre de *Gomortega keule* (queule) (*Foto 29*, Cuadernillo 2) fue tomado del mapudungun Keulia, denominado también por los mapuches hualhual (Gunckel, 1965-1966). El género fue dedicado a un político español, Gómez Ortega, y en 1896 Reiche estableció la familia endémica Gomortegaceae (Espinosa, 1949), con representación monogenérica y monoespecífica. Sus bosques se encuentran fragmentados, acantonados en quebradas de la Cordillera de la Costa de Chile sur-central (Rodríguez *et al.*, 1983; Villagrán *et al.*, 1998; San Martín y Sánchez, 2000).

El queule florece entre febrero y junio, a pesar de la gran pérdida de las flores a causa de la lluvia, viento y bajas temperaturas (San Martín 1997[1]). Junto con el inicio de la floración culmina la maduración de los frutos del año anterior que se dispersan por gravedad a partir de febrero, pudiendo extenderse hasta mayo. En el margen de distribución norte, *G. keule* es conocido por los lugareños a causa del aprovechamiento de sus frutos. El sarcocarpo de las drupas es comestible con una llamativa aromaticidad y pigmentación amarilla, provocando efectos de embriaguez. En la VII Región, el queule tiene una buena fructificación, pero casi nula regeneración por semillas *in situ*, supuestamente a causa del pisoteo del ganado doméstico, así como la acción de roedores y la apertura de los rodales.

[1] San Martín J. (1997). Bioecología de *Gomortega keule* (Mol.) Baillon (Gomortegaceae): un relicto del bosque templado de Chile. XI. Reunión Anual Sociedad de Biología de Chile, Pucón 18-21 noviembre: 131.

Anexo 1.

Lista de la flora autóctona y alóctona* presentes en las formaciones de bosque y matorrales de la costa de la VII Región y norte de la VIII. Co = bosque de coihue; H = bosque de hualo; CM = bosque de canelo y Mirtáceas; MH = matorral higrófilo; Ñ = bosque de ñirre; Q = bosque de queule; Ra = bosque de raulí; Ro = bosque de roble; Ru = bosque de ruil. Nomenclatura de las especies sigue a Marticorena y Quezada (1985).

Especie	Familia	Formación
Pteridophyta		
Adiantum chilense Kaulf.	Adiantaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro- Ru
Adiantum scabrum Kaulf.	Adiantaceae	H-Ra
Adiantum sulphureum Kaulf.	Adiantaceae	CM-H-Q-Ra-Ru
Asplenium dareoides A.N. Desv.	Aspleniaceae	CM-Ñ-Q-Ru
Blechnum chilense (Kaulf.) Mettr	Blechnaceae	Co-CM-MH-Ñ-Q-Ru
Blechnum hastatum Kaulf.	Blechnaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Blechnum magellanicum (A.N. Desv.) Mett.	Blechnaceae	Co
Blechnum mochaenum Kunkel	Blechnaceae	CM-Q
Ctenitis spectabilis (Kaulf.) Kunkel	Aspidiaceae	CM-Q
Equisetum bogotense H.B.K.	Equisetaceae	CM-MH-Ru
Gleckenia squamulosa (A.N. Desv.) Moore	Gleicheniaceae	MH
Hymenopyllum pectinatum Cav.	Hymenophyllaceae	Q
Hymenophyllum peltatum (Poir) A.N. Desv.	Hymenophyllaceae	CM-Ñ-Q-Ru
Hymenophyllum plicatum Kaulf. var. *plicatum*	Hymenophyllaceae	Q
Hypolepis rugosula (Labill.) J.E. var. *poeppigii*	Dennstaedtiaceae	CM
Lophosoria quadripinnata (J.F. Gmel.) C. Chr.	Lophosoriaceae	CM-Q
Notholaena tomentosa (A.N. Desv.) A.N. Desv.	Adiantaceae	H
Polypodium feuillei Bert.	Polypodiaceae	CM-H-Ru
Polystichum chilense (Christ) Diels.	Aspidiaceae	CM-Q-Ru
Pteris chilensis A.N. Desv.	Adiantaceae	CM-Ru
Gymnospermae		
**Pinus radiata* D. Don	Pinaceae	CM-H-Ñ-Q-Ra-Ru
**Pinus pinaster* Aiton	Pinaceae	Ra
Podocarpus saligna D. Don	Podocarpaceae	Cm-MH
Saxegothaea conspicua Lindl.	Podocarpaceae	Co-CM-Ñ
Angiospermae Dicotyledoneae		
Acaena argentea R. et P.	Rosaceae	H-Ru
Acaena ovalifolia R. et P.	Rosaceae	H-Ra

Acaena pinnatifida R. et P.	Rosaceae	H-Ra
Acrisione denticulata (Hook.et Arn.) B. Nord.	Compositae	CM-H-Ra-Ru
Adesmia elegans Clos	Papilionaceae	H-Ru
Aextoxicon punctatum R. et P.	Aextoxicaceae	CM-H-Ñ-Q-Ra-Ru
Anonyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus.	Myrtaceae	CM-MH-Ñ
Anagallis alternifolia Cav.	Primulaceae	CM-Ñ
Argythamnia tricuspidata (Lam.) Muell.-Arg.	Euphorbiaceae	CM-H-MH-Ra-Ru
Aristotelia chilensis (Mol.) Stuntz	Elaeocarpaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ru
Aster vahlii (Gaud.) H. et A.	Compositae	CM-Ñ
Azara celastrina D. Don	Flacourtiaceae	H
Azara integrifolia R. et P.	Flacourtiaceae	Fla CM-H-Q-MH-Ñ-Ra-Ru
Azara serrata R. et P.	Flacourtiaceae	CM
Baccharis bezanilleana Remy	Compositae	CM-Ñ-MH
Baccharis concava (R. et P.) Pers.	Compositae	CM-H-MH-Ñ-Ru
Baccharis linearis (R. et P.) Pers.	Compositae	CM-H-Ñ-Ru
Baccharis obovata H. et A.	Compositae	CM-Ñ-MH
Baccharis racemosa (R. et P.) DC.	Compositae	H-Ru
Baccharis rhomboidalis Remy	Compositae	H-Ra-Ru-Ro
Baccharis sagittalis (Less.) DC.	Compositae	CM-Ñ
Berberis actinacantha Mart.	Berberidaceae	H
Berberis chilensis Gill. ex Hook.	Berberidaceae	H
Berberis crispa Gay	Berberidaceae	CM
Berberidopsis corallina Hook. f.	Berberidopsidaceae	Q
Blepharocalyx cruckshanksii (H. et A.) Nied.	Myrtaceae	CM-Ñ
Boquila trifoliolata (DC) Dcne	Lardizabalaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ru
Calceolaria biflora Lam.	Scrophulariaceae	H
Calceolaria dentata R. et P.	Scrophulariaceae	H-Q
Calceolaria glabrata Phil.	Scrophulariaceae	Ra
Calceolaria glandulosa Poepp. ex Benth.	Scrophulariaceae	H
Calceolaria integrifolia Murr.	Scrophulariaceae	Ru
Campsidium valdivianum (Phil.) Sköttsb.	Bignoniaceae	CM-Ñ
Cardamine flaccida Chamisso et Schlechtendal	Cruciferae	Co-MH
Centella triflora (R. et P.) Nannf.	Umbelliferae	CM-MH-Ñ
Centipeda elatinoides (Less.) B. et H. Ex O. Hoffm	Compositae	CM
Chenopodium ambrossioides L.	Chenopodiaceae	MH
Cirsium vulgare (Savi) Ten.	Compositae	CM
Cissus striata R. et P.	Vitaceae	CM-MH-Ñ-Q-Ra-Ru
Citronella mucronata (R. et P.) D. Don	Icacinaceae	CM-H-Ra-Ru
Colletia hystrix Clos	Rhamnaceae	CM-H-Ra
Colletia spinosa Lam.	Rhamnaceae	H-Ra

Colliguaja dombeyana A.H.L. Juss.	Euphorbiaceae	MH-Ru
Colliguaja odorifera Mol.	Euphorbiaceae	Ru
Conyza bonariensis (L.) Cronq.	Compositae	MH
Coriaria ruscifolia L.	Coriariaceae	CM
Crinodendron patagua Mol.	Elaeocarpaceae	CM
Cryptocarya alba (Mol.) Looser	Lauraceae	CM-H-MH-Q-Ra-Ro-Ru
Cuscuta chilensis Ker-Gawl.	Cuscutaceae	MH
Cynoglossum paniculatum H. et A.	Boraginaceae	Ru
**Cytissus scoparius* (L.) Link.	Papilionaceae	Ru
Dasyphyllum diacanthoides (Less.) Cabr.	Compositae	Co-H-MH-Q-Ra-Ru
Desfontainia spinosa R. et P.	Desfontainiaceae	CM-MH-Ñ
Dichondra sericea Sw.	Convolvulaceae	Ro
**Digitalis purpurea* L.	Scrophulariaceae	Ñ
Diplolepis menziesii Schult.	Asclepiadiaceae	CM-H-Ru-Q
Drimys winteri J.R. et G. Forster	Winteraceae	CM-MH-Ñ
Elytropus chilensis (A.DC.) Muell.-Arg.	Apocynaceae	H-Q
Embothrium coccineum J.R. et G. Forster	Proteaceae	CM-H-Ñ-Ra-Ru-
Epilobium puberulum H. et A.	Onagraceae	CM-MH
Ercilla syncarpellata Nowicke	Phytolaccaceae	Ra
Eryngium paniculatum Cav. et Dom.ex Delar.	Umbelliferae	H-MH-Ru
Escallonia florida Poepp. ex DC	Saxifragaceae	CM-Ñ
Escallonia leucantha Remy	Saxifragaceae	CM-Ñ
Escallonia pulverulenta (R. et P.) Pers.	Saxifragaceae	CM-H-Ra-Ro-Ru
Escallonia revoluta (R. et P.) Pers.	Saxifragaceae	CM-MH-Ñ
Escallonia rubra (R. et P.) Pers	Saxifragaceae	MH-Ra
**Eucalyptus globulus* Labill.	Myrtaceae	H
Eupatorium glechonophyllum Less.	Compositae	H-Ra-Ro-Ru
Eupatorium salvia Colla	Compositae	H-Ru
Francoa appendiculata Cav.	Saxifragaceae	CM-H-Ñ-Ru
Fuchsia magellanica Lam.	Onagraceae	CM-Q-Ru
**Galega officinalis* L.	Papilionaceae	CM-MH-Ra
Galium cotinoides Cham. et Schlecht.	Rubiaceae	CM-Ñ-Q-Ra-Ru
Galium eriocarpum Bartl. ex DC.	Rubiaceae	CM-H-Ñ
Gamochaeta stachydifolia (Lam.) Cabr.	Compositae	CM-H-Ra-Ru
Gaultheria phillyreifolia (Pers.) Sleumer	Ericaceae	CM-Ñ
Gaultheria tenuifolia (Phil.) Sleumer	Ericaceae	CM-MH-Ñ
Geranium core-core Steud.	Geraniaceae	H-Ra-Ru
**Geranium robertianum* L.	Geraniaceae	Ra
Gevuina avellana Mol.	Proteaceae	Co-CM-H-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Gnaphalium sp.	Compositae	CM-Ñ-Ra-Ru

Gnaphalium viravira Mol.	Compositae	H-Ra
Gochnatia foliosa (D. Don) D. Don ex H. et A.	Compositae	H-Ru
Gomortega keule (Mol.) Baillon	Gomortegaceae	CM-H-Ñ-Q-Ra
Gratiola peruviana L. var. *peruviana*	Scrophulariaceae	CM-MH-Ñ
Griselinia jodinifolia (Griseb.) Taub.	Cornaceae	CM-Ñ
Griselinia scandens (R. et P.) Taub.	Cornaceae	CM-Ru
Gunnera tinctoria (Mol.) Mirb.	Gunneraceae	Co-CM-MH-Ñ-
Haplopappus sp.	Compositae	Co-MH
Hedyotis salzmannii (DC) Steud.	Rubiaceae	CM-MH-Ñ
Hieracium chilense Less.	Compositae	H-Ru
Hydrangea serratifolia (H. et A.) F. Phil.	Hydrangeaceae	CM-Q
Hydrocotyle marchantioides Clos	Umbelliferae	CM-Ñ
Hydrocotyle verticillata Thunb.	Umbelliferae	CM
Hypericum chilense Gay	Hypericaceae	H-Ra
**Hypericum perforatum* L.	Hypericaceae	H-Ra
Hypochaeris aspargioides H. et A.	Compositae	CM
**Hypochaeris radicata* L.	Compositae	CM-Ñ
Jovellana punctata R. et P.	Scrophulariaceae	Co-Q-Ra-Ro-Ru-
Kageneckia oblonga R. et P.	Rosaceae	CM-H-Q-Ra-Ru
**Lactuca serriola* L.	Compositae	CM-H
Lardizabala biternata R. et P.	Lardizabalaceae	CM-H-Q-Ra-Ro-Ru
Lathyrus magellanicus Lam.	Papilionaceae	Co-CM-H-Ra-Ru
Laurelia sempervirens (R. et P.) Tul.	Monimiaceae	CM-Q-Ra-Ro
**Leontodon taraxicoides* (Vill.) Mérat.	Compositae	CM-MH-Ñ
Linum macraei Benth.	Linaceae	H
**Linum usitatissimum* L.	Linaceae	H-Ru
Lithrea caustica (Mol.) H. et A.	Anacardiaceae	Co-CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Loasa acanthifolia Desr.	Loasaceae	CM-Q
Loasa triloba Domb. ex A.L. Juss.	Loasaceae	H
Lobelia excelsa Bonpl.	Campanulaceae	CM
Lobelia tupa L.	Campanulaceae	CM
Lomatia dentata (R. et P.) R.Br.	Proteaceae	Co-CM-Q-Ra-Ru
Lomatia ferruginea (Cav.) R.Br.	Proteaceae	CM-MH-Ñ
Lomatia hirsuta (Lam.) Diels. ex Macbr.	Proteaceae	Co-CM-H-Ra-Ro-Ru-MH-
**Lotus corniculatus* L.	Papilionaceae	CM-MH
Luma apiculata (DC) Burret	Myrtaceae	Co-CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Luma chequen (Mol.) A.Gray	Myrtaceae	CM-MH-Ñ
Lythrum hyssopifolia L.	Lythraceae	CM
Margyricarpus pinnatus (Lam.) O.K.	Rosaceae	MH-H
Maytenus boaria Mol.	Celastraceae	CM-H-Ñ

**Mentha pulegium* L.	Labiatae	CM-MH-Ñ
Mimulus bridgesii (Benth.) Clos	Scrophulariaceae	CM
Mimulus glabratus H.B.K.	Scrophulariaceae	CM
Misodendron linerarifolium DC.	Misodendraceae	H
Mitraria coccinea Cav.	Gesneriaceae	CM-Q
Muehlenbeckia hastulata (J.E: Sm) Johnst.	Polygonaceae	CM-H-Ñ-Ra-Ro.Ru
Mulinum spinosum (Cav.) Pers.	Umbelliferae	H
Mutisia ilicifolia Cav.	Compositae	CM
Mutisia latifolia D. Don	Compositae	Ñ-Ru
Mutisia spinasa R. et P.	Compositae	CM-H-Ñ
Myoschilos oblonga R. et P.	Santalaceae	CH-H-Ñ-Ru
Myrceugenia exsucca (DC.) Berg.	Myrtaceae	CM-MH
Myrceugenia lanceolata (Jaume) Kausel	Myrtaceae	MH
Myrceugenia obtusa (DC.) Berg.	Myrtaceae	CM-H-Ro-Ru
Myrceugenia parvifolia (DC.) Kausel	Myrtaceae	CM-MH-Ñ
Myrceugenia pinifolia (F.Phil.) Kausel	Myrtaceae	MH-Q
Nertera granadensis (Mutis ex L.f.) Druce	Rubiaceae	Co-CM-Ñ-MH
Notanthera heterophylla (R. et P.) G. Don	Loranthaceae	CM-H
Nothofagus alessandrii Esp.	Nothofagaceae	Co-H-Ru
Nothofagus alpina (P.et E.) Oerst.	Nothofagaceae	H-Ra
Nothofagus antarctica (G. Forster) Oerst.	Nothofagaceae	CM-Ñ
Nothofagus dombeyi (Mirb.) Oerst.	Nothofagaceae	CM-Co-MH
Nothofagus glauca (Phil.) Krasser	Nothofagaceae	H-Ra-Ro-Ru
Nothofagus leonii Esp.	Nothofagaceae	H-Ru
Nothofagus obliqua (Mirb.) Oerst.	Nothofagaceae	CM-H-MH-N-Q-Ra-Ro-Ru
Osmorhiza chilensis H. et A.	Umbelliferae	H-Ra-Ro-Ru
Oxalis articulata Savigny	Oxalidaceae	H
Oxalis mallobolua Cav.	Oxalidaceae	H
Oxalis rosea Jacq.	Oxalidaceae	H
Pernettya insana (Mol.) Gunckel	Ericaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ru
Pernettya mucronata (L.f.) Gaud. ex Spreng	Ericaceae	CM-Ñ
Persea lingue (R. et P.) Nees ex Kopp.	Lauraceae	CM-H-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Peumus boldus Mol.	Monimiaceae	CM-H-Q-Ra-Ro-Ru
Pinguicula antarctica Vahl	Lentibulariaceae	CM-Ñ
Pitavia punctata Mol.	Rutaceae	CM-MH-Ñ-Q
**Plantago lanceolata* L.	Plantaginaceae	MH-Ra
Plantago aff. truncata Cham. et Schlecht.	Plantaginaceae	CM-Ñ
Podanthus ovatifolius Lag.	Compositae	CM-H-MH-Ñ-Ru
**Populus nigra* L.	Salicaceae	H
Polygala gridioides Willd.	Poygalaceae	H

**Polygonum aviculare* L.	Polygonaceae	H
Polygonum hydropiperoides Michaux	Polygonaceae	CM
Polygonum persicaria L.	Polygonaceae	CM
Proustia pyrifolia DC.	Compositae	CM-H-Q-Ra-Ro-Ru
**Prunella vulgaris* L.	Labiatae	CM-MH-Ñ
Pseudopanax laetevirens (Gay) Franchet	Araliaceae	H-Ra
Pseudopanax valdiviensis (Gay) Seem. ex Reiche	Araliaceae	Q
Quillaja saponaria Mol.	Rosaceae	H-Ra-Ro-Ru
Ranunculus minutiflorus Bert. ex. Phil.	Ranunculaceae	CM
**Ranunculus muricatus* L.	Ranunculaceae	CM
Relbunium hypocarpium (L.) Hemsl.	Rubiaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Retanilla ephedra (Vent.) Brongn.	Rhamnaceae	H-Ru
Rhamnus diffusus Clos	Rhamnaceae	CM-Ñ-Q-Ra
Rhaphithamnus spinosus (A.L. Juss.) Mold.	Verbenaceae	Co-CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Ribes punctatum R. et P.	Saxifragaceae	CM-H-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
**Rosa moschata* Herrm.	Rosaceae	CM-H-MH-Ñ-Ru
**Rubus ulmifolius* Schott	Rosaceae	CM-MH-Ñ-Q-Ra-Ru
**Rumex acetosella* L.	Polygonaceae	CM-MH
Sanicula crassicaulis Poepp. ex DC.	Umbelliferae	H-Ra-Ru
Sarmienta scandens R. et P.	Gesneriaceae	CM-Q
Satureja multiflora (R. et P.) Briq.	Labiatae	MH-Ru
Schinus patagonicus (Phil.) Johnst.	Anacardiaceae	H
Scutellaria valdiviana (Clos) Epling	Labiatae	H-Ru
Senecio fistulosus Poepp. ex Less.	Compositae	CM
Senecio vulgaris L.	Compositae	H
Senna stipulacea (Aiton) Irw. et Barneby	Caesalpinaceae	CM-MH-H-Ra-Ro-Ru
**Silene gallica* L.	Caryophyllaceae	H
Solanum gayanum (Remy) Reiche	Solanaceae	CM-MH
Solanum nigrum L.	Solanaceae	H
Sophora macrocarpa J.E. Sm.	Papilionaceae	CM-H-MH-Ra-Ro-Ru
Sophora microphylla Aiton	Papilionaceae	Co-CM-MH
Sphacele chamaedryoides (Balbis) Briq.	Labiatae	H-Q-Ra-Ro
Stachys macraei Benth.	Labiatae	H-Ra-Ro-Ru
**Teline monspessulana* (L.) R. Koch.	Papilionaceae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Tepualia stipularis (H. et A.) Griseb.	Myrtaceae	CM-MH-Ñ
Teucrium bicolor J.E. SM	Labiatae	CM-H-Ñ-Ra
Tristerix tetrandus (R. et P.) Mart.	Loranthaceae	CM-H-MH-Q-Ra-Ro-Ru
Tropaeolum ciliatum R. et P.	Tropaeolaceae	CM-Ra-Ru
Tropaeolum tricolor Sweet	Tropaeolaceae	H-Ra
Ugni candollei (Barn.) Berg.	Myrtaceae	CM-MH-Ñ-Q

Continuación Anexo I

Ugni molinae Turcz.	Myrtaceae	CM-H-MH-Q-Ra-Ro-Ru
**Ulex europaeus* L.	Papilionaceae	H
Utricularia gibba L.	Lentibulariaceae	CM-Ñ
Valeriana floribunda Phil.	Valerianaceae	CM-H-MH-Ru
Veronica anagallis-aquatica L.	Scrophulariaceae	CM-MH
Vestia foetida (R. et P.) Hoffmanns.	Solanaceae	MH
Vicia nigricans H. et A.	Papilionaceae	Co-CM-H-MH-Ra-Ro
Vicia cf. acerosa Clos	Papilionaceae	H-Ra
Vicia vicina Clos	Papilionaceae	H-Ra-Ru
Viola maculata Cav.	Violaceae	Ru
Viola portalesia Gay	Violaceae	Co-H-MH-Ñ-Ra-Ro-Ru
Wahlenbergia linarioides (Lam.) A.DC.	Campanulaceae	H
Weinmannia trichosperma Cav.	Cunoniaceae	CM-MH-Ñ
Angiospermae Monocotyledoneae		
Agrostis capillaris L.	Gramineae	CM
Agrostis tenbellata Colla	Gramineae	CM
Alstroemeria angustifolia Herb	Amaryllidaceae	H-Ro-Ru
Alstroemeria sp.	Amaryllidaceae	H-Ra-Ru
Bomarea salsilla (L.) Herb.	Amaryllidaceae	CM-H-MH-Q-Ra-Ro-Ru
**Briza minor* L.	Gramineae	H-Ro
**Bromus hordeaceus* L.	Gramineae	H-Ru
Carex acutata Boott.	Cyperaceae	CM-MH
Carex fuscula D'Urv.	Cyperaceae	CM-Ñ
Carex riparia Curtis	Cyperaceae	CM
Chaetotropis chilensis Kunth.	Gramineae	H
Chlorea crysantha Poepp.	Orchidaceae	CM-H-MH-Ñ-Ra-Ru
Chusquea coleou Desv.	Gramineae	MH
Chusquea cumingii Nees	Gramineae	H-Ru
Chusquea quila Kunth	Gramineae	CM-H-MH-Ñ-Q-Ru
Cyperus conceptionis (Steud.) Kuek.	Cyperaceae	CM
Cyperus eragrostis Lam.	Cyperaceae	CM-MH
Dioscorea auriculata Poepp.	Dioscoreaceae	CM
Dioscorea brachybothrya Poepp.	Dioscoreaceae	H-Ru
Dioscorea humifusa Poepp.	Dioscoreaceae	H
Dioscorea parvifolia Phil.	Dioscoreaceae	CM
Dioscorea pedatifida Phil.	Dioscoreaceae	H
Eleocharis bonariensis Nees	Cyperaceae	CM-Ñ
Eleocharis costulata Nees et Meyen ex Kunth	Cyperaceae	CM-Ñ
Eleocharis maculosa (Vahl) R.Br.	Cyperaceae	CM
Fascicularia bicolor (R. et P.) Mez	Bromeliaceae	Q

Continuación Anexo 1

Gilliesia graminea Lindl.	Liliaceae	Ru
Greigia sphacelata (R. et P) Regel	Bromeliaceae	Co-CM-MH-Ñ
Herreria stellata R. et P.	Liliaceae	H-Q-Ra-Ro-Ru
Hippeastrum bicolor (R. et P.)	Amaryllidaceae	H
**Holcus lanatus* L.	Gramineae	CM
Juncus balticus Willd.	Juncaceae	CM-Ñ
Juncus cyperoides Lah.	Juncaceae	CM-Ñ
Juncus microcephalus H.B.K	Juncaceae	CM-MH-Ñ
Juncus planifolius R. Br.	Juncaceae	CM-Ñ
Juncus procerus E. Mey	Juncaceae	CM-MH-Ñ-
Lapageria rosea R. et P.	Philesiaceae	Co-H-CM-MH-Ñ-Q-Ra-Ro-Ru
Libertia chilensis (Mol.) Gunckel	Iridaceae	MH
Libertia sessiliflora (Poepp.) Sköttsb.	Iridaceae	CM-H-MH-Ñ-Ra-Ro-Ru
Libertia tricocca Phil.	Iridaceae	Co-Mh-Q
Luzula chilensis Nees et Meyen ex Kunth.	Juncaceae	H
Luzuriaga polyphylla (Hook.) Machr.	Philesiaceae	CM-Ñ
Luzuriaga radicans R. et P.	Philesiaceae	Co-CM-MH-Q
Nassella chilensis (Trin.) Desv.	Gramineae	H-Q-Ra-Ro-Ru
Nassella juncea Phil.	Gramineae	H-Ru
Nothoscordum striatellum (Lind.) Kunth.	Liliaceae	H-Ru
**Phleum pratense* L.	Gramineae	Ru
Polypogon australis Brongn.	Gramineae	CM
Puya chilensis Mol.	Bromeliaceae	H
Puya coerulea Lindl.	Bromeliaceae	H
Schoenus rhynchosporoides (Steud.) Kuek.	Cyperaceae	CM-Ñ
Scirpus cernuus Vahl.	Cyperaceae	CM-MH-Ñ
Scirpus inundatus (R. Br.) Poir.	Cyperaceae	Co-CM-Ñ
Scirpus nodosus Rottb.	Cyperaceae	Ru
Sisyrinchium graminifolium Lindl.	Iridaceae	H-Ru
Solenomelus pedunculatus (Gill. ex Hook.) Horch.	Iridaceae	H-Ra
Triglochin palustris L.	Juncaginaceae	CM-Ñ
Trisetum chromostachuym Desv	Gramineae	H-Ra-Ro-Ru
Uncinia erinacea (Cav.) Pers.	Cyperaceae	CM-MH-Q
Uncinia phleoides (Cav.) Pers.	Cyperaceae	CM-H-MH-Q-Ra-Ro-Ru
**Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmel.	Gramineae	H-Ra-Ru

10. Diversidad vegetal en humedales costeros de la región de la Araucanía

Plant diversity in coastal wetlands of the Arauco Region

ENRIQUE HAUENSTEIN, MARCOS GONZÁLEZ, FERNANDO PEÑA-CORTÉS Y ANDRÉS MUÑOZ-PEDREROS

Abstract

Marshes are valuable ecosystems because they harbor an important fraction of the biological diversity and are pivotal for the development of surrounding human settlements. Since 1981, Chile is a signatory of the Ramsar Convention for the protection of wetlands, currently holding seven protected areas, distributed between Arica and Chiloé. The Arauco Region (IX Region) is rich in marshes, but they remain little studied. Furthermore, most wetlands are considered useless, and consequently they are being drained to render them useful for agriculture or forestry.

The present study classifies and characterizes the coastal marshes of Toltén, Port Dominguez and Port Saavedra Districts in the Arauco Region of Chile, noting their important role in the maintenance of the diversity of aquatic biota. The current use and potential development of these areas, as well as their most immediate threats, are discussed.

Introducción

Entre los ecosistemas del planeta, los humedales destacan por su gran productividad y biodiversidad (Kusler *et al.*, 1994). Los humedales muestran una enorme diversidad de acuerdo a su origen, temporalidad, localización geográfica, su régimen acuático y químico (aporte hídrico y de nutrientes de precipitaciones y afluentes), características del suelo, sedimentos y vegetación dominante (véase Recuadro). Así se deja ver también en la definición que la Convención de Ramsar (1996) hace de ellos: "extensiones de marismas, pantanos, turberas o aguas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancados o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluyendo las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros" (Muñoz-Pedreros y Möller, 1997). Existen, por lo tanto, humedales continentales y marinos costeros. Por ejemplo, en Chile se encuentran los "Lagos Araucanos" de las regiones IX y X, y en Estados Unidos son ampliamente conocidos los "Everglades" o pantanos costeros de Florida.

Los hábitats de humedales son necesarios para el cumplimiento de los ciclos de vida de una variedad de plantas y animales; especialmente sirven de refugio temporal a aves migratorias. También pueden tener una función global, contribuyendo a moderar los cambios climáticos debido a su función como sumideros de CO_2, el principal gas invernadero. Ejemplos relevantes son las extensas turberas

del norte de Canadá, Alaska y Eurasia. Asimismo, las zonas húmedas amortiguan el efecto de las olas y almacenan las aguas de inundación, retienen el sedimento y reducen la contaminación por elementos químicos disueltos; en virtud de esto último se les denomina "riñones de la naturaleza" (Kusler *et al.*, 1994).

Caracterización de algunos tipos de humedales (Hauenstein et al., 1999b)

a) Pantanos: se forman en suelos anegados con aguas dulces, en depresiones, llanuras o junto a ríos, lagos o esteros. Están constituidos por plantas palustres (de pantanos), también denominadas helófitos, como son los junquillos y totoras. Constituyen un refugio seguro para la fauna silvestre, especialmente la avifauna acuática. Por ejemplo, los pantanos del humedal "Los Batros" de la comuna de San Pedro de la Paz en la zona de Concepción, y los de la comuna de Toltén en la provincia de Cautín.

b) Marismas: son pantanos salobres que se forman cerca del litoral, en la desembocadura de los ríos, donde están sometidas a la influencia de las mareas. La mayoría de las plantas que allí habitan son suculentas o halófitas, que soportan alta salinidad. Las marismas de Puerto Saavedra y Boca Budi en la provincia de Cautín, y las de Mehuín y Chaihuín en la provincia de Valdivia, son un ejemplo de ellas.

c) Manglares: corresponden a bosques ubicados en zonas costeras estuarinas, preferentemente en zonas tropicales o subtropicales, también están sometidos a la influencia de las mareas. Los manglares de Centroamérica están constituidos por especies arbóreas llamados mangles, en particular los géneros *Rhizophora*, *Avicennia* y *Laguncularia*. Este tipo de vegetación no está presente en Chile.

d) Bañados: se denomina así a zonas inundadas como consecuencia de un cataclismo que provoca el hundimiento del terreno. En nuestro país tenemos el ejemplo del Santuario de la Naturaleza Carlos Anwandter, que es un gran "bañado" producto del hundimiento tectónico de los terrenos aledaños al río Cruces, en Valdivia, a causa del terremoto de mayo de 1960.

e) Turberas: también denominados pantanos turbosos, corresponden habitualmente a lagunas que se han rellenado de material vegetal, que con el tiempo constituyen un verdadero colchón de hasta varios metros de espesor. Se caracterizan porque el material orgánico se descompone lentamente debido a la alta acidez del sustrato, que impide la proliferación de microorganismos descomponedores. Existen turberas altas, constituidas principalmente por musgos del género *Sphagnum* y por plantas insectívoras (*e.g.*, *Drosera*, *Pinguicula*). Por otro lado, están las turberas bajas formadas principalmente por formas en cojín de plantas con flores (Angiospermas) de los géneros *Donatia*, *Carex* y *Schoenus*. De ambos tipos tenemos representantes en Chile, especialmente desde Valdivia al sur por ambas cordilleras.

f) Hualves: son bosques pantanosos llamados también "pitrantos", ubicados preferentemente en la depresión central de la zona centro-sur de Chile, por lo general bordeando cursos de agua; también es posible encontrarlos en valles transversales al poniente de la Cordillera de la Costa. Corresponden a

la asociación *Blepharocalyo-Myrceugenietum exsuccae*, donde las especies arbóreas dominantes son la pitra (*Myrceugenia exsucca*), el temo (*Blepharocalyx cruckshanksii*) y el canelo (*Drimys winteri*)(Foto 31, Cuadernillo 2).

g) Ñadis: en mapudungun ñadi significa pantano de temporada. Corresponden a terrenos planos de vegetación muy variada, totalmente anegados en invierno y muy secos en verano, con grandes deficiencias de macro y micronutrientes, con altos valores de aluminio y pH relativamente ácidos (5-7), por lo que se les da el carácter de biotopos extremos. El aspecto más distintivo de los suelos ñadis, cuyo origen es volcánico, es la presencia de un horizonte impermeable y endurecido llamado "fierrillo", de menos de un cm de espesor. En Chile se ubican en las regiones IX y X, asociados al sector poniente de los grandes lagos de la Depresión Intermedia o preandinos.

Pese a su inmenso valor, a escala global los humedales están desapareciendo rápidamente (González, 1993). Tan sólo en Estados Unidos de Norteamérica se ha destruido más de la mitad de sus zonas húmedas; tal es así, que entre los años 1950 y 1970 se desecaron más de 36.000 km^2 de humedales. Una situación similar se vive en Sudamérica, donde la urbanización, la construcción de represas y diques; el drenaje, dragado y el relleno de pantanos, marismas y bañados; la contaminación y sedimentación de ríos, lagos y lagunas; la introducción de especies exóticas; la explotación no sostenible de recursos naturales y el turismo, están ocasionando su disminución y pérdida (Granizo, 1997). Esto a su vez ocasiona la pérdida del hábitat para la fauna que allí habita, como ocurrió con la gallineta chica (*Rallus antarcticus*) en la Patagonia argentina, especie que se encuentra actualmente en peligro de extinción (Grigera, 1998[1]). Ha sido la Convención relativa a los humedales de importancia internacional, realizada en la ciudad de Ramsar, Irán, en 1971, la que estimuló la protección mundial de los humedales, junto con la formulación de planes que permitan su correcta utilización.

Según CONAF-CONAMA (1997) en Chile existen aproximadamente 4,5 millones de ha de humedales, lo que equivale al 6% de la superficie nacional. Desde 1981, Chile es uno de los 101 países adherentes a la Convención Ramsar, habiendo fijado algunas políticas nacionales para su conservación. De esta forma, se han incluido siete humedales en la lista de aquellos de importancia internacional, de los cuales tres corresponden a la I Región (Tarapacá) y uno a cada una de las regiones II, III, V y X, respectivamente. En la X Región de Los Lagos se ha establecido el Santuario de la Naturaleza Carlos Anwandter en el río Cruces (Muñoz-Pedreros y Möller, 1997).

La región de la Araucanía es rica en humedales (Instituto Geográfico Militar 1986), con una superficie de 23.138 ha (CONAF-CONAMA, 1997), entre éstos vale

[1] Grigera D. (1998). Conocimiento y estado de conservación de la biodiversidad de vertebrados en la Patagonia argentina. Programa & Resúmenes IV Congreso Internacional en Gestión de Recursos Naturales. Puyehue, Chile.

destacar los lagos Caburga, Colico, Villarrica y Budi, así como otras lagunas y pantanos importantes para la conservación de la fauna silvestre. Muchas veces, en especial los agricultores, los consideran ambientes inútiles que hay que drenar y recuperar para el cultivo. Gran parte de estos humedales se encuentran gravemente amenazados por programas estatales para "recuperar" terrenos para la agricultura. Según CONAF-CONAMA (1997) sólo en la provincia de Cautín existen 17.625 ha con humedales (palustres, ribereños y lacustres), de los cuales el 35,8% se encuentra en el borde costero que comprende las comunas de Carahue, Puerto Saavedra, Teodoro Schmidt y Toltén. Este territorio es además una zona socioeconómicamente muy deprimida y con una población mayoritariamente mapuche. Destaca en el conjunto del área los hualves o bosques de temo y pitra (*Myrceugenia exsucca*) del río Mahuidanchi, ubicados en el extremo noreste de Toltén, que son citados en el Libro Rojo de los Sitios Prioritarios para la conservación de la diversidad biológica de Chile (Muñoz *et al.*, 1996). A pesar de ello, están siendo intervenidos con el objeto de drenarlos y obtener suelos aptos para la agricultura (Hauenstein *et al.*, 1999b; 2001[2]).

De toda el área costera entre Puerto Saavedra y Toltén, este trabajo aporta antecedentes ecológicos sobre las cuencas hidrográficas de los ríos Budi, Boldo, Boroa y áreas adyacentes (Fig. 1).

10.1. Clasificación de humedales del área estudiada

De acuerdo a la clasificación de tipos de humedales de la Convención de Ramsar, presentada en Muñoz-Pedreros y Möller (1997), los humedales del área estudiada corresponden a los siguientes tipos:

a) Marismas. Es el caso de Boca Budi.

b) Lagunas costeras salobres o saladas. Es el caso del lago Budi.

c) Lagunas costeras de agua dulce. Es el caso de las lagunas Patagua y Tromén.

d) Ríos y arroyos permanentes. Es el caso de los ríos Boldo, Boroa y Queule.

e) Pantanos, esteros o charcas permanentes de agua dulce, con vegetación emergente en agua por lo menos durante la mayor parte del período de crecimiento. Abundantes en el área de Toltén sur.

f) Pantanos, esteros o charcas estacionales de agua dulce, praderas inundadas estacionalmente y pantanos de ciperáceas. Abundantes en el área de Toltén sur.

g) Humedales boscosos de agua dulce. Corresponde al bosque pantanoso de temo y pitra, abundante en el sector de Mahuidanchi, al noreste de Toltén, y a orillas de los ríos Boldo y Boroa.

[2] Hauenstein E., A. Muñoz-Pedreros, F. Peña & M. González (2001) Bases para la conservación de los humedales de la costa de Toltén (IX Región). Informe Final Proyecto DIUCT 99-4-04. Dirección de Investigación, Universidad Católica de Temuco, Temuco.

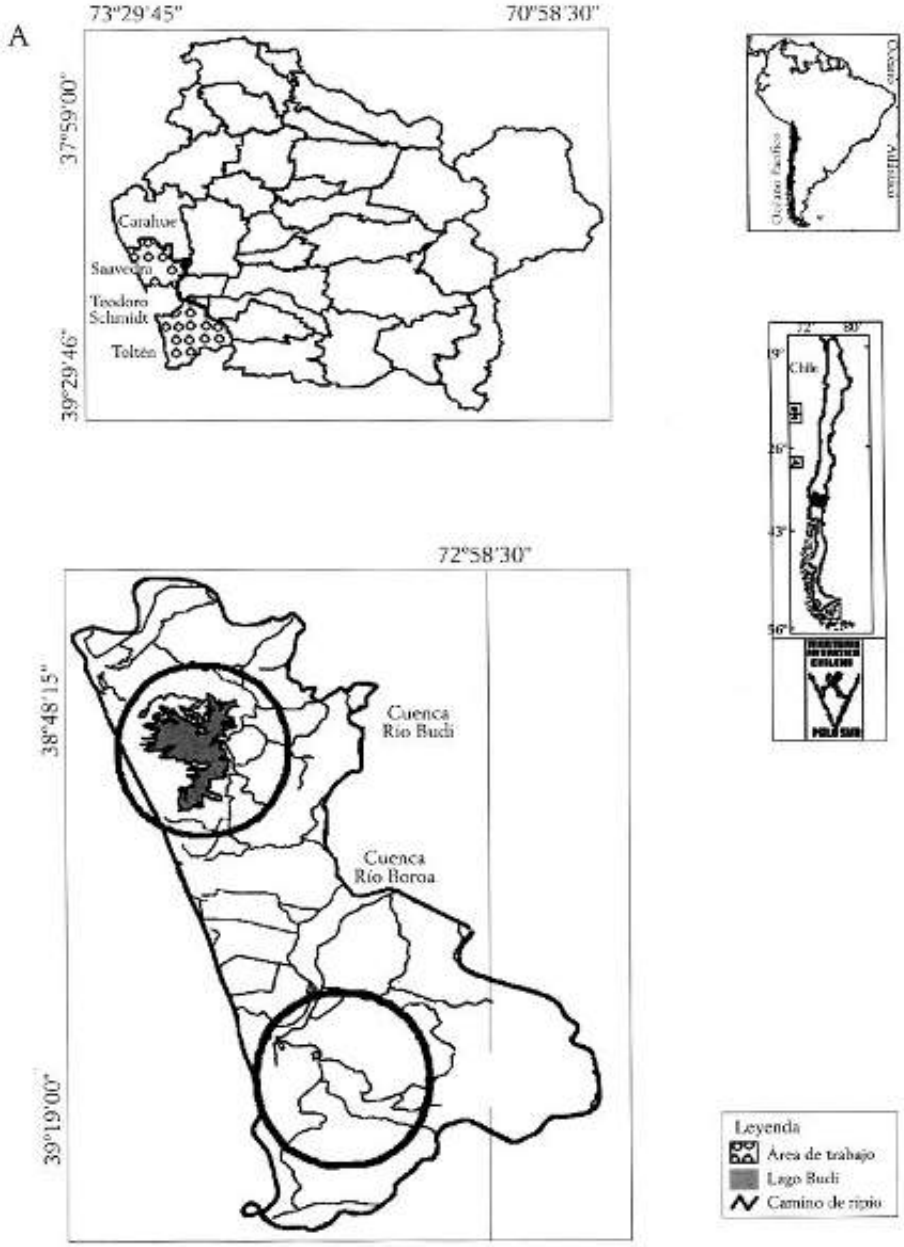


Figura 1. Arriba: Mapa de la IX Región con sus límites comunales. Abajo: Ubicación geográfica de las cuencas hidrográficas de los ríos Budi y Boroa. Encerradas en círculo las dos áreas de humedales más importantes.

10.1.1. *Flora*

Estudios florísticos (Ramírez *et al.*, 1992c; Hauenstein *et al.*, 1999a) muestran la presencia de 176 especies de plantas vasculares y algas en estos humedales. La distribución taxonómica indica que el grupo mejor representado es el de las dicotiledóneas (Magnoliopsida), con 64,2%; le siguen las monocotiledóneas (Liliopsida), con 30,1%; los Pteridófitos, con 3,4%, ya que habitan preferentemente en el bosque (Godoy *et al.*, 1981). Existe 2,3% de algas ubicadas principalmente en el lago Budi, que por su condición de albufera o laguna costera de aguas saladas, permite la presencia de especies como *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) y *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta), el pelillo.

De acuerdo al espectro biológico del área (Fig. 2), la forma de vida predominante son los hemicriptófitos (77 especies). El porcentaje de especies nativas (60,2%) supera a las alóctonas (37,5%) y cosmopolitas (2,3%). El alto porcentaje de especies introducidas, junto con la alta presencia de hemicriptófitos (Fig. 2), es una consecuencia de la fuerte intervención antrópica a que han estado sometidos estos ecosistemas, especialmente a través de pastoreo (Hauenstein *et al.*, 1988).

Respecto del estado de conservación de las especies del humedal, el Libro Rojo de la flora terrestre de Chile (Benoit, 1989) no cita especies con problemas de conservación. Esto se debe al insuficiente conocimiento del estado de conservación de plantas acuáticas.

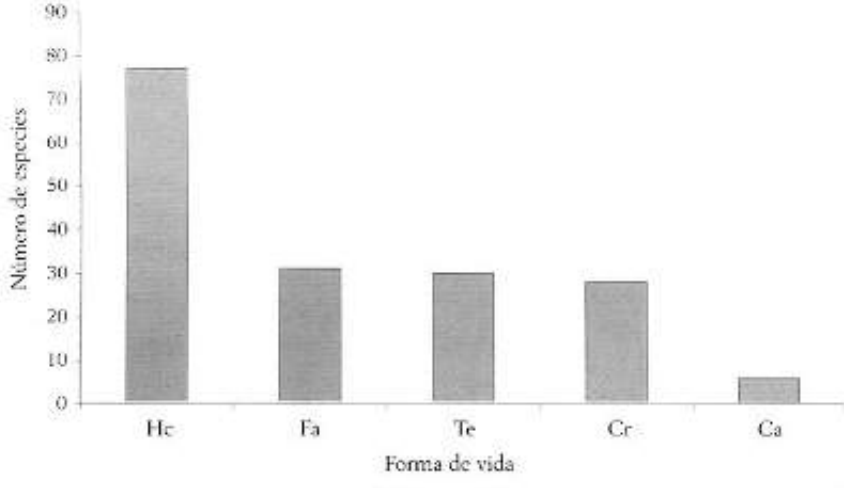


Figura 2. Distribución de formas de vida de la vegetación en humedales costeros de la IX Región, Chile. Hc = hemicriptófitos, Fa = fanerófitos, Te = terófitos, Cr = criptófitos, Ca = caméfitos.

10.1.2. *Vegetación*

Estudios fitosociológicos (San Martín *et al.*, 1992a; Ramírez *et al.*, 1983; 1993; véase también Ramírez *et al.*, en este volumen) indican la presencia en estos humedales de las siguientes asociaciones vegetales:

1. Pradera de chépica y lotera (*Agrostidio-Lotetum corniculatae*)
2. Pradera húmeda de junquillo (*Juncetum procerii*)
3. Pradera de rüme o quilmén (*Eleocharietum macrostachyae*)
4. Comunidad de cortadera (*Loto-Cyperetum eragrostidae*)
5. Totoral (*Scirpetum californiae*)
6. Comunidad de vatro (*Typhetum angustifoliae*)
7. Comunidad de lengua de vaca (*Alismo-Sagittarietum montevidensis*)
8. Comunidad de pasto pinito (*Myriophylletum aquaticum*)
9. Comunidad de huiro (*Myriophyllum-Potametum linguatii*)
10. Comunidad de pasto de la rana (*Polygono-Ludwigietum peploidis*)
11. Bosque pantanoso de temo y pitra (*Blepharocalyo-Myrceugenietum exsuccae*)

Las 11 comunidades citadas se pueden agrupar en diez de tipo herbáceas y una leñosa. Las siete primeras presentan hábito palustre, donde predominan las especies de pantano. Las tres siguientes corresponden a plantas acuáticas y la última corresponde al bosque pantanoso de Mirtáceas.

Habitualmente estas comunidades presentan una clara zonación en franjas, a partir de la orilla de los cursos de agua (Ramírez *et al.*, 1982). La zona más alejada del curso de agua la ocupa *Agrostidio-Lotetum corniculatae*, le siguen *Juncetum procerii*, *Loto-Cyperetum eragrostidae*, *Thyphetum angustifoliae* y *Scirpetum californiae* (Tabla 1). Ya en el agua, aparecen *Myriophylletum aquaticum*, que corresponde a una comunidad sumergida, *Myriophyllum-Potametum linguatii* (Tabla 1) y *Polygono-Ludwigietum peploidis*, ambas de hojas natantes. En el caso de *Ludwigia peploides*, especie principal de esta última asociación, se puede comportar también como un helófito, presentando incluso heterofilia (dos tipos de hojas). El *Alismo-Sagittarietum*, se puede comportar a su vez como una comunidad netamente acuática.

Eleocharietum macrostachyae es una pradera muy húmeda que ocupa sólo algunos sectores inundados (Tabla 1), pero con un sustrato profundo; las especies dominantes, *Eleocharis macrostachya* y *E. rivularis*, son habitualmente consumidas por el ganado, por lo que tiene un fuerte potencial como pradera natural al servicio de la actividad agroganadera.

En el caso de *Blepharocalyo-Myrceugenietum exsuccae*, en el cual destacan pitra, temo, tepú (*Tepualia stipularis*) y canelo (*Drimys winteri*) (Tabla 1), corresponde a una comunidad leñosa azonal que depende de las condiciones de humedad edáfica (Ramírez *et al.*, 1983) y que se encuentra asociada a los cursos de agua como esteros, riachuelos o ríos. Es una de las comunidades más afectadas por la acción antrópica, ya que ha sido talada intensivamente y los suelos en que prospera están siendo drenados. Esta asociación boscosa, junto con el totoral, constituyen un hábitat importante de refugio y nidificación de la avifauna.

Tabla 1. Estructura florística de las principales asociaciones vegetales de humedales en las cuencas de los ríos Budi y Bora (IX Región). Se distinguen las comunidades vegetales: pradera de rüme (21 spp, en 9 inventarios); totoral (16 spp, en 12 inventarios); comunidad de huiro (8 spp, en 7 inventarios); y bosque pantanoso de temo y pitra (45 spp, en 12 inventarios). + indica cobertura <5%.

Comunidad	Especie	Cobertura (%)
Pradera húmeda de rüme	*Eleocharis macrostachya*	50
	Eleocharis rivularis	20
	Hydrocotyle modesta	7
	Juncus dombeyanus	6
	Polygonum hydropiperoides	6
	Anagallis alternifolia	+
	Lotus uliginosus	+
	Gratiola peruviana	+
	Sagitaria montevidensis	+
Totoral	*Scirpus californicus*	35
	Juncus dombeyanus	10
	Cyperus eragrostis	5
	Carex acutata	5
	Polygonum hydropiperoides	5
	Sagittaria montevidensis	+
	Ludwigia peploides	+
	Galium aparine	+
	Juncus cyperoides	+
	Scirpus inundatus	+
Comunidad de huiro	*Potamogetum linguatus*	25
	Scirpus californicus	10
	Sagittaria montevidensis	5
	Myriophyllum aquaticum	+
	Juncus dombeyanus	+
	Ludwigia peploides	+
	Polygonum hydropiperoides	+
Bosque pantanoso de temo y pitra	*Myrceugenia exsucca*	50
	Blepharocalyx cruckshanksii	30
	Luma gayana	5
	Drimys winteri	5
	Tepualia stipularis	+
	Blechnum chilense	+
	Chusquea quila	+
	Boquila trifoliolata	+
	Cissus striata	+
	Luzuriaga radicans	+

10.2. Potencialidades y amenazas

Con el objeto de mantener, proteger y mejorar el estado de los humedales, sin que esto signifique un detrimento en el desarrollo de las comunidades humanas aledañas, proponemos desarrollar los siguientes programas, basados en el conocimiento del área estudiada: 1) ecoturismo, 2) recuperación del bosque de temo y pitra, 3) mejoramiento y manejo de las praderas húmedas nativas de junquillo (*Juncus procerus*) y de rüme (*Eleocharis macrostachya, E. rivularis*), 4) artesanía tradicional, y finalmente 5) analizar la factibilidad de estos humedales como futura área Ramsar.

Las prácticas de labranza de las comunidades mapuches que habitan en las riberas, tales como roce a fuego de la vegetación, uso intensivo del suelo y alta rotación de cultivos, son las principales amenazas a algunos de estos ecosistemas, como el lago Budi. Tal situación es mejorable, por ejemplo, a través de programas de capacitación a las comunidades campesinas del sector. Además, es necesario evitar el sobrepastoreo de las comunidades vegetales acuáticas y ribereñas.

Los humedales del área de Toltén, en cambio, son amenazados por el drenado de terrenos y el corte de los bosques de temo y pitra para crear tierras agrícolas, afectando seriamente su rica biodiversidad, incluyendo numerosas especies con problemas de conservación (Ojeda, 1998). Hauenstein *et al.*, (2001[3]) citan 99 especies de vertebrados presentes en los humedales de Toltén (74 aves, 15 mamíferos, 4 peces, 4 anfibios y 2 reptiles). Tres especies registradas en esta zona están en la categoría "en peligro de extinción": la güiña, huillín, cuervo de pantano de la familia Threskiornithidae, y dos en la categoría de vulnerables: la torcaza y quique (*Galictis cuja*).

Vale recordar que el área de los hualves del sector Mahuidanchi, junto con el lago Budi y sus zonas adyacentes, son reconocidas como sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile (Muñoz *et al.*, 1996); asimismo, Saavedra (1994) destacó la concentración de avifauna en el sector del lago Budi, por lo cual esta área fue declarada zona libre de caza.

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al apoyo financiero de la Dirección de Investigación de la Universidad Católica de Temuco, a través de los proyectos DIUCT N° 95-3-08, 97-4-02 y 99-4-04.

[3] Op. cit.

11. Asociaciones vegetales de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos

Floristic associations of the coastal range in the Chilean Lake district

CARLOS RAMÍREZ Y CRISTINA SAN MARTÍN

Abstract

Floristic associations of the Coastal Range of the Lake District, between Valdivia and Chiloé are described. They are grouped in primary (native) and secondary associations (anthropogenic origin). Each association is defined according to the botanical nomenclature, providing information on its geographic distribution and floristic composition.

Ten native forest associations and seven shrubby associations are described. All the prairies are anthropogenic. Three dune and two swamp associations are also recognized. Five associations of salty marshes are described, one of them probably secondary. Finally, numerous caves along the rocky shores provide habitat to a selected group of plants.

Tepa-Tineo-Mañío forests are the best conserved within the region. Other forests associations (9 out of 10) are declining. Conservation problems in the regional flora are discussed, emphasizing herbaceous species, such as the moss Sphagnum magellanicum, *the bulbous herb, Lahue* (Herbertia lahue).

Introducción

La Cordillera de la Costa de la región valdiviana (X Región), o de Los Lagos, tiene gran importancia como hábitat de especies endémicas, debido a que durante las glaciaciones pleistocénicas quedó en gran medida libre de hielo, transformándose en un refugio para muchas especies de flora y fauna (Illies, 1970; Heusser, 1981; Villagrán *et al.*, 1996; Villagrán y Armesto, en este volumen). Es una cordillera baja, con una altura promedio de 500 m que va descendiendo hacia el sur. Destacan en ella tres cumbres importantes: El cerro Oncol, al Norte del río Valdivia, con una altitud de 720 m, el cerro Mirador, al norte del río Bueno, con una altitud de 1.000 m y la cordillera de Piuchué, en la isla de Chiloé, con una altitud máxima de 800 m en el cerro Metalqui, 35 km al NO de Castro (Mardones, en este volumen). El frío y la alta precipitación de estas cumbres permiten la sobrevivencia de avanzadas de la vegetación de zonas más australes. Sin embargo, a sotavento de las cumbres se forman sombras de lluvia (Luebert y Pliskoff, en este volumen) que posibilitan el desarrollo de especies vegetales propias de Chile central, como sucede en la cuenca inferior del río Bueno, donde prosperan algunas especies de bosques esclerófilos mixtos (Lagos *et al.*, 2000; Villagrán y Armesto, este volumen) (Fig. 1).

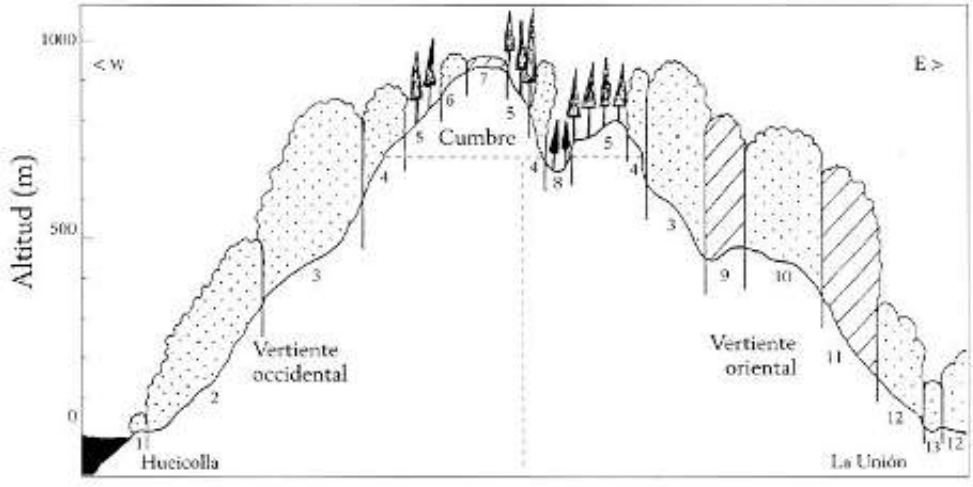


Figura 1. Distribución altitudinal de la vegetación en la cordillera Pelada (X Región, Valdivia, Chile). 1 = Matorral costero de patagua marina, 2 = Bosque de olivillo, 3 = Bosque de tepa-tineo, 4 = Bosque chilote, 5 = Bosque de alerce, 6 = Bosque de coihue de Magallanes, 7 = Matorral de chilca-ñirre, 8 = Cipresal, 9 = Bosque de raulí, 10 = Bosque de coihue-ulmo, 11 = Bosque de roble-laurel-lingue, 12 = Bosque de boldo, 13 = Bosque pantanoso de temo-pitra. Punteado = bosques perennifolios, Achurado = bosques caducifolios.

Aproximación fitosociológica

La presente descripción del paisaje actual de la Cordillera de la Costa se basa en estudios de Ramírez (1983) y Amigo y Ramírez (1998b), usando una aproximación fitosociológica. Estos autores reconocen formaciones de bosques, matorrales, praderas, turberas, vegetación de dunas, marismas, pantanos y vegetación acuática.

Dentro de cada una de estas formaciones se distinguen a su vez asociaciones vegetales, diferenciadas por su composición florística (Ramírez y Westermeier, 1976; Ramírez *et al.*, 1997a). Estas asociaciones reciben nombres específicos de acuerdo a las normas internacionales (Izco y del Arco-Aguilar, 1988). En el texto dichos nombres se indican en cursiva. Junto a cada nombre se indica la cita del autor que lo propuso. La mayoría de estas formaciones y asociaciones vegetales son primarias, pero en matorrales y praderas abundan asociaciones vegetales de origen antrópico o secundarias (Berger *et al.*, 1986).

11.1. Descripción de la vegetación costera

11.1.1. *Formaciones boscosas*

Los bosques son las formaciones vegetales más complejas debido a su riqueza floristica, su estructura multiestratificada, y la convivencia de diferentes formas de vida, incluyendo una diversidad de plantas epifíticas (Godoy *et al.*, 1981).

La Cordillera de la Costa de la región valdiviana estuvo completamente cubierta de bosques antes de la colonización humana (Ramírez *et al.*, 1996a). Su distribución altitudinal se presenta en la Fig. 1. En las partes bajas de la ladera oriental existían bosques esclerófilos y bosques templados caducifolios. A mayor altura, también en la vertiente occidental, se desarrollaba el llamado bosque higrófilo templado o bosque valdiviano. En las cumbres se encontraban bosques de coníferas, y en hábitats anegados, bosques pantanosos (Ramírez y Figueroa, 1985). Hoy existen en las tierras bajas y medias grandes extensiones cubiertas por monocultivos de pino (*Pinus radiata*) y eucalipto (*Eucalyptus globulus*) (Ramírez *et al.*, 1992a).

11.1.2. *Bosque esclerófilo*

BOSQUE DE BOLDO

Nothofago-Perseetum linguae boldetosum Tomaselli 1981
Nothofago-Perseetum Boldetosum Oberdörfer 1960
Blechno-Peumetum Knapp 1966

Este bosque ha sido descrito como una subasociación del bosque parcialmente caducifolio de roble-laurel-lingue, enriquecida con *Peumus boldus* (boldo). Se trata de un bosque más desarrollado en Chile central, presentando su límite sur en la cuenca del río Bueno. Se encuentra sobre suelos trumaos aluviales muy fértiles y suelos rojo arcillosos, hasta 250 m de altitud (Ramírez *et al.*, 1990) (Fig. 2). Presenta un solo estrato, con un dosel continuo de boldo que se eleva hasta 18 m. En el dosel sobresalen ejemplares aislados de *Nothofagus obliqua* (roble) y *Laurelia sempervirens* (laurel). Actualmente se conserva en algunas laderas y fondos de quebradas. Es un bosque relativamente pobre en especies leñosas, dominando *P. boldus* y *Persea lingue* (lingue), por el borde de los rodales abunda *Sophora microphylla* (pelú) (Lagos *et al.*, 2000). Contiene una gran cantidad de trepadoras, entre las que destacan *Proustia pyrifolia* (tola blanca) y *Lardizabala biternata* (voqui cogüil). Carece de sotobosque, y en el estrato herbáceo, muy reducido, aparecen hierbas primaverales como *Oxalis araucana* (cuye araucano) e *Hippeastrum fulgens* (añañuca del sur). Además, son frecuentes la hierba saprófita *Arachnitis uniflora* (flor de la araña) (Minoletti, 1986) y *Adiantum chilense* (patita negra).

11.1.3. *Bosque caducifolio templado*

BOSQUE DE ROBLE-LAUREL-LINGUE

Nothofago-Perseetum linguae Tomaselli 1981
Nothofago-Perseetum Oberdörfer 1960
Laureletum sempervirensii Pisano 1956

Este bosque fue dominante en los suelos trumaos de toda la Depresión Intermedia en el centro-sur de Chile. Actualmente se encuentra en la vertiente oriental de la cordillera costera, y por efecto de sombra de lluvia suele subir mezclándose con el bosque esclerófilo de *P. boldus* hasta 400 m de altitud. Se trata de un bosque rico en especies, pluriestratificado,

parcialmente caducifolio, con un dosel que puede alcanzar hasta 40 m. El estrato superior caducifolio está formado por *N. obliqua*, por debajo aparecen estratos formados por árboles perennifolios. Como consecuencia de la intervención de los rodales el estrato arbustivo ha sido invadido por *Rubus constrictus* (San Martín *et al.*, 1991a). El estrato herbáceo está formado por hierbas nativas perennes, tales como *Osmorhiza chilensis* (apio del monte), *Sanicula crassicaulis* (pata de guanaco) y *Oxalis dumetorum* (cuye rastrero). Entre las trepadoras se encuentra *Chusquea quila* (quila), *Lapageria rosea* (copihue), *Boquila trifoliolata* (pilpil voqui) y *Muehlenbeckia hastulata* (quilo). En la Depresión Intermedia, este bosque ha sido transformado en un parque de roble-laurel, constituido por una matriz de praderas antropogénicas, en la cual sobreviven ejemplares añosos aislados de estas dos especies.

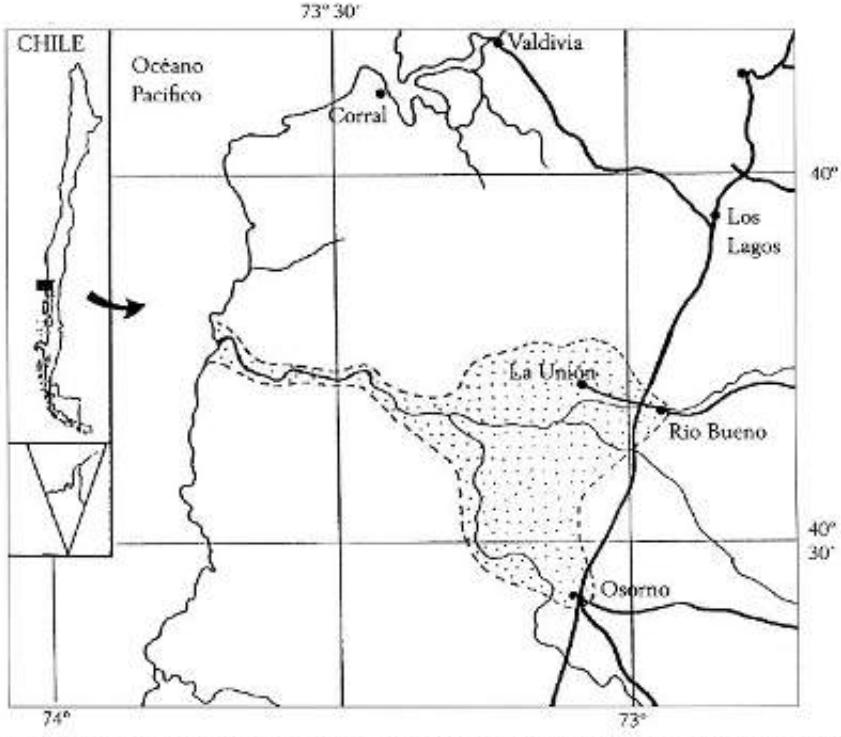


Figura 2. Distribución de los bosques esclerófilos en la sombra de lluvia de la cuenca del río Bueno (Valdivia, X Región, Chile).

BOSQUE DE RAULÍ-COIHUE

Nothofagetum alpino/procerae Ramírez y Figueroa 1987
Dasyphyllo-Nothofagetum alpinae Pollmann 2001
Nothofagetum procerae Oberdörfer 1960

El bosque de raulí es una asociación típica del llamado bosque caducifolio templado, que abunda en las precordilleras de la VIII y IX Regiones de Chile. En la cordillera Pelada, al sur del río Valdivia, se presenta a media altura en laderas del río Bueno (Llancacura) y en el sector Hueyusca (La Naranja), provincia de Osorno (Martínez, 1993b). En este último lugar, la especie dominante *Nothofagus alpina* (raulí) presenta su límite sur de distribución. Los rema-

nentes de bosque crecen aislados, en hábitats con sombra de lluvia dentro del área costera de distribución del bosque de coihue-ulmo. Es un bosque poco estratificado, que puede alcanzar 40 m de altura, con un estrato arbóreo inferior perennifolio, formado principalmente por Mirtáceas, tales como *Myrceugenia planipes* (picha), *Amomyrtus luma* (luma) y *A. meli* (meli), y Proteáceas, incluyendo *Gevuina avellana* (avellano), *Lomatia hirsuta* (radal) y *Lomatia dentata* (piñol). El sotobosque y especialmente el estrato herbáceo son escasos. Se postula que una causa de esta pobreza es un efecto alelopático de la hojarasca de la especie dominante (Ramírez, 1971), además de la sombra del sotobosque de Mirtáceas. El mayor xerofitismo se refleja en la menor cantidad de musgos y epífitas asociadas (Pollmann, 2001).

Este bosque ha sido uno de los más destruidos en Chile, para aprovechar la valiosa madera del raulí. En sectores de explotaciones pasadas, prosperan praderas antropogénicas y matorrales secundarios.

11.1.4. *Bosque higrófilo templado*

BOSQUE DE OLIVILLO COSTERO, BOSQUE DE TIQUE, BOSQUE VALDIVIANO COSTERO

Lapagerio-Aextoxiconetum punctatii Tomaselli 1981
Lapagerio-Aextoxiconetum Oberdörfer 1960

El bosque de olivillo es una asociación típica de la formación bosque Valdiviano. Se trata de una comunidad perennifolia, pluriestratificada y muy rica en especies (Frank y Finckh, 1999). En el litoral pacífico el dosel de este bosque puede medir hasta 30 m, pero a orillas de los grandes lagos supera los 40 m (Mora, 1986). En el estrato superior dominan *Aextoxicon punctatum* (olivillo), *Eucryphia cordifolia* (ulmo) y *L. sempervirens*. Bajo el dosel, prospera gran cantidad de Mirtáceas (*A. luma, M. planipes, L. apiculata, A. meli*); en el herbáceo abundan hierbas higrófilas y helechos de gran tamaño, como *Lophosoria quadripinnata* (ampe o palmita). Sobre los troncos proliferan hepáticas, musgos y helechos película (Alberdi *et al.*, 1978; Riveros y Ramírez, 1978; Saravia, 1991).

El bosque de olivillo costero ha sido muy destruido para obtener madera y leña y para habilitar tierras para pastoreo y cabañas de veraneo. Al introducir ganado se forman las praderas costeras antropogénicas de chépica-cadillo, con escaso valor forrajero. Estas praderas, al ser agotadas por sobrepastoreo, son invadidas por *Greigia sphacelata* (chupón), y al ser degradadas por reiterados cultivos de papas, son invadidas por *Anthoxanthum utriculatum* (paja ratonera). Sin intervención humana, la sucesión secundaria se inicia con un matorral de quila o quilantal que es reemplazado por un matorral de maqui o macal y por la regeneración del bosque (véase formaciones de matorral).

BOSQUE DE COIHUE-ULMO

Nothofago-Eucryphietum cordifoliae Tomaselli 1981
Dombeyo-Eucryphietum Oberdörfer 1960

El bosque de coihue-ulmo es la asociación florística más abundante del bosque Valdiviano, en ambas cordilleras y en los suelos ñadi de la Depresión Intermedia. En la vertiente oriental

de la cordillera costera crecía abundantemente entre 400 y 600 m de altitud. Se trata de un bosque perennifolio, rico en especies leñosas, pluriestratificado, con un dosel que alcanza 45 m. En el estrato superior dominan *Nothofagus dombeyi* (coihue) y *E. cordifolia* (Foto 32 y 33, Cuadernillo2), los niveles intermedios e inferiores son dominados principalmente por Mirtáceas (*L. apiculata, A. luma* y Proteáceas, *L. dentata* y *Embothrium coccineum*, notro). Un estrato arbustivo alto lo forman *A. chilensis* y *Rhaphithamnus spinosus* (huayún o espino negro), entre otros. En el estrato arbustivo bajo es muy importante *Ugni molinae* (murta). En el piso del bosque se encuentran las hierbas *Viola rubella* (violeta cimarrona), *Uncinia phleoides* (clinclin) y *Nertera granadensis* (rucachucao); y el musgo *Dendroligotrichum dendroides* (musgo pinito, Foto 4, Cuadernillo 2). También abundan las trepadoras, principalmente *Ch. quila* y *Lapageria rosea* (copihue) (Torres, 1991).

La degradación antrópica de este bosque ofrece un ejemplo de mal aprovechamiento de los recursos naturales renovables. Se ha explotado principalmente *N. dombeyi* (coihue), como material de construcción, y *E. cordifolia*, como combustible doméstico. Cuando se tala el bosque sin intervenir el suelo, se forma un matorral secundario que con el tiempo lleva a la regeneración del bosque original.

Bosque de tepa-tineo-mañío

Laureliopso-Weinmannietum trichosperma Ramírez *et al.*, 1996a
Laurelio-Weinmannietum trichospermae Tomaselli 1981
Laurelio-Weinmannietum Oberdörfer 1960
Laurelio-Weinmannietum Saxegothaetosum Villagrán 1980

El bosque de tepa-tineo-mañío en la cordillera costera de Valdivia se sitúa en altitudes sobre 500 m, teniendo su límite altitudinal superior a 800 m. Su presencia coincide con la franja de condensación de la neblina y, por lo tanto, con la zona de mayor humedad del gradiente altitudinal (Oberdörfer, 1960).

Es un bosque perennifolio de gran crecimiento, aunque con menor cantidad de especies que los anteriores. Suele alcanzar hasta 45 m de altura, dominando en el estrato superior *Laureliopsis philippiana* (tepa), *Weinmannia trichosperma* (tineo), *Dasyphyllum diacanthoides* (palo santo) y *Saxegothaea conspicua* (mañío hembra) (Donoso *et al.*, 1984). Aunque el número de trepadoras es bajo, son abundantes *Ch. quila, Hydrangea serratifolia* (pehueldén) y *Griselinia ruscifolia* (yelmo). Como un arbusto trepador actúa *Pseudopanax laetevirens* (curaco o sauco). El suelo está cubierto de musgos, hepáticas y de hierbas higrófilas y umbrófilas como *Pilea elegans* (pilea), *Anemone hepaticifolia* (anémona) y *N. granadensis*, entre otras. Los troncos de los árboles aparecen cubiertos por una gruesa capa de epifitos y musgos del género *Weimouthia* (Foto 25, Cuadernillo 2), que cuelgan de las ramas. Entre los epifitos destaca *Fascicularia bicolor* (chupalla, Foto 34, Cuadernillo 2) y numerosas especies de *Hymenophyllum* (helechos película) (Fotos 35 a 38,39; Cuadernillo 2).

Este bosque está mejor conservado, debido a que se ubica en lugares menos accesibles y de mucha pendiente. La regeneración del bosque ocurre a través de una etapa de renoval de *Drimys winteri* (canelo), que localmente suelen ser muy abundantes (López, 1998). Estos bosques de canelo corresponden entonces sólo a un estadio de regeneración del bosque de tepa-tineo (Donoso, 1990). Después de la intervención humana se forma una variedad de matorrales secundarios, tales como matorral de *Latua pubiflora* (palo de brujos), en la región de Valdivia o *Chusqueo-Bacchrietum sphaerocephalae* (chilca), en Chiloé.

BOSQUE DE COIHUE DE CHILOÉ

Nothofagetum nitidae Oberdörfer 1960

Ocupa las cumbres de la cordillera Pelada, por sobre los 800 m de altitud, y corresponde al límite norte del llamado bosque chilote. Se trata de una comunidad boscosa perennifolia, donde domina *Nothofagus nitida* (coihue de Chiloé) acompañado por *D. winteri* y *Podocarpus nubigena* (mañío macho). En general, es más pobre en especies que el bosque Valdiviano (Amigo *et al.*, datos no publicados). En el estrato arbustivo aparecen *Desfontainia spinosa* (taique), *Myrceugenia chrysocarpa* (pitrilla) y *Ugni candollei* (murta del malo). Las dos especies de trepadoras más importantes son *Ch. quila* y *Campsidium valdivianum* (voqui bejuco). El estrato herbáceo, formado sobre suelo muy húmedo, es pobre en especies y sólo se presentan musgos, hepáticas y algunas hierbas higrófilas (Ramírez *et al.*, 1996a).

Aunque este bosque está mejor conservado, al cortar o quemar sus rodales se forman matorrales secundarios, principalmente chaurales (Ericaceae).

BOSQUE DE COIHUE DE MAGALLANES

Nothofagetum betuloidis Oberdörfer 1960

Este bosque perennifolio se desarrolla en el sector sur de la isla de Chiloé, en los bordes de los canales patagónicos, hasta el estrecho de Magallanes (Amigo y Ramírez, 1998a). En las cumbres más altas de la cordillera Pelada crecen avanzadas septentrionales que consisten en pequeños rodales, expuestos al viento, cuya altura no sobrepasa los 12 m. Como especie acompañante, con baja cobertura, aparece el canelo. En el estrato arbustivo abundan *Chusquea uliginosa* (taihuén) y *Myrceugenia ovata* (una especie de pitrilla).

11.1.5. *Bosque de coníferas*

BOSQUE DE ALERCE O ALERZAL

Fitzroyetum cupressoidis Oberdörfer 1960

Mientras el bosque chilote ocupa laderas más cálidas, con exposición ecuatorial (norte), el bosque de *Fitzroya cupressoides* (alerce) coloniza las planicies de la cumbre o laderas más expuestas y frías, con exposición polar (sur). Crece sobre suelos de micaesquistos meteorizados, con escasa materia orgánica. Se trata de bosques abiertos, de unos 30 m de altura. En forma aislada aparecen ejemplares de *N. betuloides*. En el estrato arbustivo abundan *Tepualia stipularis* (tepú) y *D. spinosa* y en el más bajo, presentan alta cobertura *Chusquea nigricans* (quila enana), *Baccharis magellanica* (chilca de Magallanes) y *Philesia magellanica* (coicopihue), que trepa por grietas de los troncos de alerce. Sobre el suelo crecen hierbas acojinadas de lugares turbosos, como *Donatia fascicularis* y *Oreobolus obtusangulus*.

Los bosques de alerce de la cordillera costera fueron explotados en la primera mitad del siglo pasado. Hoy existen grandes extensiones de bosques quemados en pie (Veblen y

Ahston, 1982; Quintanilla y Sáez, 1989; Salas, 1991) (Foto 48, Cuadernillo 2). El alerce se usó como madera de construcción, para fabricar tejuelas y postes para alumbrado público en todo el sur de Chile. En lugares perturbados existen matorrales secundarios en donde se mantienen las mismas especies del sotobosque original.

BOSQUE DE CIPRÉS DE LAS GUAITECAS, CIPRESAL

Pilgerodendronetum uviferae Oberdörfer 1960

Los bosques de *Pilgerodendron uvifera* (ciprés de las Guaitecas) ocupan depresiones turbosas, con anegamiento prolongado. Son bosques bajos, abiertos, con un estrato arbóreo superior de unos 8-10 m, conformado casi exclusivamente por la especie dominante. También tienen un estrato arbustivo bajo, con *Ch. nigricans* y un estrato herbáceo continuo con hierbas acojinadas de lugares turbosos, acompañadas del musgo *Sphagnum magellanicum* (ponpón). Aunque los pequeños rodales de este bosque se conservan bastante bien en la cordillera costera, la actual explotación de *S. magellanicum* está poniendo en peligro la sobrevivencia de *P. uvifera*. Las condiciones turbosas extremas se reflejan en la baja diversidad de especies leñosas y trepadoras.

11.1.6. *Bosques pantanosos*

BOSQUE DE TEMO-PITRA, BOSQUE PANTANOSO, HUALVE

Blepharocalyo-Myrceugenietum exsuccae Ramírez *et al.*, 1996b
Temo-Myrceugenietum exsuccae Tomaselli 1981
Temo-Myrceugenietum Oberdörfer 1960

Se trata de un bosque siempreverde, sobre suelos anegados, dominado por Mirtáceas, con un estrato arbóreo que alcanza 20 m de alto. Ocupa depresiones del terreno y riberas de cursos de agua, hasta 200 m de altitud (Ramírez *et al.*, 1983).

Es un bosque pobre en especies, en el cual dominan *M. exsucca* y *Blepharocalyx cruckshanksii* (temo), acompañados por *D. winteri*. En los bordes de los rodales son frecuentes *Maytenus boaria* (maitén) y *Escallonia revoluta* (ñipa). Entre las trepadoras abundan *Ch. quila* y *Cissus striata* (voqui naranjillo). El piso de los rodales está libre de vegetación, aunque esporádicamente aparece el arbusto *Rhamnus diffusus* (murta negra) y por los bordes suelen internarse algunas hierbas palustres.

Normalmente permanece anegado unos ocho meses en el año y sólo en verano la napa freática desciende bajo la superficie, aunque el suelo aún retiene mucha humedad. Por lo anterior, el suelo adquiere características turbosas, dada la acumulación de materia orgánica.

BOSQUES DE TEPÚ, TEPUALES

Tepualietum stipulariae Hueck 1978

Crece de preferencia en la isla de Chiloé, pero tiene avanzadas septentrionales en la cordillera Pelada, al sur del río Valdivia, y al norte en el cerro Oncol (López, 1998;

Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen). Se trata de un bosque pobre en especies, dominado por *T. stipularis*, especie que presenta grandes troncos de crecimiento horizontal suspendidos hasta un metro del suelo inundado. De estos troncos brotan ramas más delgadas de crecimiento vertical. Los troncos horizontales están totalmente cubiertos de epífitos, especialmente helechos película del género *Hymenophyllum* (Hueck, 1978). Por los bordes de los rodales se encuentran especies arbóreas como *D. winteri*, *P. nubigena* y *A. luma*, y especies arbustivas como *Philesia magellanica*, *M. chrysocarpa*, *Crinodendron hookerianum* (chaquihue) y *Lomatia ferruginea* (romerillo).

11.1.7. *Formaciones arbustivas (matorrales)*

Los matorrales son generalmente pluriestratificados, presentando una alta riqueza florística. En la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos sólo se presentan dos formaciones de matorrales nativos (Foto 40, Cuadernillo 2): ñirre-chilca de Magallanes, por sobre el límite altitudinal del bosque, y patagua marina en roqueríos y dunas fósiles en la cercanía del mar. El resto de los matorrales son de origen antrópico, como consecuencia de la tala de bosques.

11.1.8. *Matorrales nativos*

MATORRAL COSTERO DE PATAGUA MARINA

Escallonio-Griselinietum jodinifoliae Ramírez 1982
Griselinio-Pernettyetum poeppigii Hildebrand 1983

Los roqueríos y dunas fósiles estabilizadas del litoral que constituyen los hábitats más xéricos en la región son colonizados por un matorral nativo de patagua marina que puede alcanzar hasta cuatro metros de altura (Alberdi y Ramírez, 1967). Se trata de un matorral siempreverde, achaparrado y espinoso, dominado por *Griselinia jodinifolia* (patagua marina) y *Escallonia rubra* (ñipa) en el dosel superior, por *U. molinae* y *G. mucronata* en el estrato arbustivo bajo y por gran cantidad de hierbas en roseta. Entre ellas destacan *Eryngium paniculatum* (cardoncillo), *Libertia chilensis* (calle-calle) y *F. bicolor* en los lugares más secos y *Gunnera tinctoria* (pangue o nalca) y *Francoa appendiculata* (llaupangue) en los más húmedos (Ramírez *et al.*, 1999).

MATORRAL DE ÑIRRE-CHILCA DE MAGALLANES

Baccharido-Nothofagetum antarcticae Ramírez *et al.*, 1996a

En las cumbres de la cordillera costera, ocupando depresiones turbosas con *Sphagnum* spp., aparece este matorral de *Nothofagus antarctica* (ñirre), achaparrado y acompañado, en ocasiones, de *N. betuloides* y *D. winteri*. En el estrato arbustivo crecen *Baccharis magellanica* (chilca de Magallanes) y *Ch. nigricans*. En el estrato herbáceo abundan helechos y hierbas de lugares turbosos (Ramírez *et al.*, 1985b).

11.1.9. *Matorrales secundarios*

Matorral de zarzamora, murrales

Alstroemerio-Aristotelietum Oberdörfer 1960
Aristotelio-Rubetum constrictae Ramírez 1982

Los murrales exóticos se presentan en la Depresión Intermedia y base oriental de la cordillera costera, hasta 400 m. Normalmente reemplazan a los bosques esclerófilos de *P. boldus* y al bosque caducifolio templado de roble-laurel-lingue (San Martín *et al.*, 1991a). Se desarrollan como setos junto a los caminos y en cercas divisorias de potreros. Dominan en él dos especies caducifolias trepadoras: *R. constrictus*, alóctona, y *M. hastulata*, autóctono. Además son frecuentes los arbustos pioneros como *A. chilensis*, *E. coccineum* y la maleza exótica *Teline monspessulanum* (chocho). En el estrato herbáceo abundan malezas de origen europeo y el geófito nativo *Alstroemeria aurantiaca*.

Matorrales de quila, quilantales

Chusqueetum quilae Oberdörfer 1960
Fuchsio-Chusqueetum quilae Hildebrand 1983
Corynabutilo-Chusqueetum quilae Contreras 1991

Los matorrales de *Ch. quila* se desarrollan en tierras bajas perturbadas, especialmente en suelos húmedos, a veces con anegamiento estacional. Aparecen en la Depresión Intermedia y en la base y depresiones de la cordillera costera, en reemplazo de los bosques pantanosos de temo-pitra y también del bosque perennifolio de *A. punctatum*, a orillas del Pacífico.

Son matorrales impenetrables, pobres en especies, con presencia de los arbustos *Corynabutilon vitifolium* (huella) y *Fuchsia magellanica* (chilco). Ocasionalmente aparecen *G. tinctoria*, y los helechos *L. quadripinnata* y *Blechnum chilense* (quilquil). Cuando por florecimiento muere la quila, este matorral es invadido por especies leñosas colonizadoras.

Matorral de maqui, macal

Rhaphithamno-Aristotelietum Oberdörfer 1960

Los matorrales secundarios de *Aristotelia chilensis* son muy ricos en especies nativas e introducidas. Su distribución actual corresponde a la primitiva área del bosque de coihue-ulmo, al que reemplaza después de la tala. También aparece en zonas perturbadas del bosque de *A. punctatum*. Este matorral constituye uno de los primeros estadios en la regeneración de los bosques nativos, si no es afectado por roces o pastoreo. Dominan en el macal *A. chilensis* y *R. spinosus*. Son frecuentes las trepadoras *L. rosea*, *Ch. quila* y *B. trifoliolata*, además de la invasora *R. constrictus*. En el estrato herbáceo se encuentran malezas introducidas. Curiosamente, este matorral secundario se forma también bajo plantaciones de pino (Ramírez *et al.*, 1984b).

MATORRAL DE ESPINILLO, MATORRAL DE CHACAY, MATORRAL DE PICA-PICA

Rubo-Ulicetum Hildebrand 1983

El matorral de espinillo ocupa una posición terminal, como asociación permanente, en la degradación antropogénica de los bosques costeros de coihue-ulmo. Las praderas degradadas por pastoreo, una vez abandonadas, son invadidas por *Ulex europaeus* (espinillo), especie introducida que forma matorrales espinosos, perennifolios, impenetrables y muy difíciles de erradicar, que además de inutilizar el suelo para actividades agrícolas y ganaderas, impiden la regeneración del bosque nativo (Ramírez *et al.*, 1988). Se ha comprobado que el suelo del tipo rojo arcilloso sufre un deterioro físico muy marcado en esta serie de degradación desde el bosque de coihue-ulmo al matorral de *U. europaeus*, pasando por el estado de pradera (Ramírez *et al.*, 1988).

MATORRAL DE CHILCA

Chusqueetum uliginosae Baccharietosum Ramírez *et al.*, 1994

En este matorral abundan *Chusquea ulignosa* (tihuén) y *Baccharis sphaerocephala* (chilca), que alcanzan unos dos metros de alto, también es frecuente la regeneración de *E. coccineum*. Con excepción de la *Chusquea* llamada tihuén, las otras especies son caducifolias. Este matorral ha sido descrito en el comienzo de la sucesión de los suelos ñadi de la provincia de Valdivia, pero también se encuentra en la cordillera costera de Chiloé, después de la intervención del bosque de tepa-tineo y de los renovales de canelo.

MATORRAL DE ZARZAMORA Y QUILQUIL

Rubo-Blechnetum chilensis San Martín 1992

Se encuentra a orillas de ríos y pantanos y en áreas colindantes con bosques pantanosos de temo-pitra. Dominan *B. chilense* y *R. constrictus*, acompañados de numerosas malezas europeas. Aunque *R. constrictus* es una especie caducifolia que enriquece el suelo con materia orgánica, ella no permite la regeneración de las especies nativas.

11.1.10. *Formaciones de praderas antropogénicas*

En la Cordillera de la Costa no existían praderas nativas, éstas son formaciones secundarias de origen antrópico, mantenidas por el pastoreo (Ramírez *et al.*, 1985a; 1997b). En su estructura florística dominan malezas europeas. Sólo en las praderas húmedas de *Juncus procerus* (junquillo) es importante el elemento autóctono (Añazco *et al.*, 1981).

PRADERA DE CHÉPICA-HIERBA DE SAN JUAN

Hyperico-Agrostidetum capillariae Oberdörfer 1960

Esta pradera cubre los suelos trumaos donde prosperó el bosque de roble-laurel-lingue. Alcanza >80 cm de alto en plena floración y está formada por especies herbáceas de origen europeo, tales como *Agrostis capillaris* (chépica), *Trifolium repens* (trébol blanco), *Leontodon saxatilis* (chinilla) e *Hypochaeris radicata* (hierba del chancho), entre otras. Al ser degradadas pueden ser invadidas por *Leucanthemum vulgare* (margarita) o *Echium vulgare* (viborera). Como especie diferencial figura *Hypericum perforatum* (hierba de San Juan), maleza europea recolectada actualmente con fines medicinales.

PRADERA DE CHÉPICA-CADILLO

Acaeno-Agrostidetum capillariae Oberdörfer 1960

Es una pradera costera, de escasa altura (30 cm de alto) y bajo valor forrajero. Aunque en ella dominan malezas europeas, también se encuentran especies nativas. Entre ellas, *Acaena ovalifolia* (cadillo) de dispersión epizoocora (Ramírez *et al.*, 1993). La especie dominante es *A. capillaris* acompañada de *L. saxatilis* y otras malezas. Estas praderas degradadas pueden ser invadidas por *G. sphacelata*, *A. utriculatum* o por *U. europaeus*, especialmente en la isla de Chiloé.

PRADERA DE AIRA

Airo-Agrostidetum capillariae Ramírez *et al.*, 1998

Pradera de bajo valor forrajero, ocupa la ladera oriental más seca de la Cordillera de la Costa, generalmente se encuentra asociada a pastoreo intensivo con ovejas. Crece sobre suelo rojo arcilloso y está sometida a una fuerte sequía edáfica por compactación, confirmada por la presencia de hierbas anuales y perennes en roseta. Su cobertura nunca alcanza el 100%. La especie dominante sigue siendo *A. capillaris*, pero se agregan *Aira caryophyllea* (aira), *L. saxatilis* y *Cynosurus echinatus* (cola de zorro).

PRADERA DE PAJA RATONERA

Centello-Anthoxanthetum utriculatae San Martín *et al.*, 1992a

Alcanza más de un metro de alto, con muy pocas especies, donde domina *A. utriculatum*, especie nativa, muy agresiva, con metabolismo C4. Esta pradera se forma sobre suelos degradados por la rotación continua de pastoreo y cultivo de papas. Además son frecuentes *A. capillaris*, *Centella asiatica* (centella) y *Anthoxanthum odoratum* (pasto oloroso). La especie dominante suele usarse para techar construcciones rústicas.

PRADERA DE JUNQUILLO DURO

Junco-Agrostidetum capillariae Ramírez *et al.*, 1998

La pradera de junquillo duro es más bien un prado condicionado por el exceso de compactación del suelo, producido por un pisoteo animal o humano. Se forma en reemplazo de la pradera anterior, sólo en las planicies litorales de la región. En ella dominan *A. capillaris*, *Juncus imbricatus* (junquillo duro) y *Dichondra sericea* (oreja de ratón).

PRADERA HÚMEDA DE JUNQUILLO

Juncetum procerii Oberdörfer 1960

Son praderas húmedas que se forman en áreas originalmente ocupadas por bosques pantanosos de temo-pitra. Esta pradera puede crecer más de un metro de alto, dominando la hierba nativa *J. procerus* acompañada de las introducidas *Lotus uliginosus* (alfalfa chilota) y *Holcus lanatus* (pasto dulce) (San Martín *et al.*, 1998).

PRADERA DE PASTO DULCE, PRADERA DE BOTÓN DE ORO

Agrostio-Ranunculetum repentis Rubilar 2002

Se forma por un pastoreo intensivo o por desecación mediante drenaje de la pradera húmeda de junquillo (Ramírez *et al.*, 2001). En ella dominan *H. lanatus* y *Ranunculus repens* (botón de oro). Esta pradera se presenta sólo en vegas pantanosas y suelos de ñadi de la provincia de Llanquihue.

11.1.11. *Formaciones de dunas*

Los campos de dunas litorales de la región de Los Lagos (X Región) tienen su origen en procesos erosivos de tierras agrícolas, arrastre de depósitos glaciales y el posterior acarreo del sedimento por los ríos hacia el mar, que los devuelve como arena al litoral (Ramírez *et al.*, 1992b). Con el tiempo las dunas son cubiertas por vegetación, lo que contribuye a su estabilización. En la región de Los Lagos las dunas litorales presentan una distribución restringida generalmente al lado norte de las desembocaduras de los ríos. Las dunas sufren actualmente una fuerte presión antrópica por pastoreo y la práctica de diversos deportes (Castro, 1985).

DUNAS PRIMARIAS DE SUSPIRO

Nolanetum paradoxae Kohler 1970

Esta comunidad es dominada por *Nolana paradoxa* (suspiro), hierbas perennes como *Rumex sanguineus* (romaza marina) y subarbustos robustos como *Polygonum sanguinaria* (sanguinaria) y *Carpobrotus chilensis* (doca). Estas plantas presentan una distribución espaciada, baja cobertura y alta resistencia a la salinidad.

DUNAS SECUNDARIAS DE CORTADERA-DICHA GRANDE

Carici-Ambrosietum Kohler 1970
Ambrosietum chamissonis Ramírez *et al.*, 1989

Es una asociación vegetal colonizada principalmente por *Ambrosia chamissonis* (dicha grande) a la cual se asocian *Carex pumila* (cortadera de duna) y *Panicum durvilleanum* (pasto peludo), *Tetragonia maritima* (aguanosa) y *P. sanguinaria*.

DUNA ARBUSTIVA DE BRECILLO

Margyricarpo-Empetretum rubrae Ramírez *et al.*, 1989

Es una asociación vegetal restringida a las dunas de Llanquihue, con cobertura vegetal cerrada de especies arbustivas de hasta 1 m de altura. Las especies dominantes sobre estas terrazas litorales son *Empetrum rubrum* (brecillo) y *Margyricarpus pinnatus* (perlilla).

11.1.12. *Formación de turberas*

Las turberas son pantanos fríos que se presentan en las cumbres de las montañas costeras (Ruthsatz y Villagrán, 1991; Ruthsatz, 1983), así como en depresiones y suelos de ñadi de la región de Los Lagos. Durante el último periodo glacial tuvieron una distribución más amplia en territorios bajos del sur de Chile (Villagrán y Armesto, en este volumen). Las turberas se caracterizan porque las plantas van muriendo y depositándose como turba, debido a las bajas tasas de descomposición en condiciones de pH ácido. La turba es materia orgánica vegetal recalcitrante que actualmente suele usarse como combustible o sustrato para invernaderos. Las turberas son lugares extremos debido al pH ácido y bajo contenido de nutrientes, particularmente nitrógeno, por lo que allí crecen algunas especies de plantas insectívoras (*e.g.*, *Drosera uniflora*, *Pinguicula antarctica*).

Se distinguen turberas ombrogénicas, que dependen exclusivamente del agua de lluvia; y topogénicas, que dependen del drenaje del suelo. A estas últimas se les llama localmente mallines. En años secos, ambas pueden ser invadidas por el bosque adyacente.

TURBERA OMBROGÉNICA SUBANTÁRTICA DE *DONATIA*

Drosero-Donatietum fascicularis Ramírez 1968

Esta asociación vegetal incluye alrededor de 15 especies. Se presenta como una extensa carpeta verde formada por plantas pulviniformes. En esta carpeta firme, que resiste el peso de un humano, domina *D. fascicularis*, acompañada de *Oreobolus obtusangulus*, *Tapeinia magellanica* (lirio de escasa estatura) y la insectívora *Drosera uniflora* (rocío de sol). En esta asociación se presenta ocasionalmente *N. antarctica* como un pequeño subarbusto (San Martín *et al.*, 1999).

TURBERA TOPOGÉNICA DE PONPON, MALLÍN

Sphagnetum magellanicii Pisano 1977

Esta turbera es rica en especies (casi 50 especies), con abundante presencia de *N. antarctica*, que suele alcanzar hasta seis metros de alto. La especie más importante es *S. magellanicum*, un musgo que forma cojines blandos como monticulos, donde se hunden los pies. Estos cojines son verde claro en primavera y se tornan rojos en verano. Además, son también importantes *B. magellanica*, *Ch. nigricans*, *Blechnum penna-marina* (punke) y *Myrteola nummularia* (huarapo) (San Martín *et al.*, 1999). Es común encontrar *Lepidothamnus fonckii* (ciprés enano). Actualmente estas turberas son afectadas por la cosecha indiscriminada de *S. magellanicum*.

11.1.13. *Formación de marismas*

Las marismas son pantanos salobres, periódicamente inundados, ubicados en la zona intermareal del litoral pacífico, en los estuarios de ríos y mares interiores de la isla de Chiloé. Su flora está formada por plantas halófitas, que son capaces de soportar la alta salinidad. El anegamiento crea condiciones anaeróbicas y la salinidad produce sequía fisiológica, lo que afecta la vegetación.

MARISMA DE *SPARTINA*

Sarcocornio-Spartinetum densiflorae San Martín *et al.*, 1992a

Es dominada por *Spartina densiflora* (graminea llinto), que crece formando champas de un metro de alto y 40 cm de diámetro, junto a *Triglochin concinna* (hierba de la paloma) y *Eleocharis pachycarpa* (rime), cubriendo un 80% del sustrato. Adheridas al sustrato se encuentra *Sarcocornia fruticosa* (baja sosa) y *Anagallis alternifolia* (pimpinela).

MARISMA ALTA DE TOTORA

Triglocho-Scirpetum californiae San Martín *et al.*, 1992a

Se trata de un totoral salobre que alcanza 150 cm de altura y cubre hasta un 65% del suelo. La especie dominante es *Scirpus californicus* (totora), que crece acompañada de *T. concinna*. El sustrato es limoso y el anegamiento prolongado, por desarrollarse en el límite inferior de la marea.

MARISMA DE HIERBA DE LA PALOMA-PASTO AZUL

Triglocho-Puccinellietum glaucescens San Martín *et al.*, 1992a

Presenta fuerte anegamiento, vegetación baja, pero con alta cobertura. La especie dominante es *T. concinna*, acompañada por *Puccinellia glaucescens* (pasto azul de marisma) y *S. fruticosa*. Esta comunidad se desarrolla en la parte inferior del mesomareal, sobre sustrato limoso con gran cantidad de sedimento orgánico.

MARISMA DE TOTORA AZUL

Scirpo-Cotuletum coronopifoliae San Martín *et al.*, 1992a

Es una asociación florísticamente homogénea, donde domina *Scirpus americanus* (totora azul) y *Cotula coronopifolia* (botón de oro africano). Se presenta generalmente sobre sustrato más rocoso, junto a arroyos de marisma, que por conducir agua dulce atenúan la salinidad.

MARISMA DE PIMPINELA

Anagallietum alternifoliae San Martín *et al.*, 1992a

Se trata de un asociación baja (sólo 20 cm). Las especies dominantes son *Anagallis alternifolia* (pimpinela), *S. fruticosa* y *Eleocharis pachycarpa* (rime). Esta comunidad crece en el intermareal sobre sustratos arenosos duros.

PRADERA SALOBRE DE JUNQUILLO MARINO

Loto-Juncetum balticii San Martín *et al.*, 1992a

Se trata de una comunidad pratense de 50 cm de alto, muy rica en especies, que se ubica por sobre el nivel de la marea alta, en la cual domina *Juncus balticus* (junquillo marino) acompañado de varios halófitos y de algunas malezas alóctonas, entre las cuales abundan *L. uliginosus* y *A. capillaris*. El suelo es seco y arenoso, con bastante materia orgánica y muy estable.

11.1.14. *Formación palustre pantanosa*

La vegetación de pantanos es abundante en el curso inferior de los ríos, especialmente en la parte norte de la región aquí tratada. Su abundancia actual es producto de los hundimientos de terreno provocados por los sismos de mayo de 1960, que inundaron áreas originalmente agropecuarias (Weischet, 1960). Hoy dichos terrenos están en recuperación debido al avance de la vegetación palustre (Ramírez *et al.*, 1982). Muchos de estos pantanos son importantes refugios, lugares de nidificación (véase Schlatter, en este volumen) y de alimentación de avifauna, anfibios y algunos mamíferos, como *Myocastor coypus* (coipo).

PANTANO DE TOTORA

Scirpetum californiae Ramírez y Añazco 1982

Es la comunidad pantanosa más abundante en la región. Suele alcanzar más de dos metros de alto en lugares dulceacuícolas, pero reduce drásticamente su tamaño en condiciones salobres. La especie dominante es *S. californicus*, enriquecida localmente

con *Phragmites australis* (carrizo) y *Typha angustifolia* (vatro). Trepando en estas cañas aparece *Calystegia sepium* (suspiro del pantano) y por debajo *Lycopus europaeus* (pata de lobo). Además, se presentan especies leñosas introducidas desde Eurasia, tales como *Salix babylonica* (sauce llorón), *Salix viminalis* (sauce mimbre), *Salix caprea* (sauce cabruno) y *Alnus glutinosa* (aliso).

Localmente son importantes los pantanos de cortadera grande (*Loto-Cyperetum eragrostidae*) y de cortadera azul (*Caricetum ripariae*).

11.1.15. *Flora de cavernas*

En el litoral de la región estudiada se encuentran cavernas que muchas veces sirven de refugio a pescadores y veraneantes. Algunas de ellas tienen tamaños considerables, como la gruta La Aguada, en Corral, la gruta de Colún al sur de Chaihuín y la gruta de Quillagua, en Llanquihue. En ellas se desarrolla una flora que aunque no es exclusiva, tiene interés por estar conformada por especies esciófitas estrictas, es decir, plantas que no viven en lugares luminosos, muy escasas en los bosques u otras formaciones vegetales.

Una especie siempre presente en ellas es el helecho *Adiantum chilense*. Otras especies frecuentes son *F. magellanica*, y el helecho *Blechnum blechnoides* (palmilla). En la gruta de La Aguada, en Corral, existía una rica flora que incluía la especie en peligro de extinción *Valdivia gayana* (valdivia) (Gunckel, 1931). Desgraciadamente, construcciones realizadas en la parte superior de la terraza secaron la caverna, desapareciendo casi toda su vegetación.

11.2. Conservación de la flora regional

El bosque de tepa-tineo-mañío, relativamente mejor conservado, es el lugar de vida de dos especies leñosas en peligro de extinción: *V. gayana* y *B. corallina*. De la primera aún se conservan poblaciones en la Reserva Nacional Valdivia, la segunda es utilizada como material para cestería en la región de San Juan de la Costa (Smith-Ramírez, 1996; Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen). *F. cupressoides* es una especie vulnerable, actualmente protegida como Monumento Natural. Como especies raras poco conocidas figuran los arbustos *Cornabutilon ochsenii* (Ross, 1987) y *Satureja multiflora* (menta de árbol), ambos en el ámbito de los bosques de roble-laurel-lingue. Otra especie semiarbustiva considerada en dicha categoría es *Lobelia bridgesii* (tupa rosada) que prospera en matorrales secundarios, incluso mezclada con *U. europaeus*, a orillas de los caminos (véase Recuadro). En hábitats muy especiales del piso del bosque de tepa-tineo crecen poblaciones del helecho *Blechnum corralense*, considerado en peligro de extinción (Baeza *et al.*, 1998; Amigo *et al.*, 2000a).

Además de las especies indicadas, incluidas oficialmente en los libros rojos de la flora chilena (Benoit, 1989), los bosques costeros de la región valdiviana son

lugar de vida de especies herbáceas escasas, que podrían ser consideradas en peligro por destrucción de su hábitat. Entre ellas destacan: *Anemone hepaticifolia*, *Ourisia coccinea* (berro rojo), *Pilea elegans* que también crecen en bosques de tepa-tineo. En serio peligro a nuestro juicio se encuentra *Peperomia nummularioides* (congonilla del monte), una epífita escasa en los bosques de *A. punctatum* que han sido degradados. También en este bosque habría que considerar en peligro a *Jovellana punctata* (zapatito violeta de la virgen), que sólo crece en el litoral de la provincia de Valdivia. En los bosques de *P. boldus* de la cuenca del río Bueno están con problemas de conservación local la especie dominante *P. boldus*, *Arachnitis uniflora* e *Hippeastrum fulgens* (añañuca del sur). En praderas húmedas de la región valdiviana, especialmente junto a cursos de agua, se encuentra también *Herbertia lahue* (lahue), una pequeña y hermosa geófita nativa, actualmente en peligro de extinción.

Aunque las turberas no son útiles para el trabajo agrícola, ellas están siendo amenazadas por la extracción de *Sphagnum magellanicum*. La destrucción de este hábitat pondría en peligro a muchas especies de su especializada flora. Un potencial peligro corren también especies que están siendo colectadas como follaje verde y exportadas para ornato de ramos florales, entre ellas y desde los bosques de *A. punctatum* se colectan *Lophosoria quadripinnata*, hermoso helecho nativo, desde el bosque de coihue-ulmo, *Lycopodium paniculatum* (licopodio) y *G. avellana* y desde el bosque de tepa-tineo-mañío *Dendroligotrichum dendroides* (Foto 4, Cuadernillo 2) y *Lomatia ferruginea*.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los alumnos-tesistas del Laboratorio de Geobotánica del Instituto de Botánica de la Universidad Austral de Chile que han contribuido al conocimiento de la vegetación valdiviana, a la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Austral de Chile (DID-UACh) y a FONDECYT (Chile) que han financiados proyectos de investigación y también al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) que con generosas invitaciones nos ha permitido reunir y revisar la literatura sobre la vegetación chilena escrita por investigadores alemanes.

Lobelia bridgesii

Lobelia bridgesii Hook. et Arn. (tupa rosada), familia Lobeliaceae (Foto 4, Cuadernillo 2), es una hierba perenne geófita. La destacamos aquí porque es una planta endémica de la región costera de la provincia de Valdivia, Chile, con distribución cosmopolita.

Presenta un sistema radical napiforme, o sea, una raíz principal engrosada y con un ensanchamiento en la zona del cuello, del cual nacen vástagos aéreos huecos, de hasta 120 cm de alto. Estos vástagos llevan hojas lanceoladas, sésiles, de base prolongada y adherida al tallo (decurrentes). Las hojas son muy delgadas, desprovistas de pelos, de unos 30 cm de largo por 5 cm de ancho, las inferiores, pero se van achicando hacia el extremo. Las flores hermafroditas se disponen en racimos foliosos en el extremo de los vástagos aéreos (Lammers, 1993). La corola es zigomorfa (asimétrica) de color rosado. La polinización es entomófila y en ella participan varios himenópteros, especialmente *Bombus dahlbomi* (Apidae). El fruto es seco, capsular con muchas semillas, que se dispersan al ser lanzadas fuera de la cápsula por el movimiento de los vástagos provocados por el viento.

Los órganos aéreos desaparecen de la vista desde mayo hasta mediados de septiembre, sobreviviendo sólo su gruesa raíz almacenadora. Los vástagos comienzan a brotar en septiembre en número de dos o tres por planta y crecen rápidamente formando abundante follaje. A fines de noviembre se inicia la floración, que se prolonga hasta marzo. Frutos maduros comienzan a presentarse a mediados de enero. En abril se produce la senescencia de los vástagos aéreos. La germinación de las semillas en condiciones de laboratorio (luminosidad y temperatura ambiente) es baja, lográndose un 33% de semillas germinadas a los 73 días desde la siembra (Krause, 1988). La planta no presenta reproducción vegetativa.

Esta especie, actualmente considerada con problemas de conservación y calificada como "rara" (Benoit, 1989), crece exclusivamente en la región costera, en hábitats ruderales, especialmente matorrales secundarios a orillas de caminos y senderos y en bordes de canales. Se desarrolla en lugares relativamente sombríos a diferencia de su congénere *Lobelia tupa* (tupa) que es de sol. Por ello, vive amparada bajo el dosel arbustivo de *Aristotelia chilensis* (maqui), *Fuchsia magellanica* (chilco) y en algunos sectores *Ulex europaeus* (espinillo). Actualmente se encuentran poblaciones en Corral, Amargos, San Carlos, Ensenada de San Juan, camino Iñipulli (Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen), Tres Cruces y cerro Oncol (López, 1998) (Fig. 1, Tabla1).

Tabla 1. Ejemplares de *Lobelia bridgesii* colectados en la provincia de Valdivia existentes en los herbarios chilenos. SGO: Santiago, CONC: Concepción, VALD: Valdivia.

Herbario	Número de colecta	Lugar	Colector	Fecha
SGO	106258	San Carlos, Corral	E. Krause	Febrero 1987
SGO	57103	Corral	R. Philippi	Marzo 1878
CONC	395217325	Amargos, Corral	H. Gunckel	Febrero 1930
CONC	1618	Corral	H. Gunckel	Diciembre 1930
CONC	1341	Amargos, Corral	G. Montero	Enero 1934
CONC	17270	Corral	B. Sparre	Enero 1954
CONC	s/n	San Carlos Corral	E. Krause	Febrero 1987
VALD	s/n	Tres Cruces	E. Krause	Noviembre 1987
VALD	s/n	Cerro Oncol	P. López	Diciembre 1998

12. Flora de cuatro Reservas Nacionales en la Cordillera de la Costa de la VII Región (35° - 36° S), Chile, y su papel en la protección de la biodiversidad regional

Flora of four Biological Reserves in the Coastal Range of the VII Region (35° - 36° S) and their relevance for the conservation of regional biodiversity

MARY T. K. ARROYO, OSCAR MATTHEI, MELICA MUÑOZ-SCHICK, JUAN J. ARMESTO, PATRICIO PLISCOFF, FERNANDA PÉREZ Y CLODOMIRO MARTICORENA

Abstract

This work examines the conservation status of the flora of the Coastal Range of the Maule Region (35-36° S), based on the recent exploration, collection and identification of the flora of four National Reserves: Los Queules, Los Ruiles, Empedrado de Ruiles and Federico Albert. Our purpose was to contribute to the floristic knowledge of the region and to critically assess the relevance of these small Reserves (<1000 ha in total) for the conservation of regional plant diversity. Botanical explorations (this and previous work) have recorded 596 species (602, including subtaxa) in the coastal region studied, 67% herbs and 33% woody plants. The latter represent 62% of all the woody flora of the mediterranean-climate region of Chile (30-38° S). The region studied stands out because of the high number of species endemic to continental Chile (N=255, 42%), including 150 herbaceous species (37% endemism) and 105 woody species (54% endemism). The total number of plant species collected in all four Reserves corresponds only to 35% of the regional flora. Herbaceous species are less protected than woody species (26 vs. 54% of species present in at least one reserve). This work confirms the high endemism of the flora of the coastal Maule Region. We identified several areas that are still uncollected and therefore the regional species richness may be underestimated. We strongly recommend to extend the protection beyond forests to include areas of sclerophyllous woodland, usually undervalued and hence susceptible to conversion to forestry plantations, and to improve the protection of the herbaceous flora.

Introducción

Un gran desafío para la sociedad actual es encontrar maneras de asegurar la conservación de la biodiversidad. La biodiversidad es esencial para la sustentabilidad ecológica del planeta. Los seres vivos, desde los microorganismos hasta las plantas y animales superiores, determinan la productividad de los ecosistemas, controlan los ciclos de nutrientes y afectan la estabilidad climática a escala local, regional y global (Lubchenco *et al.*, 1991). Además, las especies son fuentes de bienes y servicios que van desde valores estéticos expresados al nivel del paisaje, hasta valores económicos asociados con determinados productos y subproductos.

Encontrar formas para conservar la biodiversidad es lamentablemente más complejo que lo que parece a primera vista, y suele ser el tema de numerosos debates académicos (*e.g.*, Vane-Wright *et al.*, 1991). Por un lado, a la escala relevante a las acciones de conservación, las especies tienden a distribuirse en el paisaje independientemente unas de otras, dificultando la identificación de áreas prioritarias de conservación. Es decir, las áreas de alta riqueza y de concentración de especies endémicas no necesariamente coinciden entre si, ni entre los distintos grupos de organismos. Por otro lado, las acciones de conservación suponen: la existencia de un conocimiento adecuado de la distribución de las especies, la existencia de recursos humanos calificados que sean capaces de reconocer las especies en terreno, y la existencia de poblaciones viables de las especies en los ecosistemas naturales al momento de emprender acciones específicas de conservación. A pesar de que en Chile existen algunas buenas bases de datos, la información sobre muchos grupos de organismos es todavía muy deficiente (Simonetti *et al.*, 1995).

En este trabajo presentamos los resultados de la reciente exploración, colecta, identificación y revisión del estado de conservación de la flora de la Cordillera de la Costa (CC) de la VII Región del Maule (35°-36° S). La CC de la Región del Maule se inserta en la zona de clima mediterráneo de Chile central caracterizada por veranos cálidos y secos, inviernos lluviosos, y alta variación interanual en los montos de precipitación. La posición transicional de la zona mediterránea entre los desiertos del norte y los bosques lluviosos del sur, grandes fluctuaciones climáticas en el pasado y la naturaleza insular del territorio chileno, producto de la presencia de la cordillera de los Andes, han provocado altos niveles de endemismo en diversos grupos de organismos (Cowling *et al.*, 1996; Arroyo y Cavieres, 1997; Villagrán e Hinojosa, 1997; Villagrán y Armesto; Méndez *et al.* en este volumen). Debido a su gran riqueza florística y altos niveles de endemismo, Chile central y centro-sur (30°-42° S) han sido reconocidos por la comunidad científica internacional como un *hotspot* de biodiversidad, es decir un territorio de relevancia global (Arroyo *et al.*, 1999; Myers *et al.*, 2000; Smith-Ramírez, 2004).

La CC de Chile central ha sido intensamente intervenida durante los últimos 200 años. A partir de la colonización española, esta región abasteció de trigo no sólo a la población del país, sino que fue exportado a otras regiones del mundo. En la actualidad, este cultivo ha sido reemplazado por plantaciones forestales de *Pinus radiata*, especie exótica, las que cubren varios miles de hectáreas (Figura 1, Cuadernillo 1). La flora nativa de esta zona de la CC se encuentra en gran medida restringida a profundas quebradas que nacen en las cimas, recorriendo un corto trecho hasta la costa. Estas quebradas, en muchos casos de difícil acceso, se caracterizan por una alta humedad debido a la influencia de nieblas y alta precipitación.

Varios autores han contribuido al conocimiento de la flora y vegetación de la CC de la región del Maule (por ejemplo, San Martín *et al.*, 1986; Troncoso y San Martín, 1988; San Martín, 1988; San Martín *et al.*, 1988; Villagrán e Hinojosa, 1997; San Martín y Sánchez, 2000)(Foto 28, Cuadernillo 2). En este sector de la CC confluyen árboles endémicos como *Gomortega keule* (keule), *Nothofagus alessandrii* (ruil), y *Pitavia punctata* (pitao), cuya distribución está restringida a

la costa de Chile central (San Martín, en este volumen). Además, en este sector se encuentran seis de las once especies de *Nothofagus* del país (Rodríguez *et al.*, 1983). Es en la CC de la región del Maule en donde se hallan las poblaciones más septentrionales de muchos géneros leñosos pertenecientes a los bosques templados (véase Anexo 1). La sobrevivencia de pequeñas poblaciones de especies de estos géneros al norte de los 36° S estaría favorecida por las condiciones más húmedas y menos fluctuantes del clima costero.

Pese a las particularidades de su flora, los esfuerzos de conservación en la CC de la región del Maule, a través del establecimiento de áreas protegidas en el marco del Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Estado (SNASPE), son limitados. Apenas existen cinco pequeñas unidades del SNASPE en la zona (Figura 2, Cuadernillo 1), éstas son: Reserva Nacional (RN) Los Queules, RN Los Ruiles, RN Federico Albert (dominada por plantaciones de eucaliptos y otros árboles introducidos), RN Empedrado de Ruiles, RN Laguna Torca (en la cual no existe bosque) (véase Ibarra-Vidal, en este volumen). En su conjunto, estas áreas suman alrededor de 1.000 ha. Todas estas reservas se ubican en la vertiente occidental de la CC, estando totalmente desprovista de protección en su vertiente oriental. El reducido número de unidades SNASPE en la región obedece a varios factores, entre los cuales se encuentra la falta de grandes extensiones de hábitat prístino y la propiedad privada de gran parte de los terrenos.

Con el objetivo de consolidar acciones de conservación, es necesario mejorar el conocimiento de la composición de la flora de la zona y examinar críticamente el papel del SNASPE. Con estos fines, proporcionamos en este capítulo en primer lugar información sobre la riqueza de especies y niveles de endemismo de la flora de la CC entre los 35° - 36° S. Luego, damos a conocer las especies de plantas vasculares presentes en cada una de las cuatro áreas protegidas de la CC en esta latitud, determinando la relevancia de dichas reservas a escala regional.

12.1. Métodos

Para evaluar la zona de estudio en cuanto a riqueza de especies y endemismo es necesario contar con un catastro de la flora regional. Respecto a esta necesidad, en la ausencia de una obra florística completa y actualizada para Chile, se confeccionó un catastro provisional de la flora de la zona. Para ello se definió con un Sistema de Información Geográfico los territorios correspondientes a la CC entre los 35° - 36° S (Figuras 1,2, Cuadernillo 1 y Figura 4). El límite norte del área de estudio corresponde a casi exactamente con el río Mataquito, definido por San Martín y Donoso (1996) como el límite norte del bosque maulino. Se incluyó tanto la vertiente oriental como occidental de la CC, descartando el valle central. Una vez definida la zona de estudio, se procedió a desarrollar una base georreferenciada de registros de herbario para la zona, empleando tres fuentes de información: a) colecciones del herbario de la Universidad de Concepción (CONC); b) registros del herbario del Museo de Historia Natural, Santiago (SGO); c) muestras depositadas en herbarios fuera del país, citados en monografías especializadas. Los registros en la Universidad de Concepción corresponden principalmente a material colectado durante el siglo XX. En el caso del Museo de Historia

Natural, las colecciones incluyen tanto los 1800s y 1900s. También se incluyeron algunos registros del herbario de la Universidad de Talca. La base de datos fue filtrada para detectar sinónimos, errores de localidad, y algunos errores evidentes de identificación. En general, se aceptaron las identificaciones de las muestras, siempre y cuando fueran coherentes con otras muestras de la especie. No se incluyeron registros de especies en publicaciones no avalados por una muestra de herbario. Se agregó a esta base de datos las colecciones de los autores durante los años 2001 y 2002 en las cuatro áreas protegidas de la zona de estudio (RN Los Queules, RN Los Ruiles, RN Federico Albert y RN Empedrado de Ruiles). Las especies fueron clasificadas según procedencia, distinguiendo entre especies endémicas de Chile continental y especies nativas no endémicas. La designación de una especie como endémica se basó en la consulta de las distribuciones geográficas e información de inventarios florísticos de países vecinos o cercanos (Argentina: Zuloaga *et al.*, 1994; Zuloaga y Morrone, 1996; Perú: Brako y Zarucchi, 1993; Ecuador: Jorgensen y León-Yáñez, 1999). No se consideró la flora exótica en este análisis.

Para determinar la cobertura de las cuatro unidades del SNASPE en cuanto a la protección de la flora vascular, en primavera y verano de 1999 y 2000, botánicos de la Universidad de Concepción y Universidad de Chile efectuaron exploraciones en terreno. En dichas oportunidades, se procuró abarcar la totalidad de hábitats de cada reserva y cubrir los gradientes ecológicos y de altura representados. La totalidad de las especies encontradas fueron colectadas y herborizadas. El material botánico está depositado en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC). A las especies encontradas en terreno, se agregaron registros adicionales hechos previamente por otros investigadores. La nomenclatura empleada es de la base de datos de la flora de Chile, mantenida en CONC.

12.2. Resultados

12.2.1. *Flora de la Cordillera de la Costa, 35°-36° S*

Las Figuras 1,2 y 3, Cuadernillo 1, muestran el área de estudio (7.672 ha), la actual extensión de plantaciones forestales exóticas en la zona, la ubicación de las cuatro unidades del SNASPE y las localidades de colecta registradas en la base de datos, respectivamente. La Figura 6, Cuadernillo 1, muestra que, si bien el área ha sido cubierta por los botánicos, la intensidad de muestreo en muchas partes es muy baja. En general, la vertiente oriental de la cordillera costera ha sido mejor explorada que la vertiente occidental. Del mismo modo, la parte sur de la zona de estudio ha sido más intensamente colectada que la parte norte.

Hasta la fecha, las exploraciones botánicas de la zona han arrojado un total de 602 especies (incluyendo subtaxa, Tabla 1). Excluyendo las variedades, el número total de especies sería 596. Las especies herbáceas representan 66,4% del total de la flora vascular de este sector de la CC. Sin embargo, el aporte de las especies leñosas (33,6%; N = 196 especies) es estadísticamente mayor que en el resto de Chile central (21%; Arroyo *et al.*, 1995; G = 35,51; P < 0,001). En particular, el

número de especies arbóreas en la flora (N = 50) representa el 62% de las especies arbóreas encontradas en la zona mediterránea (IV hasta la VIII Región) y muchas de ellas extienden su distribución al bosque templado austral.

De los 602 taxa vasculares, 255 (42,4%) son endémicos a Chile continental (Tabla 1). Aunque en términos absolutos existen más especies endémicas entre las herbáceas (150) que entre las leñosas (105), el nivel de endemismo en la flora leñosa (53,6%) es significativamente mayor que el de la flora herbácea (36,9%; G = 14,8; P < 0,001). La Tabla 2 compara el nivel de endemismo en la CC con otras áreas de Chile, destacando una gran proporción de especies endémicas.

Tabla 1. Composición de la flora de la Cordillera de la Costa, 35°-36° S, Chile.

Procedencia	Total	Leñosas	Herbáceas
Especies endémicas	255 (42,4%)	105(53,6%)	150 (36,9%)
Especies nativas	347 (57,6%)	91 (46,4%)	256 (63,1%)
Total	602	196 (32,6%)	406 (66,4%)

Tabla 2. Porcentaje de endemismo en la Cordillera de la Costa, 35° - 36° S, comparando otros lugares en Chile central. SN = Santuario de la Naturaleza; RN = Reserva Nacional; MN = Monumento Natural.

Lugar	% Especies endémicas	Fuente
Cordillera de la Costa, 35°-36°S	42,4	Este trabajo
SN Yerba Loca	34,6	Arroyo *et al.* (2002)
RN Bellotos del Melado	29,5	Arroyo *et al.* (2000)
Área de MN Contulmo	30,5	Baeza *et al.* (1999)
Región Metropolitana	43,7	Arroyo *et al.* (2002)
IV Región	53,5	Squeo *et al.* (2001)

12.2.2. *Flora de las áreas protegidas*

En la Tabla 3 se indican las superficies de las cuatro áreas protegidas, junto con el número de especies conocidas para cada una de ellas. El Anexo 1 contiene la nómina completa de las especies de plantas vasculares en las unidades del SNASPE. Las exploraciones que realizamos en las cuatro áreas protegidas, sumadas a observaciones anteriores, arrojaron un total de 211 especies (Anexo 1). El número de especies presentes en cada reserva es variable. Considerando su área, la RN Los Queules es relativamente pobre en especies, en tanto que RN Los Ruiles es relativamente rica. RN Nacional Federico Albert, situada en la costa, y establecida con el fin de prevenir el avance de dunas, contiene plantaciones de especies introducidas de *Eucalyptus*. Es posible que esta Reserva

contenga más especies nativas, pues la intensidad de muestreo fue menor que en las demás Reservas. Las especies en las cuatro Reservas representan apenas 35% de la flora total de la zona de estudio.

No sólo es pobre la presencia de la flora nativa en las unidades del SNASPE, sino también el grado de protección es variable entre formas de vida. Existe una diferencia marcada en cuanto a la protección de la flora herbácea y leñosa. Por un lado, la proporción de las especies herbáceas que se encuentran presentes a lo menos en un área protegida (26,1%) es significativamente menor que en el caso de las especies leñosas (53,6%; $G = 42,8$; $P < 0,001$). Efectivamente, la utilidad del SNASPE para proteger las especies herbáceas es la mitad que para las especies leñosas; cerca de tres cuartos de las especies herbáceas no se han registrado en área protegida alguna. Por otro lado, entre las especies que gozan algún grado de protección, es decir, que están presentes en por lo menos una unidad del SNASPE, las especies herbáceas son las menos representadas. También esto es evidente al comparar la frecuencia de las especies herbáceas y leñosas en las unidades del SNASPE (Fig. 1). Apenas 7,9% de las especies herbáceas se encuentran en más de un área protegida, en contraste con 28,6% de las leñosas.

Un objetivo importante de cualquier programa de conservación es proteger la flora endémica. Resulta interesante analizar las reservas de la CC en este contexto. La proporción de especies endémicas protegidas en una o más unidades del SNASPE es estadísticamente indistinguible de la proporción de especies no endémicas ($G = 0,168$; $P > 0,05$). Las especies endémicas y no endémicas protegidas se distribuyen de manera similar en cuanto al número de unidades de SNASPE ocupadas (Fig. 2).

Finalmente, considerando diferencias en forma de vida y procedencia, las especies mejor protegidas son las leñosas no endémicas (= nativas en la Fig. 3), en tanto que las menos protegidas son las hierbas endémicas (Fig. 3), aunque no hubo diferencias significativas dentro de las dos formas de vida.

Tabla 3. Flora vascular de las Reservas Nacionales presentes en la Cordillera de la Costa (35-36° S), VII Región, Chile.

Unidad	Total especies	% Especies endémicas
Federico Albert	16	4 (25,0)
Los Ruiles	139	58 (41,7)
Ruiles de Empedrado	79	38 (48,1)
Los Queules	104	48 (46,2)

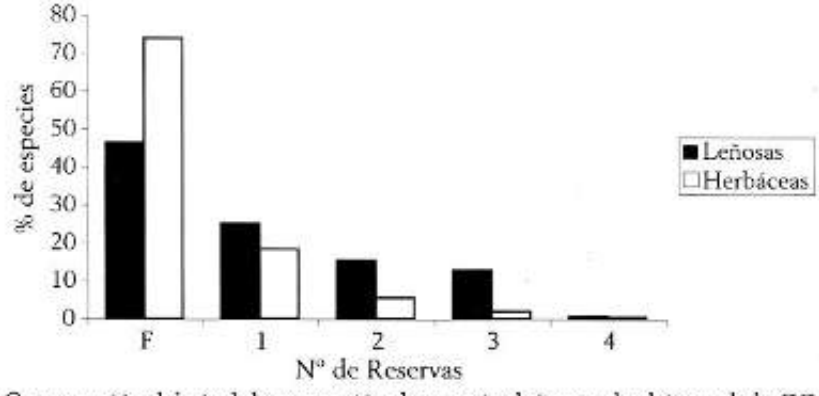


Figura 4. Comparación del nivel de protección de especies leñosas y herbáceas de la CC, 35° - 36° S, Chile, en las cuatro unidades del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Se indica la frecuencia de especies representadas fuera de las Reservas (F), en una o más unidades del SNASPE. Leñosas N = 196, herbáceas N = 406.

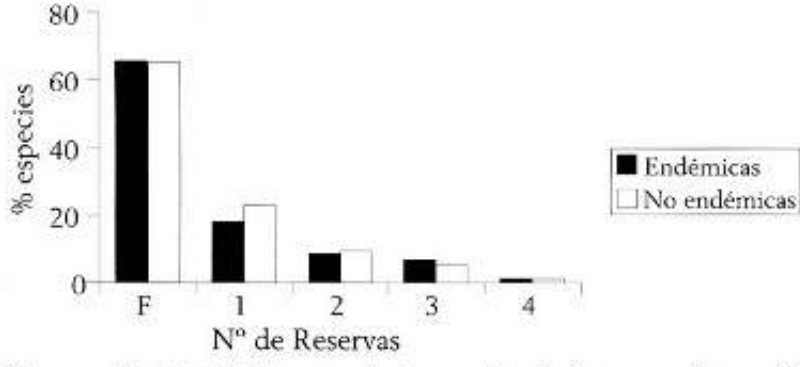


Figura 5. Comparación del nivel de protección de especies de plantas vasculares endémicas y no endémicas de Chile en la CC, 35° - 36° S, Chile. Se indica la frecuencia de especies representadas fuera de las Reservas (F), en una o más unidades del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Endémicas N = 255, No endémicas N = 347.

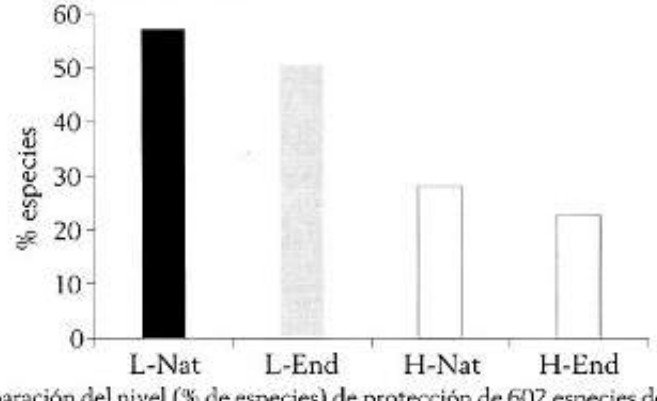


Figura 6. Comparación del nivel (% de especies) de protección de 602 especies de plantas vasculares en las cuatro unidades del Sistema Nacional de Áreas Protegidas en la CC, 35° - 36° S, Chile, según forma de vida y procedencia. L-Nat = especies leñosas nativas, no endémicas (N = 91); L-End = especies leñosas endémicas (N = 105); H-Nat = especies herbáceas nativas, no endémicas (N = 256); H-End = especies herbáceas endémicas (N = 150).

12.3. Discusión

En trabajos anteriores se ha destacado la presencia de especies endémicas leñosas en la CC, tales como *G. keule, N. alessandrii, Nothofagus leonii, P. punctata*. En este trabajo se confirma que la flora leñosa de la región costera es altamente endémica. Sin embargo, a pesar que la proporción de endemismos en la flora herbácea es menor, en términos absolutos hay más especies herbáceas endémicas que leñosas en la flora regional. En este estudio se limitó los análisis formales de endemismo a la categoría de especies endémicas de Chile. Cabe preguntarse, sin embargo, si existen especies endémicas restringidas a la CC de la Región del Maule. Al parecer son pocas las especies restringidas a esta categoría: *Adesmia bijuga, Alstroemeria diluta* subsp. *diluta, Calceolaria meyeniana* subsp. *cheiranthoides, Epipetrum polyanthes, N. alessandrii, N. leonii, Solanum sanfurgoi* y *Tarasa reichei*. Esto quiere decir que el gran número de especies endémicas en la CC se distribuyen más allá de los 35° - 36° S, aunque muchas de ellas tienen rangos estrechos.

Según la información disponible, en el área de Chile central, definida en sentido amplio, la CC de la VII Región no se destaca por su riqueza de especies de plantas vasculares. Este resultado no debe sorprender. En general, las áreas de mayor riqueza de especies a escala regional en Chile son las que incluyen fuertes gradientes de altitud. Dichos gradientes concentran más especies por unidad de área. De hecho, se ha mostrado que la CC, en general, es menos rica para especies que la cordillera de los Andes debido a que esta última presenta vegetación altoandina (Arroyo *et al.*, 1995), sin embargo, sigue la tendencia contraria para especies de bosque. Asimismo, es muy probable que los datos disponibles subestimen la riqueza de especies en tiempos precolonización europea. Se mostró que existen vacíos evidentes de colecta en varios sectores de esta zona. Anteriormente se demostró que el esfuerzo de muestreo en esta zona es muy bajo en comparación con otros sectores de la CC, alrededor de Valdivia, Concepción, y Valparaíso (Ricklefs *et al.*, 1995). Además, las fechas de exploración botánica en esta zona indican que el esfuerzo ha sido bastante irregular a lo largo del tiempo. Numerosas colecciones fueron efectuadas por el ilustre botánico Karl Reiche a fines del siglo pasado. Sus exploraciones, sin embargo, se concentraron primariamente en la vecindad de Constitución. En los primeros 50 años del siglo pasado hubo relativamente poca actividad. El mayor número de colecciones botánicas en la zona se registran en los últimos 50 años, más específicamente en las últimas décadas, gracias al aporte del profesor José San Martín y sus colegas. En el período de Karl Reiche, los ecosistemas de la CC ya habían sido alterados fuertemente por los extensos cultivos de trigo, a los que se sumó, en la primera parte del siglo, la ganadería, y en las últimas décadas el establecimiento de extensas plantaciones forestales exóticas. Es probable que muchas especies nativas hayan sido extirpadas localmente de la zona, antes del inicio de su exploración más intensiva.

Si bien las cuatro áreas protegidas existentes en la CC de la región del Maule no protegen la flora satisfactoriamente, su aporte está lejos de ser despreciable. Efectivamente, un tercio de la flora vascular conocida para la zona recibe algún grado

de protección en una pequeña superficie de reservas (406 ha), que corresponde a menos del 0,5% del área analizada en este estudio. El mayor aporte de estas áreas de protección es la representación de especies leñosas endémicas (aunque muy dispar entre especies), mientras que su falencia más grande es el desbalance entre la protección de la flora leñosa y flora herbácea. Este resultado era esperable, teniendo en cuenta que por lo menos tres de las unidades del SNASPE (RN Los Queules, RN Empedrado de Ruiles y RN Los Ruiles) fueron establecidas con el objetivo principal de proteger formaciones boscosas. Otro beneficio de las cuatro unidades de SNASPE es que protegen poblaciones marginales de un gran número de especies que alcanzan sus límites septentrionales en la región del Maule. No menos que 44 especies presentes en las reservas alcanzan sus límites norte en esta región (véase Anexo 1). En esta importante categoría se encuentra la gran mayoría de árboles del bosque templado austral, faltando sólo *Saxegothea conspicua* y *Lomatia ferruginea*. Cabe destacar que hay cerca de 50 especies más que alcanzan sus límites norte en la zona de estudio (San Martín, en este volumen). Este número subraya la naturaleza transicional de la zona.

Basados en el conocimiento de la representatividad regional de las áreas del SNASPE, cabe preguntarse cuál debe ser la estrategia a seguir en cuanto a la protección de la flora vascular (y otros grupos de organismos) de la CC de la región del Maule. Esta pregunta, a nuestro juicio, no puede contestarse sin considerar Chile central en un contexto más amplio. En Chile, las acciones de conservación no siempre se han llevado a cabo con debida planificación, y muchas veces se han hecho sin contar con información sobre distribución de la flora y fauna. Algunos Parques y Reservas Nacionales fueron establecidos inicialmente con criterios distintos a la protección de la biodiversidad (Armesto *et al.*, 1996). De hecho, con pocas excepciones (e.g., Muñoz, 1980; Teillier *et al.*, 1994; Rundel *et al.*, 1996; Arroyo *et al.*, 1998; 2000; 2002), no existen inventarios actualizados de los Parques o Reservas del Estado. Estudios recientes demuestran que existen grandes diferencias entre las Reservas en cuanto a su capacidad de albergar la biodiversidad (Arroyo *et al.*, 2002). Por otra parte, puesto que la autoridad del país preocupada de la conservación es la Corporación Nacional Forestal (CONAF), ha existido una tendencia histórica a priorizar las especies leñosas, olvidando la gran cantidad de especies herbáceas endémicas que se concentran en las formaciones áridas (Squeo *et al.*, 2001) y en el matorral esclerófilo de Chile central.

Respecto al primer punto, una primera prioridad debe ser completar los inventarios florísticos de todas las áreas protegidas en Chile central. Para las áreas protegidas entre la V-VII Región esta tarea está bastante avanzada (Arroyo *et al.*, datos sin publicar), aunque progresando más lento que lo deseable, debido a la falta de una obra florística completa para Chile. El cumplimento de esta tarea permitirá determinar cuántas de las especies de la CC que no están protegidas en las cuatro reservas de la zona de estudio, están representadas en otras áreas protegidas de Chile central, y dónde es necesario reparar omisiones. Respecto a la escasa atención a las especies herbáceas, se requiere un cambio de paradigma, en donde se dé a las formaciones abiertas, tales como el bosque esclerófilo

de Chile central y las formaciones áridas de la IV Región, igual prioridad que a formaciones boscosas. Ello es particularmente relevante en la CC, donde las prácticas forestales consideran que las formaciones esclerófilas y matorrales carecen de valor de conservación.

Para lograr avances cualitativos, parece urgente analizar el territorio costero a escala de polígonos pequeños, con el fin de evaluar su relevancia biológica y vulnerabilidad. Por relevancia biológica se entiende la importancia del polígono en cuanto a riqueza de especies, endemismo, unicidad filogenética, presencia de especies ausentes de otras áreas protegidas de Chile. Por vulnerabilidad, se entiende el grado de alteración del hábitat, y su capacidad de recuperación. Estos dos elementos deben formar la base de una estrategia de conservación integrada para la región. Los polígonos de alta relevancia biológica y baja vulnerabilidad deben complementar el sistema de áreas protegidas de la zona. En las áreas muy vulnerables y de alta relevancia biológica, se deben emprender acciones de restauración ecológica.

Por último, el gran drama de la CC es la fragmentación del paisaje boscoso (Bustamante *et al.*; Grez; Acosta y Simonetti, en este volumen). La fragmentación, además de remover una proporción importante del hábitat original, reduce el flujo génico entre poblaciones, el cual es fundamental para la sobrevivencia de las mismas. El establecimiento de nuevas áreas protegidas debe acompañarse con acciones tendientes a restaurar la conectividad del paisaje. La colaboración de todos los propietarios privados de la región resulta fundamental para lograr este objetivo (Ibarra *et al.*, este volumen). Una acción positiva seria que las compañías forestales mantuvieran las áreas remanentes del bosque esclerófilo en buen estado e incorporaran zonas de vegetación natural entre las áreas de plantaciones forestales. A los propietarios, sugerimos permitir la recuperación de la vegetación nativa en los bordes de riachuelos y ríos. A las empresas inmobiliarias que tengan planes de desarrollo en la zona costera, recomendamos la protección de zonas de dunas, en donde suelen encontrarse muchas especies herbáceas endémicas.

Agradecimientos

Investigación financiada por una Cátedra Presidencial en Ciencias (MKA), FONDECYT 1980705 y P99-103-F ICM.

Anexo 1.

Especies de plantas vasculares que se encuentran en una o más unidades del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado en la Cordillera de la Costa, 35°-36° S.

Límite de distribución. Se indica cuando el límite de distribución de la especie se encuentra en la VII Región. No = Límite norte; So = Límite sur. Procedencia. Nativa: especie nativa, no endémica; Endémica: especie endémica de Chile. Forma de vida: A = anual; B = bianual; F = arbusto; T = árbol; SF = subarbusto; K = cactus; H =hierba.

Reserva				Límite distribución	Procedencia	Forma de vida	Especie
Federico Albert	Empedrado de Ruiles	Los Queules	Los Ruiles				
	+		+		Nativa	SF	*Acaena argentea* Ruiz et Pav.
	+	+	+		Nativa	FT	*Acrisione denticulata* (Hook. et Arn.) B. Nord. var. *denticulata*
	+		+	No	Endémica	F	*Adesmia concinna* Phil.
+	+	+	+		Nativa	H	*Adiantum chilense* Kaulf. var. *chilense*
	+	+			Nativa	H	*Adiantum sulphureum* Kaulf.
	+	+	+		Nativa	T	*Aextoxicon punctatum* Ruiz et Pav.
	+				Nativa	F	*Ageratina glechonophylla* (Less.) R.M.King et H. Rob.
			+	No	Nativa	H	*Agrostis brachyathera* Steud.
+	+	+			Endémica	H	*Alstroemeria ligtu* L. subsp. *ligtu*
			+		Endémica	H	*Alstroemeria revoluta* Ruiz et Pav.
+			+	No	Nativa	T	*Amomyrtus luma* (Molina) D. Legrand et Kausel
+		+	+		Nativa	FT	*Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz
		+	+		Nativa	H	*Asplenium dareoides* Desv.
	+	+	+		Endémica	T	*Azara integrifolia* Ruiz et Pav.

Continuación Anexo 1

		+			Endémica	T	*Azara serrata* Ruiz et Pav. var. *serrata*
		+	+		Endémica	H	*Azorella spinosa* (Ruiz et Pav.) Pers.
	+				Nativa	F	*Baccharis linearis* (Ruiz et Pav.) Pers. subsp. *linearis*
			+		Endémica	F	*Baccharis neasi* DC.
		+			Nativa	F	*Baccharis racemosa* (R. et P.) DC.
		+	+	No	Endémica	F	*Baccharis rhomboidalis* J. Remy subsp. *rhomboidalis*
			+		Nativa	F	*Baccharis sagittalis* (Less.) DC.
		+		No	Endémica	F	*Berberidopsis corallina* Hook. f.
	+	+	+		Nativa	SF	*Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett.
	+	+	+		Nativa	H	*Blechnum hastatum* Kaulf.
		+		No	Endémica	H	*Blechnum mochaenum* G.Kunkel var. *mochaenum*
	+	+	+		Endémica	H	*Bomarea salsilla* (L.) Herb.
			+	No	Nativa	F	*Boquila trifoliolata* (DC.) Decne.
			+		Nativa	ABH	*Bromus catharticus* Vahl
+					Nativa	H	*Bromus lithobius* Trin.
		+	+		Nativa	SF	*Calceolaria integrifolia* L.
		+		No	Nativa	T	*Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don
			+		Nativa	F	*Campsidium valdivianum* (Phil.) Skottsb.
	+		+	No	Nativa	H	*Carex aphylla* Kunth
	+				Nativa	H	*Carex pseudocyperus* L. var. *haenkeana* (J .Presl et K. Presl) Kük.
	+				Nativa	A	*Centaurium cachanlahuen* (Molina) B.L. Rob.
			+		Nativa	H	*Centella asiatica* (L.) Urb.
+	+	+			Nativa	F	*Cissus striata* Ruiz et Pav. subsp. *striata*

Continuación Anexo 1

	+	+	+		Endémica	T	*Citronella mucronata* (Ruiz et Pav.) D. Don
	+				Nativa	A	*Clarkia tenella* (Cav.) F.H. Lewis et M.R. Lewis subsp. *tenella*
			+	No	Nativa	H	*Cliococca selaginoides* (Lam.) C.M.Rogers et Mildner
	+		+		Nativa	F	*Colletia hystrix* Clos
			+	No	Endémica	F	*Colletia ulicina* Gillies et Hook.
			+		Endémica	F	*Colliguaja dombeyana* A. Juss.
			+	So	Endémica	F	*Colliguaja odorifera* Molina
	+		+		Endémica	H	*Conanthera bifolia* Ruiz et Pav.
	+	+	+		Endémica	T	*Cryptocarya alba* (Molina) Looser
			+		Nativa	H	*Cyperus eragrostis* Lam.
			+		Nativa	H	*Cyperus rigens* J. Presl et K. Presl
	+				Endémica	H	*Chaetanthera chilensis* (Willd.) DC. var. *chilensis*
	+				Nativa	H	*Chaetanthera chilensis* (Willd.) DC. var. *tenuifolia* (Gillies ex D.Don) Cabrera
	+		+		Nativa	H	*Chascolytrum subaristatum* (Lam.) Desv.
+					Nativa	H	*Chenopodium ambrosioides* L.
		+			Endémica	SF	*Chiropetalum berterianum* Schltdl. var. *berterianum*
	+	+	+		Endémica	H	*Chiropetalum tricuspidatum* (Dombey ex Lam.) A. Juss.
			+		Nativa	F	*Chusquea culeou* E. Desv.
	+	+	+	So	Endémica	F	*Chusquea cumingii* Nees
	+				Endémica	F	*Chusquea quila* Kunth
			+	No	Endémica	H	*Danthonia araucana* Phil.
			+	No	Nativa	H	*Danthonia chilensis* E. Desv. var. *chilensis*

Continuación Anexo 1

		+		Nativa	H	*Danthonia malacantha* (Steud.) Pilger
	+	+	No	Nativa	T	*Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabrera
		+	No	Nativa	F	*Desfontainia spinosa* Ruiz et Pav.
+		+		Endémica	H	*Dioscorea auriculata* Poepp.
		+	No	Nativa	H	*Dioscorea brachybotrya* Poepp. var. *brachybotrya*
	+			Endémica	H	*Dioscorea pedicellata* Phil.
+	+	+		Nativa	T	*Drimys winteri* J.R. Forst. et G.Forst. var. *chilensis* (DC.) A.Gray
		+		Nativa	H	*Eleocharis maculosa* (Vahl) R. Br.
	+		No	Nativa	F	*Elytropus chilensis* (A.DC.) Müll. Arg.
		+	No	Nativa	T	*Embothrium coccineum* J.R.Forst et G.Forst
+	+	+		Nativa	H	*Equisetum bogotense* Kunth
	+	+		Nativa	H	*Eryngium paniculatum* Cav. et Dombey ex F. Delaroche
+		+		Endémica	FT	*Escallonia pulverulenta* (Ruiz et Pav.) Pers. var. *pulverulenta*
	+			Endémica	T	*Escallonia revoluta* (R. et P.) Pers.
	+			Endémica	H	*Fascicularia bicolor* (Ruiz et Pav.) Mez subsp. *bicolor*
	+		No	Nativa	H	*Festuca thermarum* Phil.
+		+		Endémica	H	*Francoa appendiculata* Cav. var. *appendiculata*
+	+	+		Nativa	F	*Fuchsia magellanica* Lam.
		+		Endémica	H	*Galium araucanum Phil.*
	+	+	No	Endémica	H	*Galium cotinoides* Cham. et Schltdl.
+	+	+	So	Endémica	H	*Galium diffusoramosum* Dempster et Ehrend.

Continuación Tabla

		+	+		Nativa	H	*Galium hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb. subsp. *hypocarpium*
		+	+		Nativa	F	*Gaultheria insana* (Molina) D.J. Middleton
			+		Nativa	F	*Gaultheria poeppigii* DC. var. *linifolia* (Phil.) D.J. Middleton
+				No	Nativa	H	*Gavilea lutea* (Pers.) M.N. Correa
+					Nativa	H	*Geranium core-core* Steud.
	+	+	+	No	Nativa	T	*Gevuina avellana* Molina
			+	No	Endémica	H	*Gilliesia montana* Poepp. et Endl.
	+		+		Endémica	F	*Gochnatia foliolosa* (D.Don) D.Don ex Hook. et Arn. var. *foliolosa*
	+	+		No	Endémica	T	*Gomortega keule* (Molina) Baill.
			+		Nativa	H	*Gratiola peruviana* L. var. *peruviana*
	+	+	+	No	Endémica	H	*Greigia sphacelata* (Ruiz et Pav.) Regel
			+	No	Endémica	F	*Griselinia jodinifolia (Griseb.) Taubert*
		+			Endémica	F	*Griselinia scandens (*Ruiz et Pav.) *Taubert*
	+				Nativa	H	*Gunnera tinctoria* (Molina) Mirb.
	+				Endémica	H	*Gymnachne koelerioides* (Trin.) Parodi
			+		Nativa	H	*Hedyotis salzmannii* (DC.) Steud.
		+	+	No	Endémica	F	*Herreria stellata* Ruiz et Pav.
		+			Nativa	F	*Hydrangea serratifolia* (Hook. et Arn.) F. Phil.
		+		No	Nativa	H	*Hymenophyllum pectinatum* Cav.
		+	+		Nativa	H	*Hymenophyllum peltatum* (Poir.) Desv.
		+		No	Nativa	H	*Hymenophyllum plicatum* Kaulf.
			+	No	Nativa	H	*Hymenophyllum tunbridgense* (L.) Sm.
	+				Endémica	H	*Hypochaeris apargioides* Hook. et Arn.
		+			Endémica	SF	*Jovellana punctata* Ruiz et Pav.

Continuación Anexo 1

		+	+	No	Endémica	SF	*Jovellana violacea* (Cav.) G. Don
	+		+		Nativa	H	*Juncus cyperoides* Laharpe
			+		Nativa	H	*Juncus microcephalus* Kunth
			+	No	Nativa	H	*Juncus planifolius* R.Br. var. *planifolius*
			+	No	Nativa	H	*Juncus procerus* E. Mey.
			+		Nativa	H	*Juncus stipulatus* Nees et Meyen
+				No	Nativa	H	*Juncus tenuis* Willd. Var. *dichotomus* (Elliot) A.W. Wood
		+			Endémica	T	*Kageneckia oblonga* Ruiz et Pav.
	+	+	+		Endémica	F	*Lapageria rosea* Ruiz et Pav.
		+			Nativa	F	*Lardizabala biternata* Ruiz et Pav.
		+			Nativa	H	*Lathyrus magellanicus* Lam. var. *magellanicus*
		+			Endémica	T	*Laurelia sempervirens* (Ruiz et Pav.) Tul.
	+				Nativa	H	*Leptophyllochloa micrathera* (E. Desv.) C.E. Calderón ex Nicora
		+	+	No	Nativa	H	*Libertia chilensis* (Molina) Gunckel
	+			No	Nativa	H	*Leucheria amoena* Phil.
	+		+		Endémica	H	*Libertia sessiliflora* (Poepp.) Skottsb.
			+	So	Endémica	H	*Linum macraei* Benth. var. *macraei*
	+	+	+		Endémica	T	*Lithrea caustica* (Molina) Hook. et Arn. var. *caustica*
		+		No	Nativa	H	*Loasa acanthifolia* Desr.
	+	+	+		Endémica	H	*Lobelia tupa* L.
	+	+	+		Nativa	T	*Lomatia dentata* (Ruiz et Pav.) R. Br.
	+		+		Nativa	T	*Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels ex J.F. Macbr.
		+		No	Nativa	SF	*Lophosoria quadripinnata* (J.F.Gmel.) C. Chr.

Continuación Anexo 1

	–	+	+		Nativa	T	*Luma apiculata* (DC.) Burret
			+		Endémica	T	*Luma chequen* (Molina) A. Gray
		+	+	No	Endémica	H	*Luzuriaga polyphylla* (Hook.) J.F. Macbr.
		+		No	Nativa	H	*Luzuriaga radicans Ruiz et Pav.*
			+		Nativa	SF	*Margyricarpus pinnatus (Lam.) Kuntze*
		+	–		Nativa	F	*Mitraria coccinea Cav.*
		+	–		Nativa	F	*Muehlenbeckia hastulata (Sm.) I.M. Johnst. var. hastulata*
			+		Endémica	F	*Mutisia ilicifolia Cav. Var. ilicifolia*
			+	So	Endémica	SF	*Mutisia involucrata Phil.*
		+	+		Nativa	F	*Myoschilos oblongum Ruiz et Pav.*
	+	+			Nativa	T	*Myrceugenia exsucca* (DC.) O. Berg
	+		+		Endémica	F	*Myrceugenia lanceolata* (Juss. ex J.St.-Hil.) Kausel
	+		+		Endémica	T	*Myrceugenia obtusa* (DC.) O. Berg
		+	+	No	Endémica	T	*Myrceugenia parvifolia* (DC.) Kausel
	+				Nativa	H	*Nassella gibba* (Phil.) M. Muñoz
	+	+			Nativa	H	*Nassella gigantea* (Steud.) M. Muñoz
			+		Nativa	H	*Nassella poeppigiana* (Trin. et Rupr.) Barkworth
			+		Nativa	H	*Nertera granadensis* (Mutis ex L.f.) Druce
		+			Nativa	F	*Notanthera heterophylla* (R. et P.) D. Don
	+		+	No	Endémica	T	*Nothofagus alessandrii* Espinosa
		+	+	No	Nativa	T	*Nothofagus antarctica* (G.Forst.) Oerst.
			+		Nativa	T	*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.
	+	+	+		Endémica	T	*Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser
	+	+	+		Nativa	T	*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. var. *obliqua*

Continuación Anexo 1

	+			No	Endémica	T	*Nothofagus leonii* Espinosa
			+		Endémica	H	*Olsynium junceum* E. Mey. ex K.Presl subsp. *depauperatum* (Phil.) R.A. Rodr.
		+			Nativa	H	*Osmorhiza berteroi* DC.
	+				Nativa	T	*Otholobium glandulosum* (L.) J.W. Grimes
			+		Endémica	A	*Oxalis rosea* Jacq.
			+		Nativa	H	*Paspalum dasypleurum* Kunze ex E. Desv.
	+	+	+		Nativa	T	*Persea lingue* Nees
+	+	+	+		Endémica	T	*Peumus boldus* Molina
+					Endémica	A	*Phalaris amethystina* Trin.
			+		Nativa	H	*Piptochaetium panicoides* (Lam.) E. Desv.
	+	+	+	No	Endémica	T	*Pitavia punctata* (Ruiz et Pav.) Molina
			+		Endémica	H	*Plantago truncata* Cham. Et Schltdl.
	+	+	+		Endémica	F	*Podanthus ovatifolius* Lag.
		+	+	No	Endémica	T	*Podocarpus saligna* D. Don
		+			Endémica	H	*Polygala gnidioides* Willd.
		+			Endémica	H	*Polygala thesioides* Willd.
+	+	+	+		Nativa	H	*Polypodium feuillei* Bertero var. *feuillei*
			+		Nativa	H	*Polypogon australis* Brongn.
		+		No	Nativa	H	*Polystichum chilense* (H. Christ) Diels var. *chilense*
	+	+	+		Endémica	F	*Proustia pyrifolia* DC.
		+		No	Nativa	T	*Pseudopanax laetevirens* (Gay) Franchet
		+		No	Endémica	F	*Pseudopanax valdiviensis* (Gay) Seem. Ex Reiche
	+		+		Nativa	H	*Pteris chilensis* Desv.
+	+		+		Endémica	T	*Quillaja saponaria* Molina

			+		Nativa	H	*Quinchamalium chilense* Molina
			+		Nativa	H	*Relchela panicoides* Steud.
	+	+	+	So	Endémica	F	*Retanilla ephedra* (Vent.) Brongn.
			+		Endémica	F	*Retanilla stricta* Hook. et Arn.
		+		No	Endémica	F	*Rhamnus diffusus* Clos
		+	+		Nativa	T	*Rhaphithamnus spinosus* (Juss.) Moldenke
		+	+		Nativa	F	*Ribes punctatum* Ruiz et Pav.
			+		Nativa	H	*Salpiglossis sinuata* Ruiz et Pav.
	+				Nativa	H	*Samolus latifolius* Duby
+		+			Nativa	H	*Sanicula crassicaulis* Poepp. ex DC.
		+			Endémica	SF	*Sarmienta scandens* (J.D. Brandis) Pers.
			+		Nativa	H	*Scirpus inundatus* (R. Br.) Poir.
		+	+		Endémica	F	*Senna stipulacea* (Aiton) H.S. Irwin et Barneby var. *stipulacea*
	+		+		Nativa	H	*Sisyrinchium arenarium* Poepp. subsp. *Arenarium*
	+				Nativa	H	*Sisyrinchium striatum* Sm.
		+			Nativa	F	*Solanum crispum* Ruiz et Pav.
+					Nativa	A	*Solanum furcatum* Dunal ex Poir. var. *furcatum*
	+				Endémica	H	*Solenomelus pedunculatus* (Gillies ex Hook.) Hochr.
			+		Nativa	T	*Sophora cassioides* (Phil) Sparre
			+		Endémica	T	*Sophora macrocarpa* Sm.
			+		Endémica	F	*Sphacele chamaedryoides* (Balbis) Briq.
			+		Nativa	AH	*Stachys gilliesii Benth.*
			+	No	Nativa	FT	*Tepualia stipularis* (Hook. et Arn.) Griseb.

Continuación Anexo 1

	+				Endémica	H	*Triptilion spinosum* Ruiz et Pav.
		+	+		Nativa	F	*Tristerix corymbosus* (L.) Kuijt
		+			Endémica	H	*Tropaeolum ciliatum* Ruiz et Pav. subsp. *ciliatum*
	+				Endémica	H	*Tropaeolum tricolor* Sweet
		+	+		Endémica	F	*Ugni candollei* (Barnéoud) O. Berg
	+	+	+	No	Nativa	F	*Ugni molinae* Turcz.
		+		No	Nativa	H	*Uncinia erinacea* (Cav.) Pers.
		+	+		Nativa	H	*Uncinia phleoides* (Cav.) Pers. var. *phleoides*
		+	+		Nativa	H	*Vicia nigricans* Hook. et Arn.
		+	+		Endémica	SF	*Viola capillaris* Pers. var. *capillaris*
	+				Nativa	H	*Viola maculata* Cav. var. *maculata*
		+			Endémica	SF	*Viola portalesia* Gay var. *portalesia*
			+	No	Nativa	T	*Weinmannia trichosperma* Cav.

13. Flora vascular de la Cordillera de la Costa en la región del Biobío: riqueza de especies, géneros, familias y endemismos

Vascular flora of the Coastal Range of the Biobio Region: richness of species, genera, families and endemisms

LOHENGRIN A. CAVIERES, MARITZA MIHOC, ALICIA MARTICORENA, CLODOMIRO MARTICORENA, CARLOS M. BAEZA Y MARY T. K. ARROYO

Abstract

The Coastal Range (CR) of the Biobio Region (VIII Región) is divided in two sectors separated by the Biobio river. The northern part is characterized by a hilly landscape, with elevations of 400 m and small valleys. The southern portion is the Nahuelbuta Range that has elevations above 1,000 m. This physiography also corresponds to the transition from a warmer Mediterranean climate to the north, to a wet-temperate climate to the south. These conditions promote changes in the flora and vegetation. The CR of the Biobio region contains 690 native species of vascular plants, ca. 51% of the regional species richness, and 13,5% of the total number of species in Chile, including 137 families and 354 genera. From these species, 265 are Chilean endemics, representing 55% of the 480 endemic species of mainland Chile. Floristically, the area can be divided into three zones: a northern zone, characterized by the presence of Deciduous Maulino Forest, dominated by Nothofagus *species; a central zone known as coastal forest of Concepción, also dominated by* Nothofagus *species, but associated with a variety of species that result from the mixture of Mediterranean vegetation and Valdivian temperate forest; and finally, a southern zone dominated by higrophyllous taxa, characteristic of Valdivian forests. The CR of the Biobio Region is the habitat of endemic trees such as* Gomortega keule *(keule, Gomortegaceae), and* Pitavia punctata *(pitao, Rutaceae). Despite its singularity and biological value, there are no protected areas in this coastal region.*

Introducción

La región del Biobío (VIII Región) se localiza aproximadamente entre los 36° y los 38° S. Su superficie (36.929 km^2) corresponde al 4,2% del territorio continental de Chile (Errázuriz *et al.*, 1998). La Cordillera de la Costa (CC) en esta región se encuentra dividida en dos sectores, delimitados por el cauce del río Biobío (Sánchez y Morales, 1998). El sector norte se encuentra caracterizado por serranías y colinas de morfología redondeada y pendientes suaves, con cimas de 400 m, en promedio, donde se observa la presencia de valles en altura, formando mesetas como el valle del río Itata. Por el contrario, en la zona sur del río Biobío la cordillera de Nahuelbuta transforma significativamente la fisonomía del macizo costero, desde el río

Biobío hasta el río Imperial, con alturas que superan los 1.000 m. (Mardones, en este volumen). Esta variada fisiografía viene acompañada de cambios en las condiciones climáticas de norte a sur. El clima de la región se define como una transición entre un clima mediterráneo cálido y subhúmedo, a un clima templado húmedo y lluvioso (di Castri y Hajek, 1976; Luebert y Pliskoff, en este volumen).

Estas condiciones fisiográficas y climáticas se asocian a importantes gradientes en la flora y vegetación de la cordillera costera. En las siguientes secciones analizaremos los patrones de distribución de la flora y vegetación actual, haciendo énfasis en la representación de especies endémicas y el grado de amenaza que las afecta.

Impresiones de los exploradores botánicos Ruiz y Pavón en la zona de Concepción, en el siglo XVIII

Las exploraciones a la región comenzaron en el siglo XVIII. Entre los primeros visitantes estuvieron los botánicos españoles Hipólito Ruiz y José Pavón, quienes llegaron a la zona el 27 de enero de 1782. Ruiz (1952), en su viaje efectuado a los reinos de Perú y Chile entre los años 1777 al 1788, indica que en las montañas cercanas a Concepción podía encontrarse en abundancia la "frutilla o fresón de Chile, piñones distintos de los de Europa, avellanas, maqui, coquillvoqui, boldu ó boldo, queule, lúcumas, cocos, murtillas y otros varios frutos silvestres". Respecto a las especies productoras de madera, indica: "Los árboles y arbustos de maderas más a propósito para fabricar edificios y otras construcciones y trabajos de carpintería, son: los elevados pinos de Chile (*Araucaria araucana*), los qualles (*Nothofagus obliqua*) sirven para arboladuras de navíos; los pellines; los raulíes, cuya madera es de color rosado y dócil al trabajarla, y con cuya corteza se tiñe de colorado, y los lithres, que sirven para quillas; el nebú o avellano para remos; el queule; laurel; peumo, lusna; coihue; belloto; lingue, aceytunillo; quillay; guayo colorado; lúcumo silvestre; algarrobo; espino; molle de Chile; canelo; boldu; arrayanes, de varias especies; patahua; huillipatagua; pilo; pitao; mañihue; maytén; corcolén; huayacanes; palma de coquitos; pinos de Europa; cipreses; nogales; olivos y demás árboles frutales de España, incluso los castaños tienen muchas y diferentes aplicaciones económicas". Steele (1982), en su interesante relato histórico sobre la expedición de Ruiz y Pavón en Chile, describe en el capítulo VIII relatos de estos dos jóvenes farmacéuticos españoles sobre algunas plantas en los cerros y alrededores de Concepción. Respecto al llamado "pino chileno" indica que podía encontrársele a 30 leguas de Santa Juana, donde se habían visto más de 70 ejemplares de 25-30 m de altura y 68 cm de diámetro. De *Gomortega keule* señala: "es el árbol más elevado, frondoso y vistoso que después del pino de Chile se cría en este reyno, distinguiéndose a larga distancia de los otros árboles por el verdor y hermoso lustre de sus hojas. De sus troncos se sacan maderas exquisitas, de color rojo oscuro, con buen brillo, después de bien acepilladas...".

Posteriormente, muchos botánicos visitaron la zona, atraídos por los relatos expuestos, quedando igualmente maravillados y asombrados. Entre éstos podemos nombrar a Claude Gay, Karl Reiche y Franz Neger.

La información recopilada en este estudio comprende un período de más de 200 años de colectas de plantas vasculares, desde Ruiz y Pavón en 1782 (véase Recuadro), hasta las realizadas por los autores en marzo del 2001. Los resultados ponen en evidencia los patrones de riqueza de la flora y vegetación y el alto grado de amenaza que enfrenta la flora de la CC de la VIII Región.

13.1. Vegetación

Existen pocos estudios de la estructura de la vegetación de la CC de la Región del Biobío. No obstante, trabajos sobre los bosques de la zona de clima mediterráneo (Donoso, 1982) y otros estudios florísticos nacionales (Gajardo, 1994) y regionales (Baeza *et al.*, 1997) permiten proponer un esquema general de sus comunidades vegetales.

En la porción más boreal de la cordillera, colindando con la región del Maule (VII Región), predomina el bosque Maulino, con un dosel dominado por especies arbóreas como *Aristotelia chilensis, Nothofagus glauca, N. obliqua* y el híbrido que forman ambas *N. leonii* (Donoso, 1982; San Martín, en este volumen). Estos bosques se encuentran hoy restringidos a las cumbres de cerros y quebradas que descienden hasta la costa. En el estrato intermedio destacan las especies arbóreas *Quillaja saponaria, Azara petiolaris, Persea lingue, Cryptocarya alba, Aextoxicon punctatum, Peumus boldus, Gevuina avellana* y *Podocarpus saligna*. En el estrato arbustivo están representados *Lomatia dentata, Lithrea caustica, Myrceugenia* spp., *Sophora macrocarpa, Ugni molinae, Colletia hystrix, Lomatia hirsuta* y *Baccharis* spp.

Entre los ríos Itata y Biobío se desarrolla el denominado "bosque esclerófilo de Concepción" (Gajardo, 1994). En las cumbres que alcanzan los 470 m se observan cambios altitudinales en la vegetación arbórea. Por ejemplo, según Baeza *et al.* (1997), siguiendo a Neger (1897), *Aristotelia chilensis* y *Laurelia sempervirens* se encuentran principalmente en zonas bajas, a diferencia de *Nothofagus obliqua* que forma bosquetes altos, pero poco densos en las cumbres.

Al sur del Biobío, en la cordillera de Nahuelbuta, se desarrolla el bosque montano de Nahuelbuta, que presenta algunas homologías ambientales con las cumbres andinas. Los bosques presentan una secuencia altitudinal de especies dominantes. De acuerdo a las descripciones de Reiche (1934) y Gajardo (1994), en las zonas bajas de la vertiente occidental de la cordillera las especies arbóreas más comunes son *Nothofagus obliqua, N. dombeyi* y *Podocarpus saligna*, además de *Pseudopanax laetevirens* y *Lomatia ferruginea*. A partir de los 500-600 m, es común encontrar el bosque interrumpido por estepas de *Festuca scabriuscula*, con presencia de *Gaultheria* spp. y *Embothrium coccineum*. A los 700 m se encuentra el límite inferior de *Araucaria araucana* (Foto 30, Cuadernillo 2), especie que crece acompañada de *Adenocaulon chilense, Azara lanceolata* y *Ovidia andina*. A partir de los 1.000 m, las araucarias son más comunes y crecen acompañadas de *N. dombeyi* y matorrales de *Chusquea* spp., *Berberis darwinii, B. trigona*, o *Baccharis magellanica*. Hacia mayores altitudes, *N. dombeyi* es reemplazado gradualmente por *Nothofagus antarctica* y *N. pumilio*. A 1.300 m,

A. araucana es acompañada por *N. antarctica* y *E. coccineum*, destacándose la presencia de *O. andina* y *Maytenus disticha*. Desde los 1.400 m hasta la cumbre, además de las araucarias, crece *N. pumilio* en forma achaparrada junto a *B. trigona*, *Desfontainia spinosa* y *Chiliotrichum rosmarinifolium*, alternando en zonas con mal drenaje con vegetación de turberas (*e.g.*, *Oreobolus obtusangulus*, *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*) (Villagrán y Armesto, en este volumen).

13.2. Patrones florísticos

Para evaluar la riqueza florística de la Cordillera de la Costa de la región de Biobío se configuró una base de datos con 4.948 registros. Esta base incluye las colecciones de plantas vasculares depositadas en los herbarios de la Universidad de Concepción (CONC) y el Museo Nacional de Historia Natural (SGO), además de antecedentes bibliográficos.

El área dentro de la Cordillera de la Costa de la región estudiada fue dividida en 23 cuadrantes de 0,25° latitud x 0,25° longitud. Los cuadrantes con parte de su área correspondiente a mar, se fusionaron con los cuadrantes contiguos con mayor afinidad fisiográfica. También se fusionaron dos cuadrantes que, por problemas de submuestreo, presentaron una riqueza de especies muy baja en comparación a su entorno. Por lo tanto, para el análisis final, la CC estuvo representada por un total de 18 cuadrantes no totalmente homogéneos en área (Figura 1, Cuadernillo 1).

Con el programa *Arcview Gis* 3.2 se generaron diferentes capas de información, integrando información sobre la flora vascular con datos geográficos y del relieve de esta zona. Para cada uno de los 18 cuadrantes se estableció la riqueza a distintos niveles taxonómicos (especies, géneros y familias), el número de especies endémicas de Chile, la distribución de especies leñosas y herbáceas, y de especies adventicias.

La flora de la CC de la VIII Región contiene 690 especies de plantas vasculares nativas, lo que representa aproximadamente 51% de la riqueza de especies regional y 13,5% de la riqueza nacional. El número total de familias representadas es 137, mientras que los géneros ascienden a 354. Asteraceae fue la familia con mayor número de especies (Tabla 1), mientras que Apiaceae fue la más representada, encontrándose en la zona de estudio 23% de las especies de Chile continental. A nivel de género, *Baccharis* presentó un mayor número de especies (15), mientras que *Myrceugenia* fue el género más representado con 83% de las especies de Chile continental presentes en la zona (Tabla 1).

La distribución de la riqueza, tanto a nivel de especies como en géneros y familias no es homogénea. A nivel de especies, los cuadrantes 5, 7 y 9 son los que presentan mayor riqueza (comunas de Tomé, Hualqui y Lota) con 273, 272 y 252 especies, respectivamente (Fig. 2b, Cuadernillo 1). Siguen en importancia los cuadrantes 13, 8, 17 y 14 (zona de Carampangue-norte de la cordillera de Nahuelbuta, Florida y Cañete) con 158, 154, 151 y 150 especies, respectivamente. En contraste, las áreas con menor riqueza de especies corresponden a los cuadrantes 3, 1 y 2 en la zona

norte de la cordillera (sector de Coelemu, El Guanaco y Vegas del Itata) con 94, 71, 67 especies, y por el sur los cuadrantes 15, 16 y 18 (sector sur de Nahuelbuta, lago Lleu-Lleu y Tirúa) con 65 especies cada una (Figura 1, Cuadernillo 1).

Con relación al patrón de distribución de géneros y familias, el panorama es similar al observado a nivel de especies. Es decir, los cuadrantes con mayor número de especies son los que presentan también un mayor número de géneros y familias. Lo mismo ocurre con los cuadrantes con menor diversidad (Figura 2a, Cuadernillo 1).

Tabla 1. Riqueza taxonómica de géneros y familias registrados en la Cordillera de la Costa de la región del Biobío (VIII Región), Chile. Entre paréntesis el total nacional de especies de cada familia o género. N° especies corresponde al número de especies presentes en la Cordillera de la Costa de la VIII Región, de acuerdo al presente estudio.* Marticorena (1990). ** Marticorena comunicación personal.

Familia	N° Especies	% Nacional*	Género	N° Especies	% Nacional*
Asteraceae	92	11 (837)	*Baccharis*	15	35 (43)
Poaceae	67	16 (410)	*Nassella*	12	41 (29**)
Papilionaceae	24	10 (247)	*Chloraea*	11	39 (28)
Cyperaceae	23	19 (124)	*Carex*	10	19 (54)
Apiaceae	21	23 (91)	*Myrceugenia*	10	83 (12)
			Juncus	9	32 (28)
			Hymenophyllum	9	50 (18)

Las formas de vida herbáceas y leñosas presentaron patrones de distribución contrastantes. Los cuadrantes 6, 7 y 8 en la zona central de la cordillera tienen los mayores porcentajes de especies herbáceas, los que disminuyen en forma gradual hacia el norte y el sur de la región, con excepción del cuadrante17. Por el contrario, los taxa leñosos (árboles y arbustos) presentaron sus mayores porcentajes en el cuadrante 1, en la zona norte, y cuadrantes 16 y 18 en el sur de la región (para hierbas ver Figura 3, Cuadernillo 1).

Con el objeto de comprobar si la distribución florística es homogénea a lo largo de la cordillera, se realizó un análisis de similitud florística entre cuadrantes utilizando el coeficiente Baroni-Urbani y Buser (Krebs, 1999). Este análisis divide el área de estudio en 3 grandes zonas con similitud mayor a la esperada por azar (similitud crítica = 0,470; n = 690, a = 0,05; Baroni-Urbani y Buser, 1976). En el norte, los cuadrantes 1, 2, 3, 4, 6, 8 forman la zona I, incluyendo el cuadrante 11, que no es contiguo con el resto de los cuadrantes de esta zona. En el centro, los cuadrantes 5, 7, 9 y 10 forman la zona II, y en el sur los cuadrantes 12, 13, 14, 16, 17 y 18 forman la zona III. Además de estas grandes zonas definidas por el análisis de similitud, el cuadrante 15 es el primero en separarse del resto, aislándose de las zonas mencionadas, por lo que podría considerarse una zona especial (zona IV) (Figura 4, Cuadernillo 1). Este resultado confirma que, tanto en términos florísticos como vegetacionales, la flora de la CC de la región de Biobío no es homogénea y se reconocen tres grandes zonas. La zona norte, caracterizada por la presencia del bosque Maulino caducifolio que se extiende

más al sur del río Itata; la zona central que correspondería al bosque costero de Concepción, dominado por especies de *Nothofagus*, pero con una mezcla de especies mediterráneas y templadas, y una rica flora de hierbas y enredaderas; y, finalmente, la zona sur, donde predominan elementos de los bosques valdivianos. La distinción del cuadrante 15 concuerda con la presencia de pequeñas poblaciones de especies primordialmente andinas en zonas altas de la CC, como son *Araucaria araucana* (Foto 30, Cuadernillo 2) y *Austrocedrus chilensis*.

13.3. Endemismo

En el área de estudio se encuentran 265 especies de plantas vasculares endémicas de Chile, lo que representa 55% de las 480 especies endémicas de Chile continental que habitan en la VIII Región (C. Marticorena, comunicación personal). Esta cifra representa el 10% de las especies endémicas de Chile continental (Marticorena, 1990). Los cuadrantes con mayor número de especies endémicas en orden decreciente corresponden al 5, 7 y 9 (alrededor de 100 especies), seguidos por los cuadrantes 8 (más de 70), 4, 6 y 10 (zonas de Ninhue, Ñipas y Santa Juana-San Jerónimo-Maitenrehue), con más de 50 especies (Figura 5, Cuadernillo 1).

Entre las especies endémicas de Chile con distribución más amplia en la zona estudiada destacan: *Azara integrifolia* (registrada en 14 de los 18 cuadrantes), *Escallonia pulverulenta* (13 cuadrantes), *Bomarea salsilla*, *Lapageria rosea* y *Lobelia tupa* (12 cuadrantes). En tanto, otras 96 especies endémicas tienen una distribución muy restringida, destacando *Alstroemeria presliana*, *Azara celastrina* y *Nassella parodii*.

Especial importancia adquieren los cuadrantes de la zona II debido a la presencia de especies endémicas a la CC de la VIII Región y sus zonas aledañas. Entre ellas destacan *Berberis negeriana* (Foto 46, Cuadernillo 2), *Dioscorea pencana*, *Euphorbia verna*, *Gaultheria rengifoana*, *Hybanthus parviflorus* var. *chamaedrifolius*, *Mutisia macrophylla*, *Nassella parodii*, *Rhodophiala chilensis* y *Sisymbrium litorale* (Figura 6, Cuadernillo 1).

Notable es la presencia dentro de la zona de la CC (VIII Región) de especies de árboles endémicos de Chile y emblemáticas por sus particularidades biológicas, tales como *Gomortega keule* (queule), único representante de la familia *Gomortegaceae* y *Pitavia punctata* (pitao), *Rutaceae*, familia de origen tropical. Este último género es monotípico, es decir, está representado por una sola especie.

13.4. Discusión

Uno de los principales problemas que emergen al tratar de establecer patrones de distribución regional de la flora son los sesgos que se producen por efecto de intensidad de colectas y muestreos desiguales entre áreas. Para indagar sobre la magnitud de este efecto en nuestra zona de estudio, se confeccionaron curvas

de acumulación de especies versus número de colectas por cuadrante. Con estos datos se calculó la razón entre el número de especies presentes y el total de colectas por cuadrante. Esta razón toma valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a cero indican cuadrantes mejor colectados.

A partir de la razón entre riqueza de especies y número de colectas se demuestra que las zonas con mayor esfuerzo de colecta se concentran mayoritariamente en los cuadrantes cercanos a Concepción (0,40 a 0,56). Por otro lado, en algunas zonas el esfuerzo de colecta ha sido comparativamente menor, ejemplificado por cuadrantes cuyo índice fluctúa entre 0,75 y 0,80 (Figura 7, Cuadernillo 1). Lamentablemente, las zonas de mayor y menor colecta coinciden con las zonas de mayor y menor riqueza de plantas vasculares, respectivamente. Esto sugiere que parte de los patrones documentados podrían ser consecuencia de diferencias en intensidad de muestreo.

Con el objeto de visualizar cómo podría ser la distribución de la riqueza de especies si el área estuviese homogéneamente colectada, utilizamos una técnica de extrapolación, para estimar la riqueza esperada, usando un modelo logarítmico de acumulación de especies (Soberón y Llorente, 1993). Los resultados de este ejercicio indican que a las zonas que actualmente contienen una alta riqueza de especies deberían sumarse los cuadrantes 2, 4, 6, 11 y 16 (Figura 8, Cuadernillo 1). Este ejercicio también nos indica que sólo dos cuadrantes tendrían baja riqueza de especies (<127 especies), otros 3 cuadrantes contendrían entre 128 y 190 especies, mientras que el resto de los cuadrantes contendrían >191 especies (Figura 8, Cuadernillo 1).

La falta de muestreos sistemáticos en la Región queda de manifiesto en que exploraciones recientes (diciembre del 2000) han permitido encontrar especies nuevas para la ciencia, como *Ritydosperma quirihuense* (Poaceae), en los faldeos de la CC de la localidad de Quirihue, en el norte de la región. Esto sugiere que aún pueden quedar especies por conocer en zonas pobremente exploradas.

Sin embargo, existe una gran incertidumbre tanto para completar el conocimiento biológico de la región así como para la conservación de este patrimonio, debido al alto grado de alteración humana de los paisajes. Por ello, conocer y conservar la flora regional es una carrera contra el tiempo. Las principales alteraciones del paisaje son la expansión de especies introducidas y las plantaciones forestales.

En relación a las especies introducidas, el presente estudio registró un total de 205 especies, de las cuales el 89% son catalogadas como malezas (Matthei, 1995). Destacan por su amplia distribución *Anagallis arvensis, Briza maxima, Holcus lanatus, Hypericum perforatum, Prunella vulgaris, Hypochaeris radicata, Teline monspessulana* y *Ulex europaeus*, registradas en al menos 10 de los 18 cuadrantes. Las especies *Teline monspessulana* y *Ulex europaeus*, por su rapidez en la colonización de sitios perturbados, pueden constituirse como una amenaza al proceso de regeneración de los bosques (San Martín, en este volumen). Los cuadrantes 5, 7 y 9 tienen el mayor número de especies introducidas, presentando al mismo tiempo la mayor riqueza de taxa y endemismos (Figura 9, Cuadernillo 1). Esto sugiere que las zonas con mayor biodiversidad son las más amenazadas por la presencia de especies

introducidas. Matthei (1995) señala que la VIII Región concentra uno de los más altos números de malezas en el país, sugiriendo que la intervención antrópica y la introducción de especies en esta zona costera se ve favorecida por la presencia de varios puertos como Talcahuano, Coronel, Lirquén y San Vicente.

Otra gran amenaza para la flora y vegetación nativa de esta zona son las vastas extensiones de plantaciones forestales de pinos y eucaliptos. En la región existen casi 3 millones de hectáreas de plantaciones forestales, gran parte de las cuales están ubicadas en la CC (Sánchez y Morales, 1998). Según Lara (1998), en la región hay 785.766 ha de bosques nativos, los que en su mayoría se encuentran ubicados en los faldeos y contrafuertes de la cordillera de los Andes. Escasos fragmentos de bosque nativo aún subsisten en la Cordillera de la Costa. El aumento de las plantaciones hace urgente realizar estudios florísticos en las zonas amenazadas. Por último, las únicas áreas silvestres protegidas del Estado en la región del Biobío (Parque Nacional (PN) Laja, Reserva Nacional (RN) Ñuble, RN Ralco y RN Huemules del Niblinto) se encuentran ubicadas en el sector andino. La única área protegida de la CC es una fracción del PN Nahuelbuta, que administrativamente corresponde a la IX Región, donde se ubica la mayor parte de su extensión. Sin embargo, en la CC de la VIII Región existen dos sitios de alta prioridad para ser conservados: quebrada Caramávida y cerro Cayumanque (Muñoz *et al.*, 1996; Ibarra-Vidal, en este volumen). En el caso de quebrada Caramávida, esta propuesta se fundamenta en la presencia de *Gomortega keule, Berberidopsis corallina* (Foto 44, Cuadernillo 2) (Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen) y un pequeño relicto de bosque caducifolio, además de la presencia del carpintero negro y algunos anfibios exclusivos (Ortiz e Ibarra-Vidal, en este volumen). En el cerro Cayumanque destaca la presencia de bosques de *Aextoxicon punctatum* y *Nothofagus glauca* (Foto 27, Cuadernillo 2), junto con servir de refugio para la fauna regional (Muñoz *et al.*,1996). Las áreas que presentan alta riqueza de especies, géneros, familias y endemismos, identificadas en este estudio, pueden servir para definir prioridades de conservación.

Agradecimientos

Investigación financiada por fondecyt 1000364.

14. Patrones de riqueza y distribución de la flora vascular en la Cordillera de la Costa de Valdivia, Osorno y Llanquihue, Chile

Distribution and species richness patterns of the vascular flora in the Coastal Range of Valdivia, Osorno and Llanquihue, Chile

CECILIA SMITH-RAMÍREZ, PATRICIO PLISCOFF, SEBASTIÁN TEILLIER Y ELIZABETH BARRERA

Abstract

This study assesses the patterns of species richness and distribution of vascular plants in the Coastal Range of Valdivia, Osorno and Llanquihue, with the aim of proposing conservation priorities, based on areas with high floristic singularity and richness. The analysis considered field collections (March 2000, October 2001 and January 2002), data from the literature, and records in the electronic database of the Flora of Chile. We estimated a total of 577 vascular plant species for the Coastal Range in the three provinces studied. Each species was assigned a hypothetical distribution area, based on its association with altitude and habitat types, inferred from the literature and verified on the ground. Distribution maps for each species were generated with GIS. Two types of maps were produces: a historical reconstruction based on the assumption of a continuous forest cover, and a contemporary one considering the present land cover types, resulting from human activities. We identified forest types sampled which differed greatly from other regional forest types or represent distributional limits. As a first priority, we recommend the conservation of remnant forests in the eastern slopes of the Coastal Range, because they contain a higher species richness than the western slopes. In second place, we recommend that new protected areas should be designed to include a broad altitudinal gradient on both slopes of the Coastal Range, because different altitudes harbor different plant species assemblages.

Introducción

El estudio de los patrones y las causas que gobiernan la diversidad de especies es una de las principales líneas de investigación en ecología. Estos estudios se pueden abordar desde un punto de vista local, regional o ambos. Uno de los resultados esperados es que regiones que difieren en variables abióticas y tipos de ambientes físicos, pueden presentar diferencias en composición y riqueza de especies, producto de diferencias en el número de hábitats, más que debido a otros factores como interacciones bióticas (Caley y Schluter, 1997). La riqueza regional de especies de plantas vasculares respondería directamente a la variación abiótica (*e.g.*, topografía, sustratos). Se ha demostrado por ejemplo, que el número de especies de plantas disminuye hacia los polos y con el aumento en altitud (Huston, 1994; Rosenzweig, 1995). Otra variable,

igual o más importante que el ambiente físico, es la componente histórica, que determina los procesos de colonización. En el caso específico del sur de Chile, la historia de las glaciaciones y formación de suelo durante la recolonización subsiguiente han repercutido sobre la distribución de las especies de plantas (Villagrán *et al.*, 1996).

En este trabajo se establecen los patrones de riqueza de especies y distribución de las especies de plantas vasculares en la Cordillera de la Costa de las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue. Con este fin, se analizó información original de nuevas colectas y registros de terreno, se estudió material de colecciones de herbario preexistentes y se revisaron los listados de especies de la literatura. La distribución de las especies se relacionó con variables abióticas, tales como altitud e historia de influencia glacial en el área. A esta base de datos se le sobrepuso posteriormente la cobertura de vegetación actual asociada al uso humano.

Los bosques de la Cordillera de la Costa de la X Región, a diferencia de los bosques costeros de más al norte, aún poseen cierto grado de continuidad y algunas áreas conservan una condición prístina. En las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue, estos bosques continuos abarcan un área cercana a las 430.000 ha (Smith-Ramírez, 2004). La vegetación del litoral y la Cordillera de la Costa de la X Región, sólo ha sido estudiada en forma exhaustiva en su límite sur, en el archipiélago de Chiloé (Villagrán *et al.*, 1986b; Aravena, 1991). La flora de la provincia de Valdivia ha sido bien colectada en algunas localidades, existiendo un bajo número de colectas en las provincias de Osorno y Llanquihue, y la parte norte de la provincia de Valdivia. Villagrán *et al.* (1986b) estimaron una riqueza de 350 especies de plantas vasculares nativas para el archipiélago de Chiloé. Debido a que el número de especies de plantas superiores disminuye hacia el sur (Arroyo *et al.*, 1996a), se espera que en la Cordillera de la Costa, al norte de Chiloé, la riqueza de especies sea superior, especialmente si se considera que al norte de Chiloé la Cordillera de la Costa fue menos afectada por las glaciaciones cuaternarias (Villagrán y Armesto, en este volumen). Por otra parte, se espera que la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa difiera de la oriental en composición y riqueza específica, debido al efecto de sombra de lluvia que ejerce la cordillera sobre las precipitaciones que provienen del litoral (Luebert y Pliscoff, en este volumen). Por esta razón, la vertiente oriental más árida presentaría una importante influencia de la vegetación de más al norte, cuyos elementos penetran hacia el sur por la Depresión Intermedia (Schmithüsen, 1956). Se espera que este análisis contribuya a identificar los centros de riqueza regional de especies y localidades relevantes, con el fin de conservar sus comunidades biológicas.

14.1. Métodos

La Cordillera de la Costa de la X Región se encuentra separada por cerca de 40 km de las últimas estribaciones de la cordillera de Nahuelbuta. En su parte continental, se extiende desde el sur del río Lingue (39°30' S, provincia de Valdivia), hasta el sur del río Llico (41°25' S, provincia de Llanquihue) (Figura 1, Cuadernillo 1). Para los efectos de este trabajo, se entiende como Cordillera de la Costa a aquella parte del territorio situada sobre los 120 m de altitud en su porción oriental, que está en contacto con el valle central, y que en su

vertiente occidental se extiende hasta el nivel del mar. Esta área comprende formaciones de bosque nativo primario y en diferentes estados de conservación, así como zonas de contacto de bosques con pastizales, humedales, tundra magallánica y vegetación de litoral.

Para establecer la riqueza de especies de plantas vasculares se realizaron colectas y censos intensivos en terreno, además se recopiló información de la literatura y de la base de datos de la flora de Chile, que reúne las colecciones de los Herbarios de Concepción (CONC) y Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (SGO), además de otros herbarios (C. Marticorena, Universidad de Concepción, comunicación personal). Las colecciones de herbario abarcan desde 1839 hasta el año 2000, con una fuerte actividad de colecta alrededor de los años 1940-1950.

Se realizaron expediciones de terreno, en marzo del 2000, octubre del 2001 y enero del 2002, con el fin de cubrir las áreas menos colectadas. En ellas se colectaron y/o registraron todas las especies de plantas en 17 localidades (algunas de ellas fueron agrupadas en la presentación de datos de la Tabla 1). El esfuerzo de muestreo varió entre localidades. En Huitrapulli, Hueyelhue y Purranque se dedicaron cuatro a cinco días de colecta por sitio. Las otras 14 localidades estudiadas presentaron un área menor, por lo que se les dedicó uno a tres días de colecta por sitio. Ordenadas de norte a sur estas localidades fueron: Mehuín, Mississippi, Chan-Chan, Iñipulli, Curiñanco, Oncol, Lagunas Gemelas, Cumilelfu-Currepuychue, la barra del río Bueno, Namún Lahual, Tril Tril, Catrihuala, Llico y Maullín (véase ubicación en Figura 1, de Valdovinos *et al.*, en este volumen). Las especies colectadas fueron identificadas por referencia a material de herbario o consulta de monografías. En el caso de las ciperáceas (*Carex y Uncinia*) y juncáceas (*Juncus y Luzula*), las colecciones fueron enviadas a especialistas (G. Wheeler y J. Kirschner, respectivamente). El material herborizado fué depositado en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC). En algunos pocos casos, hubo problemas para identificar el material a nivel de especie, ya que las muestras de referencia estaban fuera del país, o se trataba de grupos de compleja taxonomía (*e.g.*, *Orchidaceae, Geranium, Ribes,* algunas *Solanaceae* y *Gamochaeta*).

La Figura 2, Cuadernillo 1 resume todos los puntos de colección de este estudio y los registrados en la Base de Datos de la Flora de Chile. Cada punto en el mapa representa desde una hasta ca. 100 especies colectadas. Los tipos de bosques estudiados fueron: olivillo (0-100 m), siempreverde, (100-200 a 600 m), alerce (sobre los 700 m), coigüe de Magallanes y de Chiloé, (700-800 m). Además se incluyó bosques de roble-pellín (*Nothofagus obliqua*) entre 120-300 m, y formaciones de tundra magallánica ubicadas sobre los 800 m. Se muestrearon en forma menos exhaustiva que los bosques, los matorrales secundarios, pajonales (asociaciones pantanosas, Ramirez y San Martín, en este volumen) y vegetación de playas, roquerios y dunas. Los bosques siempreverdes fueron los más representados en todas las localidades muestreadas.

Las colecciones nuevas y preexistentes se incorporaron en una base de datos que contenía nombre de la especie, localidades y altitudes de colecta, y tipo de hábitat (bosque, matorral, humedales, litoral, alerzal, etc.). En base a nuestras observaciones y la literatura se asoció a cada especie un "rango de altitud", que fue verificado o corregido en terreno (octubre 2001 y enero 2002). Este análisis no pudo hacerse para todas las especies (Anexo 1), ya que para algunas de ellas (10% de las especies de la Cordillera de la Costa de las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue) no se dispone de información sobre su historia natural. En 32 casos se contó con una sola colecta, por lo que se adjudicó a cada especie un área arbitraria de distribución altitudinal, correspondiente a 100 m por encima y 100 m por debajo de la altura a la que fue colectada. Usando esta información, se generó un área de distribución hipotética para cada especie. Estas áreas se representaron en mapas derivados

de un Sistema de Información Geográfica. En algunos casos (*e.g., Fitzroya cupressoides*), que tienen diferentes rangos altitudinales en el norte y el sur del área estudiada, se estimó un rango altitudinal promedio para las tres provincias, lo que podría generar errores de sobre o subestimación del área de distribución. Las presencias ocasionales de unos pocos individuos fuera del área principal de distribución (*e.g.*, la presencia de *F. cupressoides* al nivel del mar en la provincia de Valdivia) no fueron consideradas. Las áreas de distribución de especies raras, como *Berberidopsis corallina* (Foto 44, Cuadernillo 2), tienen una mayor incerteza que las de especies comunes. Se hicieron ajustes en las áreas de distribución de algunas especies cuando éstas fueron registradas sólo en una de las vertientes de la Cordillera de la Costa, o sólo en una de las tres provincias. Este es el caso de las dos especies de plantas endémicas a la Cordillera de la Costa presentes sólo en la provincia de Valdivia: *Lobelia bridgesii* (Foto 41, Cuadernillo 2) y *Valdivia gayana*. Otro importante ajuste a las áreas de distribución se realizó al sur de la provincia de Llanquihue, donde por efectos históricos, producto de la última glaciación, se registra aún un suelo y una vegetación de turbera, similar a la de las cimas de la Cordillera de la Costa. Finalmente, todas las distribuciones fueron sobrepuestas en un mapa común.

Se generaron mapas históricos de distribución potencial de plantas suponiendo una cubierta continua de bosques y se compararon con las áreas de distribución basadas en la cobertura actual de tipos forestales (CONAF-CONAMA, 1997). Además, para efectos comparativos con el trabajo de Cavieres *et al.* (en este volumen) se realizó un análisis adicional de distribución y riqueza de especies en 108 cuadrantes de 0,15° latitud x 0, 15° longitud, cubriendo las tres provincias (Figura 2, Cuadernillo 1).

14.2. Resultados y discusión

La información compilada permitió estimar la riqueza de especies de plantas vasculares de la Cordillera de la Costa de las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue en 577 especies. De éstas, 56 especies son Pteridófitas, ocho Gimnospermas, y 513 Angiospermas, correspondientes a 259 géneros y 129 familias (Anexo 1).

14.2.1. *Riqueza florística, esfuerzo de muestreo y extinciones*

Las especies registradas en las campañas de terreno representaron 54% de las especies de Angiospermas y Gimnospermas (N= 280) y 48% de las Pteridófitas (N = 27) reconocidas en herbarios. A pesar de que se hicieron colectas en primavera y en verano, llama la atención la baja proporción de especies encontradas en terreno entre el 2000 y 2002 respecto del total histórico. Un sitio en donde se pudo comparar nuestro esfuerzo de muestreo en relación con otros trabajos fue el cerro Oncol en la provincia de Valdivia. En este lugar, López (1998) registró 114 especies de plantas vasculares en muestreos realizados durante dos meses. En el presente estudio, en una visita de sólo dos días, se colectaron 103 especies, es decir 90,4% de la flora estimada previamente, incluyendo algunas especies no registradas por López (1998). Sobre esta base, consideramos que nuestro esfuerzo de muestreo

rápido estimaría adecuadamente la riqueza florística en cada localidad. En el muestreo de las 17 localidades se encontraron 47 especies no registradas para la flora de la X Región y ocho especies que no habían sido colectadas en la Cordillera de la Costa de las tres provincias estudiadas.

Mediante este estudio no fue posible establecer si la diferencia entre la riqueza derivada de las colectas en terreno, respecto de la mayor riqueza de los herbarios, se debería a la posible desaparición de especies de algunas localidades. Sin embargo, algunas especies de helechos no han sido vistas ni colectadas en la zona desde hace varias décadas. Es el caso de *Pilularia americana, Cheilanthes valdiviana, Ophioglossum crotalophoroides, Ophioglossum valdivianum, Blechnum corralense, Elaphoglossum gayanum* y *Elaphoglossum porterii* (Godoy *et al.*, 1981). La primera de ellas es una especie extraordinariamente difícil de encontrar, que fue colectada en la X Región hace más de un siglo. Para establecer su extinción, se requiere un mayor esfuerzo para detectarla. Un argumento similar podría usarse para las otras especies, con excepción de *Blechnum corralense* que fue colectado por Villagrán *et al.* (1986b) en Chiloé. La mayor parte de las Angiospermas que no fueron registradas en terreno son especies de margen de bosque, muchas de ellas gramíneas y compuestas, y especies de playas y dunas, precisamente una de las áreas donde se espera una alta diversidad de especies. Si bien no puede establecerse a partir de este estudio que exista un grave retroceso poblacional de las especies no colectadas, especialmente de bosque, este dato justificaría una búsqueda más sistemática de ciertos taxa. La presencia o ausencia de las especies en cada localidad entrega, además, antecedentes indirectos sobre su abundancia local. Una situación particular es la de *Chaetanthera valdiviana* (Asteraceae), que fue descrita por R.A. Philippi en el siglo XIX, en el sector de Trumao, faldeo oriental de la Cordillera de la Costa, y que no ha sido encontrada posteriormente (Cabrera, 1937; M.T.K. Arroyo, comunicación personal).

14.2.2. *Formas de vida y endemismos*

Las formas de vida mejor representadas fueron las hierbas, con 70% de las especies (N = 403), registrándose además 97 especies de arbustos, 45 árboles, 16 lianas, 11 arbustos parásitos y cuatro suculentas. Las hierbas se concentraron principalmente en las orillas de cursos de agua, en los límites del bosque con terrenos perturbados, en áreas anegadas y en las cumbres. El 84,4% de las especies de árboles de la Cordillera de la Costa de las tres provincias estudiadas son endémicas del bosque templado chileno-argentino. Algunas de las especies no endémicas tienen una distribución chileno-mediterránea, como es el caso de *Peumus boldus, Persea lingue, Maytenus boaria* y *Aristotelia chilensis*, entre otras. Existen 81 especies de arbustos, cuyo endemismo para el bosque chileno-argentino, al nivel de especie, alcanza a 87,6%. Se registró además 100% de endemismo para los arbustos parásitos (cinco especies de Loranthaceas y seis especies de Misodendraceas. (Foto 45, Cuadernillo 2) y 82,3% para las lianas (se consideró a *Lapageria rosea* y *Boquila trifoliolata* como

endémicas del bosque templado, debido a que su presencia al norte de la VII Región es esporádica). Se desconoce el grado de endemismo específico de las hierbas. En el caso de las pteridófitas, el endemismo a nivel de especie fue cercano al 30%, considerando como endémicas del bosque templado chileno-argentino a algunas especies compartidas con el archipiélago de Juan Fernández.

14.2.3. *Distribución histórica de la riqueza de especies*

Los mapas históricos de distribución de las plantas (Figuras 3, 4 y 5, Cuadernillo 1), bajo una condición de cobertura boscosa continua, muestran una mayor riqueza de especies en las áreas bajas de ambas vertientes de la Cordillera de la Costa (CC). Esta tendencia es esperable dada la mayor diversidad de plantas presentes en ambientes mediterráneos que penetran hacia el sur a través de la Depresión Intermedia (Schmithüsen, 1956). En esta vertiente es posible encontrar especies de árboles que se encuentran ocasionalmente en la vertiente occidental o Pacífica, tales como: *Maytenus boaria, Nothofagus obliqua, Podocarpus saligna* y *Laurelia sempervirens*. A diferencia de estas especies, las especies *Nord-Patagónicas* (sensu Villagrán *et al.*, 1986b) avanzan hacia el norte por las laderas de la CC. Los sitios más altos de la CC, al sur de Corral, presentan una menor diversidad florística y están cubiertos por bosques perturbados de alerce (*F. cupressoides*), coigüe de Magallanes (*Nothofagus betuloides*) y Podocarpáceas, con presencia de áreas de turberas magallánicas, en las que domina el musgo *Sphagnum*. La vertiente occidental de la CC tiene una fuerte influencia oceánica y presenta formaciones con características más frías y húmedas que la vertiente oriental a la misma altitud. Así, por ejemplo, los bosques nordpatagónicos, dominados por Podocarpáceas, descienden hasta cerca del nivel del mar en la vertiente occidental, pero no así en la oriental, donde se encuentran sobre 400 m.

Además del gran determinante orográfico de la riqueza, es posible distinguir patrones de diversidad asociados a la presencia de grandes ríos, como el Bueno, Hueyelhue y el Llico. Por las riberas de estos ríos avanzan desde la costa hacia el valle, y viceversa, un ensamble más rico de especies de plantas (Figuras 3 y 4, Cuadernillo 1), con características más mésicas. Es posible encontrar en forma excepcional a *Laurelia sempervirens* en la costa, pero sólo en las orillas del río Bueno; lo mismo ocurre con *Lapageria rosea* en el área costera, al sur de los 40°40' S. *Peumus boldus*, por su parte, forma pequeños bosquetes sólo en la Depresión Intermedia y en los corredores ribereños, especialmente el río Bueno.

Otra tendencia de la riqueza florística sigue el gradiente norte - sur en el área estudiada. Se observó una mayor riqueza de especies de plantas al norte de la provincia de Valdivia, declinando hacia el sur (Figuras 3 y 4, Cuadernillo 1). Esto se debería, en parte, a que el norte de la provincia de Valdivia presenta altitudes menores (máximo 600 m, cerro Oncol) y un menor ancho de la CC, presentando en consecuencia una mayor intrusión de especies del valle. Por otra parte, en el sur de la provincia de Llanquihue, extremo continental de la CC,

existen suelos con escasa capa vegetal que fueron afectados por la última glaciación. La riqueza de especies de estos sitios es semejante a la de las alturas de la CC, como lo indica la presencia de *F. cupressoides* a los 50 m de altitud junto a sus especies acompañantes (Ramírez y Riveros, 1975).

14.2.4. *Distribución actual de la riqueza de especies*

Los mapas actuales de distribución de especies de plantas vasculares (Figura 6, Cuadernillo 1) reflejan el fraccionamiento del paisaje original y la pérdida de hábitats de bosque, especialmente en la Depresión Intermedia y en la vertiente oriental de la CC. Grandes superficies de vegetación nativa continua se observan hoy sólo en la vertiente occidental y en las zonas altas de la CC. Ante este escenario, la mayor riqueza de especies de plantas vasculares coincide con los remanentes de vegetación muy fragmentados de la vertiente oriental, y las pequeñas planicies y avanzadas de bosques ribereños en la vertiente occidental. Es decir, la riqueza florística se concentraría en las latitudes medias y bajas de la vertiente oriental de la CC. Sin embargo, Vásquez (1994) encontró una mayor riqueza de especies de plantas en la zona intermedia de ambas vertientes de la cordillera Pelada.

El análisis de las cuadrículas de 0,15° x 0,15° mostró que la concentración de riqueza de especies de plantas se asociaba a los lugares con mayores colectas botánicas. Es decir, en la provincia de Valdivia (Figura 2, Cuadernillo 1), la interpretación de los resultados sobre la base de datos de colecta insuficientes llevaría a errores que hemos tratado de minimizar mediante la estimación de las áreas de distribución de cada especie, que fueron puestas a prueba durante los muestreos en terreno.

14.2.5. *Diversidad y singularidad de las formaciones de vegetación a nivel local*

El número de especies de plantas por localidad se desglosa en la Tabla 1. Se muestran, además, los resultados de otros catastros de especies de plantas en la provincia de Valdivia. A pesar de que este estudio no pretendía establecer la riqueza florística local, lo cual requeriría el análisis de muestras de área conocida, comparamos nuestros resultados en relación al "esfuerzo de muestreo". Entre las 17 localidades muestreadas en este estudio, Huitrapulli, provincia de Osorno (40°20' S), presentó la mayor riqueza de especies de plantas vasculares (180 especies). En general, localidades donde el esfuerzo de muestreo fue mayor, registraron una mayor riqueza de especies. Hubo, sin embargo, excepciones notables, como el bosque de olivillo costero (*Aextoxicon punctatum*) de Tril Tril, provincia de Osorno, que presentó 77 especies, a pesar que fue colectado en sólo un día, siendo además el lugar con la menor área muestreada (1 ha).

Los bosques costeros de olivillo o tique (*A. punctatum*), restringidos a zonas bajas, mostraron una alta riqueza florística y a la vez una gran fragilidad, reflejada en su susceptibilidad a invasiones por parte de otras especies de plantas consideradas como malezas (véase Ramírez, en este volumen). Esto concuerda con los resultados de Ashworth y Hoganson (1987), quienes encontraron que este tipo de bosque presentaba una composición de especies de coleópteros similar a la de los bosques y matorrales muy alterados.

Tabla 1. Número de especies de plantas vasculares registradas en 17 localidades la Cordillera de la Costa de la X Región, Chile, incluyendo las de este estudio y datos de la literatura (referencia entre paréntesis). Las localidades se ordenan de norte a sur, indicando el número de días/personas dedicado a cada colecta. * Se estimó el número de días y de personas, mediante antecedentes indirectos. ** Muestreo mediante parcelas. - Información no disponible.

Localidad	Número de especies	Esfuerzo de muestreo	Altura (m)
San José de la Mariquina e Iñipulli	121	6-7	30-600
Curiñanco	49	1-2	30
Oncol (este estudio)	103	2-3	550-700
Lagunas Gemelas	78	2-2	10
La barra del río Bueno	76	2-2,5	1-400
Huitrapulli	180	5-3	1-900
San Juan de la Costa Oriental + Namún Lahual	90	2-2	100-600
Tril Tril	77	3-1	5
Catrihuala	74	2-3	700-900
Purranque	135	4-3	700-900
Llico	90	2-2	1-100
Maullín	100	4-3	100
Oncol (López, 1998)	114	60- 1*	550-700
Cordillera Pelada (Ardiles y Maldonado, 1977)	140	90-1*	60, 540 y 760
Cordillera Pelada (Vázquez, 1994)	117	-	1-1000
Alerzales de la cordillera Pelada (Ramírez y Riveros, 1975)**	60	-	800-900
Tundra de la cordillera Pelada (San Martín *et al.*, 1999)**	32	-	1.000
Reserva Nacional Valdivia (Rivera *et al.*, 2001)	171	-	50-700

Una tendencia general es la disminución del número de especies con la altitud. Esta tendencia es evidente en el caso de las especies de tundra (San Martín *et al.*, 1999), establecida mediante censos en un área fija. Los paisajes de tundra magallánica son escasos en la CC de las provincias estudiadas, porque se encuentran en general por sobre los 800 m. Estos paisajes constituyen verdaderas islas biogeográficas, representando relictos de una vegetación que prevaleció en la CC durante el último máximo glacial (véase Villagrán y Armesto, en este volumen).

No sólo es de interés conocer los centros regionales de riqueza de especies, sino también las formaciones de vegetación más destacadas a nivel local y regional, ya

sea por su riqueza floristica o bien por su rareza pasada o actual. Algunos de estos bosques o formaciones vegetales son raros porque en las provincias estudiadas encuentran su límite de distribución norte o sur, formando ensambles con otras especies de plantas que no se encuentran en otros ámbitos de su distribución latitudinal. Las formaciones de vegetación más singulares fueron:

1. Bosques de Podocarpáceas, *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua*, de la comuna de San José de la Mariquina. Éstos se encuentran alrededor de los 500 m, presentando una riqueza de especies de sotobosque mayor a la encontrada en los bosques de Podocarpáceas (nordpatagónicos) y en los bosques mixtos de Gimnospermas situados al sur del río Valdivia. Este tipo de bosques dominados por Podocarpáceas son muy raros en zonas bajas, ya que han sido explotados en casi toda su extensión.

2. Bosques costeros pantanosos de *Nothofagus dombeyi*, de la localidad de las Lagunas Gemelas, comuna de Corral. Estos bosques se encuentran cerca del nivel del mar, donde es raro encontrar bosques de *Nothofagus* en el continente. Crecen sobre suelos anegados y presentan un escaso sotobosque. Otra característica singular es la presencia de especies de plantas características de altitudes superiores a los 700 m, como *Sphagnum* spp., *Myrteola nummularia* y *Philesia magellanica*, entre otras. Su presencia en la costa parece reflejar condiciones de microclima particularmente frías y húmedas, donde predominan especies de origen nordpatagónico y subantártico.

3. Bosque de olivillo (*A. punctatum*) de las riberas costeras del río Bueno. El olivillo se encuentra, generalmente, como dominante en bosques costeros hasta una altitud no superior a los 80 m. Sin embargo, penetra por las riberas del río Bueno hasta unos 400 m de altitud, pudiendo encontrarse en estos casos bosques mixtos de Podocarpáceas (*P. nubigena* y *S. conspicua*) y *A. punctatum*, con presencia esporádica de *Persea lingue*.

4. Bosques costeros y ribereños de *Blepharocalyx cruckshanksii* (temu). Esta vegetación también se encuentra más desarrollada en la desembocadura del río Bueno. Son bosques pantanosos, permanentemente anegados, con presencia de otras Mirtáceas (Hualves, sensu Ramírez *et al.*, 1996a; véase Ramírez y San Martín, en este volumen). Esta formación alcanza su límite sur en la provincia de Osorno.

5. Bosques de *Peumus boldus* (boldo) de la ribera del río Bueno. Estos bosques se encuentran, aunque en forma aislada, incluso más al sur del río Bueno. Aparecen en la vertiente oriental de la CC y se distribuyen siempre por el río Bueno, atravesando la Depresión Intermedia hasta el lago Ranco (Labbe, 1989; véase Ramírez y San Martín, en este volumen). Esta formación alcanza su límite de distribución sur al sur de la provincia de Valdivia y norte de la provincia de Osorno.

6. Tepuales (*Tepualia stipularis*) costeros. Esta formación se encuentra en la entrada de los ríos costeros, desde el río Mississippi, comuna de San José de la Mariquina, hasta la provincia de Llanquihue. Si bien generalmente los

tepuales son formaciones de mayor altitud, también es posible encontrar poblaciones densas de esta especie en zonas anegadas y bajas, en asociación con otras Mirtáceas, Ciperáceas y Juncáceas (véase Ramírez *et al.*, en este volumen). La provincia de Valdivia es el límite norte de esta formación.

14.3. Conclusiones

Los resultados indican que la CC de la X Región se destaca como un lugar de alta diversidad de especies de plantas vasculares, especialmente si se la compara con las formaciones de bosque de la cordillera de los Andes a la misma altitud y latitud (Smith-Ramírez, 2004).

A pesar que los mapas de distribución de cobertura vegetal actual muestran una clara pérdida de superficie de los paisajes naturales más diversos de la CC, recomendamos realizar esfuerzos para conservar los escasos fragmentos de bosques de *N. obliqua* remanentes en la vertiente oriental. Los bosques de Podocarpáceas de Iñipulli, al norte de Valdivia, fueron especialmente interesantes por su alta riqueza de especies y por la particular composición de la flora. También, en la vertiente oriental son importantes los bosques de Namún Lahual, ubicados al frente de la ciudad de Osorno.

En relación con los cambios en la composición de la flora en los diferentes pisos de altitud, una segunda recomendación consiste en dirigir esfuerzos a la conservación de superficies que comprendan un amplio margen de altitudes, en ambas vertientes de la CC. Debido a que en las actuales áreas de conservación tienden a privilegiar las zonas altas en desmedro de las bajas e intermedias (Armesto *et al.*, 1998), es recomendable que esta tendencia se compense priorizando el establecimiento de nuevas áreas de conservación en tierras bajas, que se conecten con las áreas de conservación ya existentes en las zonas más altas. Además, puede ser factible que tierras con bosques degradados sean destinadas a la conservación, debido a que las especies de bosques poseen una alta capacidad de recolonización (Villagrán *et al.*, 1986b), mediante el transporte de semillas a larga distancia, principalmente por animales (Armesto *et al.*, 2001).

Agradecimientos

Agradecemos la ayuda en la identificación de las plantas de don Max Quezada, la asistencia en terreno de Yery Miranda, Teodosio Garrido, Juan Larraín y Ana Abarzúa, la asistencia en coordinación de Freddy Ortega, la ayuda de las familias Varas, Schott, Rae y Colimil por habernos acogido en sus casas o refugios y, por supuesto, la gran ayuda de los guías locales de terreno. Este estudio se realizó, en sus diferentes fases, gracias al financiamiento del Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) proyectos FC11 y FC45, National Science Conservation, Cátedra Presidencial en Ciencias (Dr. J Armesto), Proyecto Núcleo Milenio N°. P99-103FICM, FONDECYT-FONDAP 15001 y Biocores Project Funded by INCO-DC programme IV under contract ICA 4-CT-2001-10095.

Anexo 1.

Lista de especies de plantas vasculares de la Cordillera de la Costa, de las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue (Chile). Esta lista se elaboró en base a colectas de terreno, información de la Base de Datos de Flora de Chile y literatura. H: hierba; Hp: hierba perenne, A: Árbol; Ha: hierba anual, L: liana; Ar: arbusto, Sh: Suculenta (hojas), St: Suculenta (tallos), P: parásito (a).

Especie	Familia	Forma de crecimiento
Adiantum chilense Kaulf.	Adiantaceae	Hp
Adiantum sulphureum Kaulf.	Adiantaceae	Hp
Aextoxicon punctatum Ruiz & Pav.	Aextoxicaceae	A
Carpobrotus aequilateralis (Haw.) J.M. Black	Aizoaceae	Hp
Tetragonia tetragonioides (Pall.) Kuntze	Aizoaceae	Hp
Sagittaria montevidensis Cham. & Schlecht.	Alismataceae	Hp
Alstroemeria aurea Meyen	Alstroemeriaceae	Hp
Amaranthus asplundii Thellung	Amaranthaceae	Ha
Rhodophiala fulgens (Hook. f.) Traub	Amaryllidaceae	Hp
Schinus polygama (Cav.) Cabrera	Anacardiaceae	A
Apium australe Thou.	Apiaceae	Hp
Apium panul (Bert. ex DC.) Reiche	Apiaceae	Hp
Asteriscium chilense Cham. & Schlecht.	Apiaceae	Hp
Centella asiatica (L.) Urban	Apiaceae	Hp
Centella triflora (Ruiz & Pav.) Nannf.	Apiaceae	Hp
Eryngium humifusum Clos	Apiaceae	Hp
Eryngium paniculatum Cav. & Dombey ex Delar.	Apiaceae	Hp
Eryngium pseudojunceum Clos	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle bonariensis Lam.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle chamaemorus Cham. & Schlecht.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle indecora DC.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle marchantioides Clos	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle modesta Cham. & Schlecht.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle poeppigii DC.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle ranunculoides Linn.f.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle verticillata Thunb.	Apiaceae	Hp
Hydrocotyle volkmanni Phil.	Apiaceae	Hp
Lilaeopsis macloviana A.W. Hill	Apiaceae	Hp
Osmorhiza chilensis Hook. & Arn.	Apiaceae	Hp
Sanicula crassicaulis Poepp. ex DC.	Apiaceae	Hp
Elytropus chilensis (A. DC.) Muell.Arg.	Apocynaceae	L

Pseudopanax laetevirens (Gay) Franch.	Araliaceae	A
Pseudopanax valdiviensis (Gay) H. Baillon	Araliaceae	L
Cynanchum lancifolium Hook. & Arn.	Asclepiadaceae	Ar
Cynanchum myrtifolium Hook. & Arn.	Asclepiadaceae	Ar
Cynanchum pachyphyllum (Dcne.) K. Schum.	Asclepiadaceae	L
Asplenium dareoides Desv.	Aspleniaceae	Hp
Asplenium obtusatum G. Forster	Aspleniaceae	Hp
Asplenium trilobum Cav.	Aspleniaceae	Hp
Astelia pumila (Forst.) Gaudich.	Asteliaceae	Hp
Aster vahlii (Gaudich.) Hook. & Arn.	Asteraceae	Hp
Baccharis cymosa Phil.	Asteraceae	Ar
Baccharis elaeoides Remy	Asteraceae	Ar
Baccharis juncea Desf.	Asteraceae	Ar
Baccharis linearis (Ruiz & Pav.) Pers.	Asteraceae	Ar
Baccharis lycioides Remy	Asteraceae	Ar
Baccharis magellanica (Lam.) Pers.	Asteraceae	Ar
Baccharis obovata Hook. & Arn.	Asteraceae	Ar
Baccharis patagonica Hook. & Arn.	Asteraceae	Ar
Baccharis pingraea DC.	Asteraceae	Ar
Baccharis racemosa DC.	Asteraceae	Ar
Baccharis rhomboidalis Remy	Asteraceae	Ar
Baccharis sagittalis DC.	Asteraceae	Ar
Baccharis sphaerocephala Hook. & Arn.	Asteraceae	Ar
Baccharis zoellneri F.H. Hellwig	Asteraceae	Ar
Centipeda elatinoides (Less.) Benth. & Hook. f. ex O. Hoffm.	Asteraceae	Hp
Chaetanthera serrata Ruiz & Pav.	Asteraceae	Hp
Chevreulia pusilla DC.	Asteraceae	Hp
Chevreulia sarmentosa (Pers.) S.F. Blake	Asteraceae	Hp
Conyza australis Phil.	Asteraceae	Ha
Conyza floribunda Kunth	Asteraceae	Ha
Dasyphyllum diacanthoides (Less.) Cabrera	Asteraceae	A
Gamochaeta americana Wedd.	Asteraceae	Hp
Gamochaeta spiciformis (Sch. Bip.) Cabrera	Asteraceae	Hp
Haplopappus paucidentatus Phil.	Asteraceae	Ar
Hypochaeris palustris (Phil.) De Wild.	Asteraceae	Hp
Hypochaeris spathulata Reiche	Asteraceae	Hp
Hypochoeris tenuifolia Griseb.	Asteraceae	Hp
Leptinella scariosa Cass.	Asteraceae	Hp
Leptocarpha rivularis DC.	Asteraceae	Hp
Leucheria coerulescens Remy	Asteraceae	Hp

Macrachaenium gracile Hook. f.	Asteraceae	Hp
Madia sativa Molina	Asteraceae	Ha
Mutisia spinosa Ruiz & Pav.	Asteraceae	L
Noticastrum antucense Phil.	Asteraceae	Hp
Noticastrum eriophorum Remy	Asteraceae	Hp
Perezia lactucoides (Vahl) Less.	Asteraceae	Hp
Perezia spathulata (Lag. ex D. Don) Hook. & Arn.	Asteraceae	Hp
Podanthus ovatifolium Lag.	Asteraceae	Ar
Proustia pyrifolia Lag.	Asteraceae	L
Senecio acanthifolius Hombr. & Jacq	Asteraceae	Hp
Senecio arnicoides Hook. & Arn.	Asteraceae	Hp
Senecio bracteolatus Hook. & Arn.	Asteraceae	Ar
Senecio buglossus Phil.	Asteraceae	Hp
Senecio calocephalus Poepp. & Endl.	Asteraceae	Hp
Senecio fistulosus Poepp. ex DC.	Asteraceae	Hp
Senecio glaber Less. var. *pratensis* (Phil.) Cabrera	Asteraceae	Ar
Senecio otites Kunze ex DC	Asteraceae	Hp
Senecio smithii DC.	Asteraceae	Hp
Senecio zosterifolius Hook. & Arn.	Asteraceae	Hp
Solidago chilensis Meyen	Asteraceae	Hp
Soliva sessilis Ruiz & Pav.	Asteraceae	Hp
Soliva valdiviana Phil.	Asteraceae	Hp
Triptilion spinosum Ruiz & Pav.	Asteraceae	Hp
Azolla filiculoides Lam.	Azollaceae	Hp
Berberis congestiflora Gay	Berberidaceae	Ar
Berberis darwinii Hook.	Berberidaceae	Ar
Berberis ilicifolia L. f.	Berberidaceae	Ar
Berberis linearifolia Phil.	Berberidaceae	Ar
Berberis microphylla G. Forst.	Berberidaceae	Ar
Berberis rotundifolia Poepp. & Endl.	Berberidaceae	Ar
Berberis serrato-dentata Lechl.	Berberidaceae	Ar
Berberis trigona Kunze	Berberidaceae	Ar
Berberis valdiviana Phil.	Berberidaceae	Ar
Berberidopsis corallina Hook. f.	Berberidopsaceae	L
Campsidium valdivianum (Phil.) Skottsb.	Bignoniaceae	L
Blechnum arcuatum Remy	Blechnaceae	Hp
Blechnum asperum (Klotzsch) Sturm	Blechnaceae	Hp
Blechnum blechnoides Keyserl.	Blechnaceae	Hp
Blechnum cordatum Hieron	Blechnaceae	Hp
Blechnum corralense Espinosa	Blechnaceae	Hp

Blechnum hastatum Kaulf.	Blechnaceae	Hp
Blechnum magellanicum (Desv.) Mett.	Blechnaceae	Hp
Blechnum microphyllum (Goldman) Morton	Blechnaceae	Hp
Blechnum mochaenum Kunkel	Blechnaceae	Hp
Blechnum penna-marina (Poiret) Kuhn	Blechnaceae	Hp
Cardamine flaccida Bert. ex C. Muell.	Brassicaceae	Hp
Cardamine glacialis DC.	Brassicaceae	Hp
Lepidium bipinnatifidum Desv.	Brassicaceae	Ha
Lepidium strictum (S.Watson) Rattan ex B.L.Robinson	Brassicaceae	Ha
Nasturtium palustre DC.	Brassicaceae	Hp
Fascicularia bicolor (Ruiz & Pav.) Mez	Bromeliaceae	Sh
Greigia landbecki Phil. f.	Bromeliaceae	Sh
Greigia sphacelata (R. et P.) Regel	Bromeliaceae	Sh
Buddleja globosa Hope	Buddlejaceae	Ar
Senna stipulacea (Aiton) H. S. Irwin & R.C. Barneby	Caesalpinaceae	Ar
Legenere valdiviana (Phil.) E. Wimm.	Campanulaceae	Hp
Lobelia anceps Linn. f.	Campanulaceae	Hp
Lobelia bridgesii Hook. & Arn.	Campanulaceae	H
Lobelia tupa L.	Campanulaceae	H
Arenaria serpens Kunth	Caryophyllaceae	Hp
Sagina apetala Ard.	Caryophyllaceae	Ha
Spergularia villosa Cambess.	Caryophyllaceae	Ha
Stellaria arvalis Phil. f.	Caryophyllaceae	Hp
Maytenus boaria Molina	Celastraceae	A
Maytenus magellanica Hook. f.	Celastraceae	A
Gaimardia australis Gaudich.	Centrolepidaceae	Hp
Chenopodium papulosum Moq.	Chenopodiaceae	Ha
Sarcocornia fruticosa (L.) A.J.Scott	Chenopodiaceae	St
Calystegia soldanella (L.) Roem. & Schult.	Convolvulaceae	Hp
Dichondra sericea Sw.	Convolvulaceae	Hp
Coriaria ruscifolia L.	Coriariaceae	Ar
Arachnites uniflora Phil.	Corsiaceae	Hp
Crassula moschata G. Forst.	Crassulaceae	Hp
Caldcluvia paniculata D. Don	Cunoniaceae	A
Weinmannia trichosperma Cav.	Cunoniaceae	A
Austrocedrus chilensis (D. Don) Florin & Boutelje	Cupressaceae	A
Fitzroya cupressoides I.M. Johnston	Cupressaceae	A
Pilgerodendron uviferum Florin	Cupressaceae	A
Cuscuta pauciflora Phil.	Cuscutaceae	Hp
Cuscuta suaveolens Lechler ex Reiche	Cuscutaceae	Hp

Continuación Anexo 1

Carex acutata Boott	Cyperaceae	Hp
Carex aematorhyncha Desv.	Cyperaceae	Hp
Carex barrosii Nelmes	Cyperaceae	Hp
Carex bracteosa Kunze	Cyperaceae	Hp
Carex brongniartii Kunth	Cyperaceae	Hp
Carex curta Good.var. *robustior* (Blyt. ex Anderss.) D.M. Moore et Chater	Cyperaceae	Hp
Carex darwinii Boott	Cyperaceae	Hp
Carex fuscula Urv.	Cyperaceae	Hp
Carex inconspicua Steud	Cyperaceae	Hp
Carex macloviana Urv.	Cyperaceae	Hp
Carex magellanica Lam	Cyperaceae	Hp
Carex pseudocyperus L. var. *haenkeana* (J. et K. Presl) Kuek.	Cyperaceae	Hp
Carex pumila C.P. Thunberg ex A. Murray	Cyperaceae	Hp
Carex riparia chilensis Kuek.	Cyperaceae	Hp
Carex werdermannii Gross	Cyperaceae	Hp
Carpha alpina R. Br.	Cyperaceae	Hp
Cyperus eragrostis Lam.	Cyperaceae	Hp
Cyperus gammicus Kunze ex Kunth	Cyperaceae	Hp
Cyperus laetus Kunth	Cyperaceae	Hp
Cyperus reflexus Vahl	Cyperaceae	Hp
Cyperus xanthostachyus Steud.	Cyperaceae	Hp
Eleocharis bonariensis Nees	Cyperaceae	Hp
Eleocharis fusco-purpurea H. Pfeiff.	Cyperaceae	Hp
Eleocharis lechleri Boeck.	Cyperaceae	Hp
Eleocharis macrostachya Britton	Cyperaceae	Hp
Eleocharis melanomphala C.B. Clarke	Cyperaceae	Hp
Eleocharis melanostachys C.B. Clarke	Cyperaceae	Hp
Eleocharis pachycarpa E. Desv.	Cyperaceae	Hp
Oreobolus obtusangulus Gaudich.	Cyperaceae	Hp
Schoenus nitens Poir. krausei (Phil.) Kuek.	Cyperaceae	Hp
Schoenus rhynchosporoides (Steud.) Kukenth.	Cyperaceae	Hp
Scirpus californicus Steud.	Cyperaceae	Hp
Scirpus cernuus Vahl	Cyperaceae	Ha
Scirpus inundatus (R. Br.) Poir.	Cyperaceae	Hp
Scirpus melanocaulos Phil.	Cyperaceae	Hp
Scirpus nodosus Rotth.	Cyperaceae	Hp
Scirpus pungens Vahl	Cyperaceae	Hp
Scirpus ranko (Steud.) Gunckel	Cyperaceae	Hp

Uncinia brevicaulis Thou.	Cyperaceae	Hp
Uncinia erinacea Pers.	Cyperaceae	Hp
Uncinia macloviana Gaudich.	Cyperaceae	Hp
Uncinia macrophylla Steud.	Cyperaceae	Hp
Uncinia multifaria Nees ex Boott	Cyperaceae	Hp
Uncinia phleoides (Cav.) Pers.	Cyperaceae	Hp
Uncinia tenuis Poepp. ex Kunth	Cyperaceae	Hp
Hypolepis poeppigii (Kunze) R.A. Rodr.	Dennstaedtiaceae	Hp
Desfontainia spinosa Ruiz & Pav	Desfontaineaceae	Ar
Lophosoria quadripinnata (J.F. Gmel.) C.Chr.	Dicksoniaceae	Hp
Dioscorea auriculata Poepp.	Dioscoreaceae	Hp
Dioscorea brachybotrya Poepp.	Dioscoreaceae	Hp
Dioscorea cissophylla Phil.	Dioscoreaceae	Hp
Dioscorea reticulata Gay	Dioscoreaceae	Hp
Donatia fascicularis J.R. Forster & G. Forster	Donatiaceae	Hp
Drosera uniflora Willd.	Droseraceae	Hp
Megalastrum spectabile (Kaulf.) A.R. Sm. & R.C. Moran	Dryopteridaceae	Hp
Polystichum chilense (Christ.) Diels	Dryopteridaceae	Hp
Polystichum subintegerrimum (Hook. & Arn.) R.A. Rodr.	Dryopteridaceae	Hp
Rumohra adiantiformis (G.Forster) Ching	Dryopteridaceae	Hp
Aristotelia chilensis (Mol.) Stuntz	Elaeocarpaceae	A
Crinodendron hookerianum Gay	Elaeocarpaceae	Ar
Empetrum rubrum Vahl ex Willd.	Empetraceae	Ar
Equisetum bogotense Kunth	Equisetaceae	Hp
Antidaphne punctulata (Clos) Kuijt	Eremolepidaceae	Ar P
Lepidoceras chilense (Molina) Kuijt	Eremolepidaceae	Ar P
Gaultheria antarctica Hook. f.	Ericaceae	Ar
Gaultheria insana (Molina) D.J. .Middleton	Ericaceae	Ar
Gaultheria phillyreifolia (Pers.) Sleum.	Ericaceae	Ar
Gaultheria poeppigii DC.	Ericaceae	Ar
Gaultheria pumila (L.f.) D.J. Middleton	Ericaceae	Ar
Gaultheria tenuifolia (Phil.) Sleum	Ericaceae	Ar
Escallonia alpina Poepp. & Endl.	Escalloniaceae	Ar
Escallonia leucantha Remy	Escalloniaceae	Ar
Escallonia revoluta (Ruiz.et Pav.) Pers.	Escalloniaceae	A
Escallonia rosea Griseb.	Escalloniaceae	Ar
Escallonia rubra (R. et Pav.) Pers.	Escalloniaceae	Ar
Escallonia virgata (R. et Pav.) Pers.	Escalloniaceae	Ar
Valdivia gayana Remy	Escalloniaceae	Hp
Eucryphia cordifolia Cav.	Eucryphiaceae	A

Continuación Anexo 1

Chiropetalum tricuspidatum A. Juss.	Euphorbiaceae	Ar
Dysopsis glechomoides Muell. Arg.	Euphorbiaceae	Hp
Euphorbia portulacoides L.	Euphorbiaceae	Hp
Lathyrus magellanicus Lam.	Fabaceae	Hp
Lathyrus pubescens Hook. & Arn.	Fabaceae	Hp
Lotus subpinnatus Lag.	Fabaceae	Ha
Sophora cassioides (Phil.) Sparre	Fabaceae	Ar
Vicia berteroana Phil	Fabaceae	Ha
Vicia bijuga Gill. ex Hook. et Arn.	Fabaceae	Ha
Vicia nigricans Hook. & Arn.	Fabaceae	Hp
Nothofagus antarctica (G.Forst.) Oerst.	Fagaceae	A
Nothofagus betuloides (Mirb.) Oerst.	Fagaceae	A
Nothofagus dombeyi (Mirb.) Oerst.	Fagaceae	A
Nothofagus nervosa (Phil.) Krasser	Fagaceae	A
Nothofagus nitida Krasser	Fagaceae	A
Nothofagus obliqua (Mirb.) Oerst.	Fagaceae	A
Nothofagus pumilio (Poepp. & Endl.) Krasser	Fagaceae	A
Azara integrifolia Ruiz & Pav.	Flacourtiaceae	A
Azara lanceolata Hook. f.	Flacourtiaceae	Ar
Azara microphylla Hook. f.	Flacourtiaceae	A
Francoa appendiculata Cav.	Francoaceae	Hp
Centaurium cachanlahuen B.L. Rob.	Gentianaceae	Ha
Centaurium littorale (Turner) Gilmour	Gentianaceae	Ha
Cicendia quadrangularis (Lam.) Griseb.	Gentianaceae	Ha
Gentiana lactea Phil.	Gentianaceae	Hp
Gentianella magellanica (Gaudich.) Fabris	Gentianaceae	Hp
Geranium berterianum Colla	Geraniaceae	Hp
Geranium core-core Steud.	Geraniaceae	Hp
Geranium magellanicum Hook. f.	Geraniaceae	Hp
Geranium patagonicum Hook. f.	Geraniaceae	Hp
Asteranthera ovata (Cav.) Hanst.	Gesneriaceae	Hp
Mitraria coccinea Cav.	Gesneriaceae	Ar
Sarmienta scandens Pers.	Gesneriaceae	Hp
Gleichenia cryptocarpa Hook.	Gleicheniaceae	Hp
Gleichenia litoralis (Phil.) C. Chr.	Gleicheniaceae	Hp
Gleichenia quadripartita (Poir.) T. Moore	Gleicheniaceae	Hp
Gleichenia squamulosa (Desv.) T.Moore	Gleicheniaceae	Hp
Selliera radicans Cav.	Goodeniaceae	Hp
Grammitis magellanica Desv.	Grammitidaceae	Hp
Griselinia jodinifolia (Griseb.) Taub.	Griseliniaceae	Ar

Griselinia racemosa (Phil.) Taub.	Griseliniaceae	Ar
Griselinia ruscifolia (Clos) Taub.	Griseliniaceae	Ar
Griselinia scandens (Ruiz et Pav.) Taub.	Griseliniaceae	Ar
Ribes trilobum Meyen	Grosssulariaceae	Ar
Ribes magellanicum Poir.	Grossulariaceae	Ar
Ribes valdivianum Phil.	Grossulariaceae	Ar
Gunnera tinctoria (Mol.) Mirb.	Gunneraceae	Hp
Myriophyllum aquaticum (Vell.) Verdc.	Haloragaceae	Hp
Hippuris vulgaris L.	Hippuridaceae	Hp
Hydrangea serratifolia (Hook. et Arn.) F. Phil	Hydrangeaceae	L
Phacelia secunda J.F. Gmel.	Hydrophyllaceae	Hp
Hymenoglossum cruentum Cav.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum caudiculatum Mart. var.*productum* K. Presl	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum cuneatum Kunze	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum dentatum Cav.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum dicranotrichum (K. Presl) Hook. ex Sadeb.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum falklandicum Baker	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum ferrugineum Colla	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum fuciforme Sw.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum krauseanum Phil.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum pectinatum Cav.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum plicatum Kaulf.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum secundum Hook. & Grev.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum seselifolium K. Presl	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum tortuosum Hook. & Grev.	Hymenophyllaceae	Hp
Hymenophyllum tunbridgense (L.) Sm.	Hymenophyllaceae	Hp
Serpyllopsis caespitosum (Gaudich.) C. Chr.	Hymenophyllaceae	Hp
Trichomanes exsectum Kunze	Hymenophyllaceae	Hp
Herbertia lahue (Molina) Goldblatt	Iridaceae	Hp
Libertia chilensis (Molina) Gunckel	Iridaceae	Hp
Libertia elegans Poepp.	Iridaceae	Hp
Libertia sessiliflora (Poepp.) Skottsb.	Iridaceae	Hp
Libertia tricocca Phil.	Iridaceae	Hp
Olsynium junceum (E. Meyer ex Presl) Goldblatt	Iridaceae	Hp
Sisyrinchium chilense Hook.	Iridaceae	Hp
Sisyrinchium nanum Phil.	Iridaceae	Hp
Sisyrinchium patagonicum Phil. ex Baker	Iridaceae	Hp
Tapeinia pumila (G. Forst.) Baill.	Iridaceae	Hp
Juncus balticus Willd.	Juncaceae	Hp

Juncus bufonius L.	Juncaceae	Ha
Juncus bulbosus L.	Juncaceae	H
Juncus capillaceus Lam.	Juncaceae	Hp
Juncus cyperoides Laharpe	Juncaceae	Hp
Juncus dombeyanus J. Gay ex Laharpe	Juncaceae	Hp
Juncus effusus L.	Juncaceae	Hp
Juncus imbricatus Laharpe	Juncaceae	Hp
Juncus kraussii Hochst.	Juncaceae	Hp
Juncus lesueurii Boland	Juncaceae	Hp
Juncus microcephalus Kunth	Juncaceae	Hp
Juncus pallescens E. Mey. ex Buchen.	Juncaceae	Hp
Juncus planifolius R. Br.	Juncaceae	Hp
Juncus procerus E. Mey.	Juncaceae	Hp
Juncus scheuchzerioides Gaudich.	Juncaceae	Hp
Juncus stipulatus Nees & Meyen	Juncaceae	Hp
Luzula racemosa Desv.	Juncaceae	Hp
Marsippospermum grandiflorum Hook.	Juncaceae	Hp
Marsippospermum philippii Hauman	Juncaceae	Hp
Rostkovia magellanica Hook. f	Juncaceae	Hp
Triglochin striatum Ruiz & Pav.	Juncaginaceae	Hp
Satureja multiflora (Ruiz & Pav.) Briq.	Lamiaceae	Ar
Scutellaria racemosa Pers.	Lamiaceae	Ar
Scutellaria valdiviana (Clos) Epling	Lamiaceae	Ar
Sphacele chamaedryoides (Balbis) Briq.	Lamiaceae	Ar
Stachys bridgesii Benth.	Lamiaceae	Hp
Stachys macraei Benth.	Lamiaceae	Hp
Stachys sericea Cav.	Lamiaceae	Hp
Teucrium bicolor Sm.	Lamiaceae	Ar
Boquila trifoliolata Decne.	Lardizabalaceae	L
Lardizabala biternata Ruiz & Pav.	Lardizabalaceae	L
Persea lingue Nees	Lauraceae	A
Pinguicula antarctica Vahl	Lentibulariaceae	Hp
Pinguicula chilensis Clos	Lentibulariaceae	Hp
Utricularia gibba L.	Lentibulariaceae	Hp
Lilaea scilloides (Poir.) Hauman	Liliaceae	Hp
Cliococca selaginoides (Lam.) C.M. Rogers & Mildner	Linaceae	Hp
Loasa acanthifolia Lam.	Loasaceae	Ha
Loasa acerifolia Domb. ex A. Juss	Loasaceae	Ha
Loasa gayana Urban & Gilg.	Loasaceae	Ha
Loasa martini Phil	Loasaceae	Ha

Loasa triloba Juss.	Loasaceae	Ha
Elaphoglossum gayanum (Fee) T. Moore	Lomariopsidaceae	Hp
Desmaria mutabilis Van Tiegh.	Loranthaceae	Hp
Notanthera heterophyllus G. Don.	Loranthaceae	Ar P
Tristerix corymbosus (L.) Kuijt	Loranthaceae	Ar P
Tristerix verticillatus (Ruiz & Pav.) Barlow & Wiens	Loranthaceae	Ar P
Luzuriaga marginata Benth. & Hook. f.	Luzuriagaceae	L
Luzuriaga radicans Ruiz & Pav.	Luzuriagaceae	L
Lycopodium alboffii Rolleri	Lycopodiaceae	Hp
Lycopodium confertum Willd.	Lycopodiaceae	Hp
Lycopodium gayanum Remy	Lycopodiaceae	Hp
Lycopodium magellanicum (P.Beauv.) Sw.	Lycopodiaceae	Hp
Lycopodium paniculatum Desv.	Lycopodiaceae	Hp
Corynabutilon ochsenii (Phil.) Kearney	Malvaceae	Ar
Corynabutilon vitifolium (Cav.) Kearney	Malvaceae	Ar
Misodendrum angulatum Phil.	Misodendraceae	Ar P
Misodendrum brachystachyum DC.	Misodendraceae	Ar P
Misodendrum gayanum Van Tiegh.	Misodendraceae	Ar P
Misodendrum linearifolium DC.	Misodendraceae	Ar P
Misodendrum macrolepis Phil.	Misodendraceae	Ar P
Misodendrum punctulatum Banks ex DC.	Misodendraceae	Ar P
Laurelia sempervirens (Ruiz et Pav.) Tul.	Monimiaceae	A
Laureliopsis philippiana (Looser) Schodde	Monimiaceae	A
Peumus boldus Molina.	Monimiaceae	A
Amomyrtus luma (Molina) D. Legrand & Kausel	Myrtaceae	A
Amomyrtus meli (Phil.) D. Legrand & Kausel	Myrtaceae	A
Blepharocalyx cruckshanksii (Hook. & Arn.) Nied.	Myrtaceae	A
Luma apiculata (DC.) Burret	Myrtaceae	A
Luma gayana (Barneoud) Burret	Myrtaceae	Ar
Myrceugenia chrysocarpa (Berg) Kausel	Myrtaceae	Ar
Myrceugenia exsucca Berg	Myrtaceae	A
Myrceugenia ovata Berg	Myrtaceae	A
Myrceugenia parvifolia (DC.) Kausel	Myrtaceae	Ar
Myrceugenia planipes Berg	Myrtaceae	A
Myrteola nummularia Berg	Myrtaceae	Ar
Tepualia stipularis Griseb.	Myrtaceae	Ar
Ugni candollei Berg	Myrtaceae	Ar
Ugni molinae Turcz.	Myrtaceae	Ar
Nolana paradoxa Lindl.	Nolanaceae	Ha
Clarkia tenella (Cav.) F.H. Lewis & M.R. Lewis	Onagraceae	Ha

Epilobium ciliatum Rafin.	Onagraceae	Hp
Fuchsia magellanica Lam.	Onagraceae	Ar
Ludwigia peploides (Kunth) Raven	Onagraceae	Hp
Ophioglossum crotalophoroides Walter	Ophioglossaceae	Hp
Brachystele unilateralis Schlechter	Orchidaceae	Hp
Chloraea gavilu Lindl.	Orchidaceae	Hp
Codonorchis lessonii Lindl	Orchidaceae	Hp
Gavilea araucana (Phil.) M.N. Correa	Orchidaceae	Hp
Gavilea longibracteata (Lindl.) Sparre ex L.E. Navas Bustamante	Orchidaceae	Hp
Gavilea odoratissima Poepp.	Orchidaceae	Hp
Habenaria paucifolia Lindl.	Orchidaceae	Hp
Oxalis aureoflava Steud.	Oxalidaceae	Hp
Oxalis dumetorum Barn.	Oxalidaceae	Hp
Oxalis filiformis Kunth	Oxalidaceae	Hp
Oxalis micrantha Bert.ex Colla	Oxalidaceae	Ha
Oxalis perdicaria (Mol.) Gunckel	Oxalidaceae	Hp
Oxalis rosea Jacq.	Oxalidaceae	Ha
Oxalis valdiviensis Barn	Oxalidaceae	Hp
Lapageria rosea Ruiz & Pav.	Philesiaceae	L
Philesia magellanica J.F. Gmel.	Philesiaceae	Ar
Ercilla syncarpellata Nowicke	Phytolaccaceae	L
Ercilla volubilis A. Juss.	Phytolaccaceae	L
Phytolacca bogotensis Kunth	Phytolaccaceae	Hp
Peperomia fernandeziana Miq.	Piperaceae	Hp
Littorella australis Griseb.	Plantaginaceae	Hp
Agrostis exasperata Trin	Poaceae	Hp
Agrostis inconspicua Kunze ex Gay	Poaceae	Hp
Agrostis leptotricha E. Desv.	Poaceae	Hp
Agrostis serranoi Phil.	Poaceae	Hp
Agrostis uliginosa Phil.	Poaceae	Hp
Alopecurus magellanicus Lam.	Poaceae	Hp
Amphibromus scabrivalvis (Trin.) Swallen	Poaceae	H
Anthoxanthum utriculatum	Poaceae	H
Bromus catharticus Vahl	Poaceae	Hp
Chaetotropis imberbis (Phil.) Bjorkm.	Poaceae	H
Chusquea culeou E. Desv.	Poaceae	Hp
Chusquea macrostachya Phil.	Poaceae	Hp
Chusquea montana Phil.	Poaceae	Hp
Chusquea nigricans Phil.	Poaceae	Hp

Continuación Anexo 1

Chusquea quila Kunth	Poaceae	Hp
Chusquea uliginosa Phil.	Poaceae	Hp
Chusquea valdiviensis E. Desv.	Poaceae	Hp
Cortaderia araucana Stapf	Poaceae	Hp
Danthonia chilensis E. Desv.	Poaceae	Hp
Deyeuxia viridis Phil	Poaceae	Hp
Distichlis scoparia Arech.	Poaceae	Hp
Elymus angulatus J. & C. Presl	Poaceae	Hp
Elymus valduriae Steud.	Poaceae	Hp
Festuca monticola Phil.	Poaceae	Hp
Festuca purpurascens Banks & Soland. ex Hook. f.	Poaceae	Hp
Glyceria multiflora Steud.	Poaceae	H
Hierochloe altissima Steud.	Poaceae	Hp
Hierochloe gunckelii L. Parodi	Poaceae	Hp
Hierochloe juncifolia (Hackel) L. Parodi	Poaceae	Hp
Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult.	Poaceae	Hp
Hierochloe utriculata Kunth	Poaceae	Hp
Hordeum chilense Roem. & Schult.	Poaceae	Hp
Melica violacea Cav.	Poaceae	Hp
Nassella chilensis E. Desv.	Poaceae	Hp
Nassella duriuscula (Phil.) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Nassella filiculmis (Delile) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Nassella fuscescens Phil.	Poaceae	Hp
Nassella gigantea (Steud.) Muñoz-Schick	Poaceae	Hp
Nassella macrathera (Phil.) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Nassella manicata (Desv.) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Nassella neesiana (Trinius & Ruprecht) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Nassella philippii (Steudel) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Nassella poeppigiana (Trin. & Rupr.) M.E. Barkworth	Poaceae	Hp
Panicum racemosum Spreng.	Poaceae	H
Panicum urvilleanum Kunth	Poaceae	H
Paspalum dasypleurum Kunze ex Desv.	Poaceae	H
Paspalum urvillei Steud.	Poaceae	H
Paspalum vaginatum Sw.	Poaceae	H
Phalaris angusta Nees ex Trin.	Poaceae	H
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	Poaceae	Hp
Piptochaetium bicolor E. Desv.	Poaceae	Hp
Piptochaetium montevidense (Spreng.) Parodi	Poaceae	Hp
Polypogon australis Brongn.	Poaceae	Hp
Relchela panicoides Steud.	Poaceae	H

Spartina densiflora Brongn.	Poaceae	Hp
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	Poaceae	Hp
Vulpia australis (Nees) Blom	Poaceae	Ha
Lepidothamnus fonkii Phil.	Podocarpaceae	Ar
Podocarpus nubigena Lindl.	Podocarpaceae	A
Podocarpus saligna D. Don	Podocarpaceae	A
Saxegothaea conspicua Lindl.	Podocarpaceae	A
Gilia laciniata Ruiz & Pav.	Polemoniaceae	Ha
Navarretia involucrata Ruiz & Pav.	Polemoniaceae	Ha
Muehlenbeckia hastulata (Sm.) I.M. Johnston	Polygonaceae	Ar
Pleopeltis macrocarpa (Bory ex Willd.) Kaulf.	Polypodiaceae	Hp
Polypodium feuillei Bertero	Polypodiaceae	Hp
Calandrinia compressa Schrad. ex DC.	Portulacaceae	Ha
Potamogeton berteroanus Phil.	Potamogetonaceae	Hp
Potamogeton linguatus Hagstr. ex Dusen	Potamogetonaceae	Hp
Potamogeton lucens L.	Potamogetonaceae	Hp
Anagallis alternifolia Cav	Primulaceae	Hp
Lysimachia serrulata Baudo	Primulaceae	Hp
Samolus latifolius Duby	Primulaceae	Hp
Samolus repens Pers.	Primulaceae	Hp
Embothrium coccineum J.R. Forster & G.Forster	Proteaceae	A
Gevuina avellana Molina	Proteaceae	A
Lomatia dentata R.Br.	Proteaceae	A
Lomatia ferruginea (Cav.) R.Br.	Proteaceae	A
Lomatia hirsuta (Lam.) Diels	Proteaceae	A
Pteris chilensis Desv.	Pteridaceae	Hp
Pteris semiadnata Phil.	Pteridaceae	Hp
Anemone hepaticifolia Hook.	Ranunculaceae	Hp
Ranunculus acaulis Banks & Soland. ex DC.	Ranunculaceae	Hp
Ranunculus chilensis DC.	Ranunculaceae	Hp
Ranunculus flagelliformis Sm.	Ranunculaceae	Hp
Ranunculus minutiflorus Bert. ex Phil.	Ranunculaceae	Hp
Apodasmia chilensis (Gay) B.G. Briggs & L.A.S. Johnson	Restionaceae	Hp
Colletia hystrix Clos	Rhamnaceae	Ar
Discaria chacaye (G.Don) Tortosa	Rhamnaceae	Ar
Rhamnus diffusa Clos	Rhamnaceae	Ar
Acaena antarctica Hook. f.	Rosaceae	Hp
Acaena argentea Ruiz & Pav.	Rosaceae	Hp
Acaena ovalifolia Ruiz & Pav.	Rosaceae	Hp
Acaena pumila Vahl	Rosaceae	Hp

Fragaria chiloensis (L.) Duchesne	Rosaceae	Hp
Geum quellyon Sweet	Rosaceae	Hp
Margyricarpus pinnatus (Lam.) Kuntze	Rosaceae	Ar
Rubus radicans Cav.	Rosaceae	Hp
Galium hypocarpium (L.) Endl. ex Griseb.	Rubiaceae	Hp
Galium leptum Phil.	Rubiaceae	Hp
Galium magellanicum Hook. f.	Rubiaceae	Hp
Hedyotis salzmannii (DC.) Steud.	Rubiaceae	Hp
Leptostigma arnottianum Walp.	Rubiaceae	Hp
Nertera granadensis Druce	Rubiaceae	Hp
Myoschilos oblongum Ruiz & Pav.	Santalaceae	Ar
Quinchamalium bracteosum Phil.	Santalaceae	Hp
Quinchamalium chilense Molina	Santalaceae	Hp
Chrysosplenium valdivicum Hook.	Saxifragaceae	Hp
Calceolaria crenatiflora Cav.	Scrophulariaceae	Hp
Calceolaria dentata Ruiz & Pav.	Scrophulariaceae	H
Calceolaria integrifolia Murr.	Scrophulariaceae	H
Euphrasia meiantha Clos	Scrophulariaceae	Hp
Gratiola peruviana L.	Scrophulariaceae	Hp
Jovellana punctata Ruiz & Pav.	Scrophulariaceae	H
Jovellana violacea G. Don	Scrophulariaceae	H
Limosella australis R. Br.	Scrophulariaceae	Ha
Mimulus bridgesii Clos	Scrophulariaceae	Hp
Mimulus crinitus Grant	Scrophulariaceae	Hp
Mimulus glabratus Kunth	Scrophulariaceae	Hp
Mimulus luteus L.	Scrophulariaceae	Hp
Ourisia coccinea Pers.	Scrophulariaceae	Hp
Ourisia poeppigii Benth.	Scrophulariaceae	Hp
Cestrum parqui L'Herit.	Solanaceae	Ar
Latua pubiflora Baill.	Solanaceae	Ar
Nierembergia repens Ruiz & Pav	Solanaceae	Hp
Solanum crispum Ruiz & Pav	Solanaceae	Ar
Solanum furcatum Dun.	Solanaceae	Hp
Solanum krauseanum Phil.	Solanaceae	Ar
Solanum ligustrinum Lodd	Solanaceae	Ar
Solanum valdiviense Dun.	Solanaceae	Ar
Vestia foetida Hoffmgg.	Solanaceae	Ar
Ovidia andina (Poepp. & Endl.) Meissn.	Thymelaceae	Ar
Ovidia pillo-pillo (Gay) Meissn.	Thymelaceae	Ar
Tribeles australis Phil.	Tribelaceae	Ar

Continuación Anexo 1

Tropaeolum speciosum Poepp. & Endl.	Tropaeolaceae	Hp
Typha angustifolia L.	Typhaceae	Hp
Pilea elegans Gay	Urticaceae	Hp
Pilea elliptica Hook.f.	Urticaceae	Hp
Urtica magellanica Juss. ex Poir.	Urticaceae	Hp
Urtica mollis Steud.	Urticaceae	Hp
Urtica pseudo-dioica Steud.	Urticaceae	Hp
Valeriana lapathifolia Vahl	Valerianaceae	Hp
Valeriana polemoniifolia Phil.	Valerianaceae	Hp
Valeriana virescens Clos	Valerianaceae	Hp
Diostea juncea Miers	Verbenaceae	Ar
Rhaphithamnus spinosus (Juss.) Moldenke	Verbenaceae	Ar
Verbena bonariensis L.	Verbenaceae	Hp
Verbena corymbosa Ruiz & Pav	Verbenaceae	Hp
Verbena litoralis Kunth	Verbenaceae	Hp
Viola buchtienii Gand.	Violaceae	Hp
Viola capillaris Pers.	Violaceae	Ar
Viola corralensis Phil.	Violaceae	Ar
Viola maculata Cav.	Violaceae	Hp
Viola portalesia Gay	Violaceae	Ar
Viola reichei Skottsb. ex Macloskie	Violaceae	Hp
Viola rubella Cav.	Violaceae	Ar
Cissus striata Ruiz & Pav.	Vitaceae	L
Drimys andina (Reiche) R.A. Rodr. & Quezada	Winteraceae	Ar
Drimys winteri J.R. Forster & G. Forster	Winteraceae	A
Zannichellia palustris L.	Zannichiellaceae	Hp

Aextoxicon punctatum, el tique u olivillo

CECILIA SMITH-RAMÍREZ, JUAN J. ARMESTO, JUAN RODRÍGUEZ, ÁLVARO G. GUTIÉRREZ, DUNCAN CHRISTIE Y MARIELA NÚÑEZ

Abstract

Aextoxicon punctatum, *the only representative of the endemic family Aextoxicaceae, configures pure as well as mixed forests with a high diversity of trees, vines and epiphytes along the coast of south-central Chile, including some relict patches on the coast of the semiarid region. We summarize new information about its regeneration dynamics, reproductive biology and genetic variability.*

Las poblaciones de *Aextoxicon punctatum* (olivillo, Fotos 42 y 43, Cuadernillo 2) presentan una extensa distribución latitudinal (30-43° S) en el borde costero chileno, asociándose con una amplia diversidad floristica a lo largo de este ámbito geográfico. Algunas de sus poblaciones se encuentran también en el valle de la región de Los Lagos y en los faldeos andinos. Desde la colonización europea, sus poblaciones han sufrido un alto grado de alteración antrópica por encontrarse en zonas bajas sometidas a intenso uso agropecuario y forestal. Aquí presentamos una recopilación bibliográfica del estado de conocimiento de esta notable especie arbórea, destacando recientes estudios sobre su distribución, dinámica y variabilidad genética. Hemos excluido de esta revisión los bosques relictos de olivillo del norte chico (30-32° S) que han sido tema de numerosos estudios botánicos y biogeográficos (véase Squeo *et al.*, en este volumen).

Distribución

El árbol *A. punctatum*, conocido como tique u olivillo, es el único representante mundial de la familia Aextoxicaceae. Esta especie es endémica del bosque templado de Chile y Argentina, pero predomina en la vertiente occidental de los Andes. La única población argentina de olivillo se ubica a orillas del lago Puelo, en las cercanías del límite con Chile. El bosque de olivillo presenta una distribución que excede los márgenes del bosque templado austral y se extiende hacia el norte, a modo de bosquetes relictos aislados en Chile central (33-39° S) y la zona semiárida del norte chico (30-33° S). El límite sur de su distribución se encuentra en la isla Guafo (43°30' S), al sur de Chiloé (Pérez y Villagrán, 1994). También se encuentran bosquetes de olivillo en los grupos

de islas de Guapiquilán, al sur de la isla grande de Chiloé y en la isla Mocha (38° S), frente a Arauco (Le Quesne *et al.*, 1999). El olivillo conforma bosques mixtos y puros en los bordes de lagos y a lo largo de la precordillera andina de la IX y X Región (Donoso, 1995), siendo posible encontrarlo esporádicamente hasta los 1.000 m (Rodríguez *et al.*, 1983). Desde la V a la VI Región sus poblaciones están limitadas a quebradas costeras. Es probable que los bosques costeros con dosel de olivillo hayan sido continuos entre Chile central y sur a la llegada de los europeos (Pérez y Villagrán, 1994). Actualmente, su distribución se encuentra muy fragmentada, con la excepción de algunos tramos de la Cordillera de la Costa de la X Región, donde aún existen grandes parches continuos de olivillo (Smith-Ramírez, 2004). En la costa de Osorno y Valdivia, esta especie es dominante en los bosques desde la costa hasta los 80 m de altitud. En las laderas y barrancos más expuestos al mar constituye bosques casi puros, con un dosel monoestratificado de olivillo. Algunos autores piensan que estos bosques pudieron haber sido frecuentes en el valle central centro-sur (Muñoz y Pisano, 1947; Sköttsberg, 1950), sin embargo, su presencia actual en la Depresión Intermedia se restringe a franjas circundantes a los lagos del sur de la IX y X Región, hasta el seno del Reloncaví, donde es posible encontrarlo formando una ceja continua de bosques. En estos lugares a menudo se encuentra como la especie dominante del dosel (Mora, 1986).

Posición filogenética

Según un análisis filogenético basado en genes moleculares y cloroplásticos de las Angiospermas dicotiledóneas publicado recientemente (Savolainen *et al.*, 2000), *Aextoxicon* se encuentra como grupo hermano de *Berberidopsis* (Berberidopsidaceae), ambos en una posición incierta, aunque basal, en el esquema filogenético, sin una relación clara con las otras familias. Como estos taxa no tienen caracteres morfológicos en común, los autores especulan que estas especies probablemente representan relictos especializados, sobrevivientes de floras muy antiguas, cuyos parientes más cercanos simplemente han desaparecido. Considerando la historia de los bosques chilenos (Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán y Armesto, en este volumen), y la presencia de una segunda especie de *Berberidopsis* en Australia, es posible especular que estas antiguas forestas poblaron el margen sur de Gondwana a inicios del Terciario.

Análisis florísticos, estructura y dinámica

El olivillo es un árbol que puede sobrepasar los 20 m de altura (Donoso, 1995), con diámetros mayores a 1,7 m y alcanzar edades de más de 270 años (Le Quesne *et al.*, 1999; Gutiérrez *et al.*, datos no publicados).

Entre los trabajos realizados en bosques de olivillo, destacan los trabajos fitosociológicos de Mora (1986) en bosques de tique costeros y lacustres; Ardiles (1977), quien describió las asociaciones florísticas en tres niveles altitudinales de la cordillera Pelada, provincia de Valdivia; Cárdenas (1976) sobre la flora del bosque de olivillo del fundo San Martín, Valdivia; y Saravia (1991) que caracterizó el estrato herbáceo de estos mismos bosques.

Pérez y Villagrán (1994) establecieron que las variaciones en composición florística, estructura de la vegetación y características químicas del suelo de bosques de olivillo costero desde el norte chico hasta la isla Guafo dependen fundamentalmente de diferencias climáticas. Pérez (1994) estableció que las hojas de *A. punctatum* presentan índices relativamente similares de fósforo y nitrógeno en toda su distribución. La autora considera que la fuerte influencia oceánica, con ingresos atmosféricos dominados por aerosoles de sales marinas y bajos niveles de nutrientes, explicarían la esclerofilia de las hojas de olivillo.

Existen pocos estudios de dinámica de rodales de tique. Gutiérrez *et al.* (datos no publicados) han examinado la dinámica de bosques relictos de olivillo en Fray Jorge (IV Región) y bosques costeros de Chiloé, Rodríguez (datos no publicados) ha estudiado la regeneración de esta especie en el bosque de Rucamanque (IX Región) y Le Quesne *et al.* (1999) combinaron un estudio palinológico y de dinámica vegetacional en bosques de olivillo de isla Mocha.

Donoso y Cabello (1978), basados en datos de rodales de la costa de Valdivia y Osorno, consideran que esta especie presenta una buena regeneración natural. El olivillo es considerado una especie tolerante a la sombra, que regenera en claros pequeños, < 400 m^2 (Armesto y Fuentes, 1988; Armesto *et al.*, 1996d). Ardiles (1977), en un bosque con 44,6% de densidad y 55,8% de área basal relativa de *A. punctatum*, encontró una alta regeneración cerca de la costa, la cual disminuye en los pisos altitudinales superiores. El autor registró un total de 40.040 plántulas/ha en sitios bajos (50 m), un total de 640 plántulas/ha en sitios intermedios (560 m) y no encontró regeneración en sitios altos (740 m). Salvande *et al.* (datos no publicados) estimaron 410.000 plántulas/ha en un bosque sobre dunas costeras en el norte de Chiloé. Armesto y Figueroa (1987) estimaron 40.000 plántulas/ha en bosques jóvenes de olivillo en islas del mar interior de Chiloé. Estas diferencias en densidad de plántulas pueden ser consecuencia de diferencias en densidad de adultos y producción de semillas entre sitios. Murúa y González (1986) han documentado que el olivillo exhibe grandes variaciones interanuales en su producción de frutos.

En la península de Guabún, en el norte de la isla de Chiloé, Gutiérrez *et al.* (datos no publicados) estudiaron los regímenes de perturbación de un bosque costero dominado por *Eucryphia cordifolia*, *A. punctatum* y *Mirtáceas*. Olivillo fue importante en el dosel arbóreo, debido principalmente a los grandes diámetros que presentaba, pero con escasos individuos. Presentó distribuciones diamétricas multimodales que se aproximan a una exponencial negativa

típica de rodales en estados sucesionales avanzados (Fig. 1). Esto sugiere una regeneración constante y estructuras de edades multietáreas típicas de bosques antiguos (>200 años). La dominancia de olivillo varió considerablemente dentro del bosque ocupando desde 7 al 10% del área basal, no obstante en terrenos expuestos al mar tiende a formar poblaciones casi puras. La regeneración del olivillo medida al interior de este bosque, dentro de claros y en los bordes del fragmento (Christie *et al.*, datos no publicados) fue abundante (8.000 individuos/ha), encontrándose significativamente asociada a claros.

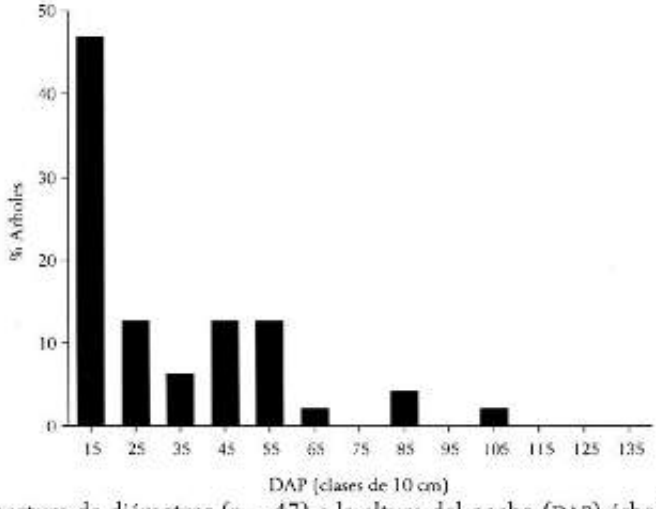


Figura 1. Estructura de diámetros (n = 47) a la altura del pecho (DAP) árboles de olivillo en Guabún, Chiloé, X Región, Chile.

En el estudio realizado en el predio Rucamanque, situado en serranías de la Depresión Intermedia de la IX Región (38°39' S-72°35' W), se encontró abundante regeneración de olivillo en claros, donde fue la especie más abundante (Rodríguez, datos no publicados). El rango de tamaño de los claros fue de 68,0 m^2 a 475,5 m^2. En 16 claros analizados se encontró una regeneración total de 11.487 individuos, correspondiendo a 8.789 plántulas (<1,5 m de alto) y a 2.699 brinzales (>1,5 m de alto, < 5 cm DAP). *Aextoxicon punctatum* fue la especie con mayor frecuencia en el bosque, con un total de 7.413 individuos/ha (64,5%), seguida por *Laureliopsis philippiana* (16,5%), *Persea lingue* (10,1%) y *Eucryphia cordifolia* (8,9%).

En bosques puros de olivillo costero, como en isla Mocha (Le Quesne *et al.*, 1999), se ha encontrado un reclutamiento discontinuo de esta especie. Estos autores sugieren que la luminosidad sería insuficiente para el desarrollo de brinzales y clases intermedias de tamaño, a pesar de la existencia de un abundante banco de plántulas y semillas. En este caso la tasa de autorreemplazo de olivillo en el dosel sería escasa en ausencia de perturbaciones. Le Quesne *et al.* (1999) sugieren que estos rasgos parecen ser recurrentes a lo largo de toda

la Cordillera de la Costa de Chile (Aravena, 1991; Armesto *et al.*,1996 d). La dinámica poblacional de olivillo dependería tanto de procesos autogénicos como alogénicos, con fases de estabilidad y reclutamiento limitado y fases de inestabilidad, con establecimiento a mayor escala espacial (Le Quesne *et al.*, 1999). Estos patrones de regeneración son corroborados en los estudios realizados en bosques, con predominancia de dinámica de claros como es el caso de Guabún y Rucamanque.

Historia natural y biodiversidad

El olivillo es un árbol dioico que presenta flores poco conspicuas, que entran en antesis en mayo. Se desconocen sus polinizadores. Su fruto es una drupa carnosa de color violáceo, que madura entre febrero y mayo. En 20 horas de observación al norte de Chiloé, Salvande *et al.* (datos no publicados) encontraron que el zorzal fue el principal dispersante de las semillas de esta especie. En experimentos realizados por Salvande *et al.* (datos no publicados), semillas sin pulpa defecadas por las aves germinaron en mayor porcentaje que las semillas no consumidas, contenidas en los frutos.

Recientemente se han realizado, en bosques de olivillo costero de la Región de Los Lagos, catastros de plantas vasculares y criptógamas (respecto a Pteridophytos véase Godoy *et al.*, 1981), moluscos, anfibios, reptiles y aves (véase Smith-Ramírez *et al.*, Larraín, Valdovinos *et al.*, Méndez *et al.*, y Díaz, en este volumen). Existe además un estudio previo de avifauna en bosques de tique de la cordillera Pelada (Erazo, 1984 a,b).

Mora (1986) encontró bosques de olivillo casi puros (dosel monoespecífico) en la zona preandina. Esta autora documentó una alta afinidad florística entre bosques de olivillo, coihue-ulmo, tepa-tineo, arrayán y temupitra, afinidad que se extiende a los Pteridófitos (Godoy *et al.*, 1981). Sin embargo, a pesar de la similitud florística, el número de especies por unidad de área parece ser mayor en bosque de olivillo costero que en otros bosques de mayor altura en la Cordillera de la Costa (Smith-Ramírez, 2004). Mora (1986) indica que algunos bosques costeros de olivillo son más pobres en especies que los bosques lacustres de olivillo, aunque esta diferencia podría estar relacionada con exposición al mar y perturbación antrópica en la Depresión Intermedia. En el delta del río Bueno, los bosques de olivillo costero alcanzan los 400 m y comparten la dominancia con las coníferas *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua*. Los bosques costeros de olivillo son considerados la asociación valdiviana más rica en epífitos, tanto vasculares como no vasculares (Ramírez *et al.*, 1976; Alberdi *et al.*, 1978; Riveros y Ramírez, 1978; Sempe, 1981).

Variación genética

Un estudio sobre la estructura y diversidad genética de 16 poblaciones de *A. punctatum* a través de su rango de distribución geográfica, utilizando la técnica molecular RAPD (Núñez, 2004), indica una baja diversidad genética del olivillo (Índice de Shannon, Spop= 0,36), reflejando su contracción geográfica durante las glaciaciones. La diversidad genética dentro de cada población, calculada mediante el Índice de Shannon, varió entre 0,31 (Maicolpue, X Región) hasta 0,41 (Santa Inés, IV Región). Las poblaciones de olivillo con mayor diversidad genética se encontraron en la zona postulada por Villagrán (2001) como refugios para las especies del bosque valdiviano (al norte de los 40° S).

La estructura poblacional, de acuerdo a un análisis de varianza molecular, mostró una considerable proporción de la variación debido a diferencias entre zonas geográficas (6 %) y entre poblaciones (12,1 %). Sin embargo, al realizar comparaciones entre pares de zonas geográficas, la zona norte mostró una alta y significativa diferenciación (21%, $p < 0,001$) con respecto a las poblaciones de la zona centro y sur de Chile. Por el contrario, las demás comparaciones no mostraron diferencias significativas. El dendrograma agrupó las poblaciones más boreales de la distribución geográfica del olivillo (Fray Jorge, Talinay y Santa Inés), separándolas de todas las poblaciones del centro y sur, confirmando el carácter relicto y el prolongado aislamiento geográfico de dichas poblaciones (Núñez, 2004).

Agradecimientos

Trabajo financiado por los proyectos: Biocores, Funded by inco - dc, Programme iv under contract ica 4 -ct - 2001 - 10095, por el proyecto Núcleo Milenio N° P99 - 103 ficm y por fondecyt - fondap 1501 - 0001 (Programa 3).

Historia natural de la enredadera endémica *Berberidopsis corallina*

Natural history of Berberidopsis corallina, *Chilean endemic vine*

CECILIA SMITH-RAMÍREZ, BERNARDITA CAMPILLO, JUAN LUIS CELIS-DIEZ Y MARTIN GARDNER

Abstract

Berberidopsis corallina *(Berberidopsidaceae) is a climbing vine endemic to Chilean coastal forests. This species has a broad latitudinal range (35-41° S), but it has sparse populations along this range. Here, we locate the three largest populations of* B. corallina, *list all the sites where it has been collected, and provide information on its reproductive biology and associated flora.*

La enredadera *Berberidopsis corallina* (Berberidopsidaceae) (Foto 44, Cuadernillo 3) es una especie endémica de los bosques húmedos de la Cordillera de la Costa de Chile. La familia Berberidopsidaceae (Chase *et al.*, 2002) comprende sólo dos especies, las cuales presentan disyunción geográfica, *B. corallina* en Chile y *B. beckleri* en Australia (Veldkamp, 1984). La distribución de *B. corallina* se extiende desde la VII Región hasta el norte de la provincia de Llanquihue en la X Región (Tabla 1). A pesar de que su distribución abarca cerca de cinco grados de latitud, sus poblaciones son escasas y discontinuas. La mayor parte de ellas han sido registradas en la VIII Región, algunas de las cuales están extintas (Etisham-Ul-Haq *et al.*, 2001). Estudios moleculares sobre la variabilidad genética de esta especie muestran que posee uno de los más altos índices de diferenciación genética (54,8%) documentados en la literatura (Etisham-Ul-Haq *et al.*, 2001). Más de la mitad de la variación genética fue atribuida a la variación entre poblaciones. A pesar del interés que despierta esta especie, declarada una de las once especies de plantas leñosas En Peligro según el Libro Rojo de la flora de Chile (Benoit, 1989), y del valor comercial de sus ejes vegetativos para algunas comunidades indígenas de la X Región (Smith-Ramirez, 1996), poco se sabe de su historia natural, distribución y estructura poblacional.

En este trabajo entregamos estimaciones preliminares del tamaño de tres de las poblaciones más numerosas de esta especie, incluyendo el registro de algunas nuevas localidades. Además, entregamos antecedentes

sobre morfología de sus flores y frutos, sistema reproductivo, polinizadores y especies de plantas vasculares acompañantes.

Tabla 1. Localidades de *Berberidopsis corallina* en la Cordillera de la Costa de Chile. *Indica sitios analizados en este trabajo.

Localidad	Región	Provincia
1. Pelluhue	VII	Cauquenes
2. Reserva Nacional Los Queules	VII	Cauquenes
3. Lota	VIII	Concepción
4. Bahía de Lota	VIII	Concepción
5. Colcura (Localidad Tipo)	VIII	Concepción
6. Quebrada Honda	VIII	Concepción
7. Chivilingo	VIII	Concepción
8. Laraquete (población extinta)	VIII	Concepción
9. Curanilahue, fundo Santa Elena	VIII	Arauco
10. Río Trongol	VIII	Arauco
11. Río Caramávida*	VIII	Arauco
12. Contulmo	VIII	Arauco
13. Villa Las Araucarias*	IX	Cautín
14. Almagro	IX	Cautín
15. Chanchán	X	Valdivia
16. Corral	X	Valdivia
17. San Ramón	X	Valdivia
18. Camino Niebla-Oncol	X	Valdivia
19. Cercanías de Trinidad	X	Osorno
20. San Juan de la Costa, fundo San Nicolás*	X	Osorno
21. San Juan de la Costa, cordillera de Cahuinalhue	X	Osorno
22. San Juan de la Costa, río Pichil	X	Osorno
23. Camino San Pedro	X	Llanquihue

Ubicación y delimitación de las poblaciones

El listado de localidades donde esta especie ha sido registrada se presenta en la Tabla 1. La mayor parte de las colecciones se encuentran en el herbario del Jardín Real Botánico de Edimburgo (E) y en el herbario de la Universidad de Concepción (CONC). Parte importante de las poblaciones citadas tienen muy pocos individuos, posiblemente sólo un individuo clonal, con muchos rebrotes, abarcando un área de pocos metros cuadrados. La distribución de esta especie abarca desde el borde costero (Pelluhue, VII Región, 30 m de altura) hasta los 700 m en la cordillera Río Blanco (provincia de Llanquihue), en el límite inferior de los alerzales (*Fitzroya*

cupressoides). En su distribución media (IX Región), se encuentra en el límite arbóreo inferior de los bosques de *Araucaria araucana*, sin entrar a este tipo de bosques. Resulta una incógnita su amplia distribución, así como su presencia en hábitats con diferentes niveles de precipitación y temperatura en diferente pisos altitudinales. Igualmente es una incógnita su área local generalmente pequeña y aparentemente bajos números poblacionales, conformando con estas características una de las formas más extremas de rareza (*sensu* Rabinowitz *et al.*, 1986).

Delimitamos en terreno el área de las tres poblaciones donde registramos la mayor abundancia poblacional local de *B. corallina*. Estas fueron de norte a sur: 1) quebrada de Caramávida en Nahuelbuta, VIII Región, 2) villa Las Araucarias, entre las regiones VIII y IX, 3) fundo San Nicolás, comuna San Juan de la Costa, en Osorno, X Región (Fig. 1). Los dos primeros sitios están ubicados en la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa, mientras que el de Osorno se encuentra en la vertiente oriental. En Osorno encontramos la población más grande de *B. corallina*, la cual fue delimitada en sus sectores oeste, sur y este. Debido a la presencia de un bosque cerrado y numerosas quebradas no pudo ser delimitada en terreno en su sector norte. Por antecedentes de artesanos que trabajan la fibra de *B. corallina*, proponemos un probable límite norte (Fig. 1). El área aproximada de esta población alcanzaría las 2.000 ha, a una altura media de 400 m. Esta población es componente de un bosque nativo primario, dominado por *Eucryphia cordifolia* y *Laureliopsis philippiana*, el cual presenta sectores con explotación maderera. El listado de especies de plantas acompañantes se muestra en la Tabla 2.

La población de Caramávida, en la cordillera de Nahuelbuta, sólo fue delimitada altitudinalmente. De los recorridos en terreno, estimamos que ocupa un área entre 40 a 80 ha, entre los 300 y 600 m de altitud. Esta población se distribuye a lo largo de ambas vertientes de la quebrada de Caramávida, rodeada en algunos sectores por plantaciones de *Pinus radiata*. La población de villa Las Araucarias (IX Región) ocupa un área algo mayor de 2-4 ha, se encuentra entre 580 y 660 m de altitud.

Si bien no es posible estimar el tamaño de las poblaciones de *B. corallina*, debido a que las lianas de esta planta se entrecruzan, siendo imposible distinguirlas a nivel individual, observaciones de la abundancia de lianas enraizadas y en los árboles sugieren que la población más numerosa es la de Osorno, en segundo lugar villa Las Araucarias y en tercer lugar Caramávida, siguendo la misma tendencia del tamaño del área que ocupan.

Las especies de plantas comunes a los tres sitios estudiados fueron el copihue (*Lapageria rosea*), lingue (*Persea lingue*), maqui (*Aristotelia chilensis*), avellano (*Gevuina avellana*) y arrayán (*Luma apiculata*), entre otras especies de leñosas (Tabla 2).

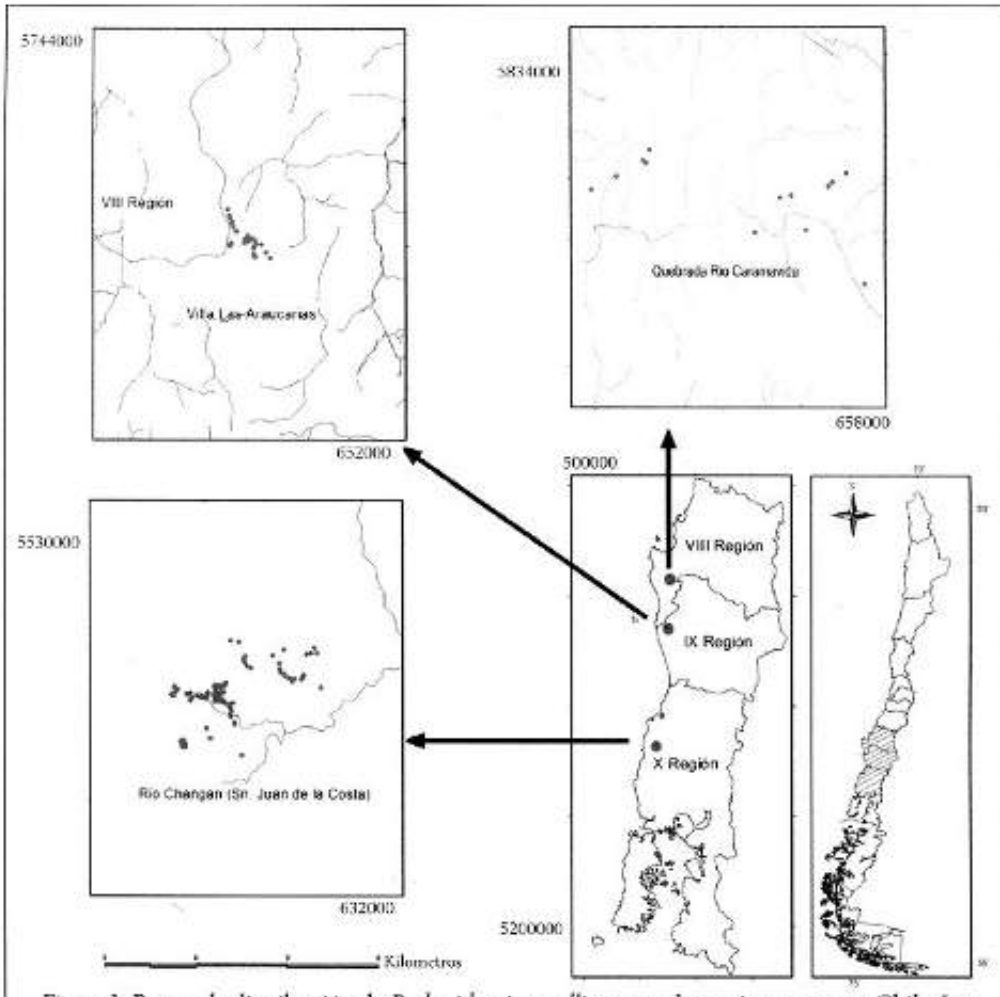


Figura 1. Rango de distribución de *Berberidopsis corallina* entre las regiones VII y X, Chile. Los puntos indican los lugares donde ha sido registrada la especie.

Tabla 2. Plantas vasculares acompañantes de *Berberidopsis corallina* en quebrada de Caramávida en Nahuelbuta, VIII Región; villa Las Araucarias (LA), VIII-IX Regiones y fundo San Nicolás, San Juan de La Costa (SJ de LC) X Región, Cordillera de la Costa de Chile.

Familia	Especie	Caramávida	Villa LA	SJ de LC
Aextoxicaceae	*Aextoxicon punctatum* R. et. P.	X		X
Apocynaceae	*Elytropus chilensis* Muell. Arg.	X		X
Araliaceae	*Pseudopanax laetevirens* (Gay) Franchet	X	X	X
Asteraceae	*Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabr.	X		X
Berberidaceae	*Berberis darwinii* Hook		X	X
Bromeliaceae	*Fascicularia bicolor* (R. et P.) Mez.	X		X
	Greigia sphacelata		X	X
Budlejaceae	*Buddleja globosa* Hope	X		
Celastraceae	*Maytenus magellanica* (Lam.) Hook. f	X		
Compositae	*Senecio yegua* (Colla) Cabr.	X		

Continuación Tabla 2

Familia	Especie	Caramávida	Villa LA	SJ de LC
Cunoniaceae	*Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don	X	X	X
	Weinmannia trichosperma Cav.	X	X	X
Desfontainiaceae	*Desfontainia spinosa* R. Et P.		X	
Elaeocarpaceae	*Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz	X	X	X
Ericaceae	*Gaultheria phillyreifolia* (Pers.) Sleumer		X	X
Escaloniaceae	*Escallonia* sp.	X		
Eucryphiaceae	*Eucryphia cordifolia* Cav.	X	X	X
Flacourtiaceae	*Azara lanceolata* Hook. f.	X		
Fagaceae	*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst	X		
	Nothofagus dombeyi (Mirb.) Oerst	X	X	X
	Asthenantera ovata (Cav.) Hanst.	X	X	X
Gesneriaceae	*Mitraria coccinea* Cav.	X		X
	Sarmienta repens R. et P.	X		X
Gomortegaceae	*Gomortega keule* (Mol.) Baillon	X		
Graminae	*Chusquea* sp.			X
Hydrangeaceae	*Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil.	X		X
Lardizabalaceae	*Boquila trifoliolata* (DC.) Decne.	X		X
	Lardizabala biternata R. et P.	X		
Lauraceae	*Persea lingue* (R. et p.) Nees ex. Kopp	X	X	X
Malvaceae	*Corynabutilon vitifolium* (Cav.) Kearney	X		
Monimiaceae	*Laurelia sempervirens* (R. et P.) Tul.		X	
	Laureliopsis phillipiana (Looser) Schodde	X		X
Myrtaceae	*Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kausel		X	X
	Amomyrtus meli (Phil.) Legr. et Kausel			X
	Luma apiculata (DC.) Burret		X	X
	Myrceugenia exsucca (DC.) Berg	X	X	
	Myrceugenia parvifolia (DC.) Kausel	X	X	
	Myrceugenia planipes (H. et A.) Berg		X	X
	Ugni molinae Turcz.		X	
Onagraceae	*Fuchsia magellanica* Lam.	X		X
Smilacaceae	*Lapageria rosea* R. et P.	X	X	X
Philesaceae	*Luzuriaga radicans* R. et P.	X	X	
	Luzuriaga polyphylla (Hook) Macbr.	X	X	X
Podocarpaceae	*Saxegothea conspicua* Lindl.	X	X	X
	Podocarpus nubigena Lindl.			X
Polygonaceae	*Muehlenbeckia hastulata* (J.E. Sm) Jonhst.	X		
	Gevuina avellana Mol.	X	X	X
Proteaceae	*Lomatia dentata* (R. et P.) R. Br.	X	X	
	Lomatia ferruginea (Cav.) R. Br.	X		X
	Lomatia hirsuta (Lam.) Diels ex Macbr.	X	X	X
Rubiaceae	*Nertera granadensis* (Mutis ex L.f.) Druce		X	X
Saxifragaceae	*Ribes punctatum* R. et P.	X		X
Thymeleaceae	*Ovidia pillo-pillo* (Gay) Meisn.		X	
Verbenaceae	*Rhaphithamnus spinosus* (A.L. Juss.) Mold.	X	X	X
Vitaceae	*Cissus striata* R. et P.		X	X
Winteraceae	*Drimys winteri* J.R. et G. Forster	X	X	X

CUADERNILLO 3

Fotos Nº 49 - 85

Foto 49, *Diplodon chilensis chilensis* (Chilinidae). 20 mm de largo. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 50, *Pisidium chilense* (Chilinidae). 5 mm de largo. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 51, *Littoridina cumingii* (Amnicolidae). 3 mm de alto. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 52, *Chilina ampullacea* (Chilinidae). 14 mm de alto. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 53, *Lymnaea viator* (Lymnaeidae). 12 mm de alto. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 54, *Biomphalaria chilensis* (Planorbidae). 15 mm de diámetro. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 55, *Gundlachia philippiana* (Ancylidae). 4 mm de largo. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 56, Capítulo 15. *Phyllocaulis gayi* (Veronicellidae). 50 mm de largo. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 57, Capítulo 15. *Austrodiscus twomeyi* (Charopidae). 12 mm de diámetro. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 58, Capítulo 15. *Macrocyclis peruvianus* (Macrocyclidae). 72 mm de diámetro. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 59, Capítulo 15. *Plectostylus vagabondiae* (Bulimulidae). 15 mm de alto. Fotografía de Claudio Valdovinos.

Foto 60, Capítulo 17 y Recuadro 5. Neopylus nahuelbutensis (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 61, Capítulo 17. Chilioclerus mimus (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 62, Capítulo 17.Ctenoclerus lineatus (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 63, Capítulo 17. Natalis pallidus (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 64, *Capítulo 17. Silviella acutipenne* (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 65, *Capítulo 17. Silviella nudatum* (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 66, *Capítulo 17. Eurymetopum longulum* (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 67, *Capítulo 17. Eurymetopum parallelum* (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 68, Capítulo 17. Solervicensia ovatus (Cleridae). Fotografía de Jaime Solervicens.

Foto 69, Capítulo 18. Lysathia atrocyanea, especie asociada a *Fuchsia magellanica*.

Foto 70, Capítulo 18. Procalus silvai, presente en Nahuelbuta, asociada a *Schinus patagonicus*.

Foto 71, Capítulo 18. Habitus de *Mylassa socia* (Área I). (Cleridae).

Figura 72, Capítulo 18. Habitus de *Psathyrocerus fulvipes* (Área II), asociada a bosques templados.

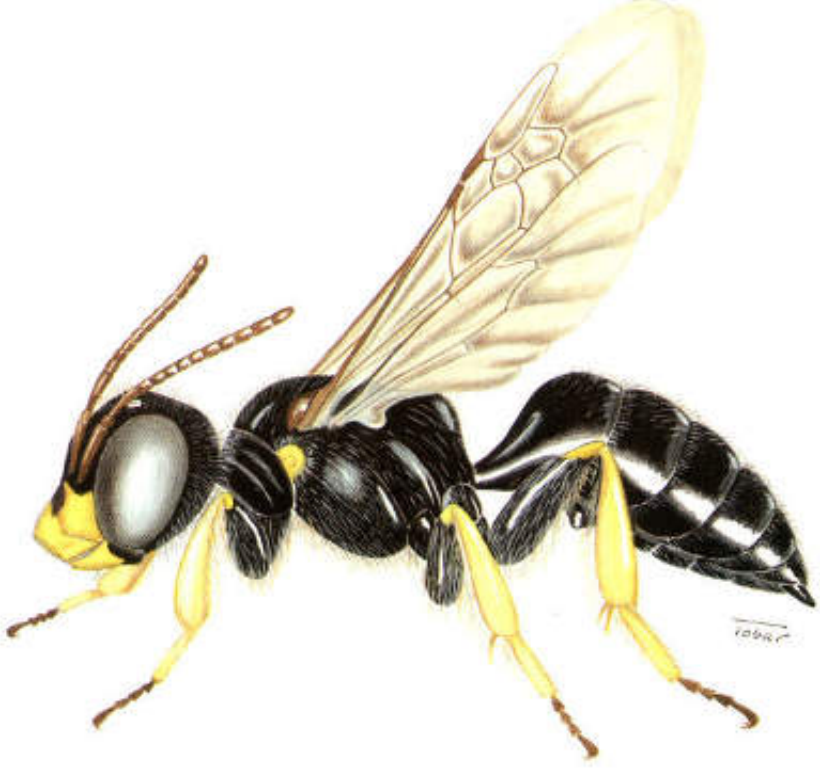


Foto 73, Capítulo 20. Liphanthus micheneri. Dibujo Carmen Tobar.

Foto 74, *Capitulo 20*. Hembra *Bombus dahlbomii*. Fotografia Luisa Ruz.

Foto 75, Hembra *Sonstrides melanuda*. Dibujo Carmen Tobar.

Foto 76, Capítulo 20. Macho *Svastrides melanura*. Fotografía Luisa Ruz.

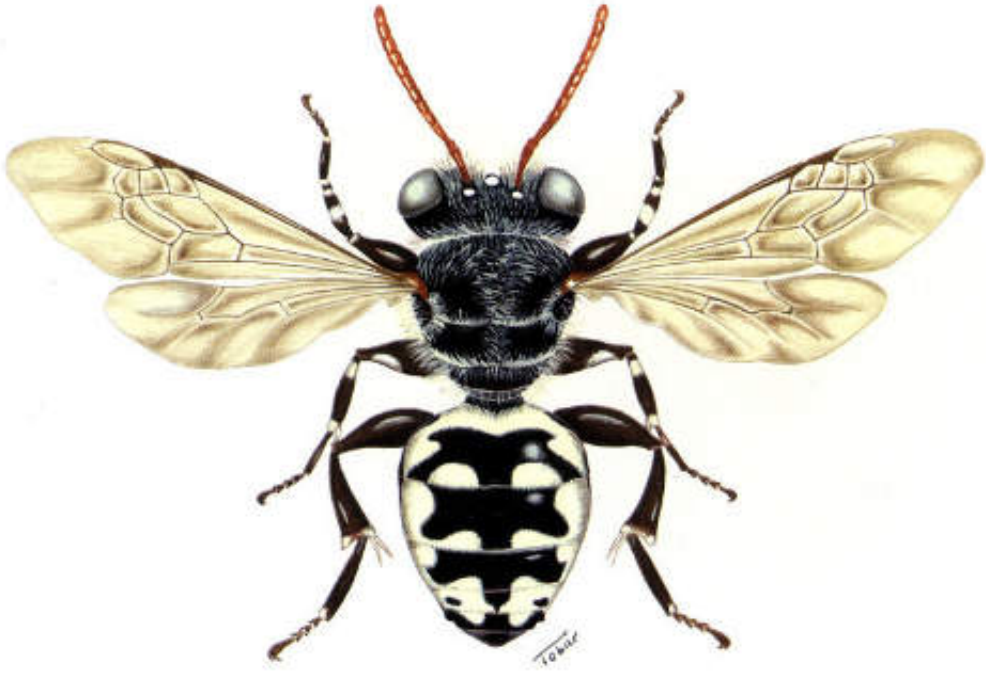


Foto 77, Capítulo 20. Isepeolus lativalvis. Dibujo Carmen Tobar.

Foto 78, Capítulo 20. Parepeolus smaragdi. Dibujo Carmen Tobar.

Foto 79 Capítulo 20. Kelita chilensis. Dibujo Carmen Tobar.

Foto 80, *Capítulo 20. Hembra Doeringiella gayi*. Fotografía Luisa Ruz.

Foto 81, *Capítulo 20.* Macho *Manuelia gayi*. Fotografía Luisa Ruz.

Foto 82, *Capítulo 20*. Hembra *Manuelia gayatina*. Fotografía Luisa Ruz.

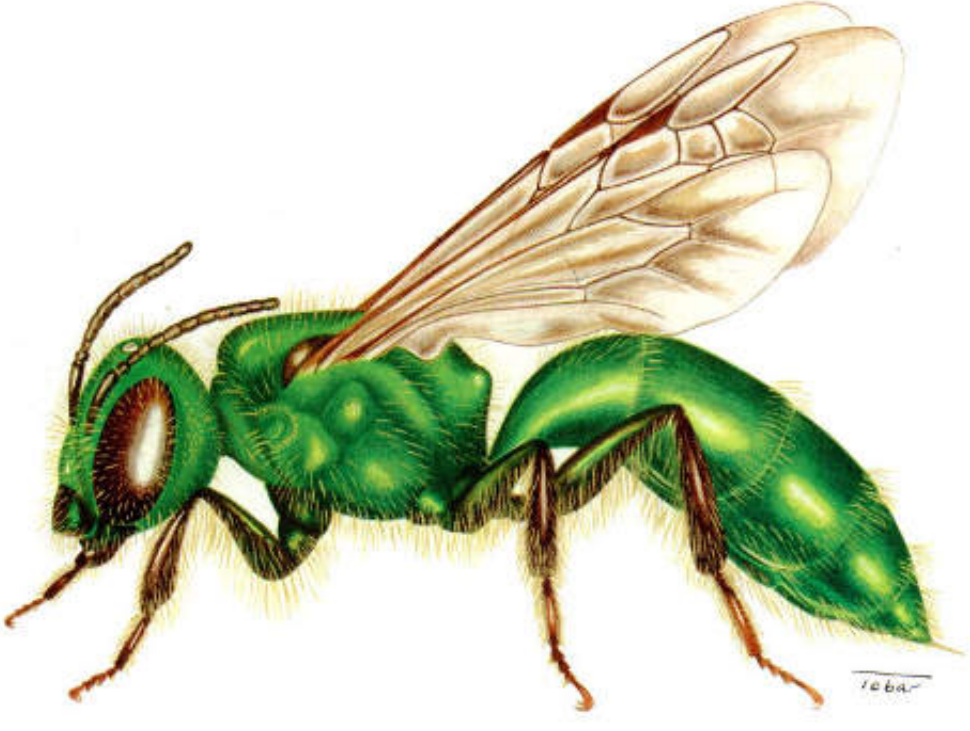


Foto 83, *Capítulo 20*. Hembra *Caenohalictus azarae*. Fotografía Luisa Ruz.

Foto 84, Capítulo 20. Hembra *Megachile semirufa*. Fotografía Luisa Ruz.

Foto 85, Recuadro 6. Macho de *Paraprisopus* sp. sobre corteza de *Nothofagus glauca* (hualo). Fotografía de Ariel Camousseight.

CUADERNILLO 4

Fotos Nº 85 - 104
Figuras de Capítulos 22, 23 y 40

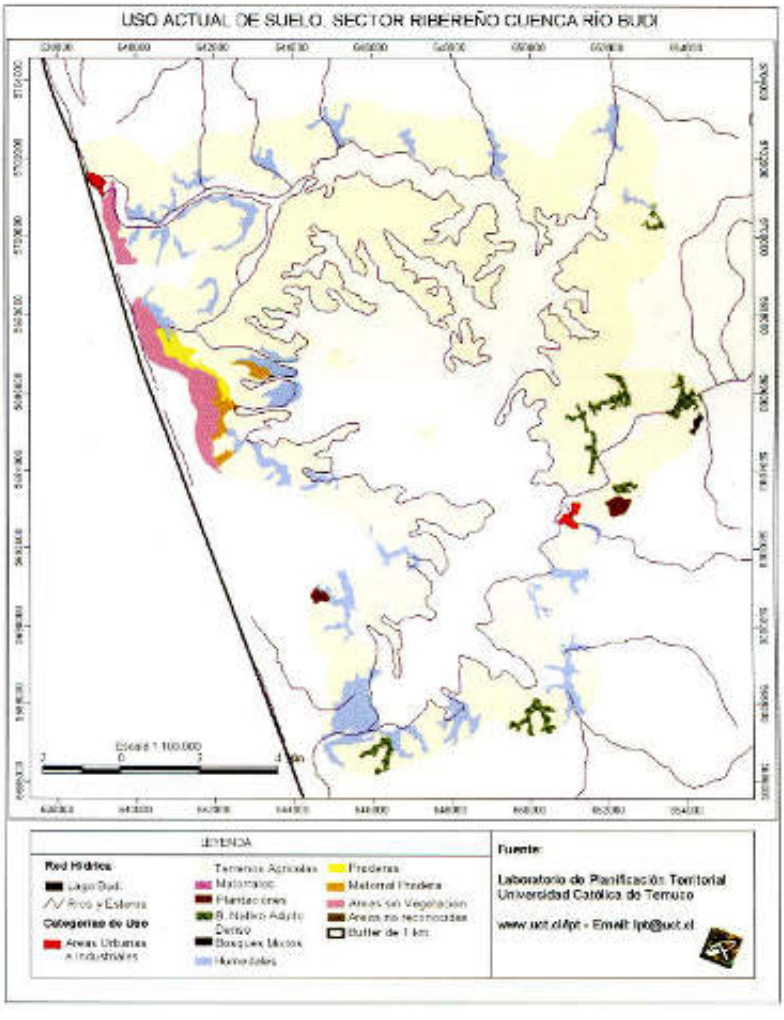


Figura 1, Capitulo 22. Uso de suelo en el área ribereña de la cuenca hidrográfica del río Budi, considerando un 1 km de perímetro desde el cuerpo de agua (Peña-Cortés et al., 2002).

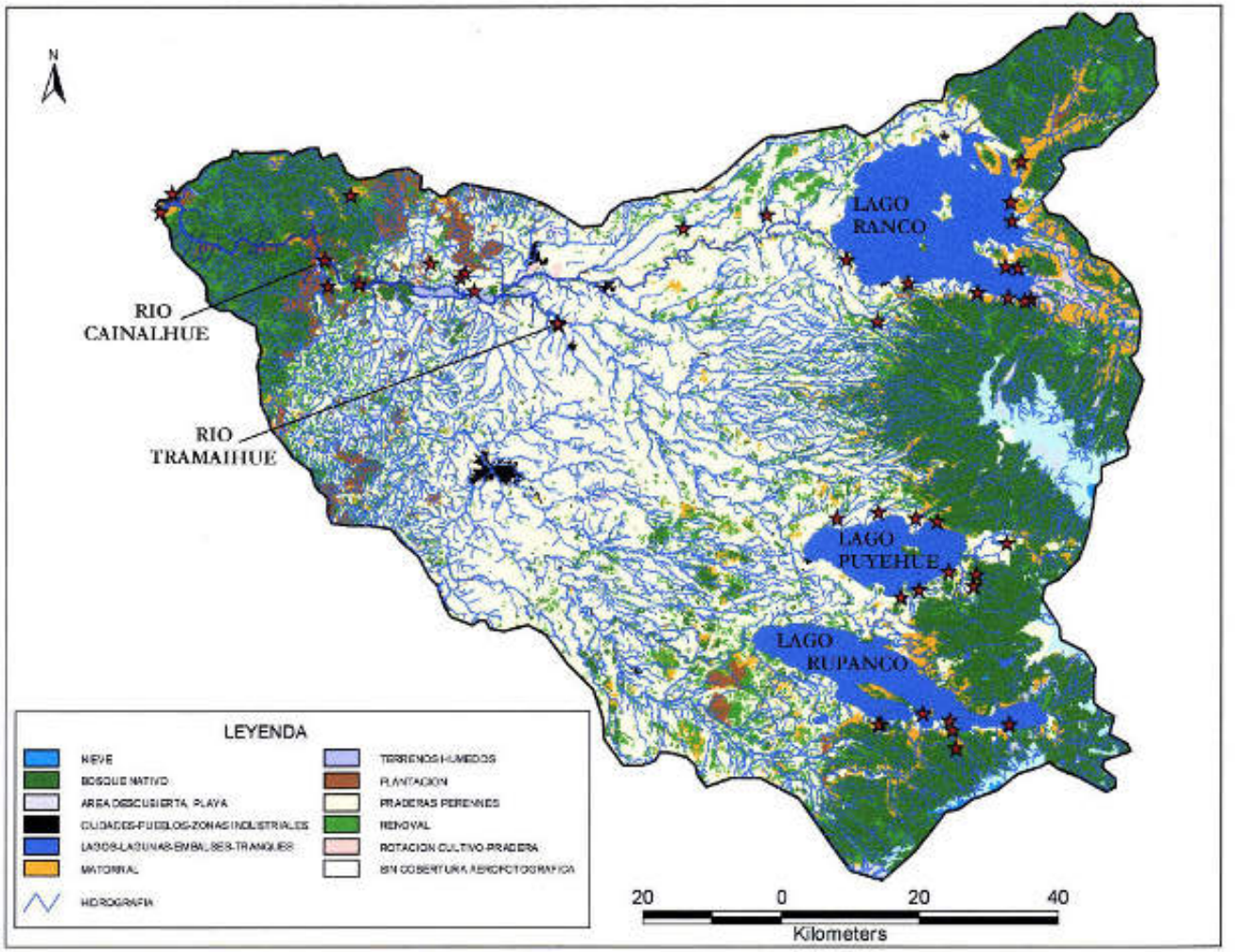


Figura 1, Capítulo 23. Limites aproximados de la cuenca del río Bueno, X Región, Chile, indicando ríos muestreados. Fuente: Base cartográfica: CONAF *et al.*, 1999.

Fotos 86 y 87, Capítulos 24 y 25, Recuadro 7. Polimorfismo en *Rhinoderma darwini* (Rhinodermatidae). Fotografías de Andrés Morya Hinojosa

Fotos 88 y 89, Capítulos 24 y 25, Recuadro 7. Polimorfismo en *Rhinoderma darwini* (Rhinodermatidae). Fotografías de Andrés Morya Hinojosa

Foto 90, Capítulo 24 Eupsophus nahuelbutensis (Leptodactylidae). Fotografía de Juan Carlos Ortiz.

Foto 91, Capítulo 24 Telmatobufo bullocki (Leptodactylidae) Fotografía de Juan Carlos Ortiz.

Foto 92, Capítulo 25. Pristidactylus torquatus (Polychrotidae). Fotografía de Alberto Veloso.

Foto 93, Capitulo 28. Strix rufipes (Strigidae). Fotografia de Bladimiro López.

Foto 94, Capitulo 26 y 27. Pteroptochos tarnii (Rhinocryptidae) Fotografia de Steve Morello.

Foto 95, Capitulo 26 y 27. Scelorchilus rubecula (Rhinocryptidae) Fotografia de Steve Morello.

Foto 96, Capitulo 26 y 27. Glaucidium nanum (Strigidae) Fotografia de Iván Diaz.

Foto 97, Capítulo 29. Laguna Lo Galindo, VIII Región, Chile. Fotografía de Angélica González.

Foto 98, Recuadro 8. Octodon bridgesi (Octodontidae). Fotografía de Bárbara Saavedra.

Foto 99 , Capítulo 31. Lontra provocax (huillín). Fotografía de Gonzalo Medina-Vogel.

Foto 100, Recuadro 11. Dromiciops gliroides (Microbiotheriidae). Fotografía de Juan L. Celis

Foto 101, Recuadro 12. Pseudalopex fulvipes (Canidae).

Foto 102, Recuadro 13. Pudu pudu (Cervidae). Fotografía de Rodrigo A. Vásquez.

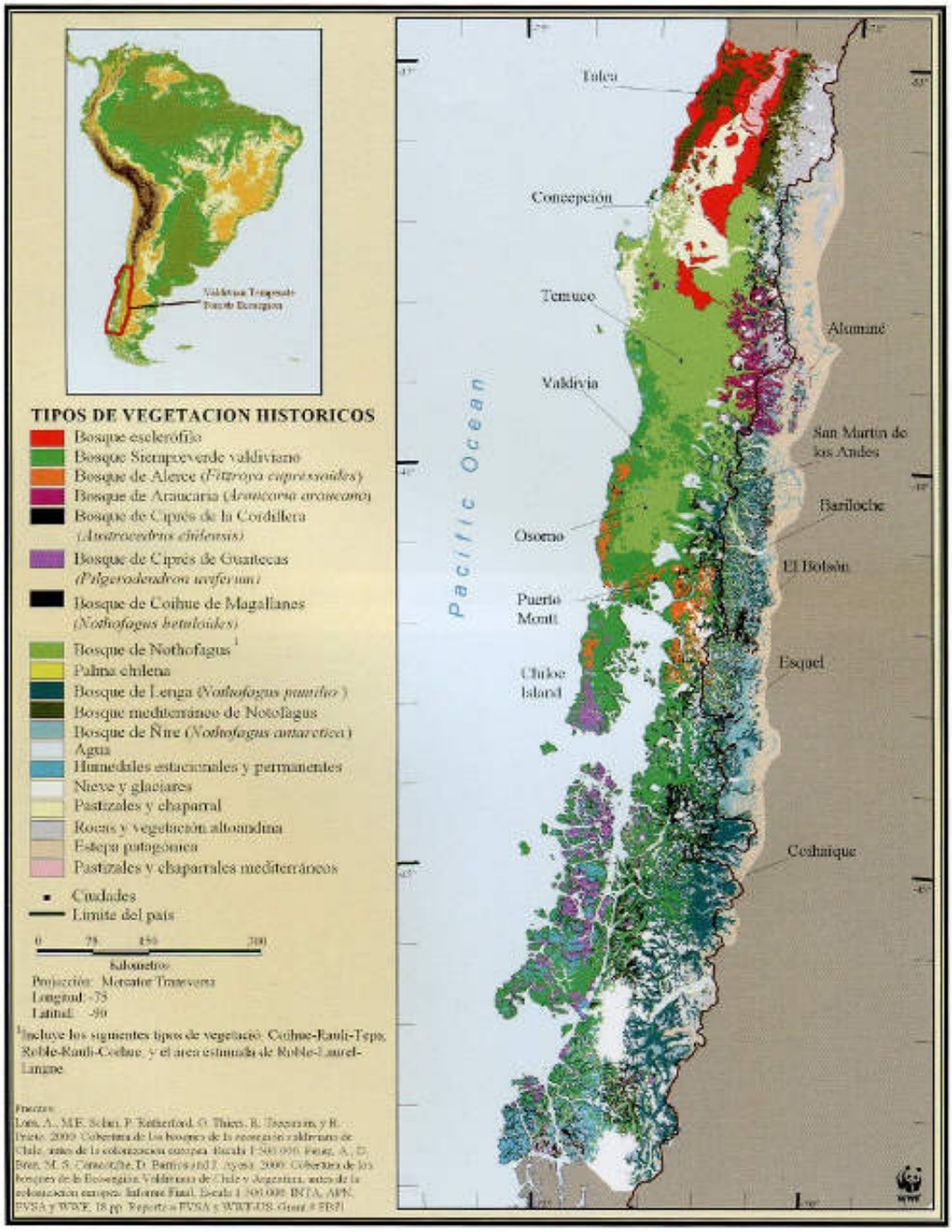


Figura 1, Capítulo 40. Vegetación histórica (ca. 1550 años a.P.) en la ecorregión de Valdivia, Chile.

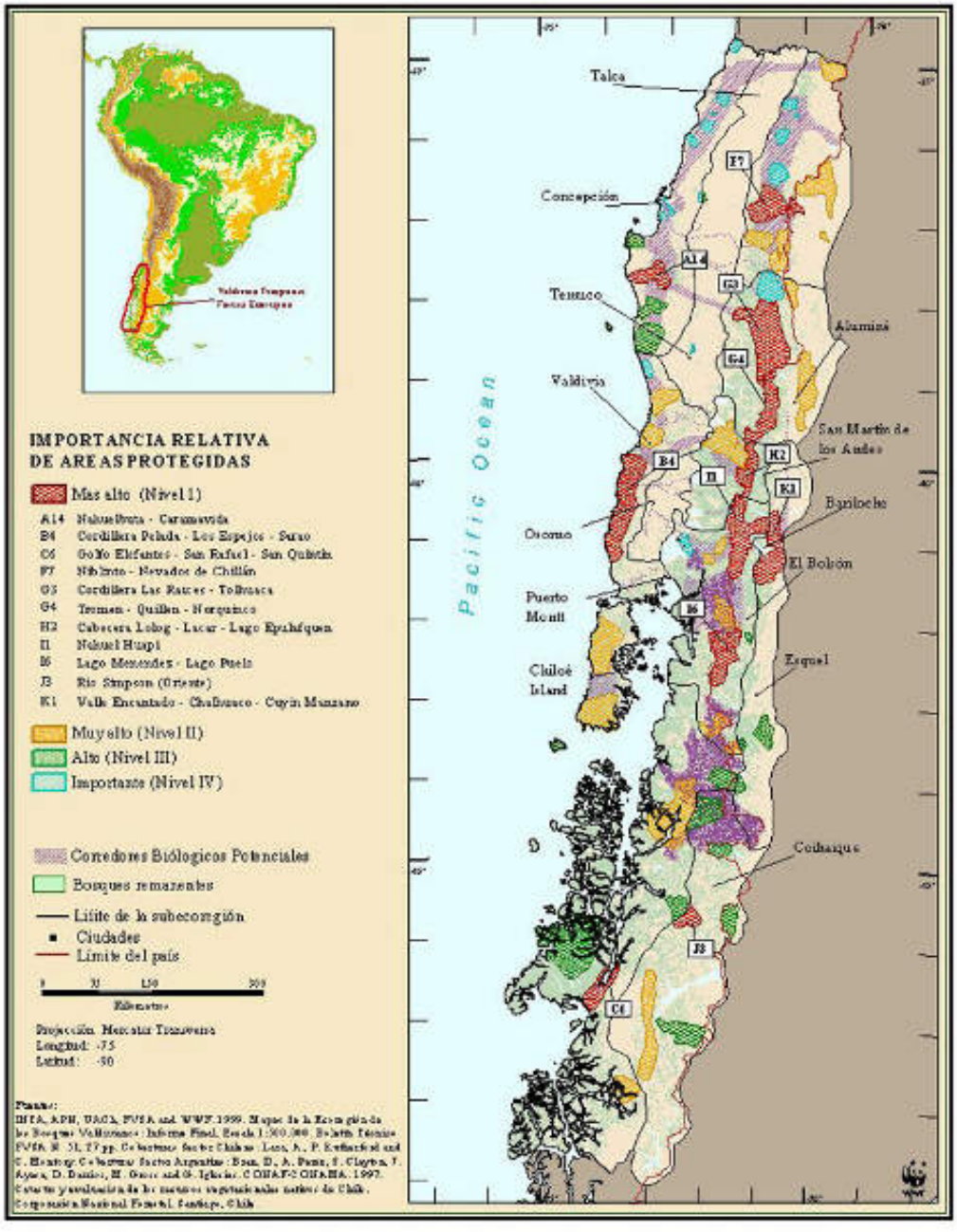


Figura 2, Capítulo 40. Áreas prioritarias para la conservación del "Bosque Costero Maulino-Nahuelbutense" y "Bosque Costero Valdiviano" propuestos en la Visión de Biodiversidad de la ecorregión de los bosques templados de Valdivia (INTA *et al.*, 1999).

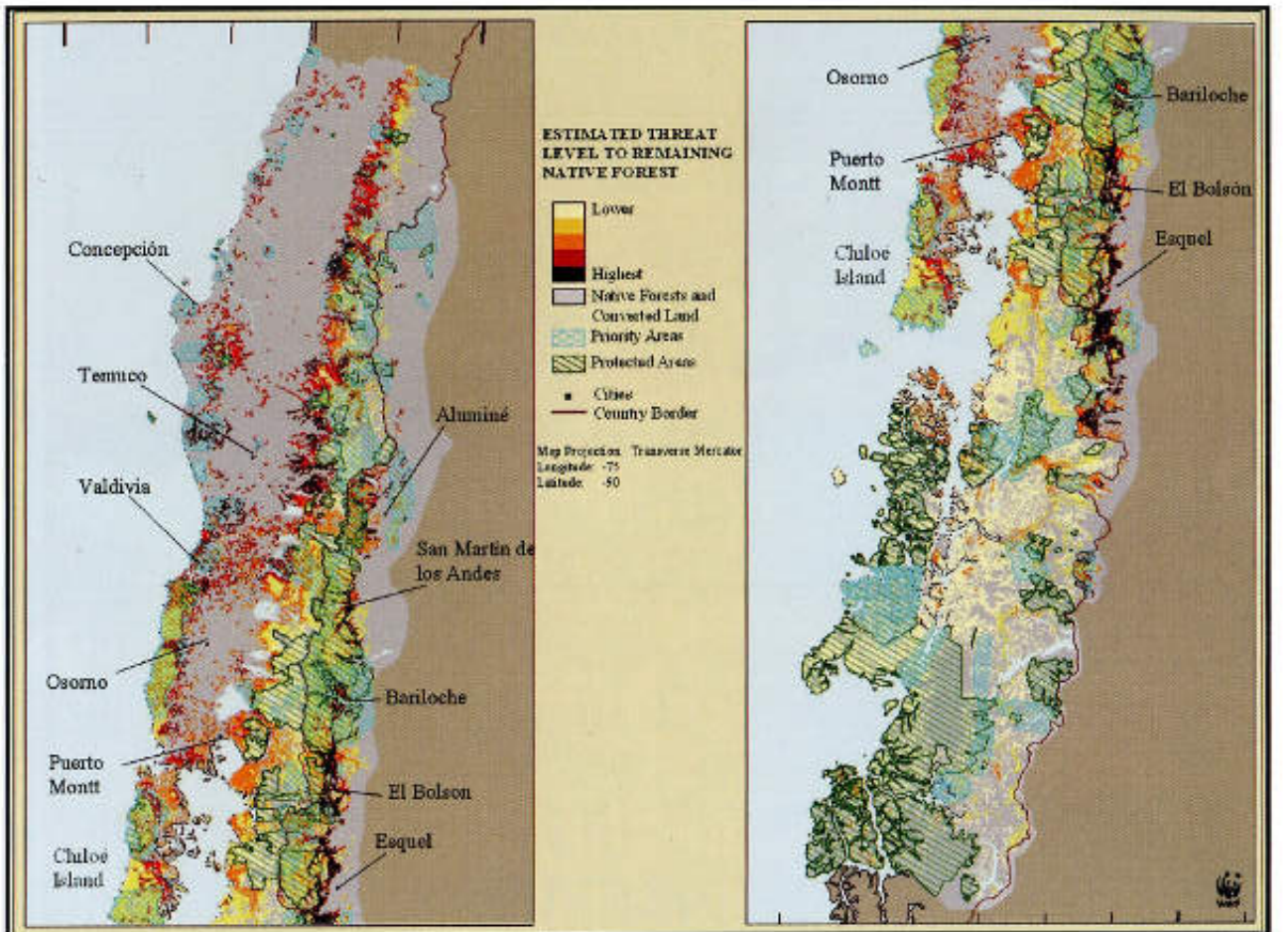


Figura 3, Capítulo 40. Amenazas para los bosques nativos remanentes de la ecorregión Valdiviana, Chile: conversión de bosques, extracción de madera y leña, fuego antropogénico y sobrepastoreo.

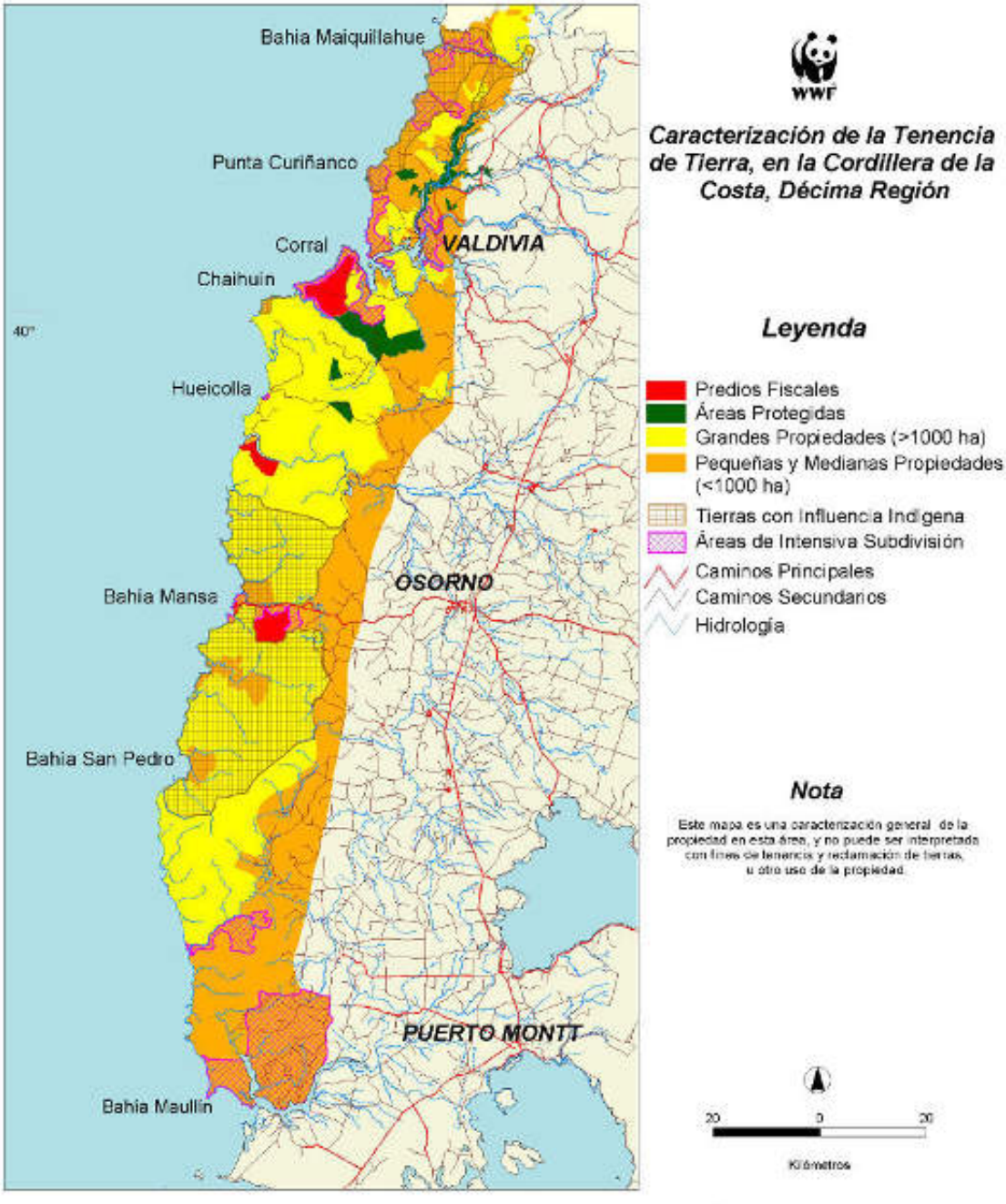


Figura 1, Capítulo 10. Caracterización de la tenencia de la tierra en la Cordillera de la Costa, X Región, Chile.

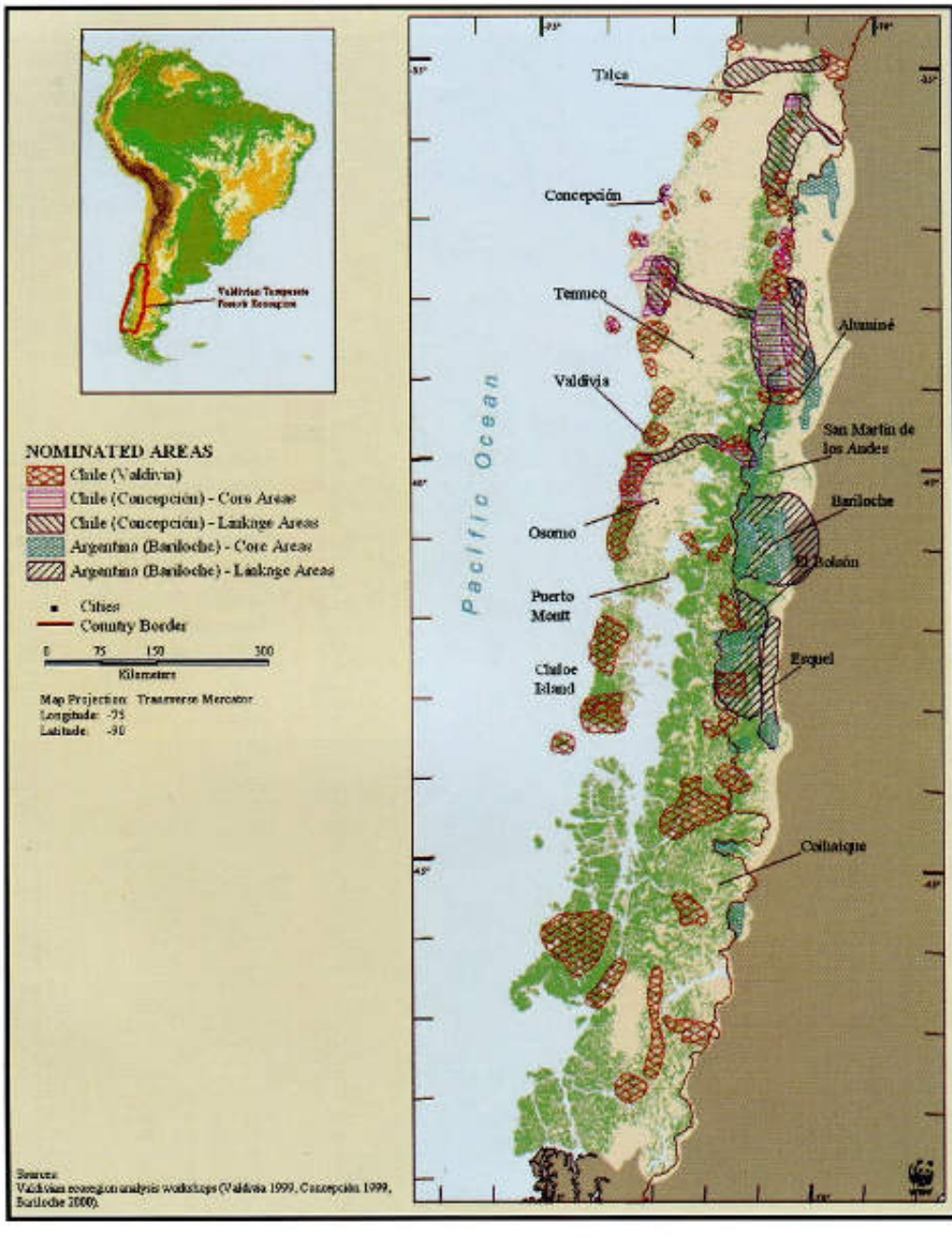


Figura 5, Capítulo 40. Áreas propuestas, destacando las áreas núcleo, para la conservación de la diversidad biológica de la Ecorregión Valdiviana, Chile.

Sistema reproductivo

Los ensayos para determinar el sistema reproductivo de *B. corallina* se realizaron en Caramávida (VIII Región), en febrero del 2002. La floración de esta especie ocurre desde enero hasta principios de abril en Osorno, y desde enero hasta principios de marzo más al norte de su distribución.

Las flores son rojas, hermafroditas y poseen numerosos tépalos (Tabla 3) que rodean casi completamente los estambres y estigma, en la forma de una pequeña campana semiabierta en antesis. Se analizó el sistema reproductivo de estas flores a través de ensayos de polinización, los que incluyeron polinización abierta y manual (Kears e Inouye, 1984). Se consideró como formación de frutos, o inicio de este proceso, los casos en que todavía estaba la flor unida al pecíolo y se observaban las estructuras florales en condiciones saludables de textura. El porcentaje más alto de formación de frutos correspondió al control o polinización abierta, alcanzando 60% (con 24 frutos sobre 40 flores), seguido por los frutos formados por autopolinización manual, con 55,8% (38 frutos de 68 flores). En el resto de los ensayos (polinización cruzada y automática) se obtuvieron porcentajes mucho menores. El índice de autogamia obtenido fue de 2,11 y el índice de autoincompatibilidad fue de 1,27. Debido a lo destructivo de los ensayos de polinización cruzada y autopolinización automática, pensamos que nuestros valores están sesgados hacia números bajos. Por ello sólo podemos concluir que la especie es autocompatible, con un alto porcentaje de producción de frutos en sus primeras etapas de desarrollo (60%).

Tabla 3. Morfología de las estructuras florales, frutos y semillas de una población de *Berberidopsis corallina* en el sector de Caramávida, Cordillera de la Costa, VIII Región, Chile. EE = Error estándar.

Variable	N	Promedio (± EE)
N° flores terminales por rama	30	10,79 (2,03)
Largo pecíolo (mm)	52	28,38 (1,02)
Largo de la flor (mm)	22	9,83 (0,31)
Largo del gineceo (mm)	22	7,68 (0,22)
Largo de los estambres (mm)	22	5,33 (0,23)
N° tépalos	37	13,92 (0,71)
N° estambres	37	10,22 (0,77)
Diámetro fruto (mm)	19	8,56 (0,25)
N° de semillas/fruto	21	12,76 (1,35)
Longitud semilla (mm)	21	3,10 (0,05)

Polinizadores

En los mismos sitios en que se realizaron los ensayos de sistema reproductivo, se cuantificó la identidad y frecuencia de los visitantes de las flores de *B. corallina* durante 20 periodos de observación de 15 a 30 minutos cada uno. Sólo se registraron los polinizadores que estaban dentro de un cuadrante de aproximadamente 2 x 2 m, con un promedio de 196 flores observadas por cuadrante. Las observaciones fueron realizadas desde las 7:30 am hasta las 2:00 pm. En total se acumularon 463 minutos de observación. Se registró un total de 86 visitas a las flores y sólo tres especies de polinizadores: los Hymenopteros *Bombus dahlbomi* (Apidae) y *Diphaglosa gayi* (Colletidae) y el picaflor *Sephanoides sephaniodes* (Trochilidae). 77% de las visitas correspondieron a *B. dahlbomi*, 6% a *D. gayi* y 3% a *S. sephaniodes*. La tasa de visitas por flor por minuto fue de 0,001. Esta tasa de visitas está bajo el promedio (0,002 visitas/flor/min) encontrado por Smith-Ramírez *et al.* en la flora de Chiloé (datos no publicados). *B. dahlbomi* tiene un tamaño dos a tres veces mayor que la flor de *B. corallina*, por lo que probablemente no sea un polinizador muy efectivo. Este Apidae es el polinizador más frecuente y generalista del bosque templado (C. Smith-Ramírez *et al.*, datos no publicados). *Diphaglossa gayi* es una especie gondwánica al igual que *B. corallina* y su tamaño es similar al de las flores de esta especie. *Diphaglossa gayi* es relativamente especialista, visitando flores de *Embothrium coccineum* y en menor frecuencia *Luzuriaga polyphylla*, *L. radicans* y *Amomyrtus meli* (Smith-Ramírez *et al.*, datos no publicados). Debido a esta mayor especificidad, es razonable pensar que se trataría de un polinizador más efectivo. Sin embargo, su frecuencia de visita en el sitio de estudio fue baja.

Discusión

Una de las preguntas más intrigantes acerca de *B. corallina* es por qué esta especie con capacidad de ocupar distintos tipos de hábitat, presenta pequeñas poblaciones en gran parte de su ámbito geográfico. Estudios genéticos y la ausencia de germinación *in situ* (datos preliminares de los autores), sugieren que la etapa de germinación de semillas podría ser un "cuello de botella" para la expansión de esta especie. No existe al parecer problemas asociados a polinización y formación de frutos. Desconocemos qué ocurre en la etapa de dispersión de semillas. La alta variabilidad genética interpoblacional, y la discontinuidad geográfica de sus poblaciones nos hacen suponer que no formaría una estructura metapoblacional. El tipo de rareza (Rabinowitz *et al.*, 1986) de *Berberidopsis*, caracterizado por amplia distribución geográfica, baja especificidad de hábitat y poblaciones de tamaño pequeño, nos sugieren una estrategia de conservación que debiera favorecer la protección de poblaciones en todo el ámbito

de distribución, más que una población particular. Solamente se encuentran protegidos por el Estado unos pocos individuos de esta especie (podría tratarse de clones) en la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Consideramos que se debería hacer un esfuerzo mayor en proteger la población del fundo San Nicolás, en la costa de la provincia de Osorno. Esta población ocupa la mayor superficie de todas las estudiadas, y es la fuente de recursos para la fabricación de canastos de familias huilliches del sector. Las poblaciones de Caramávida y villa Las Araucarias también debieran estar protegidas por ser remanentes de un conjunto más amplio. Es necesario realizar una estimación de la extensión y tamaño de otras poblaciones (Tabla 1), algunas de las cuales sabemos están representadas sólo por unos pocos individuos.

Agradecimientos

Agradecemos la ayuda y compañía en terreno de Nicolás García, los contactos y permisos para entrar a los predios de Pablo Ramírez de Arellano y Juan Pablo Valencia. La información de presencia de *Berberidopsis* en Pelluhue fue facilitada por Luis Peñafiel, en Niebla-Oncol por Gonzalo Awad y en río Pichil por Maximiliano Bello. Este estudio fue financiado por Contract ICA 4-CT-2001-10095 Biocores, funded by EC under INCO IV programme, proyectos FC11 y FC49 del Fondo Mundial para la Naturaleza.

15. Moluscos terrestres y dulceacuícolas de la Cordillera de la Costa chilena

Terrestrial and freshwater mollusks of the Chilean Coastal range

CLAUDIO VALDOVINOS, VIVIANA OLMOS Y CAROLINA MOYA

Abstract

*Endemism and diversity patterns of terrestrial and freshwater mollusks of southern South America are largely unknown. We present a global overview of the mollusk fauna in the Chilean Coastal Range, commenting on its conservation status. Between 2000 and 2002, we sampled 57 localities in the Coastal Range recording a total of 34 morpho-species, belonging to 17 families, 13 of them freshwater species and 21 terrestrial. The sample included 79.5% of native species and 20.5% originated in the northern hemisphere. A high proportion (63%) of the native species were restricted to the Valdivian eco-region, while 37% have their northern distribution limit under 38° S. Of all taxa recorded, 28 were identified to species and 6 could only be assigned to genera (or subgenus). The latter are presumably still undescribed species. All terrestrial mollusk species in the coastal range live in association with native forest habitats, including organic matter dwellers (e.g. Charopidae y Helicodiscidae), soil species (e.g. Veronicellidae y Macrocyclidae), and tree and shrub dwellers (e.g. Bulimulidae). Introduced species (e.g. Limacidae, Zonitidae), in contrast, inhabit urban or rural areas (e.g. Helicidae). Freshwater species are generally restricted to highly oxygenated, clear, cold waters (e.g. Chilinidae, Ancylidae, Amnicolidae, Sphaeriidae e Hyriidae). A few species can tolerate contaminated aquatic habitats (e.g. Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae). Finally, three native species are considered endangered (*Phyllocaulis gayi, Macrocyclis peruvianus and Plectostylus araucanus*).*

Introducción

La mayor parte de las aproximadamente 35.000 especies de moluscos terrestres existentes en el planeta habitan los trópicos (Solem y Bruggen, 1984), muchas de ellas aún desconocidas por la falta de muestreos y por su diminuto tamaño (Stanisic, 1990; DeWinter; 1995; Cowie, 1995; Cowie *et al.*, 1995; Emberton, 1995a; b; 1996; Emberton *et al.*, 1997). Esta situación también es válida para el caso de los moluscos dulceacuícolas (Parodiz, 1977). Los patrones de diversidad y endemismo de los moluscos terrestres y dulceacuícolas del extremo sur de Sudamérica todavía son poco conocidos, siendo muy pocos los trabajos sobre el tema (*e.g.*, Parodiz, 1977; Breure, 1979; Stuardo y Vega, 1985; Valdovinos y Stuardo, 1988). Las 218 especies terrestres y dulceacuícolas descritas para Chile, son el resultado del trabajo realizado en los últimos dos siglos por cerca de 50

investigadores, en su mayoría extranjeros (Valdovinos, 1999). Las primeras descripciones fueron hechas por Bruguière en 1789, correspondiendo al gastrópodo dulceacuícola *Chilina dombeyana* y al terrestre *Plectostylus peruvianus*, ambas colectadas en la región del Biobío. Estos ejemplares se encuentran actualmente depositados en el Museo de Historia Natural de París.

Gran parte de las especies chilenas fueron descritas entre 1830 y 1850 (véase citas en Wenz y Zilch, 1959). Las compilaciones que analizaron esta literatura dispersa fueron realizadas por Stuardo (1961) para los moluscos dulceacuícolas y por Stuardo y Vega (1985) para los terrestres. Posteriormente, Valdovinos (1999) reunió y actualizó esta información en una base de datos de los moluscos de Chile.

La mayor parte de los estudios han enfatizado aquellos taxa de gran tamaño, siendo los de pequeño tamaño (<5 mm) seriamente omitidos, especialmente en el caso de grupos terrestres (Stuardo y Vega, 1985; Valdovinos y Stuardo, 1989). En general, los estudios son escasos, lo cual se explica fundamentalmente por el bajo número de taxónomos chilenos (Simonetti, 1997), en particular de malacólogos (Lozada y Osorio, 1995). Por otra parte, muchas especies descritas son biológica y ecológicamente desconocidas, salvo algunas excepciones, tal como el bivalvo dulceacuícola *Diplodon chilensis* (*e.g.*, Peredo y Parada, 1986; Parada *et al.*, 1990; Lara y Moreno, 1995; Valdovinos y Cuevas, 1996; Valdovinos *et al.*, 1998; Soto y Mena, 1999).

A lo largo de la Cordillera de la Costa los bosques valdivianos costeros y los de Nahuelbuta son de gran interés biológico debido a su relativa antigüedad (Roux y Elgueta, 2000) y estabilidad climática (Palma-Heldt y Alfaro, 1982), por lo que han constituido refugios e importantes centros de diversidad y endemismo (Villagrán y Armesto, en este volumen). Esta situación se aplica a los moluscos terrestres de gran tamaño (Stuardo y Vega, 1985; Valdovinos y Stuardo, 1988; Valdovinos, 1989) que habitan tanto áreas continuas de bosque Valdiviano costero como corredores y fragmentos remanentes en áreas intervenidas por el ser humano (Valdovinos, 1989).

Desde un punto de vista biogeográfico, la Cordillera de la Costa comprendida entre aproximadamente los 37° y los 42° S, ha sido subdividida en diferentes unidades y subunidades, con variados límites y nomenclaturas (Mann, 1960; Kuschel, 1960; Peña, 1966; di Castri, 1968; O'Brien, 1971; Artigas, 1975). Sin embargo, los diferentes autores tienden a coincidir en los siguientes aspectos: a) el reconocimiento de un límite biogeográfico, entre los 39° y 40° S, b) la delimitación del área de Nahuelbuta como una subunidad particular y c) la ausencia de una gran diferenciación faunística entre el área costera y andina. Stuardo y Vega (1985) y Valdovinos y Stuardo (1988) han mostrado que los moluscos terrestres se ajustan en gran medida a tales patrones.

El propósito de este artículo es presentar una visión global de la fauna de moluscos terrestres y dulceacuícolas de la Cordillera de la Costa chilena, basado en muestreos en la X región, poniendo particular énfasis en su estado de conservación.

15.1. Moluscos de la Cordillera de la Costa

El análisis de la composición de morfoespecies de 57 localidades de la Cordillera de la Costa, muestreadas entre los años 2000 y 2001[1] (Fig. 1, Tabla 1), proporcionó registros de la presencia de 34 especies de moluscos pertenecientes a 17 familias, de los cuales 13 son de hábitats dulceacuícolas y 21 terrestres. Del total de especies, el 79,5% son nativas y el 20,5% han sido introducidas desde el hemisferio norte. De las especies nativas el 63% presentan una distribución geográfica restringida fundamentalmente a los bosques templados de Chile, y el 37% restante tiene su límite norte bajo los 38° S (Tabla 2).

Del total de taxa, 28 fueron identificados hasta nivel de especie y 6 hasta nivel de género (y subgénero). Estas últimas corresponden a especies aún no descritas en la literatura. La Tabla 2 describe el hábitat, límites latitudinales de distribución y frecuencia de ocurrencia (%) de los taxa en los 57 sitios de muestreo (Fig. 1). El listado de estos taxa y una clave para la identificación de estas familias se muestran en los Recuadros 1 y 2, respectivamente.

15.2. Estado de conservación

Algunas de las características básicas que comparten la mayor parte de los moluscos nativos de esta área, tanto terrestres como dulceacuícolas, son: a) gran especificidad de hábitat, siendo muy sensibles a los cambios de humedad, temperatura, iluminación y tipo de alimento; b) limitada capacidad de dispersión, dado su pequeño tamaño y su escasa movilidad; c) distribución en parches aislados; y d) muy bajas densidades. Si bien la extensión de presencia (el área contenida dentro de los límites continuos e imaginarios más cortos que pueden dibujarse para incluir todos los sitios conocidos, inferidos o proyectados donde un taxón ha sido registrado, UICN 1994) de muchas especies de moluscos terrestres y dulceacuícolas chilenos es bastante amplia, su área de ocupación (el territorio efectivamente ocupado dentro de su extensión de presencia, Gaston 1991) suele ser bastante limitada. Por esta razón, estas especies son particularmente sensibles a la fragmentación de bosques y ríos. Todas las especies terrestres presentes en la Cordillera de la Costa viven en el interior del bosque nativo. Algunos taxa son humícolas, es decir viven el suelo orgánico (*e.g.*, Charopidae y Helicodiscidae), otros viven sobre el suelo (*e.g.*, Veronicellidae y Macrocyclidae) o sobre arbustos y árboles (*e.g.*, Bulimulidae). Esta situación contrasta con el caso de las especies introducidas (*e.g.*, Limacidae, Zonitidae), que habitan fuera de los bosques (o en la periferia) y/o en áreas rurales o urbanas (*e.g.*, Helicidae). Por otra parte, las especies dulceacuícolas (*e.g.*, Chilinidae, Ancylidae, Amnicolidae, Sphaeriidae e Hyriidae) generalmente están restringidas a aguas frías (<10° C), oxigenadas (>70% saturación) y de baja turbidez (< 1 UTN). Sólo unas pocas especies son capaces de tolerar condiciones adversas de calidad de agua (*e.g.*, Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae).

[1] Project WWF-FC11, 2000-2002.

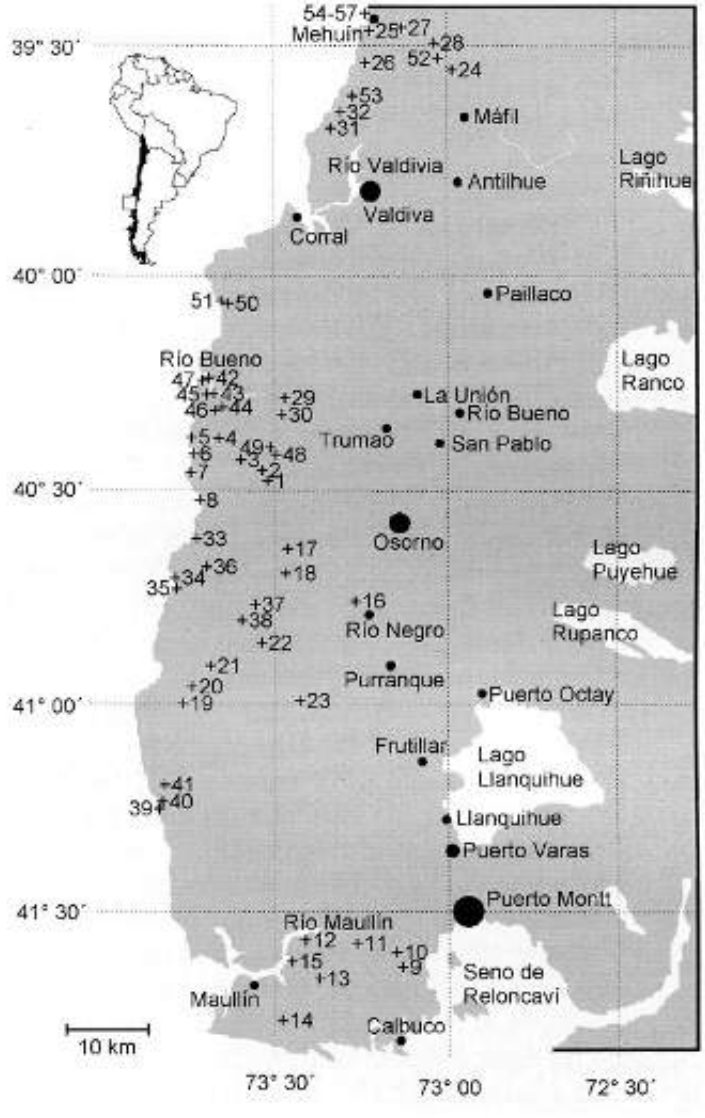


Figura 1. Localización de los 57 sitios muestreados en la Cordillera de la Costa del sur de Chile, para moluscos terrestres y dulceacuícolas, entre marzo 2000 y enero 2002.

La tala o destrucción de los bosques nativos templado-húmedos del sur de Chile, con fines dendroenergéticos, forestales y agrícola-ganaderos, está provocando una intensa insularización de los ecosistemas boscosos originalmente continuos (Donoso y Lara, 1995; Gantz y Rau, 1999). De esta forma, se ha estado estructurando un paisaje de tipo mosaico, con fragmentos aislados de bosque nativo secundario de diferentes formas y tamaños, rodeados por una matriz de praderas de origen antropogénico (véase Fuentes, 1994; Armesto *et al.*, en este volumen). Por otra parte, los ecosistemas acuáticos son afectados por la pérdida de los ecotonos ri-

bereños que tienen una notable influencia sobre la calidad de agua y estructura trófica de los ríos (véase Medina; Soto y Arismendi, en este volumen).

Además de la marcada fragmentación de hábitats en gran parte de la Cordillera de la Costa, es evidente una continua declinación de la superficie de hábitats boscosos y su malacofauna asociada, entendiendo por declinación una disminución reciente en la extensión de presencia; área de ocupación; área, extensión y/o calidad de hábitat; número de localidades o subpoblaciones y/o número de individuos maduros. A excepción del territorio de la Cordillera de la Costa comprendido entre punta Galera (40°00' S) y el río Hueyusca (41°15' S), gran parte del bosque está severamente fragmentado (especialmente el sector norte de la cordillera), por lo cual se deduce que una condición similar presentan las poblaciones de moluscos. Esta es una situación preocupante, debido a que los riesgos de extinción de estos organismos se incrementan como resultado del pequeño tamaño y aislamiento de las poblaciones.

Al igual que para la mayor parte de los invertebrados continentales chilenos, la propuesta de categorías de conservación para las especies de moluscos terrestres y dulceacuícolas de la Cordillera de la Costa chilena es una tarea dificultosa, dada la carencia de información (véase Bahamonde *et al.*, 1998; para el caso de Crustacea Decapoda). Por otra parte, no se han desarrollado criterios y parámetros específicos para la clasificación de los moluscos continentales chilenos en las diferentes categorías de conservación propuestas (IUCN, 1994) y establecidas en el artículo 37 de la Ley N° 19.300 sobre Bases Generales del Medio Ambiente (Chile). En el presente artículo se propone una clasificación tentativa de las familias que incluyen especies nativas de la Cordillera de la Costa que deberían ser consideradas con precaución sobre la base de información fragmentaria y observaciones generales realizadas por el primer autor a lo largo de Chile en los últimos 20 años.

El "criterio B" de la IUCN (1994) clasifica como "amenazada" a una especie cuando su distribución geográfica es restringida y otros factores permiten sospechar que está en peligro. Este criterio puede ser considerado cuando se desconoce el tamaño de las poblaciones, si bien se pone de manifiesto un elevado riesgo de extinción, *e.g.*, cuando las especies están restringidas a áreas pequeñas o a restos de hábitats que tienden a desaparecer. Uno de los parámetros de referencia considerados en este criterio corresponde a las superficies en km^2 de la extensión de presencia (EP) y del área de ocupación (AO). Las categorías y áreas son las siguientes: a) En Peligro Crítico (con un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre en un futuro inmediato): EP<100 km^2 y AO<10 km^2; b) En Peligro (no está en peligro crítico, pero sí enfrentado a un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre en un futuro cercano): EP<5.000 km^2 y AO<500 km^2; c) Vulnerable (alto riesgo de extinción en estado silvestre a medio plazo): EP<20.000 km^2 y AO<2.000 km^2; d) Menor Riesgo: habiendo sido evaluado, no entra dentro de las categorías anteriores y no es Datos Insuficientes (I).

Intentando aproximarse a las categorías indicadas (IUCN, 1994), se presenta una propuesta de categorías de conservación (Tabla 2) para las especies nativas de moluscos terrestres y dulceacuícolas descritas para la

Cordillera de la Costa chilena. De las 21 especies nativas presentes en el área, tres son consideradas dentro de la categoría "En Peligro", de acuerdo a estos parámetros, correspondiendo a los gastrópodos terrestres *Phyllocaulis gayi* (Foto 56, Cuadernillo 3), *Macrocyclis peruvianus* (Foto 58, Cuadernillo 3) y *Plectostylus araucanus*.

La babosa chilena *P. gayi*, por su baja abundancia y comportamiento críptico, es observada infrecuentemente a pesar de sus conspicuas dimensiones (100-120 mm). Aunque esta especie posee una extensión de presencia que abarca entre Valparaíso (33° 05' S-71° 40 W) e isla Kent (45°04' S-74°16' W), su área de ocupación es muy baja debido a la intensa degradación del bosque nativo en las últimas décadas. Los registros concretos de esta especie a lo largo de Chile son muy escasos, lo cual en parte estaría asociado al hecho de no poseer una concha calcárea. Aunque Stuardo y Vargas-Almonacid (2000) revisaron el estatus taxonómico de este género, concluyendo que la única especie válida en Chile sería *P. gayi*, nuestras colecciones confirman la presencia de una segunda especie, que en este artículo denominamos *Phyllocaulis* sp. (Valdovinos, datos no publicados). A pesar que esta última especie la consideramos temporalmente en la categoría I, es muy probable que también pertenezca a la categoría EP.

El gastrópodo de mayores dimensiones existente en Chile es *M. peruvianus*, que alcanza una talla de aproximadamente 90 mm de diámetro. Al igual que la babosa *P. gayi* (Foto 56, Cuadernillo 3), posee un área de distribución entre Valparaíso (33°05' S-71°40' W) y la isla Kent, en el archipiélago de las Guaitecas (45°04' S-74°16' W). Su área de ocupación es muy reducida debido a la degradación del hábitat boscoso ocurrida en las últimas décadas. Esta especie habita en la hojarasca de bosques nativos sombríos y húmedos. Es bastante raro observarlos sobre troncos de árboles o sobre arbustos. Durante el día generalmente permanecen ocultos entre la hojarasca, y se desplazan activamente durante la noche o durante el día en períodos lluviosos. Sus poblaciones son bajas, y su presencia muchas veces es detectada a través del hallazgo de conchas vacías.

El gastrópodo *P. araucanus* es una especie de tamaño medio (35-42 mm), endémica del área de Nahuelbuta (*e.g.*, Angol 37°48' S-72°43' W; Contulmo 38°00' S-73°13' W; Parque Nacional Nahuelbuta 37°47' S-73°00' W). Las características morfológicas, taxonómicas y distribucionales de esta especie han sido descritas por Valdovinos y Stuardo (1988). Esta especie se caracteriza por vivir en zonas boscosas, ya sea en los sectores sombríos de las copas de los árboles o en los intersticios de los troncos. No es común observarlos desplazándose en el suelo sobre la hojarasca, excepto luego de periodos de lluvia o durante la noche. Es frecuente encontrar al pie de grandes árboles, entre la hojarasca, conchas vacías de estos caracoles, muchas resquebrajadas por la acción depredadora de pequeños mamíferos. A pesar que no se dispone de datos cuantitativos, se sospecha que estos moluscos se encuentran en muy bajas densidades.

Se han considerado dentro de categoría "Vulnerables", al gastrópodo terrestre *Plectostylus vagabondiae* (Foto 59, Cuadernillo 3) y las especies dulceacuícolas *Diplodon* (*Diplodon*) *chilensis* (Foto 49, Cuadernillo 3), *Pisidium chilense* (Foto 2,

Cuadernillo 3) y todos los representantes de la familia Chilinidae. Si bien todos estos grupos todavía presentan áreas de ocupación relativamente elevadas, es evidente que existe una continua declinación de sus hábitats, tanto terrestres como acuáticos. El gastrópodo *P. vagabondiae* ha desaparecido casi por completo en su límite norte de distribución debido a la reducción del bosque nativo (Valdovinos y Stuardo, 1988).

Al igual que la especie anterior, los bivalvos *D. chilensis* y *P. chilensis*, presentan una fuerte reducción en sus áreas de distribución geográfica, especialmente en Chile central. Al respecto hay antecedentes que demuestran extinciones locales de estas especies en los lagos Grande de San Pedro y Laja, en la VIII Región (Valdovinos, datos no publicados). Desde un punto de vista taxonómico, ambas especies están bien estudiadas (Parada *et al.*, 1989; Ituarte, 1999).

Con respecto a la familia Chilinidae, se ha considerado que todos sus representantes en el área de estudio debieran ser considerados "Vulnerables", por su distribución restringida a algunas cuencas hidrográficas del área. Desde un punto de vista taxonómico, este grupo todavía debe ser estudiado para poder aclarar el estatus de muchas de las especies. En el presente artículo se ha seguido como criterio para la identificación de morfoespecies sólo análisis de tipo malacológicos. Sin embargo, dada la gran variabilidad de los especímenes, estos debieran ser en el futuro validados con estudios de sistemática molecular.

Por otra parte, dadas sus amplias extensiones de presencia y áreas de ocupación, junto a su elevada capacidad de dispersión y colonización, y su abundancia en diferentes tipos de hábitats, las siguientes especies (todas dulceacuícolas) son consideradas dentro de la categoría de "Menor Riesgo": *Littoridina cumingii* (Foto 51, Cuadernillo 3), *Physa chilensis, Lymnaea viator* (Foto 53, Cuadernillo 3) y *Biomphalaria chilensis* (Foto 54, Cuadernillo 3).

Para el caso de los gastrópodos dulceacuícolas *Littoridina pachispira, Gundlachia philippiana, Succinea chiloensis* y *Phyllocaulis* sp., y de los gastrópodos terrestres pertenecientes a las familias Charopidae y Helicodiscidae, por el momento, todos presentan una condición con "Datos Insuficientes", por lo cual no han sido incluidos en ninguna de las categorías de conservación anteriores.

Del total de especies terrestres registradas en el área, siete (33%) son especies introducidas desde Europa, y taxonómicamente bien conocidas (*e.g.*, Castillejo, 1996). Es muy probable que la introducción de las especies terrestres haya ocurrido accidentalmente más de una vez y en distintos lugares de Chile. Es importante destacar que todas estas especies invasoras no penetran en los bosques nativos. Por lo general, se encuentran en terrenos deforestados o en la periferia de los bosques (*e.g.*, *Milax gagates, Deroceras leave, D. reticulatum, Limax* (*Limax*) *flavus, L.* (*L.*) *maximus* y *Oxychilus cellarius*), o restringidos a zonas habitadas por el ser humano (*e.g.*, Helix (*Cryptomphalus*) *aspersa*). Estos gastrópodos causan daños en un amplio espectro de cultivos tanto hortícolas como frutales. En Chile, no existen estudios sobre los tipos de cultivos atacados por estos organismos, o sobre los daños que causan.

Tabla 1. Listado de especies de moluscos terrestres y dulceacuícolas registrados en los 57 sitios estudiados (Fig. 1) en la Cordillera de la Costa de la X Región, Chile (+ = presente, - = ausente. * = especie introducida). Nota: En aguas corrientes se muestreó por medio de una red cualitativa, cubriendo una superficie de ca. 10 m² de fondo. En aguas calmas se muestreó directamente con una red de mano y un testigo plástico. En los hábitats terrestres se realizaron dos tipos de muestreos: a) se obtuvieron manualmente seis muestras de hojarasca dentro de un cuadrante de 0,1 m² (penetración máxima 50 mm); b) se realizó una recolección manual a lo largo de una banda de 3 x 300 m, lo cual significa ca. 2 h de trabajo efectivo por sitio.

Taxón/Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
a) Hábitat dulceacuícola																			
1 *Diplodon (Diplodon) chilensis chilensis* (Gray, 1828)	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 *Pisidium chilense* (d'Orbigny, 1846)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
3 *Littoridina cumingi* (d'Orbigny, 1835)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
4 *Littoridina pachispira* Biese, 1944	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
5 *Chilina ampullacea* Sowerby, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6 *Chilina bulloides* (d Orbigny, 1835)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7 *Chilina dombeyana* Bruguière, 1789	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 *Chilina iheringi* Marshall, 1933	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
9 *Chilina* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
10 *Physa chilensis* Clessin, 1886	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
11 *Lymnaea viator* d'Orbigny, 1835	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
12 *Biomphalaria chilensis* Anton, 1839	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13 *Gundlachia philippiana* (Biese, 1948)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
b) Hábitat terrestre																			
14 *Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871)	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15 *Phyllocaulis* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16 *Succinea chiloensis* Pfeiffer, 1848	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17 *Austrodiscus twomeyi* (Parodiz, 1954)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
18 *Austrodiscus* sp.	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
19 *Amphidoxa (Amphidoxa) hasselae* (Hylton-Scott, 1969)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Continuación Tabla 1

20	*Radiodiscus* sp. 1	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	*Radiodiscus* sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	*Trochogyra* (*Glabrogyra*) *huscheli* (Hylton-Scott, 1957)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	*Trochogyra* (*Glabrogyra*) sp.	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-
24	*Zilchogyra* sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	*Milax gagates* (Draparnaud, 1801)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
26	*Deroceras laeve* (O.F. Muller, 1774)*	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	*Deroceras reticulatum* (O.F. Muller, 1774)*	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
28	*Limax* (*Limax*) *flavus* Linnaeus, 1758*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
29	*Limax* (*Limax*) *maximus* Linnaeus, 1759*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
30	*Macrocyclis peruvianus* (Lamarck, 1822)	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	*Plectostylus araucanus* Valdovinos & Stuardo, 1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	*Plectostylus vagabondiae* Brooks, 1936	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-
33	*Oxychilus cellarius* (O. F. Müller, 1774)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	*Helix* (*Cryptomphalus*) *aspersa* O. F. Muller, 1774*	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-

Taxón/Sitio	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
a) Hábitat dulceacuícola																			
1 *Diplodon* (*Diplodon*) *chilensis chilensis* (Gray, 1828)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 *Pisidium chilense* (d'Orbigny, 1846)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 *Littoridina cumingii* (d'Orbigny, 1835)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4 *Littoridina pachispira* Biese, 1944	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5 *Chilina ampullacea* Sowerby, 1838	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6 *Chilina bulloides* (d'Orbigny, 1835)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7 *Chilina dombeyana* Bruguière, 1789	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
8 *Chilina iheringi* Marshall, 1933	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9 *Chilina* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 *Physa chilensis* Clessin, 1886	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11 *Lymnaea viator* d'Orbigny, 1835	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12 *Biomphalaria chilensis* Anton, 1839	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
13 *Gundlachia philippiana* (Biese, 1948)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Continuación Tabla 1

b) Hábitat terrestre																			
14 *Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
15 *Phyllocaulis* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16 *Succinea chiloensis* Pfeiffer, 1848	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
17 *Austrodiscus twomeyi* (Parodiz, 1954)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-
18 *Austrodiscus* sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
19 *Amphidoxa* (*Amphidoxa*) *hässelae* (Hylton-Scott, 1969)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
20 *Radiodiscus* sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
21 *Radiodiscus* sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
22 *Trochogyra* (*Glabrogyra*) *kuscheli* (Hylton-Scott, 1957)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
23 *Trochogyra* (*Glabrogyra*) sp.	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-
24 *Zilchogyra* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
25 *Milax gagates* (Draparnaud, 1801)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
26 *Deroceras laeve* (O.F. Muller, 1774)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27 *Deroceras reticulatum* (O.F. Muller, 1774)*	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	+	-
28 *Limax* (*Limax*) *flavus* Linnaeus, 1758*	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
29 *Limax* (*Limax*) *maximus* Linnaeus, 1759*	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
30 *Macrocyclis peruvianus* (Lamarck, 1822)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+
31 *Plectostylus araucanus* Valdovinos & Stuardo, 1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
32 *Plectostylus vagabondiae* Brooks, 1936	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-
33 *Oxychilus cellarius* (O. F. Müller, 1774)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34 *Helix* (*Cryptomphalus*) *aspersa* O. F. Muller, 1774*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Taxón/Sitio	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
a) Hábitat dulceacuícola																			
1 *Diplodon* (*Diplodon*) *chilensis chilensis* (Gray, 1828)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
2 *Pisidium chilense* (d'Orbigny, 1846)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 *Littoridina cumingii* (d'Orbigny, 1835)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
4 *Littoridina pachispira* Biese, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
5 *Chilina ampullacea* Sowerby, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Continuación Tabla 1

6	*Chilina bulloides* (d'Orbigny, 1835)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
7	*Chilina dombeyana* Bruguière, 1789	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
8	*Chilina iheringi* Marshall, 1933	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	*Chilina* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	*Physa chilensis* Clessin, 1886	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
11	*Lymnaea viator* d'Orbigny, 1835	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	*Biomphalaria chilensis* Anton, 1839	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	*Gundlachia philippiana* (Biese, 1948)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
b) Hábitat terrestre																				
14	*Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871)	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	*Phyllocaulis* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
16	*Succinea chiloensis* Pfeiffer, 1848	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
17	*Austrodiscus twomeyi* (Parodiz, 1954)	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	*Austrodiscus* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
19	*Amphidoxa* (*Amphidoxa*) *hasselae* (Hylton-Scott, 1969)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	*Radiodiscus* sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	*Radiodiscus* sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	*Trochogyra* (*Glabrogyra*) *kuscheli* (Hylton-Scott, 1957)	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	*Trochogyra* (*Glabrogyra*) sp.	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
24	*Zilchogyra* sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	*Milax gagates* (Draparnaud, 1801)*	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
26	*Deroceras laeve* (O.F. Muller, 1774)*	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-
27	*Deroceras reticulatum* (O.F. Muller, 1774)*	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
28	*Limax* (*Limax*) *flavus* Linnaeus, 1758*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	*Limax* (*Limax*) *maximus* Linnaeus, 1759*	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	*Macrocyclis peruvianus* (Lamarck, 1822)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
31	*Plectostylus araucanus* Valdovinos & Stuardo, 1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	Plectostylus vagabondiae Brooks, 1936	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-
33	*Oxychilus cellarius* (O. F. Müller, 1774)*	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	*Helix* (*Cryptomphalus*) *aspersa* O. F. Muller, 1774*	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 2. Caracteristicas generales de los 34 taxa de moluscos registrados en la Cordillera de la Costa chilena. Para cada especie se señala la frecuencia de ocurrencia (%) en los 57 sitios (Tabla 1), límites latitudinales de distribución geográfica en Chile, propuesta de categorías de conservación (P= en peligro, V= vulnerable, F= fuera de peligro, I= inadecuadamente conocida) y tipo de hábitat (D = hábitat dulceacuícola [D1= fundamentalmente de baja velocidad de la corriente con fondos blandos (de fango a grava); D2= zonas estables tales como rocas y macrófitas; D3= ambientes mixohalinos debido a su proximidad al mar; D4= áreas palustres, de aguas estancadas o de baja renovación]. T = hábitat terrestre [T1= en bosque nativo sobre el suelo, bajo arbustos y troncos caídos; T2= en bosque nativo en áreas saturadas de humedad; T3= en el humus de bosques nativos (hasta 5-8 cm bajo la hojarasca); T4= fuera del bosque, bajo troncos caídos en áreas de pastizales y arbustos; T5= sobre troncos de árboles y arbustos nativos (alejados del suelo); T6= especialmente en jardines de áreas habitadas por el ser humano].

	Taxón	Hábitat	Frecuencia (%)	Rango de distribución geográfica	Categoría conservación
1	*Diplodon (Diplodon) chilensis chilensis* (Gray, 1828)	D1	8,8	Desde el río Aconcagua [32°47' S-70° 55' W] a Chiloé [42°34' S-73°57' W] (Parada *et al.*, 1990).	V
2	*Pisidium chilense* (d'Orbigny, 1846)	D1	1,8	Desde Concepción [36°50' S-73°00' W] a Chaitén [42°55' S-72°42' W] (Ituarte, 1999).	V
3	*Littoridina cumingii* (d'Orbigny, 1835) (Foto 51, Cuadernillo 3)	D2	3,5	Desde Valparaíso [33°02' S-71°38' W] (Stuardo, 1961) hasta Río Negro [40°46' S-73°15' W] (nueva localidad). También se cita para Callao, Perú (Stuardo, 1961).	F
4	*Littoridina pachispira* Biese, 1944	D2	19,3	Desde Mehuín [39°26' S-73°12' W] (nueva localidad) hasta río Puelo [41°39' S-72°19' W], localidad tipo (Stuardo, 1961).	F
5	*Chilina ampullacea* Sowerby, 1838 (Foto 52, Cuadernillo 3)	D2	5,3	Mehuín [39°26' S-73°12' W] hasta el río Bueno [40°14' S-73°42' W] (nuevas localidades).	V
6	*Chilina bulloides* (d'Orbigny, 1835)	D3	3,5	Estuario río Queule [39°26' S-73°12' W] (nueva localidad) isla de Chiloé [42°34' S-73°57' W] (Stuardo, 1961)	V
7	*Chilina dombeyana* Bruguière, 1789	D2	26,3	Desde el río Maule [35°21' S-72°21' W] (Stuardo, 1961) hasta el norte del río Maullín [41°31' S-73°29' W] (nueva localidad).	V
8	*Chilina iheringi* Marshall, 1933	D2	3,5	Río Maullín [41°31' S-73°29' W] (nueva localidad) y lago Todos los Santos, provincia de Llanquihue [41°06' S-72°15' W] (localidad tipo; Marshall, 1933).	V
9	*Chilina* sp.	D2	1,8	Cercanías de Río Negro [40°46' S-73°15' W].	V
10	*Physa chilensis* Clessin, 1886	D4	5,3	Se ha registrado desde el salar de Atacama [23°08' S-68°07' W] a Tierra del Fuego [54°02' S-69°04' W] (nuevas localidades).	F

Continuación Tabla 2

	Taxón	Hábitat	Frecuencia (%)	Rango de distribución geográfica	Categoría conservación
11	*Lymnaea viator* d'Orbigny, 1835	D4	8,8	Desde Copiapó [27°22' S-70°22' W] hasta Tierra del Fuego [54°02' S-69°04' W] (nuevas localidades). También existen registros en otros países como Argentina y Perú (Stuardo, 1961).	F
12	*Biomphalaria chilensis* Anton, 1839	D4	5,3	Desde Valparaíso [33°02' S-71°38' W] hasta el río Puelo [41°39' S-72°19' W] (Stuardo, 1961).	F
13	*Gundlachia philippiana* (Biese, 1948), (Foto 55, Cuadernillo 3)	D2	1,8	Río Cruces (localidad tipo) [39°32' S-73°35' W] (Biese, 1948) hasta Río Negro [40°46' S-73°15' W] (nueva localidad).	I
14	*Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871)	T1	28,1	Viña del Mar [33°00' S-71°33' W] a isla Kent [45°04' S-74°16' W] (Stuardo y Vargas-Almonacid, 2000).	P
15	*Phyllocaulis* sp.	T1	1,8	A 5 km al norte de Mehuín (nueva localidad) [39°26' S-73°12' W].	I
16	*Succinea chiloensis* Pfeiffer, 1848	T2	8,8	Desde Mehuín (nueva localidad) [39°26' S- 73°12' W] hasta la isla de Chiloé [42°34' S- 73°57' W] (Stuardo y Vega, 1985).	I
17	*Austrodiscus twomeyi* (Parodiz, 1954), (Foto 57, Cuadernillo 3)	T3	24,6	Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1 hasta el extremo sur de la provincia de Aisén [45°24' S-72°43' W] (Müller y Thomé, 1993).	I
18	*Austrodiscus* sp.	T3	14,0	Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I
19	*Amphidoxa* (*Amphidoxa*) *hässelae*	T3	5,3	Cordillera Pelada, camino La Unión a Hueicolla (localidad tipo). Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I
20	*Radiodiscus* sp. 1	T3	5,3	Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I
21	*Radiodiscus* sp. 2	T3	5,3	Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I
22	*Trochogyra* (*Glabrogyra*) *kuscheli* (Hylton-Scott, 1957)	T3	5,3	Fresia, provincia de Llanquihue [41°09' S- 73°26' W] (Stuardo y Vega, 1985) y Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I
23	*Trochogyra* (*Glabrogyra*) sp.	T3	47,4	Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I
24	*Zilchogyra* sp.	T3	3,5	Cordillera de la Costa en localidades de Tabla 1.	I

Continuación Tabla 2

25	*Milax gagates* (Draparnaud, 1801)	T4	8,8	Desde La Serena [29°53' S-71°15' W] a Chiloé [42°34' S-73°57' W], y en las islas oceánicas (archipiélago de Juan Fernández e Isla de Pascua) (Stuardo y Vega, 1985). Según Castillejo (1996), es originaria del sudoeste de Europa y noroeste de África. Actualmente es común en toda Europa occidental, desde donde ha sido introducida a otros continentes.	-
26	*Deroceras laeve* (O.F. Muller, 1774)	T4	12,3	Desde La Serena [29°53' S-71°15' W] hasta Chiloé [42°34' S-73°57' W] (Stuardo y Vega, 1985). Según Castillejo (1996), se trata de una especie originalmente holártica, introducida por el hombre en la mayor parte del mundo.	-
27	*Deroceras reticulatum* (O.F. Muller, 1774)	T4	26,3	Desde Valparaíso [33°02' S-71°38' W] a Tierra del Fuego [54°02' S-69°04' W], y en el archipiélago de Juan Fernández (Stuardo y Vega, 1995). Es una especie común en Europa, islas británicas y áreas adyacentes de Asia y África (Castillejo, 1996). En Argentina, Hylton-Scott (1963) la señala en el área de Río Negro y Santa Cruz.	-
28	*Limax (Limax) flavus* Linnaeus, 1758	T4	5,3	Desde La Serena [29°53' S-71°15' W] a Chiloé [42°34' S-73°57' W] (Stuardo y Vega, 1985). Especie común en Europa central, occidental y meridional; especie introducida en Japón, América del Norte y del Sur y en Australia (Castillejo, 1996).	-
29	*Limax (Limax) maximus* Linnaeus, 1759	T4	15,8	Desde Valparaíso [33°02' S-71°38' W] (Stuardo y Vega, 1985) hasta el norte del golfo Elefantes 46°46' S-73°52' W] (Letelier y Ramos, 2002). Presenta una distribución cosmopolita, encontrándose en Europa, Asia Menor, Argelia, Norte y Sur de América, Sudáfrica, Hawai y muchos lugares de Estados Unidos (Castillejo, 1996). Hylton-Scott (1963) la cita en Argentina en Neuquén.	-
30	*Macrocyclis peruvianus* (Lamarck, 1822), (Foto 58, Cuadernillo 3)	T1	22,8	Maule [35°21' S-72°21' W] (Stuardo y Vega, 1985) al norte del golfo Elefantes- 46°46' S-73°52' W] (Letelier y Ramos, 2002). También se encuentra en Argentina en la cordillera de la zona norte de Neuquén y Río Negro, y en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Hylton-Scott 1963).	P

Continuación Tabla 2

	Taxón	Hábitat	Frecuencia (%)	Rango de distribución geográfica	Categoría conservación
31	*Plectostylus araucanus* Valdovinos & Stuardo, 1988	T5	1,8	Parque Nacional Nahuelbuta [37°47' S-73°00' W] a Angol [37°48' S-72°43' W] (Valdovinos y Stuardo, 1988).	P
32	*Plectostylus vagabondiae* Brooks, 1936 (Foto 59, Cuadernillo 3)	T5	49,1	Mehuín [39°25' S-73°12' W] al norte del golfo Elefantes [46°46' S-73°52' W] (Letelier y Ramos, 2002). Argentina en la cordillera de la zona norte de Neuquén y Río Negro, y en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Hylton-Scott, 1963; Miquel, 1998).	V
33	*Oxychilus cellarius* (O. F. Müller, 1774)	T4	1,8	Desde Santiago [33°30' S-70°38' W] (Stuardo y Vega, 1985) hasta el norte del golfo Elefantes [46°46' S-73°52' W] (Letelier y Ramos, 2002), y en el archipiélago de Juan Fernández (Stuardo y Vega, 1985). También se encuentra distribuida en Europa, Asia Menor, Norte de África y Estados Unidos (Castillejo, 1996).	-
34	*Helix* (*Cryptomphalus*) *aspersa* O. F. Muller, 1774	T6	5,3	Desde La Serena [29°53' S-71°15' W] hasta Chiloé [42°34' S-73°57' W] y en el archipiélago de Juan Fernández (Stuardo y Vega, 1985). Especie introducida.	-

Agradecimientos

Nos es grato agradecer al Dr. José Stuardo de la Universidad de Concepción, por su permanente apoyo y estímulo para el estudio de los moluscos chilenos. También se agradece a Sonia Barbosa dos Santos por su colaboración en aspectos taxonómicos y a Cecilia Smith e Iván Díaz por su importante ayuda en los muestreos. Igualmente, agradecemos a Vivian Jerez, Juan Carlos Ortiz y Tomás Cekálovic, por cedernos las valiosas muestras depositadas en el Museo Zoológico de la Universidad de Concepción, y a todas aquellas personas e instituciones nacionales y extranjeras que a lo largo del tiempo nos ayudaron de una u otra manera. Se agradece a la World Wildlife Fund (WWF) y al Proyecto FONDECYT 1000526 por apoyar la elaboración de este artículo.

16. Crustáceos del género *Aegla* (Decapoda: Anomura) en la Cordillera de la Costa: su importancia para la conservación de la biodiversidad de aguas continentales en Chile

Crustaceans of the genus Aegla (Decapoda: Anomura) in the Chilean Coastal Range: their relevance for the conservation of aquatic biodiversity in Chile

CARLOS G. JARA

Abstract

The Coastal Range is a most prominent feature of the Chilean landscape. Due to climatic and biogeographic attributes, the coastal range has been the refuge for an important group of freshwater species, among them seven species of the genus Aegla *(Crustaceae: Decapoda), anomuran crabs. These species are* A. concepcionensis, A. expansa, A. manni, A. cholchol, A. spectabilis, A. bahamondei, A. hueicollensis, *all of them having restricted geographical ranges (38-40° S), and regionally endemic. The conservation of these rare species deserves special attention.*

Introducción

Uno de los elementos faunísticos más conspicuos de las comunidades de aguas continentales de Chile son los crustáceos decápodos del género *Aegla*, también conocidos como "pancoras" o "piñachas" (Schmitt, 1942b; Bahamonde y López, 1961; Burns, 1972; Martin y Abele, 1988). Parientes lejanos de los langostinos marinos (Martin y Abele, 1986), son los únicos cangrejos anomuros exclusivamente dulceacuícolas en el mundo, y se distribuyen sólo en el sur de Sudamérica (Schmitt, 1942b; Manning y Hobbs, 1977). Se los distingue por ser animales cubiertos de caparazón duro, de contorno ovalado, surcado por un sistema peculiar y exclusivo de líneas y suturas sobre el dorso, con cuatro pares de patas caminadoras, las dos delanteras transformadas en pinzas, y la cola o abdomen flectada bajo el cuerpo (Martin y Abele, 1988). El tamaño de los adultos no sobrepasa habitualmente los 60 mm de largo total y su color varía de acuerdo a las condiciones del sustrato, desde pardo verdoso en fondos de piedras blancas (granito) hasta verde o gris negro en fondos fangosos o de rocas oscuras. Su alimentación incluye larvas y ninfas acuáticas de insectos, otros invertebrados acuáticos, cadáveres, huevos de peces, y detritus orgánico (Bahamonde y López, 1961; Burns, 1972; Rodrigues y Hebling, 1978; Isler, 1988).

Los sexos son separados; los machos tienen pseudopenes en la base del último par de patas torácicas y carecen de apéndices bajo el abdomen. Las hembras tienen abertura genital en la base de las patas del tercer par torácico y cuatro pares de apéndices bajo el abdomen (Bahamonde y López ,1961; Martin y Abele, 1988).

Los huevos son incubados por la hembra adheridos a los apéndices (pleópodos) en la parte ventral del abdomen. La puesta de los huevos ocurre a fines del verano o inicio del otoño (febrero a abril) (Bahamonde y López, 1961; Rodrigues y Hebling, 1978) y su incubación demora entre seis y ocho meses, de manera que una hembra adulta produce a lo más una progenie por año. El reclutamiento (eclosión de los juveniles) ocurre entre agosto y octubre (Bahamonde y López, 1961; López 1965; Bueno y Bond-Buckup, 2000). La fecundidad depende de la talla de las hembras, variando entre 200 y 1.500 huevos/hembra. De los huevos (~1 mm diámetro) nacen juveniles (~2 mm) de apariencia similar a los adultos, que al cabo de uno o dos días abandonan la cámara incubatriz bajo el abdomen de la madre e inician su vida libre, ocultándose entre los granos de arena y detritus del sustrato. La densidad (número de individuos por unidad de superficie) de las poblaciones de *Aegla* en ríos y lagos chilenos es muy variable, pero en general varía entre 0,5 y 3 individuos/m^2. En pequeños arroyos colindantes con praderas de crianza de ganado puede llegar a ser extremadamente alta (10 a 20 individuos/m^2), debido a que las fecas son arrastradas por la lluvia hasta el cauce, donde constituyen un sustrato para la proliferación de larvas de insectos y otros invertebrados que son alimento para *Aegla*. Este género prolifera también en la proximidad de centros de cultivo de salmones, como los lagos Rupanco y Llanquihue.

La Cordillera de la Costa (CC), sistema montañoso que domina el relieve costero colindante con el océano Pacífico a lo largo de Chile, es la fuente de una serie de cuencas de pequeño tamaño que drenan sus aguas en las vertientes oriental y occidental. Desde la desembocadura del río Biobío hacia el sur, la CC albergaba grandes extensiones de bosque nativo maduro, multiespecífico y multietáneo. En las últimas décadas estos bosques han sido paulatinamente reemplazados por plantaciones forestales exóticas (pinos y eucaliptos). El bosque alcanza carácter de selva húmeda, sustentada por la copiosa precipitación derivada del efecto de biombo climático que la CC ejerce sobre la circulación de las masas de aire cargadas de humedad que ingresan desde el Pacífico hacia el continente. La profusión de ríos de la CC, estrechamente relacionados con la cobertura vegetacional (véase Mardones, en este volumen), es el hábitat de una rica fauna de peces autóctonos y de invertebrados (insectos, crustáceos, moluscos, sanguijuelas y gusanos) entre los que, naturalmente, se cuentan las pancoras.

En Chile, la diversidad de especies del género *Aegla* alcanza a 17, de las cuales siete (*A. concepcionensis*, *A. expansa*, *A. bahamondei*, *A. cholchol*, *A. spectabilis*, *A. manni*, y *A. hueicollensis*) son endémicas del tramo de la CC comprendido entre la desembocadura del Biobío (provincia de Concepción, VIII Región) y la desembocadura del río Bueno (provincia de Valdivia, X Región). En esta zona de montañas costeras la densidad del drenaje fluvial ofrece mejores posibilidades de preservación para la fauna de aguas dulces. En este capítulo se entrega una breve reseña de cada especie, basada en Jara (1996), agregando comentarios sobre el estado de conservación de su hábitat y poblaciones. La fauna de aéglidos de los cursos de agua al sur de la desembocadura del río Bueno, hasta Maullín y Carelmapu, es desconocida, por lo que es posible que futuras exploraciones revelen nuevas especies de *Aegla* (véase Recuadro).

Clave para el reconocimiento taxonómico de las especies de Aegla (Decapoda: Anomura) del centro-sur de la Cordillera de la Costa chilena.

1 (2) *Aegla* con los bordes laterales del caparazón lisos, sin dentículos ni tubérculos espiniformes 3

2 (1) *Aegla* con los bordes laterales del caparazón denticulados, o bien con tubérculos espiniformes provistos de una escama aguda en el ápice 9

3 (4) Ángulo anterolateral del 2° (aparentemente 1°) epímero abdominal romo, sin tubérculo espiniforme terminado en escama acuminada; rostro macizo, carenado en toda su extensión, de ápice subagudo o romo; órbitas profundas, angostas en forma de V, sin espina orbitaria ..... *Aegla manni*

4 (3) Ángulo anterolateral del 2° (aparentemente 1°) epímero abdominal proyectado en tubérculo espiniforme terminado en escama acuminada 5

5 (6) Cresta palmar de los quelípodos expandida, formando una lámina subdisciforme cuyo extremo posterior sobrepasa el lóbulo anterointerno del carpo de los quelípodos ..... *Aegla expansa*

6 (5) Cresta palmar de los quelípodos escasamente expandida, de contorno subrectangular y borde irregularmente noduloso a dentado, no sobrepasa el lóbulo anterointerno del carpo 7

7 (8) Superficie del caparazón liso, micropunteado, notoriamente globoso sobre el área gástrica, pero gradualmente deprimido hacia la base del rostro ligulado (con forma de lengua) con carena ancha y baja que se funde en el ápice provisto de escama roma rodeada de cerdas cortas e hirsutas ..... *Aegla concepcionensis*

8 (7) Superficie del caparazón gruesamente punteado por hacecillos de cerdas cortas e hirsutas; rostro triangular, corto, con ápice cónico agudo, levemente surcado a ambos lados de la carena ..... *Aegla hueicollensis*

9 (10) Rostro 2 a 2,5 veces más largo que los pedúnculos oculares. Mitad externa del dorso del carpo de los quelípodos con una espina larga, cónica, y levemente recurvada, que se asocia a la cresta palmar muy estrecha cuyo extremo distal se proyecta en espina larga y aguda ..... *Aegla spectabilis*

10 (9) Rostro a lo más 1,5 veces más largo que los pedúnculos oculares. Mitad externa del dorso del carpo de los quelípodos convexa y lisa, sin espina sobre ella. Cresta carpal subrectangular poco prominente, con el borde irregularmente serrado o dentado 11

11 (12) Tubérculos espiniformes del borde del área branquial anterior del caparazón dorsoventralmente deprimidos, aplanados. 4° esterno torácico con un tubérculo espiniforme en posición central ..... *Aegla bahamondei*

12 (11) Tubérculos espiniformes del borde del área branquial anterior del caparazón cónicos, no aplanados. 4° esterno torácico con un tubérculo romo, no espiniforme, en posición central, esporádicamente con 1 ó 2 escamas en la parte más prominente ..... *Aegla cholchol*

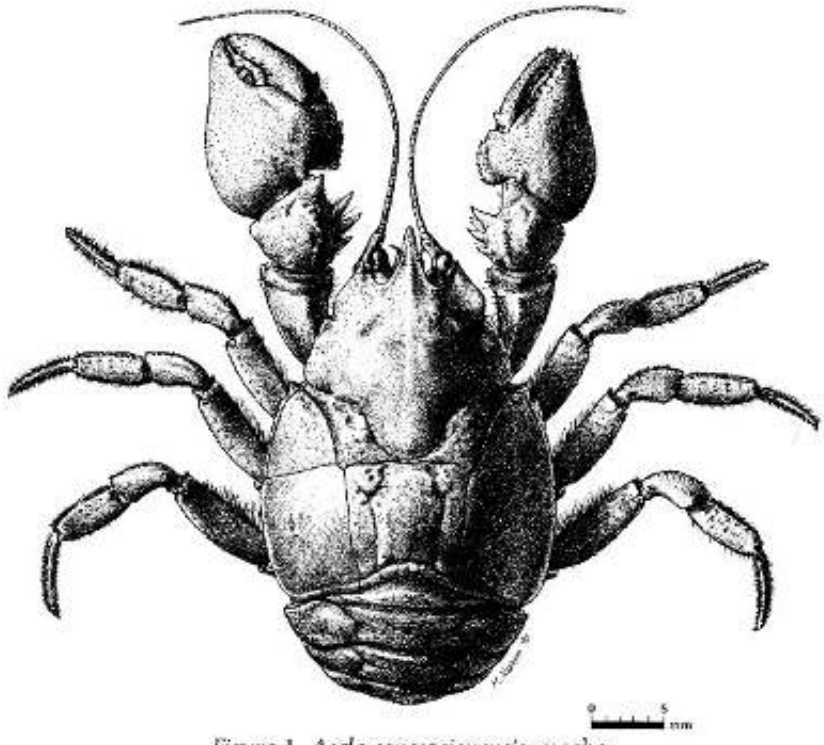


Figura 1. *Aegla concepcionensis*, macho.

16.1. *Aegla concepcionensis* Schmitt, 1942a

Diagnosis (modificada de Jara, 1996; Fig. 1). Caparazón almendrado, poco más largo que ancho, marcadamente convexo en el área gástrica que es amplia y protuberante. Bordes laterales del caparazón, entre la frente y el surco cervical, marcadamente convergentes. Borde de las áreas branquiales lisos. Rostro subtriangular a ligulado, de carena dorsal baja poco pronunciada, con banda de cerdas y escamas esporádicas; ápice respingado, con escama roma rodeada de cerdas. Órbita sin espinita accesoria (espina orbitaria) cerca del extremo externo. Superficie del caparazón, detrás del rostro, liso o levemente picoteado, sin protuberancias y marcadamente deprimido. Resto de la superficie del caparazón con hacecillos de cerdas diminutas, cortas y tiesas. Ángulo laterodorsal del 2° (aparente 1°) segmento abdominal con escama cónica corta y roma. Telson dividido. Quelas de tamaño diferente en machos, pero de igual tamaño en hembras. Tubérculos del borde interno del carpo de los quelípodos gruesos, toscos, poco prominentes, aplanados por la cara frontal, con una o más cerdas y/o escamas en fila sobre la arista laterodorsal. Cresta palmar subrectangular, poco sobresaliente, con borde sinuoso cubierto de escamas. Dorso de las patas 2ª, 3ª y 4ª con franjas transversales claras y oscuras, bien marcadas. Vientre blanco lechoso o marfileño.

Tamaño. Largo del caparazón (LC, entre el extremo del rostro y el borde posterior del caparazón cefalotorácico) hasta 33 mm en machos y hasta 23 mm en hembras (Jara, 1996).

Distribución (Fig. 2). Se encontraba en los arroyos de cerros del sector sur de la ciudad de Concepción y en el río Nonguén. Probablemente aún exista en laguna Pineda y en arroyos del Parque Cerro Cayumanqui, cerca de Florida.

La localidad tipo no fue especificada por Schmitt (1942b), pero la descripción del lugar apunta a un arroyo en lós cerros que bordean el camino a Chiguayante (Fig. 2). Una exploración reciente (febrero 2000) de los arroyos del cerro Caracol (C.G. Jara, M. Pérez-Losada y A. Riedemann, datos no publicados), incluyendo los que se encuentran sobre el borde sudoriental del Campus de la Universidad de Concepción, y los que bordean el camino entre Concepción y Chiguayante, indicó que la mayoría tienen flujo de agua esporádico y no se encontró *Aegla*. Ello hace presumir que la calificación de especie vulnerable, asignada a esta especie por Bahamonde *et al.* (1998), debe ser reemplazada por especie amenazada de extinción. De hecho, *A. concepcionensis* se considera extinta en torno a la ciudad de Concepción.

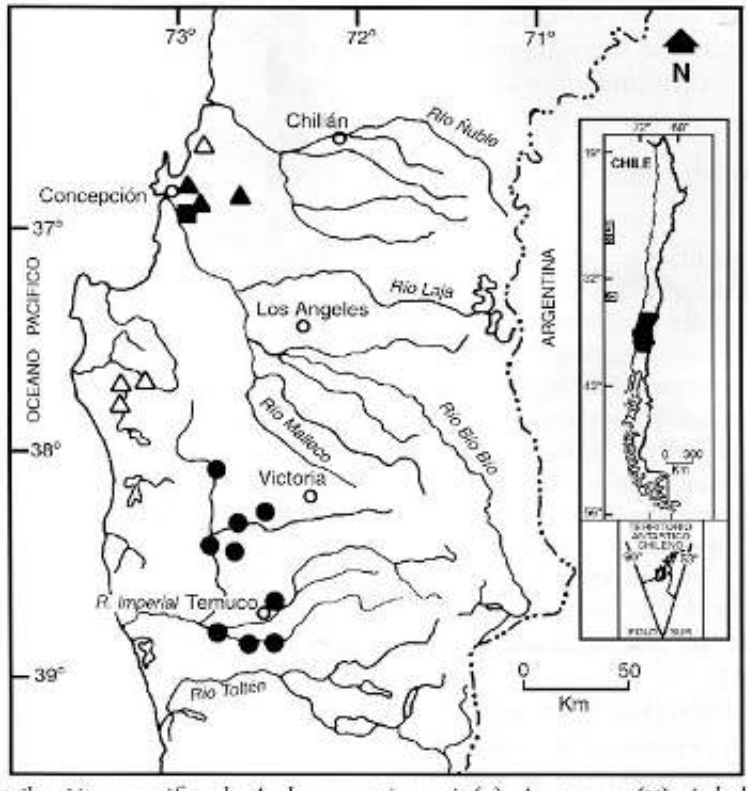


Figura 2. Distribución geográfica de *Aegla concepcionensis* (_), *A. expansa* (X), *A. bahamondei* (Δ) y *A. cholchol* (•).

Hábitat. Corrientes de agua de flujo moderado a intenso, limpia y bien oxigenada, sobre fondos de lajas y/o arena blanca cuarcítica. Se puede suponer que antes del reemplazo del bosque nativo por plantaciones, los arroyos eran sombreados y recibían materia orgánica vegetal alóctona que servía de alimento a la comunidad bentónica, mientras la estabilidad del lecho fluvial estaba asegurada por la estabilidad del piso forestal. La erosión actual ha terminado por colmar los cauces de escorrentía con arena y sedimento arrastrado por las lluvias invernales, obliterando totalmente el hábitat de la comunidad de invertebrados bentónicos.

Comentarios. La destrucción de las poblaciones de *Aegla* en torno de la ciudad de Concepción se habría completado durante la última década por la conjunción de intensos incendios forestales que arrasaron grandes extensiones de plantaciones. Sequías estivales severas secaron los arroyos del macizo montañoso, ya desprovisto de capacidad de retención de humedad por destrucción del bosque original. Por otro lado, la contaminación del río Nonguén por aguas servidas, que ya era evidente en 1989 (C.G. Jara, observación personal), determinó que los especímenes de *Aegla* recolectados en las inmediaciones de la confluencia del Nonguén con el río Andalién tuvieran el caparazón cubierto de materia orgánica y alta densidad de protozoos sésiles (cf. *Carchesium*) y hongos epibiontes sobre antenas, ojos, caparazón y piezas bucales. No existe información reciente acerca del estado de conservación de las poblaciones de *Aegla* en el río Nonguén, pero es presumible que el violento crecimiento de la urbanización en el valle haya eliminado la comunidad de invertebrados bentónicos del río.

16.2. *Aegla expansa* Jara, 1992

Diagnosis (modificada de Jara, 1996; Fig. 3). Caparazón más largo que ancho, de contorno ovoidal, marcadamente convexo y elevado sobre la línea media dorsal sin formar quilla. Áreas branquiales levemente expandidas. Rostro relativamente largo, ancho en la base, subtriangular, bien carenado y surcado a ambos costados de la carena, con los bordes levemente recurvados. Órbitas amplias aunque angulosas, separadas del lóbulo anterolateral del caparazón por dos espinitas orbitarias sobrepuestas; con seno extraorbital en "U". Borde de las áreas branquiales noduloso. Palma de las quelas globosa, inflada. Cresta palmar muy expandida, formando una lámina oblonga cuyo ángulo posterior encaja sobre una amplia depresión del extremo distal del carpo, cuando se flecta sobre él. Superficie de las quelas áspero, 4° esterno torácico liso, sin protuberancia central. Ángulo anterolateral del 2° epímero abdominal con tubérculo espiniforme agudo. Telson dividido. Se desconoce el color de los especímenes vivos.

Tamaño. El único macho conocido de la especie mide 33,4 mm de LC (Jara, 1992).

Distribución (Fig. 2). *A. expansa* fue registrada únicamente en el río Hualqui, La Leonera, provincia de Concepción, VIII Región (Jara, 1992).

Hábitat. Se puede presumir que el río Hualqui fue un riachuelo de agua limpia y transparente, con fondo de piedra laja y bolones, de corriente moderada, en un valle pequeño rodeado de bosque nativo, antes de que éste fuera reemplazado por plantaciones forestales de especies exóticas. En la actualidad el río Hualqui es un cauce de 4 a 6 m de ancho, de fondo casi completamente colmatado de arena y grava amarillenta, no estabilizada, que se desplaza continuamente por efecto de la corriente, impidiendo la fijación de organismos sobre el fondo, salvo en los márgenes.

Comentarios. La exploración del área en febrero de 2000 (C.G. Jara, M. Pérez-Losada y A. Riedemann, datos no publicados) permitió recuperar sólo dos juveniles de *Aegla* (3 mm LC) después de 2 horas de rastrear 200 m del cauce

con una red de saco de 80 cm de ancho. No se capturó ningún ejemplar adulto. Este hecho hace presumir que la población de *A. expansa* del río Hualqui está en condiciones críticas de conservación, o extinta. En la misma oportunidad se capturaron ejemplares de los peces *Percychtys trucha*, *Nematogenis inermis* y *Aplochiton* sp., amocetes de *Geotria australis* y ninfas del efemeróptero *Siphlonella* y de plecópteros del género *Diamphipnopsis*. Esto sugiere que el río Hualqui tuvo una rica fauna de vertebrados e invertebrados que ha sido diezmada por la alteración de la cuenca.

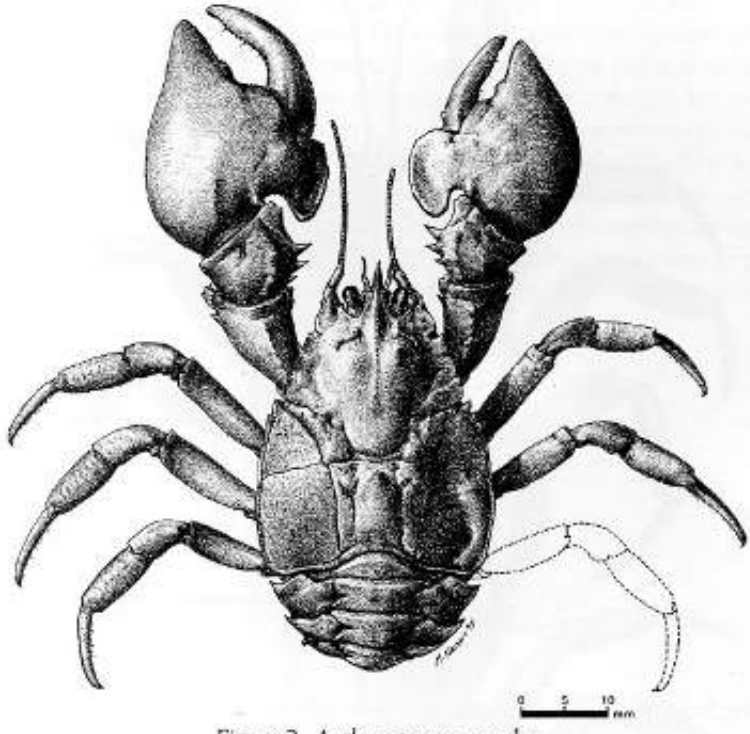


Figura 3. *Aegla expansa*, macho.

16.3. *Aegla bahamondei* Jara, 1982

Diagnosis (modificada de Jara, 1996, Fig. 4). Caparazón ovoide, poco más largo que ancho, más convexo sobre el área gástrica ancha y protuberante; áreas branquiales moderadamente expandidas; rostro corto, triangular y agudo, recto o levemente recurvado, sus bordes levemente cóncavos con fila de escamas diminutas que no alcanzan el ápice; ápice cónico acuminado, sin cerdas. Carena rostral con fila de cerdas o pequeñas escamas. Ángulo anterolateral del primer lóbulo hepático agudo. Borde de las áreas branquiales moderadamente expandido; anterior denticulado, posterior recurvado y serrado. Espina orbital y seno extraorbital presentes. Ángulo anterolateral del 2° epímero abdominal agudo. Machos adultos heteroquélicos; porción proximal de la palma (propodo) inflada. Borde interno del carpo de los quelípodos con espinas largas, cónicas, agudas. Lóbulo carpal espiniforme, más pequeño que espina precedente.

Cresta palmar subrectangular de borde libre serrado, prominente. Lóbulo dactilar de las quelas espiniforme. Cara ventral del carpo y propodo con cerdas lisas y largas. Superficie del caparazón con cerdas muy cortas e hirsutas mezcladas con escamas diminutas. 4° esterno torácico con tubérculo espiniforme central. Telson dividido. Color en vivo: dorso pardo amarillento a verdoso con manchas irregulares de tono más claro o puntos blancos diminutos; vientre blanco lechoso o marfileño.

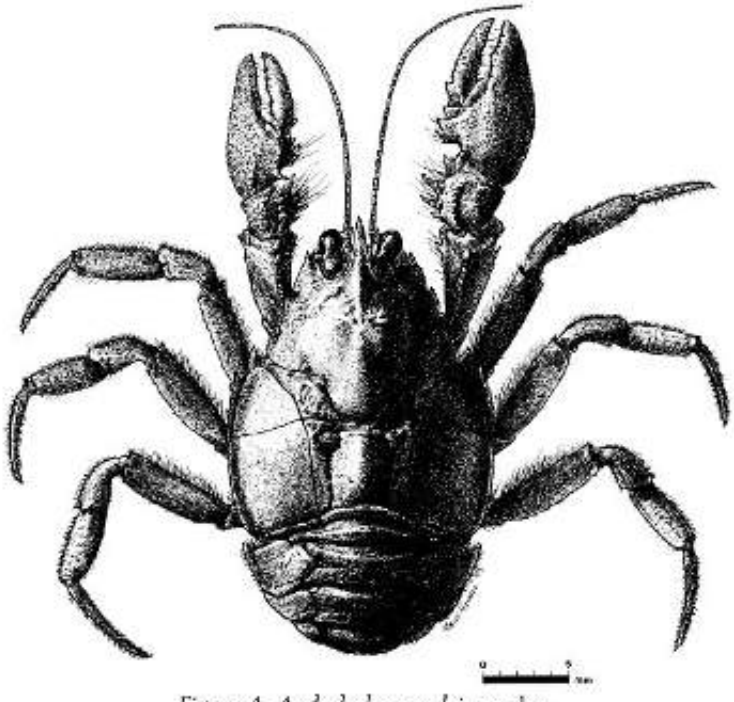


Figura 4. *Aegla bahamondei*, macho.

Tamaño. Machos hasta 24 y hembras hasta 21 mm LC (Jara, 1996).

Distribución (Fig. 2). En "Pollo" de Rafael, Tomé, provincia de Concepción, y en ríos Tucapel y Caramávida, próximos a Cañete, sobre la vertiente occidental de la CC, provincia de Arauco.

Hábitat. Ríos pequeños y arroyos de corriente moderada a rápida con fondos de ripio y bolones gruesos. Los especímenes se han recolectado tanto en el centro del cauce como en depósitos marginales de sedimento fino y detritus vegetal.

Comentarios. Esta especie se caracteriza por la denticulación de los bordes del caparazón, rasgo que comparte con otras especies chilenas, particularmente con *A. cholchol* y con *A. spectabilis*, ambas de la cuenca del río Chol Chol, en la provincia de Cautín. La semejanza entre *A. bahamondei* y *A. cholchol* indujo a Jara (1982) a sospechar que la primera tuviera poblaciones disjuntas en ambas vertientes del macizo costero, lo que posteriormente fue rectificado.

16.4. *Aegla cholchol* Jara y Palacios, 1999

Diagnosis (modificada de Jara, 1996; Fig. 5). Caparazón más largo que ancho, el dorso con cerdas cortas e hirsutas. Rostro largo, agudo, estiliforme. Márgenes rostrales con escamas diminutas que no alcanzan al ápice. Carena rostral alta, escamosa, sólo sobre mitad proximal del rostro. Ángulo anterolateral del 1er lóbulo hepático espiniforme. Márgenes branquiales expandidos, el anterior subdenticulado y el posterior finamente serrado; los denticulos cortos, mal definidos, se confunden con escamas aciculares y cerdas. Ángulo anterolateral del 2° epímero abdominal espiniforme. Cuarto esterno torácico con tubérculo medio romo, a veces con 1 a 2 escamas apicales. Telson dividido. Machos adultos heteroquélicos; hembras subheteroquélicas; quelas robustas, con propodo inflado aunque dorsoventralmente achatadas. Cresta palmar subrectangular, expandida, con borde dentado; dientes subtriangulares, recurvados hacia adelante y arriba, especialmente el proximal. Lóbulo carpal armado con notoria espina cónica recurvada hacia adelante. Borde dorsal del merus de los quelipodos con fila de tubérculos espiniformes, de los cuales el distal es el mayor; borde distal del merus con tubérculo bajo, romo, su ápice con escamas y cerdas. Color: dorso pardo punteado de manchitas claras y oscuras. Vientre blanco hasta amarillento. Dorso de merus, carpo y propodo de los pereiópodos con bandas transversales anchas, claras y oscuras, alternadas.

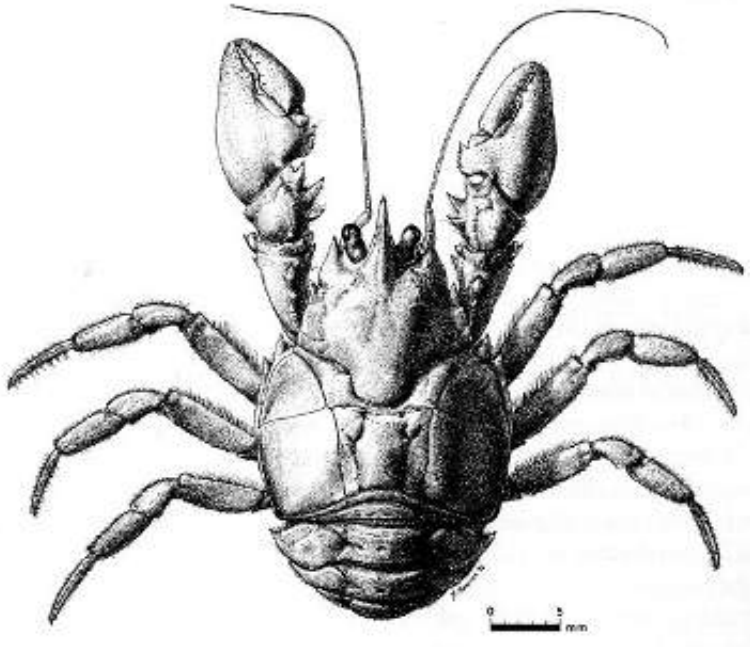


Figura 5. *Aegla cholchol*, macho.

Tamaño. Machos hasta 27,4 mm y hembras hasta 30,5 mm LC (Jara, 1996)

Distribución (Fig. 2). Cuenca del río Chol-Chol, desde Lumaco hasta Chol-Chol. Río Cautín, en Temuco, río Donguil y río Quepe, provincia de Cautín, Chile.

Hábitat. Ríos de mediano tamaño con cobertura arbórea variable y corriente moderada a rápida. Fondos muy heterogéneos en los que se suceden áreas de cantos rodados y ripio grueso con trechos de arena gruesa granítica y trechos de arena cuarcítico-micácea fina. En general, el ambiente fluvial de la cuenca del río Chol-Chol muestra evidencia de profundas alteraciones como consecuencia de la intensa actividad agrícola cerealera que se desarrolló en la zona desde fines del siglo XIX hasta mitad del XX. En el río Cautín, *A. cholchol* se encuentra en fondos de bolones y ripio grueso, en el margen de extensos rápidos frente a la ciudad de Temuco.

Comentarios. Esta especie es muy parecida a *A. rostrata* Jara, presente en la cuenca del río Toltén y en la cuenca del río Valdivia, principalmente en lagos preandinos. Difiere de *A. rostrata* por tener el lóbulo palmar no espiniforme, los dentículos del margen branquial pequeños, la carena por detrás de la espina del ángulo anterior del 2° epímero abdominal poco notoria, el vértice distodorsal del merus de los quelípodos liso (sin espina) y el 4° esterno torácico con tubérculo medio. De *A. bahamondei* la distingue la forma del lóbulo epibranquial y dentículos del margen branquial anterior.

16.5. *Aegla spectabilis* Jara, 1986

Diagnosis (modificada de Jara, 1996; Fig. 6). Caparazón apenas más largo que ancho, dorsoventralmente deprimido, notoriamente expandido en las áreas hepáticas y branquiales, convexo sobre la línea media del cuerpo y suave a marcadamente cóncavo sobre las áreas branquiales; muy piloso, con cerdas filiformes. Caparazón postcervical mucho más ancho que el precervical. Rostro elongado, sobrepasa aproximadamente 2,7 veces la longitud de los pedúnculos oculares, angosto, subestiliforme, de grosor más o menos parejo en toda su longitud, levemente surcado; carena baja, evidente sólo en mitad proximal del rostro, con fila irregular de escamas diminutas y cerdas. Márgenes rostrales y orbitarios sin escamas. Espina orbitaria y seno extraorbitario presentes. Ángulo anterolateral del primer lóbulo hepático espiniforme, divergente, sobresaliente por detrás del lóbulo anterolateral del caparazón. Márgenes branquiales denticulados; dientes cónicos algo deprimidos, recurvados hacia adelante, los posteriores recurvados hacia arriba. Ángulo anterolateral del 2° epímero abdominal prolongado en espina cónica divergente y recurvada. Cuarto esterno torácico con tubérculo medio espiniforme. Cresta palmar como espina gruesa y larga proyectada por encima del lóbulo palmar. Lóbulo carpal espiniforme, delgado, muy separado de la espina distal del borde interno del carpo. Tubérculos de la cresta carpal bajos, romos, cerdosos. Dorso externo del carpo con espina larga y curva seguida de tubérculo romo. Borde dorsal interno del carpo de los quelípodos con 2 ó 3 dentículos espiniformes agudos y prominentes. Telson dividido. Color: dorso gris pardo a pardo amarillento uniforme punteado de pequeñas manchas más claras y más oscuras que el color de fondo. Las cerdas del dorso del caparazón ambarinas. Vientre blanco lechoso a amarillento, dependiendo de la edad del caparazón. Pereiópodos con bandas transversales anchas claras y oscuras alternadas.

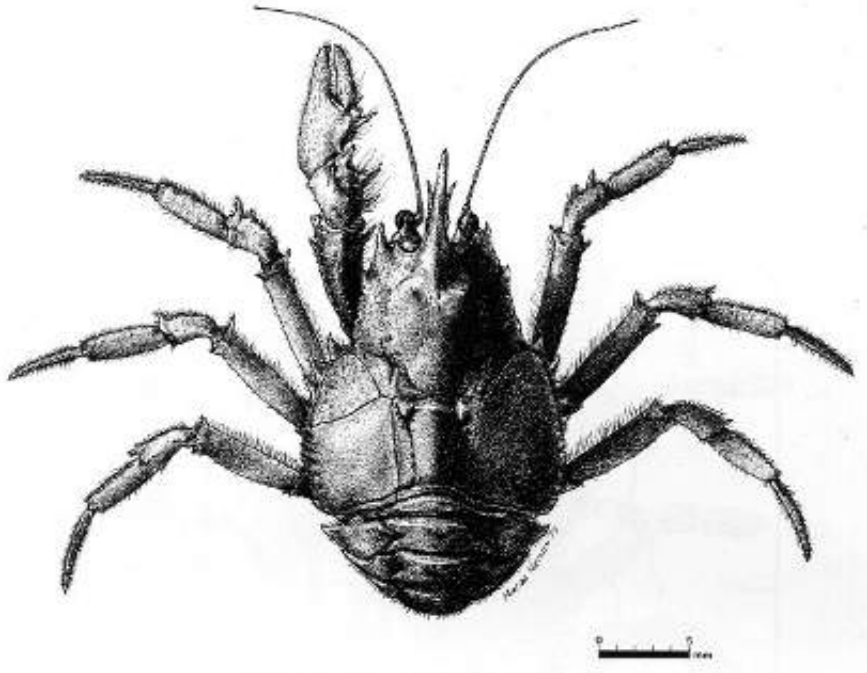


Figura 6. Aegla spectabilis, hembra.

Tamaño. Machos hasta 31,5 mm y hembras hasta 27,7 mm LC (Jara, 1996).

Distribución (Fig. 7). Registrada sólo en el río Chol-Chol y en el río Perquenco, un tributario del río Chol-Chol, en una cuenca hidrográfica cuyo valle es probablemente muy antiguo, sobre la vertiente oriental de la cordillera de Nahuelbuta.

Hábitat. *A. spectabilis* se entierra en fondos de grava y arena gruesa recubiertos o mezclados con apreciable cantidad de materia orgánica, sobre los que fluye agua sin turbulencia (~0,2 m/s). En la localidad de Chol-Chol el cauce del río está formado por arena amarilla anaranjada de granulometría variable, proveniente de la erosión del terreno circundante, típicamente compuesto por arcillas rojas y esquistos metamórficos que caracterizan buena parte de la formación rocosa de la CC (véase Mardones, en este volumen).

Comentarios. Entre las especie de *Aegla* presentes en territorio chileno *Aegla spectabilis* es la más ornamentada, por la prominencia de las espinas que forman el borde de las áreas branquiales, la elongación del rostro, la cresta carpal espiniforme, la espina sobre el dorso del carpo de los quelípodos, los dentículos sobre el carpo de los pereiópodos y la densa pilosidad del caparazón. Estos rasgos morfológicos y el hecho de ser la única especie que vive persistentemente sobre fondos de arena (Jara, 1996), justifican su ubicación como una de las especies más derivadas y especializadas dentro del género (Jara, 1986). Por ese motivo, su persistencia es especialmente relevante. Sin embargo, la importancia zoogeográfica de la cuenca del río Chol-Chol está lejos de ser apreciada, aunque se encuentren en ella otras especies igualmente peculiares, tales como el bagre *Bullockia maldonadoi* (véase Habit y Victoriano, en este volumen).

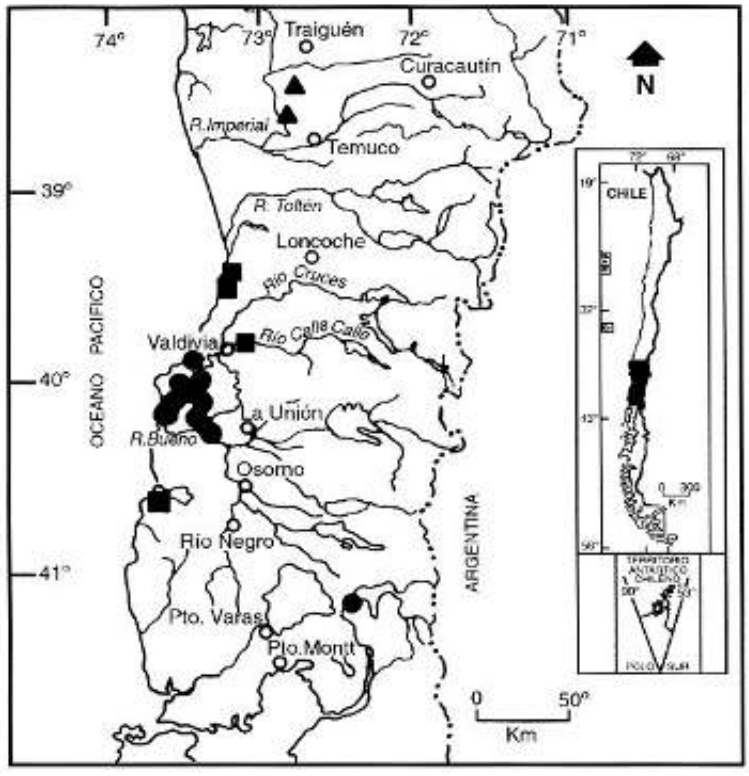


Figura 7. Distribución geográfica de *Aegla spectabilis* (_), *A. manni* (X) y *A. hueicollensis* (•).

16.6. *Aegla manni* Jara, 1980a

Diagnosis (modificada de Jara, 1996; Fig. 8). Caparazón ovoidal elongado, con áreas hepáticas expandidas, la tercera notoriamente convexa; área gástrica subglobular, baja, plana en el dorso. Borde de áreas branquiales no expandido; dorso de la anterior levemente cóncavo. Rostro ancho, triangular o ligulado, macizo, recto o levemente inclinado hacia abajo con ápice levemente recurvado, apenas surcado a ambos lados de la carena rostral. Carena rostral gruesa, rectilínea, alcanza hasta el ápice rostral romo donde se confunde con éste. Bordes del rostro y carena sin escamas, sólo con banda de cerdas cortas. Base del rostro demarcado por líneas oblicuas divergentes que se extienden desde las eminencias protogástricas hasta el costado externo de las órbitas. Órbitas profundas, angostas, en forma de "V", sin espina orbitaria. Eminencias epigástricas nodulares y prominentes, muy próximas al fondo de las órbitas; protogástricas poco notorias. Borde del caparazón liso, con banda de cerdas cortas. Machos adultos moderadamente heteroquélicos; quelas ovoideas, algo infladas; cresta palmar relativamente amplia, subrectangular, de borde denticulado u ondulado; en hembras y juveniles sólo como reborde estrecho, nodulado; espinas del borde interno del carpo gruesas, relativamente cortas, con pequeña escama apical, frontalmente algo aplanadas y con una fila irregular de haces de cerdas sobre el costado dorsal. Cuarto esterno torácico liso. Ángulo anterolateral del 2° epímero abdomi-

nal romo, redondeado. Telson dividido. Color: dorso del caparazón verde claro uniforme; quelas y pereiópodos un tono menor. Pereiópodos con bandas transversales anchas pardo verdoso. Extremo de los dáctilos anaranjado tenue. Vientre blanco marmóreo.

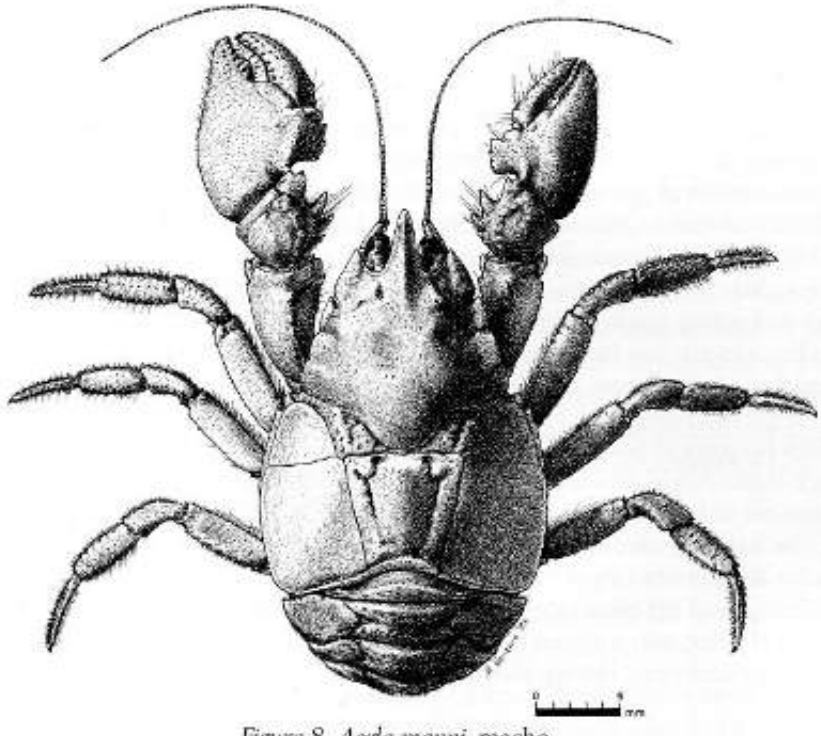


Figura 8. Aegla manni, macho.

Tamaño. Machos hasta 25,2 mm y hembras hasta 18,3 mm LC.

Distribución (Fig. 7). Discontinua. En arroyo Buenaventura, Huellelhue, 12 km al oriente de la ciudad de Valdivia; en arroyos que descienden de los cerros en diferentes puntos de la bahía de Maiquillahue y Mehuín, provincia de Valdivia, X Región; y en otro arroyo en bahía Maicolpué, provincia de Osorno, X Región.

Hábitat. *Aegla manni* vive en pequeños arroyos de pendiente moderada a pronunciada, sombreados por bosque costero valdiviano maduro, en los cuales el agua discurre sobre fondos de esquistos y cantos rodados gruesos sobre los que se depositan hojas, ramas y troncos muertos del bosque circundante. Los especímenes de *A. manni* se encuentran tanto en el centro como en las orillas del cauce, confundidos entre el detritus vegetal (Jara, 1980).

Comentarios. *Aegla manni* se asemeja a las especies del noroeste argentino tales como *A. affinis* Schmitt y *A. ringueleti* Bond-Buckup y Buckup, particularmente por el rostro ancho y macizo, de bordes rectos; el ángulo anterolateral del 2° epímero abdominal romo y las espinas del carpo, subagudas, levemente aplanadas por el frente y con una fila de hacecillos de cerdas sobre el costado dorsoexterno, donde en *A. affinis* hay una fila de escamas planas.

16.7. *Aegla hueicollensis* Jara y Palacios, 1999

Diagnosis (modificada de Jara, 1996; Fig. 9). Caparazón más largo que ancho, ovoidal o almendrado; superficie dorsal con densa cobertura de hacecillos de cerdas cortas e hirsutas, no expandido en los márgenes branquiales. Lóbulo epibranquial muy estrecho, romo, de borde cerdoso al igual que el borde branquial contiguo. Rostro corto, de base ancha, netamente triangular, de ápice cónico, agudo, escasamente surcado y con carena baja de perfil recto o ligeramente cóncavo. Dorso de la carena con angosta banda de escamas minúsculas mezcladas con hacecillos de cerdas. Eminencias epigástricas nodulares, romas, moderadamente prominentes; protogástricas apenas discernibles, su arista con fila de hacecillos de cerdas. Primer lóbulo hepático romo. Órbitas profundas, estrechas, con espina orbitaria que delimita seno extraorbitario en "U". Lóbulo anterolateral del caparazón corto, moderadamente voluminoso, de ápice agudo. Margen branquial liso, suavemente nodulado. Ángulo anterolateral del 2° epímero abdominal agudo, pero no espiniforme. Telson dividido. Esterno del 4° segmento torácico liso, a lo más con un promontorio bajo, ancho y romo sobre el borde anterior. Quelas de los machos adultos largas, piriformes, parte proximal del propodo inflada; dáctilo delgado, levemente curvo; cresta palmar flabeliforme, subrectangular, con borde dentado; en hembras y juveniles la cresta es poco prominente, gruesa, con borde tuberculado o nodulado, piloso y romo. Lóbulo carpal espiniforme, con ápice muy desplazado hacia adelante y su borde frontal con fila de hacecillos de cerdas. Espinas del borde interno del carpo cónicas, elongadas, agudas, con haces de cerdas y algunas escamas aciculares dispersas sobre el costado dorsal. Tubérculos de la cresta carpal bajos, romos, con fila oblicua de escamitas y cerdas sobre el ápice. Borde dorsal del merus de los quelípodos con fila de tubérculos nodulares con 2 a 4 escamas en el ápice, más o menos ordenadas en fila transversal oblicua. Color: en vivo, dorso pardo verdoso uniforme; vientre blanco lechoso.

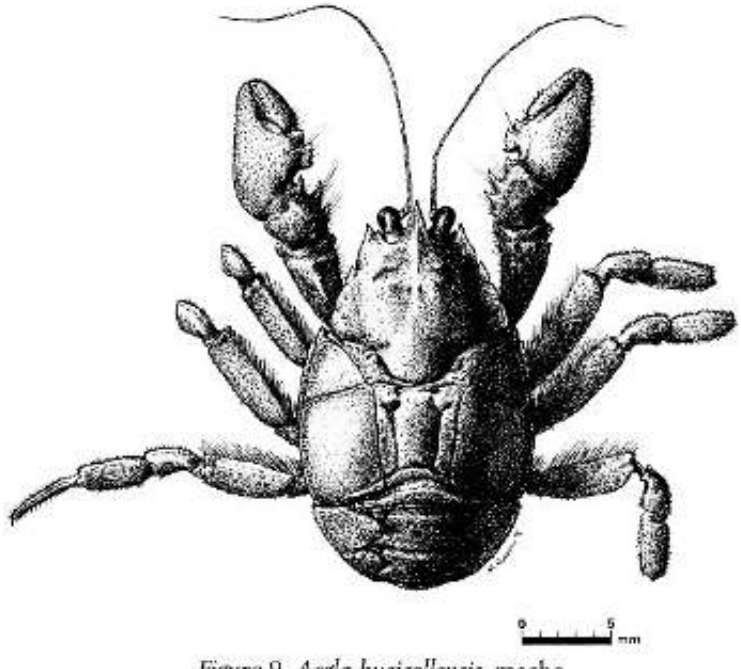


Figura 9. Aegla hueicollensis, macho.

Tamaño. Machos hasta 20 mm y hembras hasta 22,6 mm L.C.

Distribución (Fig. 7). Arroyo que desagüa al estuario del río Valdivia en caleta de Amargos (Corral); en ríos Colún, Chaihuín, Hueicolla y Pichihueicolla, sobre la vertiente occidental del macizo costero (cordillera Pelada), al sur de Corral; en río Manzano, en lago Todos Los Santos y en la isla de Chiloé.

Hábitat. Riachuelos y arroyos de pendiente moderada a pronunciada que descienden desde el macizo de la CC hacia el océano Pacífico, cubiertos por el dosel del bosque valdiviano. La corriente moderada a rápida determina una serie escalonada de pozones y remansos de sustrato pedregoso grueso. Entre los clastos se deposita detritus orgánico que sirve de refugio y alimento a los especímenes de *A. hueicollensis*.

Comentarios. *A. hueicollensis* tiene una serie de rasgos, referidos a la forma y ornamentación del caparazón y del rostro, que se encuentran también en *A. alacalufi*. La fila irregular de haces de cerdas y de escamas sobre el dorso de las espinas del borde interno del carpo y la disposición de las escamas sobre la arista de los nódulos de la cresta carpal relacionan esta especie con *A. manni* y con *A. affinis*. La carena rostral baja, de perfil cóncavo, y el área gástrica protuberante la asemejan a *A. concepcionensis*, especie a la cual se han asignado especímenes del área valdiviana (véase Schmitt, 1942a; especímenes de Corral; Haig, 1955, espécimen hembra de Ancud).

16.8. Relaciones filogenéticas, zoogeográficas y estado de conservación

Las siete especies referidas en este artículo son estirpes marcadamente endémicas, sin sobreposición de sus rangos geográficos, excepto el caso de *A. cholchol* y *A. spectabilis* que son simpátricas en gran parte de la hoya del río Chol-Chol. La morfología de sus caparazones y apéndices revela un conjunto heterogéneo, en el cual se distinguen gruesamente dos subconjuntos: las espinudas u ornamentadas como *A. cholchol*, *A. spectabilis* y *A. bahamondei*, y las no ornamentadas o lisas como *A. expansa*, *A. concepcionensis*, *A. manni*, y *A. hueicollensis*. En este contexto es notable que especies ornamentadas se encuentren a ambos lados de la cordillera de Nahuelbuta, sugiriendo que entre ellas hay un grado de relación filética mayor que entre cualquiera de ellas y las restantes especies del macizo costero. Es posible que *A. bahamondei* y *A. cholchol* tengan un ancestro en común más reciente que las demás especies con *A. spectabilis*, cuyas relaciones aparecen enigmáticas en consideración a sus peculiaridades morfológicas (Jara, 1986; Pérez-Losada *et al.*, 2002a). Por su parte, las especies de caparazón de borde liso no muestran un patrón de distribución geográfica asociado con el grado de semejanza aparente entre ellas. En efecto, *A. manni* y *A. concepcionensis* se asemejan más entre sí que cualquiera de ambas con *A. hueicollensis*, en circunstancias que la distancia geográfica entre *A. manni* y *A. concepcionensis* es mucho mayor que entre *A. manni* y *A. hueicollensis*. En ambas especies los tubérculos espiniformes del borde interno del carpo de los quelípodos son gruesos, subagudos, levemente aplanados por delante y provistos de una fila irregular de fosetas y hacecillos de cerdas sobre el costado dorsal. Como se indica más arriba, este rasgo también se encuentra, aunque

expresado por fila de escamas, en especies argentinas distribuidas sobre la vertiente oriental de la cordillera de los Andes, estableciendo la presunción de que existe un grado de relación filética relativamente estrecha en ambos grupos de especies. Por último, las relaciones genealógicas de *A. hueicollensis* y *de A. expansa*, especies muy diferentes entre si y con rangos geográficos completamente disjuntos, aparecen como enigmáticas si se consideran sus características morfológicas. Al comparar *A. hueicollensis* con otras especies del género, observó que esta especie comparte rasgos con especies tan diferenciadas como *A. abtao*, extensamente repartida en ríos del Valle Central y lagos preandinos entre la cuenca del río Toltén y la del río Maullín, *A. alacalufi*, registrada en Chiloé continental, Aysén, e islas de los archipiélagos de Guaitecas y Chonos hasta isla Madre de Dios, con *A. manni* y aún con *A. neuquensis* de la Patagonia argentina. En el caso de A. expansa, Jara (1992) relacionó morfológicamente a esta especie con *A. laevis laevis* (Latreille) y *Aegla laevis talcahuano* Schmitt 1942a, la primera de la cuenca hidrográfica del rio Maipo y la segunda registrada en diferentes puntos del Valle Central, entre San Fernando y Chillán y también en Talcahuano (Schmitt, 1942a) y Concepción (Bahamonde y López, 1963).

De lo anterior se desprende que las especies de *Aegla* asociadas a la Cordillera de la Costa no constituyen un conjunto homogéneo y filogenéticamente cohesionado que las distinga de las restantes especies del territorio chileno (véase Jara, 1996; Pérez-Losada *et al.*, 2002a). Esto lleva a postular que el endemismo de las especies de la CC es consecuencia de procesos de especiación *in situ* probablemente derivados de fenómenos relacionados con la geomorfología y actividad glacial cuaternaria. Sin embargo, el hecho que algunas especies como *A. manni* y eventualmente *A. concepcionensis* y *A. hueicollensis* manifiesten rasgos compartidos, aunque modificados, con especies de la vertiente oriental de la cordillera andina lleva a concluir que los procesos cladogenéticos que originaron diversidad de *Aegla* en el cono sur tienen una historia que se remonta a un tiempo previo a la orogénesis de los Andes. De momento, sólo podemos presumir que las poblaciones de *Aegla* preservadas en muchos cursos de agua de la vertiente occidental de la CC constituyen en si mismas el testimonio de una parte muy importante de la historia faunística de Chile. Es posible que tales procesos de diversificación continúen, en tanto series de arroyos paralelos, de corta extensión, que drenan la vertiente occidental de la cordillera y desembocan directamente al mar, albergan poblaciones reducidas y aisladas de *Aegla* que corresponden a variaciones de un mismo patrón morfológico o estirpe (caso de *A. manni* en bahías de Mehuín y Maiquillahue, provincia de Valdivia, X Región). Esta situación lleva a postular que tales poblaciones aisladas constituyeron parte de una población distribuida en un sistema fluvial más continuo en el pasado. El hecho que durante los períodos interglaciales el nivel del mar haya descendido cien metros bajo la cota actual (Illies, 1970; 1974), permite presumir la existencia de amplios sistemas fluviales extendidos desde la base de la CC hacia el oeste. Estas poblaciones, hoy colgadas sobre la falda costera, pueden ser los relictos de tales sistemas y encontrarse en proceso de divergencia evolutiva como consecuencia del aislamiento derivado de la obliteración de tales sistemas fluviales por la transgresión marina contemporánea.

La conservación de las poblaciones de *Aegla* de la CC, tanto sobre su vertiente oriental como sobre la occidental, es una prioridad, debido al grado de amenaza. Ya se indicó que las poblaciones de *A. concepcionensis* y de *A. expanda* pueden considerarse extintas en parte de su rango, al parecer a causa de la erosión derivada de la repetida deforestación del área. La persistencia de las restantes especies de *Aegla* costeras no se ve tan comprometida como las de *A. concepcionensis* y *A. expanda*, pero indudablemente es preocupante. Conclusiones similares fluyen de un trabajo reciente (Pérez-Losada *et al.*, 2002b), en el cual se analiza la conservación de *Aegla* en Chile desde el punto de vista filogenético. La amenaza que enfrentan las poblaciones de *Aegla* es compartida por todo el elenco de especies de vertebrados e invertebrados (anuros, peces, moluscos, insectos, anélidos, hidrozoos, esponjas, camarones, etc.) de la CC, íntimamente asociados por causa de sus historias de vida a los cursos de aguas continentales. Ellos conforman uno de los elencos más interesantes y menos conocidos de nuestra fauna.

17. Diversidad y endemismo de Cleridae (Coleoptera) del Parque Nacional Nahuelbuta

Diversity and endemism of Cleridae (Coleoptera) in Nahuelbuta National Park

JAIME SOLERVICENS

Abstract

This chapter examines the diversity of Coleoptera of the family Cleridae in the Nahuelbuta Range, within the area of Nahuelbuta National Park (NNP) (Biobio Región). First, the taxonomic position, morphology, biology and habitat of Clerids in general, are described. The diversity of Clerids in NNP was 21 species belonging to 8 genera. An identification key for the genera is provided. When compared to Río Clarillo National Reserve and La Campana NP in central Chile, and Vicente Pérez Rosales NP, in southern Chile, NNP has the highest species richness and an elevated number of genera. Clerid species were classified as: 1) endemics to central Chile, with their austral limit in Nahuelbuta; 2) endemics to Nahuelbuta; 3) associated with Araucaria araucana *forests; 4) strictly associated with temperate forests of southern South America; and 5) present in both temperate forests and sclerophyllous and semiarid vegetation. Phylogenetic and taxonomic studies allow the recognition of two biogeographic sources of taxa: a temperate one, which includes genera* Natalis, Eurymetomorphon, Epiclines, Eurymetopum *and* Silviella, *and a tropical one, which includes* Ctenoclerus, Chilioclerus *and* Neopylus. *The presence of species of temperate origin in central Chile may be attributed to Pleistocene climatic changes, or to remnants of a pre-Pleistocene fauna. According to panbiogeography principles, NNP must be recognized as a node, where temperate and tropical biotas are mixed. This explains its high richness of species and genera. Two endemic species,* Epiclines araucanus *and* Neopylus nahuelbutensis, *reveal the importance of the Nahuelbuta Range for the conservation of the Chilean biota.*

Introducción

Los Cléridos pertenecen al orden Coleoptera, un grupo notablemente diversificado de insectos que cuenta con más de 300.000 especies conocidas en todo el mundo. Los Coleópteros representan cerca del 40% de los insectos y 30% de todas las especies animales del planeta (Lawrence y Britton, 1991). En Chile se han descrito 3.730 especies de Coleópteros, distribuidos en 105 familias y 1.139 géneros (Elgueta y Arriagada, 1989). Estas cifras pueden incrementarse en el futuro, en la medida que se cuente con nuevos estudios taxonómicos.

El éxito global de los Coleópteros se atribuye principalmente a las transformaciones de sus alas anteriores en élitros (alas endurecidas), que actúan como protección de las posteriores. Esto trajo consigo la reducción de la superficie membranosa expuesta, debido a mecanismos de acople de los élitros entre sí y con los costados del tórax y abdomen. El esclerosamiento (endurecimiento) de toda la superficie corporal otorga a estos animales protección contra depredadores y microorganismos. El acoplamiento de élitros, tórax y abdomen crea, además, una cámara subelitral hacia donde se abren las aberturas respiratorias, reduciendo la pérdida de agua. A continuación se señala la posición taxonómica de los Cléridos y se da información general acerca de su morfología, biología y hábitat. Posteriormente, se analiza la diversidad de este grupo en la cordillera de Nahuelbuta, presentando una clave de géneros (véase Recuadro), y finalmente se discuten propuestas sobre su origen biogeográfico.

Clave para el reconocimiento de los géneros de Cleridae (Insecta) del Parque Nacional Nahuelbuta, VIII Región, Chile.

1. Pronoto con reborde lateral bien desarrollado; cuarto tarsito pequeño, apenas visible entre los lóbulos laterales del tercero ..... *Neoptylus* (Foto 60, Cuadernillo 3).

- Pronoto con reborde lateral ausente; cuarto tarsito de tamaño normal, fácilmente visible 2

2. Último segmento de palpos labiales y maxilares dilatado 3

- Sólo último segmento de palpos labiales dilatado 4

3. Puntuación elitral gruesa en toda la superficie; epipleura bien desarrollada en toda la extensión del ala; ángulo apical interno del élitro agudo; garras simples ..... *Chilioclerus* (Foto 61, Cuadernillo 3).

- Puntuación elitral gruesa sólo en mitad basal del élitro; epipleura débil presente sólo en dos tercios basales del ala; ángulo apical interno del élitro redondeado; garras dobles .....*Ctenoclerus* (Foto 62, Cuadernillo 3).

4. Pronoto más o menos aplastado, con protuberancias discales nulas o sólo algunas débilmente marcadas, generalmente con un par depresiones laterales posteriores; en vista dorsal costado pronoto uniformemente curvado ..... *Epiclines*

- Pronoto subcilíndrico, generalmente con protuberancias discales bien marcadas, sin depresión lateral posterior; costados con protuberancia media.....5

5. Ojos gruesamente facetados; antenas sobrepasan base de élitros; surco basal pronoto bien definido a los costados, generalmente sinuado, angosto y profundo; tibias anteriores con dos espolones, cuerpo robusto 6

- Ojos finamente facetados; antenas generalmente no alcanzan la base de los élitros; surco basal pronotal mal definido a los costados, obsoleto; tibias anteriores con un espolón; cuerpo esbelto 7

6. Élitros sin puntuación gruesa; pronoto más largo que ancho (en promedio 1,19 veces), aproximadamente tan ancho en la base como en el ápice; fémures anteriores más largos que el ancho de la cabeza (en promedio 1,42 veces).....Eurymetomorphon

- Élitros generalmente con puntuación gruesa, a menudo dispuesta en filas (algunos ejemplares de *N. pallidus* sin puntuación); pronoto un poco más largo que ancho (en promedio 1,08 veces), generalmente más ancho en el ápice que en la base (en promedio 1,09 veces); fémures anteriores más cortos o un poco más largos que el ancho de la cabeza (en promedio 1,06 veces)..... *Natalis*
(Foto 63, Cuadernillo 3).

7. Amplitud humeral similar a la de base del pronoto o con amplitud humeral normal y cada élitro con uno o dos dibujos blancos en V con vértice basal; si dibujo en V reducido aparato genital masculino sin garfios laterales en parte apical de lóbulo medio .....*Silviella*
(Fotos 64 y 65, Cuadernillo 3).

- Amplitud humeral siempre mayor que base del pronoto; cada élitro con franja lateral o transversa u oblicua o con variantes de estos diseños, a veces unicoloros, nunca con dibujo en V de vértice basal; lóbulo medio siempre con cuatro garfios en parte apical.....*Eurymetopum*
(Fotos 66 y 67, Cuadernillo 3).

Ubicación taxonómica

Dentro del orden Coleoptera, los Cléridos se clasifican en el suborden Polifaga. A este suborden pertenece el 90% de las especies y familias de coleópteros. Uno de los caracteres estructurales de Polifaga es la ausencia de suturas notopleurales en el protórax; el pleuron de este segmento se oculta totalmente (criptopleuron), lo que determina que la parte ventral del noto (hipómero) se una directamente con el esterno; según esto la sutura del costado del protórax es una sutura notoesternal. Los Polifaga nunca presentan celdilla oblonga en las alas posteriores y sus coxas posteriores corrientemente son móviles y no dividen el primer segmento abdominal.

Dentro de Polifaga, los Cléridos pertenecen a la superfamilia Cleroidea, cuyos miembros tienen generalmente coxas anteriores sobresalientes y cinco segmentos tarsales, a menudo provistos de lóbulos ventrales. Las larvas tienen sólo una seta tarsungular, carecen de mola en la mandíbula y tienen frecuentemente una seta pedunculada en la mala (lóbulo de la maxila). La mayoría de las familias de Cleroidea tienen especies depredadoras, tanto en estado de larvas como adultos, o especies que son depredadoras como larvas y comedores de polen como adultos (Lawrence y Britton, 1991).

Morfología

En cuanto a su forma corporal, los representantes chilenos de la familia Cleridae pueden ser alargados, angostos o más anchos u ovales. En sección transversal el cuerpo es subcilíndrico o algo aplastado. Generalmente, el protórax es más angosto que los élitros y tiene una protuberancia lateral media. La talla varía entre 3 y 20 mm. La coloración presenta con frecuencia tonos pardos, amarillentos o negros, pero en algunas especies hay colores verdes, azules o anaranjados, ocasionalmente intensos y brillantes. Es frecuente la existencia de bandas claras contrastantes con zonas oscuras, las cuales probablemente tienen valor críptico en el sotobosque. La superficie casi siempre presenta pilosidad erecta.

Presentan antenas de largo variable, generalmente con maza terminal de tres segmentos, ocasionalmente aserradas o pectinadas. Mandíbulas tienen un diente apical y otro en la base de éste, sin parte molar definida y con una franja pilosa (penicilo) junto al borde cortante. Palpos labiales, y a veces también los maxilares, tienen último segmento dilatado. Suturas gulares bien separadas, convergentes o paralelas. Pronoto con o sin reborde lateral. Coxas anteriores sobresalientes. Tibias con uno o dos espolones terminales. Tarsos con dos o más segmentos dilatados en el ápice y provistos de lóbulos membranosos ventrales. Fórmula tarsal 5-5-5; a veces primer segmento reducido y más o menos oculto en vista dorsal; cuarto segmento a veces muy pequeño, insertado entre los lóbulos del tercero. Élitros enteros, sólo en *Silviella acutipenne* (Spinola, Foto 64, Cuadernillo 3) son cortos y exponen dos tergos terminales; a menudo con filas de puntos en toda o parte de la superficie. Abdomen con seis ventritos (Crowson, 1964; Gerstmeier, 1998).

Biología y ecología

Los ciclos de vida conocidos de especies chilenas son univoltinos (con una sola generación anual). Se inician en primavera, con las posturas, y pueden terminar a fines del próximo verano o en la primavera siguiente. En el primer caso, los ejemplares pasan el período invernal como adultos (*Eurymetopum semiprasinum*) (Solervicens y Huarapil, 1992) y en el segundo como larvas (*Corinthiscus denticollis, Epiclines gayi, Exochonotus eugeniae*) (Solervicens, 1992a; Solervicens y Ormazábal, 1999; Solervicens, 2000b). Las larvas ocupan tres tipos de hábitats:

- Las larvas de representantes de las subfamilias Clerinae y Enopliinae se desarrollan al interior de madera muerta atacada por insectos xilófagos, actuando como depredadores de larvas de tales insectos. Los grupos de xilófagos presas son principalmente los coleópteros Anóbidos, Bostríquidos, Cerambícidos y Curculiónidos (Solervicens, 1973a; 1992a; 1997; 1998).
- Las larvas de los cléridos de la subfamilia Hidnocerinae, en cambio, deambulan libremente en la superficie de ramas y follaje en busca de presas (Solervicens, 1986).
- Representantes de la subfamilia Korinetinae, específicamente las larvas de especies del género cosmopolita *Necrobia*, se desarrollan en cadáveres de animales donde consumen materia grasa y larvas de otros insectos (Crowson, 1964).

Los adultos, por su parte, se encuentran en los siguientes hábitats:

- En flores: las especies de los géneros *Calendyma*, *Epiclines* y *Solervicensia* (véase Foto 68; Cuadernillo 3) se encuentran sobre una variedad de plantas en flor. El examen del tubo digestivo de ejemplares de *Solervicensia* mostró en algunos casos abundante polen, y en otros casos, polen y restos de insectos. En *Epiclines*, las maxilas son pilosas y alargadas sugiriendo especialización para el consumo de polen y néctar, aunque ello no descarta la captura de presas como en *Solervicensia*.
- En ramas y follaje: la mayoría de las especies se captura en esta situación. Los Hidnocerinos adultos viven sobre ramas y en follaje de diversas plantas, donde buscan su alimento. Los Clerinos y Enopliinos se encuentran en los ramajes secos donde viven sus larvas o en el follaje adyacente.
- En cadáveres: las especies cosmopolitas de *Necrobia* se colectan en animales muertos donde probablemente depredan sobre insectos carroñeros (Gertsmeier, 1998).
- En habitaciones humanas: *Exochonotus varipennis* ha sido encontrado al interior de casas donde, presumiblemente, actúa como depredador de insectos que atacan la madera de muebles, revestimientos o vigas (Solervicens, 1998).

17.1. Diversidad de cléridos del Parque Nacional Nahuelbuta

La fauna de Cléridos no ha sido prospectada de manera sistemática en la zona del Parque Nacional Nahuelbuta (PNN). Los datos que aquí se presentan corresponden a colectas entomológicas esporádicas efectuadas en diversas oportunidades. Si bien dichas colectas han permitido registrar un número importante de especies, seguramente éste no es el definitivo, pues hay otras especies colectadas en localidades vecinas que bien podrían estar representados en el Parque.

Considerando sólo los registros confirmados, la fauna de cléridos del PNN está compuesta por 21 especies pertenecientes a ocho géneros.

Un listado sistemático de los Cléridos del PNN es el siguiente:

Subfamilia Clerinae

Natalis pallidus Solervicens, 1976
Eurymetomorphon inaequalicolle Pic, 1950
Epiclines araucanus Solervicens, 1973
Ctenoclerus lineatus Solervicens, 1997
Chilioclerus mimus Solervicens, 1976

Subfamilia Hydnocerinae

Eurymetopum maculatum Blanchard, 1844
Eurymetopum frigidum (Chevrolat, 1876)
Eurymetopum rudidum (Chevrolat, 1876)

Eurymetopum eburneocinctum (Spinola, 1849)
Eurymetopum brevevittatum (Pic, 1941)
Eurymetopum semirufum (Fairmaire y Germain, 1861)
Eurymetopum modestum (Philippi y Philippi, 1864)
Eurymetopum longulum (Spinola, 1844)
Eurymetopum viride (Philippi y Philippi, 1864)
Eurymetopum obscurum (Philippi y Philippi, 1864)
Eurymetopum iridescens (Pic, 1941)
Eurymetopum parallelum (Fairmaire y Germain,1861)
Silviella nudatum (Spinola, 1849)
Silviella acutipenne (Spinola, 1849)
Silviella pehuen Solervicens, 1987

Subfamilia Enopliinae
Neoptylus nahuelbutenis Solervicens, 1989

Considerando sólo los cléridos chilenos nativos (15 géneros y 55 especies), la fauna del PNN muestra una gran riqueza, ya que comprende el 53,3% de los géneros y el 38,2% de las especies del país. En relación con otras áreas silvestres protegidas en las que se han efectuado prospecciones comparables para estos insectos (Tabla 1), Nahuelbuta presenta la mayor riqueza específica. En cuanto a géneros, la representación es superada sólo por la de la RN río Clarillo y el PN La Campana, de ubicación más septentrional.

Tabla 1. Composición taxonómica de la fauna de Cléridos de cuatro áreas silvestres protegidas de Chile central y sur. Los porcentajes de especies y géneros se establecen en relación con el total de especies y géneros nativos reconocidos para todo Chile.

	Parque Nacional La Campana	Reserva Nacional Rio Clarillo	Parque Nacional Vicente Pérez Rosales	Parque Nacional Nahuelbuta
Subfamilia Clerinae				
Natalis pallidus				+
Natalis impressus			+	
Natalis punctipennis		+		
Natalis laplacei	+	+		
Eurymetomorphon inaequalicolle			+	+
Notocymatodera dimidiata	+	+		
Chilioclerus mimus		+		+
Ctenoclerus lineatus	+			+
Calendyma chilensis	+	+		
Epiclines gayi	+	+		
Epiclines basalis	+	+		
Epiclines araucanus				+
Subfamilia Hydnocerinae				
Silviella nudatum	+		+	+

Continuación Tabla 1

Silviella acutipenne			+	+
Silviella pehuen				+
Eurymetopum maculatum	+	+		+
Eurymetopum prasinum			+	
Eurymetopum semiprasinum		+		
Eurymetopum frigidum	+			+
Eurymetopum rubidum			+	+
Eurymetopum eburneocinctum	+	+	+	+
Eurymetopum proteus			+	
Eurymetopum brevevittatum				+
Eurymetopum semirufum		+	+	+
Eurymetopum bispinosum	+			
Eurymetopum modestum	+	+	+	+
Eurymetopum longulum	+	+		+
Eurymetopum viride			+	+
Eurymetopum inerme	+			
Eurymetopum penai	+			
Eurymetopum obscurum			+	+
Eurymetopum fulvipes			+	
Eurymetopum iridescens			+	+
Eurymetopum parallelum			+	+
Eurymetopum vittulum			+	
Eurymetopum maculipes		+		
Subfamilia Enopliinae				
Corinthiscus denticollis	+	+		
Neopylus nahuelbutensis				+
Exochonotus varipennis		+		
Exochonotus transversalis	+			
Subfamilia Korynetinae				
Solervicensia ovatus	+	+	+	
Subfamilia Tarsosteninae				
Tarsostenus univittatus	+			
Total especies	19	17	17	21
Porcentaje especies	32,7	30,9	30,9	38,2
Total géneros	10	9	5	8
Porcentaje géneros	66,7	60,0	33,3	53,3

17.1.1. *Distribución geográfica*

El análisis de los rangos de distribución de las especies registradas en el PNN (Fig. 2) revela cinco situaciones diferentes:

- Elementos endémicos de Chile central, que tienen su límite meridional en el PNN. Es el caso de *Chilioclerus mimus, Ctenoclerus lineatus, Eurymetopum*

maculatum y *Eurymetopum longulum*. Estas especies viven en zonas de matorral semiárido y bosque esclerófilo.

- Elementos endémicos del PNN: *Epiclines araucanus* y *Neopylus nahuelbutensis*, ambas conocidas por escasos ejemplares colectados solamente en dicha zona.
- Una especie, *Silviella pehuen*, asociada a bosques de *Araucaria araucana*, conocida de localidades en la Cordillera de la Costa y de los Andes en que hay presencia de araucaria.
- Diversas especies con rangos de distribución en áreas ocupadas por el bosque templado lluvioso en Chile austral y en los relictos de este tipo de formación presentes en la Cordillera de la Costa en Chile central, así como en sectores de la vertiente oriental de la cordillera andina. Estas especies, que se mantienen estrictamente en el ámbito de este bosque, son: *Natalis pallidus, Eurymetomorphon inaequalicolle, Eurymetopum rubidum, E. brevevittatum, E. viride, E. obscurum, E. iridescens, E. parallelum* y *Silviella acutipenne*. Algunos de estos elementos son endémicos de Chile y están presentes también en Argentina.
- Especies asociadas al bosque templado lluvioso del sur del país que han extendido su rango en bosques de pantano, bosques esclerófilos o matorrales xerófilos más al norte: *Eurymetopum frigidum, E. eburneocinctum, E. semirufum, E. modestum* y *Silviella nudatum*.

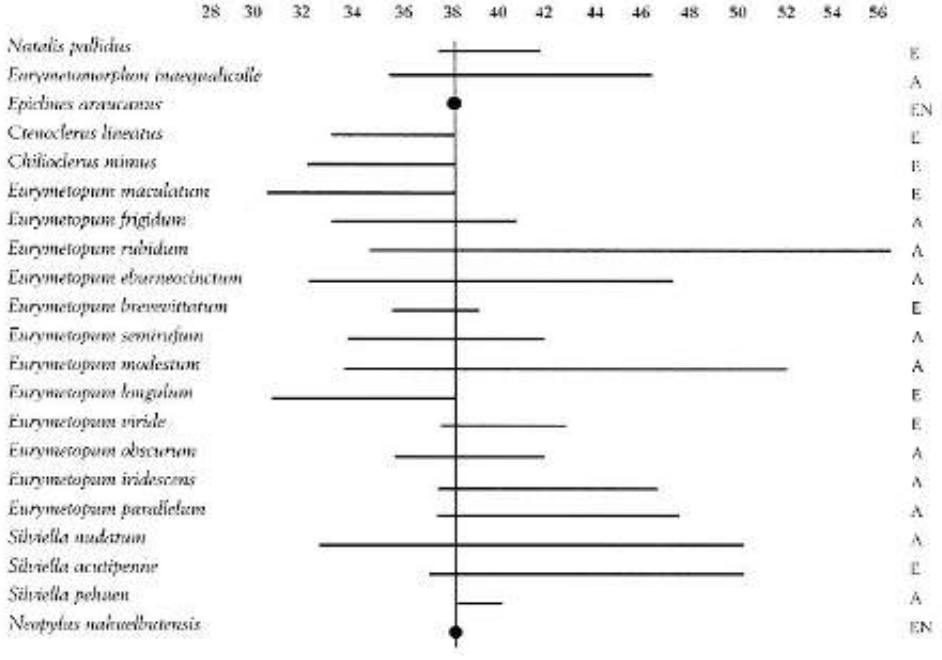


Figura 2. Ámbitos de distribución latitudinal de las especies de cléridos presentes en el Parque Nacional Nahuelbuta. El trazo vertical corresponde a la latitud de este parque. Las letras de la columna a la derecha: A= con distribución en Chile y en ambientes de bosque templado adyacentes en Argentina; E= endémico de Chile; EN= endémico de Nahuelbuta.

Para el género *Eurymetopum*, un análisis de biogeografía vicariante (Solervicens, 1987b) postula que los bosques templado-lluviosos habrían sido el hábitat original de sus especies y que, secundariamente, algunas de ellas se habrían extendido hacia ambientes mésicos o xéricos. Eventualmente, las poblaciones establecidas en estos nuevos hábitats habrían constituido nuevos taxa, como por ejemplo las especies *E. maculatum* y *E. longulum*. En el caso de *E. eburneocinctum*, algunas poblaciones australes conservan su hábitat original, pero de Curicó a Illapel viven en ambientes de matorral o en bosques de pantano. Las poblaciones del norte muestran diferenciación a nivel subespecífico (Solervicens, 1992b). Las poblaciones septentrionales de *E. modestum* habitan matorrales y bosques esclerófilos, experimentando una variación clinal de ciertos caracteres (Solervicens, 1986). Las especies *E. frigidum* y *E. semirufum*, que se distribuyen hacia el norte en los relictos boscosos de *Nothofagus* en Chile central y extienden su rango fuera de este hábitat sólo en la parte más septentrional, no experimentan modificaciones importantes.

Los géneros *Silviella* y *Eurymetomorphon*, para los cuales el bosque templado lluvioso también parece ser el hábitat original, tienen especies que se mantienen en hábitat de bosques templados y otras que se proyectan a ambientes más estacionales de Chile central, sin que manifiesten cambios importantes en sus caracteres. El género *Natalis* está representado en Chile por cinco especies, tres de las cuales se mantienen en los bosques australes y dos viven en los bosques y matorrales de Chile central y Norte Chico.

La presunción de que el bosque templado lluvioso es el ambiente original de estos géneros se basa en la distribución actual de sus especies y en sus nexos filogenéticos, que los vinculan con elementos de la región australiana, como se comentará más adelante. La penetración de elementos propios de los bosques australes en la zona central del país puede ser consecuencia de los cambios climáticos glaciales del Pleistoceno, que significaron fuertes desplazamientos latitudinales de la biota austral. También es posible que representen un fenómeno más antiguo, resultante de las modificaciones climáticas pre-Pleistocénicas que afectaron los bosques del cono sur de América y generaron la Diagonal Árida (véase Villagrán y Armesto, en este volumen). La presencia de una especie de *Natalis*, *N. wagneri*, en la provincia de Santiago del Estero en el norte de Argentina es consistente con este escenario, anterior al levantamiento andino. Será preciso un análisis filogenético y biogeográfico de las especies de *Natalis* para resolver si el taxón argentino se relaciona con elementos chilenos de distribución austral o septentrional.

A diferencia de los géneros anteriores, los representantes de *Ctenoclerus* y *Chilioclerus* sólo se encuentran mayoritariamente en los ambientes de bosque esclerófilo y matorral xerófilo de Chile central y Norte Chico. En el caso de *Ctenoclerus* su distribución se extiende a la parte sur del Norte Grande, en la zona del desierto florido, este parece ser su ambiente original. Su presencia en Nahuelbuta representa una débil intromisión de elementos septentrionales en el bosque templado lluvioso.

El género *Epiclines* tiene una distribución similar a la de los dos géneros precedentes, pero el sentido de su dispersión parece haber sido de sur a norte.

Aunque no existe un análisis filogenético de sus especies, los estudios taxonómicos (Solervicens, 1973b) permiten postular a *Epiclines araucanus*, endémico de Nahuelbuta, como la especie más primitiva, en tanto que la más derivada se encuentra en la provincia de Huasco (III Región). Nahuelbuta, un área de refugio de la biota durante las glaciaciones, sería el remanente de la antigua área de distribución del género, a partir de la cual se habría producido la dispersión y diferenciación de sus especies septentrionales.

El otro caso de endemismo, *Neopylus nahuelbutensis*, se discute en el Recuadro 2. Sin embargo, es preciso señalar aquí en forma resumida que su presencia en PNN representaría un remanente de una especie diferenciada en la parte norte del bosque templado lluvioso, pero relacionada con elementos de distribución septentrional.

Tanto para *Epiclines araucanus* como para *Neopylus nahuelbutensis* la Cordillera de la Costa en Nahuelbuta habría posibilitado la persistencia de antiguas poblaciones revelando la importancia de esta área en la conservación de la biota más ancestral de Chile.

17.1.2. *Origen biogeográfico de las especies*

El conocimiento de las regiones de origen de los cléridos de Nahuelbuta, así como de los de Chile en general, revela la existencia de elementos tropicales y templados, los que han tenido, sin duda, una larga historia evolutiva durante el Cenozoico.

Estudios taxonómicos y filogenéticos han puesto en evidencia la relación de los géneros *Epiclines, Natalis, Eurymetomorphon, Eurymetopum* y *Silviella* con géneros de la región australiana. Las especies de *Natalis*, distribuidas en el cono sur de Sudamérica, tienen parientes próximos en la región australiana, para los cuales se creó el género *Eunatalis* (Schenkling, 1909). Este género, recientemente ha sido sinonimizado con *Natalis* (Kolibác, 1998), situación discutible pero que revela la alta afinidad entre los taxa. La estrecha relación de parentesco entre *Eurymetomorphon* y *Natalis* permite plantear un origen biogeográfico similar para este género.

Los *Eurymetopum* integran un grupo monofilético de géneros australes que comparten, entre otros caracteres, una organización especial del aparato genital del macho. Estos géneros son: *Lemidia*, distribuido en Australia, Tasmania y Nueva Zelandia, *Paupris* y *Parmius* de Nueva Zelandia, *Isolemidia* de Sudamérica tropical y *Eurymetopum* de Sudamérica templada. Esta notable disyunción sólo es posible atribuirla al antiguo aislamiento de biotas ancestrales del sur del Gondwana, como consecuencia de la deriva continental y la posterior glaciación antártica. Las poblaciones sudamericanas, a su vez, habrían sido segregadas por el incremento de aridez que culminó en el establecimiento de la Diagonal Árida de Sudamérica, aislando los bosques templados chileno-argentinos de otras formaciones forestales del continente.

Aparentemente *Silviella* habría experimentado la misma historia. Este género fue definido a base de especies previamente incluidas en *Eurymetopum*,

que estaban confundidas entre los representantes de este taxón por su aspecto similar, pero que difieren notamente en la organización del aparato genital. De acuerdo a estudios del autor, al interior de *Lemidia* e *Isolemidia* habría también elementos afines a *Silviella*. Esto permite postular otro grupo monofilético con la misma distribución austral a que pertenece *Eurymetopum*.

El origen austral de *Epiclines* se basa sólo en su parecido con *Eleale* de la región australiana (Chevrolat, 1876). La distribución actual de *Epiclines* en el matorral de Chile central y Norte Chico no parece ajustarse a un origen austral. Es probable, sin embargo, que estas especies, que se alimentan en las flores, hayan vivido en zonas marginales del bosque, facilitando su paso a formaciones arbustivas en Chile central. Esta situación se manifiesta actualmente en *E. araucanus*, especie calificada como la más primitiva del género, cuya distribución está restringida a Nahuelbuta.

Aunque no se cuenta con estudios filogenéticos, los géneros *Chilioclerus* y *Ctenoclerus* presentan rasgos estructurales que los relacionan; ambos comparten una organización similar de palpos, antenas y ojos. Estos mismos atributos permiten vincularlos con los representantes del género *Axina* de distribución en América tropical. El límite septentrional de *Ctenoclerus*, ubicado al norte de Caldera, en la zona del desierto, sugiere también nexos tropicales cálidos. Estos antecedentes permiten plantear un origen tropical para estos géneros. Finalmente, respecto a *Neoptylus*, como se ha señalado, debe reconocerse su ascendencia tropical (ver Recuadro 5).

17.1.3. *Convergencia faunística*

Un análisis de similitud (según Jaccard) de la composición de la fauna de cléridos de cuatro áreas protegidas de Chile centro-sur (Tabla 1) revela dos agrupaciones: una que reúne las áreas protegidas de distribución austral, PN Vicente Pérez Rosales-PNN y otra que asocia las de distribución septentrional, Reserva Nacional (RN) río Clarillo-PN La Campana. Los vínculos al interior de cada grupo son de 40 y 44% de similitud respectivamente, en tanto que ambos grupos se conectan solamente con 16% de similitud (Fig. 3).

Los vínculos entre las áreas protegidas australes se establecen fundamentalmente por especies de *Eurymetopum* y *Silviella*, hidnocerinos para los cuales se ha reconocido un origen australasiano.

En las relaciones entre las áreas protegidas de distribución septentrional participan sólo unas pocas especies de hidnocerinos y un número mayor de clerinos y enopliinos propios de Chile central. Estos taxa son una mezcla de elementos australes (especies de *Eurymetopum*, *Calendyma*, *Epiclines* y *Natalis*) y septentrionales (*Notocymatodera* y *Corinthiscus*).

Los nexos entre las áreas protegidas del norte y del sur se establecen por especies australes de amplia distribución (*Silviella nudatum*, *Eurymetopum eburneocinctum*, *E. modestum*, *E. semirufum*), por especies australes diferenciadas en Chile central (*Eurymetopum maculatum*, *E. longulum*) y especies septentrionales que ingresan débilmente en los bosques de Nahuelbuta (*Ctenoclerus lineatus*, *Chilioclerus mimus*).

De acuerdo a los planteamientos de la panbiogeografía (Morrone y Crisci, 1992), la superposición de las distribuciones de las especies de origen tropical marcan un trazo generalizado orientado de norte a sur y las de origen templado, por su parte, generan un trazo generalizado que se orienta de sur a norte. Estos trazos, que representarían biotas ancestrales, se unen en Chile central creando un nodo o área de contacto de biotas de distinto origen. El PN Nahuelbuta es parte marginal de este nodo; la mezcla de elementos de distinto origen y la presencia de endemismos confiere a este parque notable importancia biogeográfica.

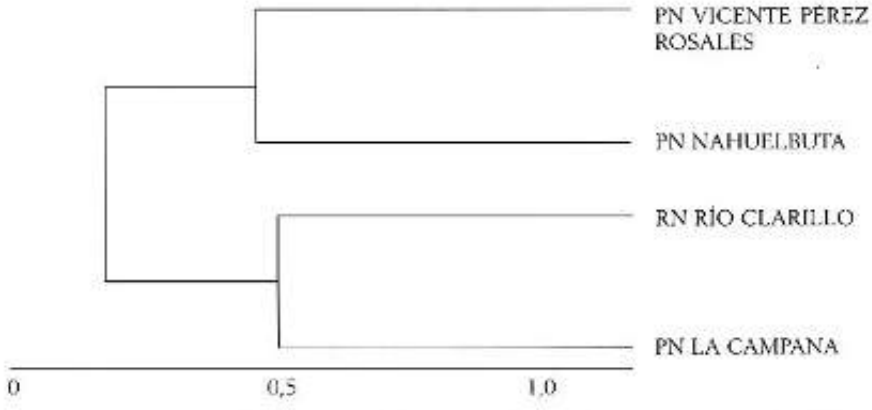


Figura 3. Dendrograma de similitud taxonómica (según Jaccard) de la fauna de Cléridos entre cuatro áreas silvestres protegidas, localizadas en Chile central y sur (Tabla 1).

Descripción complementaria y nuevas relaciones filogenéticas de *Neopylus nahuelbutensis* Solervicens, 1989 (Coleptera: Cleridae: Enopliinae)

Description and new phylogenetic relations of Neopylus nahuelbutensis *Solervicens, 1989 (Coleoptera: Cleridae: Enopliinae)*

JAIME SOLERVICENS

Abstract

A new description of Neopylus nahuelbutensis *(Coleoptera), endemic to Nahuelbuta Range in south-central Chile is made. Clear resemblances are recognized between* Neopylus *and the genus* Exochonotus, *which is distributed chiefly in the Atacama desert and mediterranean region of Chile. Consequently,* Neopylus *should be considered a Neotropical element present in the cold temperate forest of southern Chile.*

En 1989, Solervicens estableció un nuevo género de coleóptero chileno, el género *Neopylus*, sobre la base de un ejemplar proveniente de la Cordillera de Nahuelbuta, localidad que motiva la denominación *nahuelbutensis* para la especie. Reconocido como un Enopliinae, su aspecto externo y tamaño permitieron diferenciarlo netamente de cualquier otro representante de la subfamilia en Chile. Su particularidad motivó al autor a describir el género y la especie a pesar de su baja representación (Foto 60, Cuadernillo 3).

Por tratarse de un solo ejemplar no se efectuó disección de su estructura genital, reconociéndose tentativamente como hembra. Las afinidades del nuevo género se establecieron con *Pylus* de la región australiana, indicándose al mismo tiempo un listado de sus caracteres diferenciales. Esta afinidad con *Pylus* se basó en la forma general, la talla y organización de mandíbulas, palpos, tarsos y esternos. Uno de los caracteres más relevantes, comunes a ambos taxa, fue la forma del protórax con protuberancia lateral sobre el reborde lateral.

El nombre genérico *Neopylus* hace alusión a dicha afinidad y a su distribución en la región neotropical. Sus relaciones con el género australiano sugirieron un origen subantártico para la especie, hasta ahora endémica de Nahuelbuta, apoyando la idea de refugio en la zona durante los períodos glaciales del Cuaternario (Villagrán y Armesto, en este volumen). La posibilidad de estudiar otro ejemplar, gracias a la gentileza del señor Tomás Cerkálovic, permitió completar la descripción original, particularmente con el análisis de su genitalia masculina, y proponer nuevas relaciones filogenéticas para el género.

La descripción de alas, esternos abdominales y genitalia del macho sigue la nomenclatura aplicada por Lawrence y Britton (1991). Respecto a alas, estos autores se basan en el esquema general de venación de Kukalová-Peck (1983).

Neopylus nahuelbutensis

Descripción

Alas metatorácicas (Fig. 1): Vena costa (C) presente en primer tercio del ala, unida en la base con la subcosta (Sc) se separa luego como débil esclerificación marginal. Subcosta confluye con la radial en el quinto basal. Tramo central de radial anterior (RA) con esclerosamiento posterior débil. Celda radial oblonga. Radial posterior prolongada hacia la base un poco más allá de r-r. Placa pigmentada entre radial anterior y radial posterior extendida a ambos lados de vena transversa r-r. Área triangular bien esclerosada en ángulo distal de celda radial; bajo ella una placa pigmentada más pequeña; desde estas placas se extiende línea pigmentada radial. Dos ramas de mediana posterior (MP) más débiles y conectadas con cubital anterior (CuA). Cubital anterior dividida para formar celda anal (CA). Anal anterior (AA) levemente divergente de celda anal; anal posterior (AP) con esclerificación débil lateral a la base.

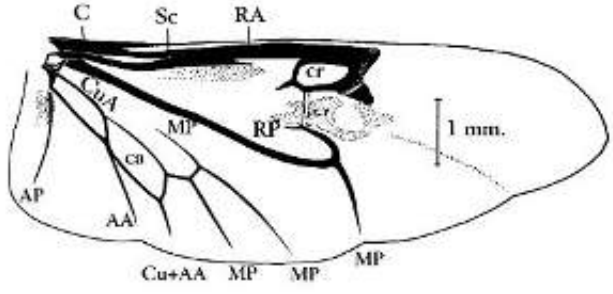


Figura 1. Alas metamórficas

Abdomen. Con 6 ventritos, el último poco visible; ventritos 1-5 con una mancha lateral redondeada, blanquecina, a cada lado. Quinto ventrito con borde posterior levemente convexo. Sexto ventrito (Fig. 2f) simple, con borde posterior ligeramente cóncavo. Último tergo (Fig. 2e) con borde posterior redondeado.

Genitalia. Tegmen (Fig. 2a, b) tubular. Apodema corto, plano, en sentido dorsoventral. Superficie ventral homogéneamente esclerosada, interrrumpida sólo por la proyección linear del apodema. Superficie dorsal ampliamente abierta en la mitad basal y con las paredes contactadas en la línea media distal, detrás de los parámeros. Parámeros simples, aguzados, dejan entre ellos amplia escotadura en V.

Lóbulo medio (Fig. 2c, d) largo. Apodemas relativamente largos, ligeramente curvados. Ápice bien esclerosado, triangular, con punta redondeada; base del triángulo con una proyección redondeada central. Costados bien esclerosados, cada uno provisto de una banda central más fuerte que se continúa con el triángulo apical y disminuye gradualmente de grosor hacia el apodema; desde

esta banda sus paredes se ensanchan hacia ambos lados formando láminas que se curvan mesalmente. Por su amplitud las láminas laterales se sobreponen en la línea media, la izquierda sobre la derecha, tanto por ventral como por dorsal.

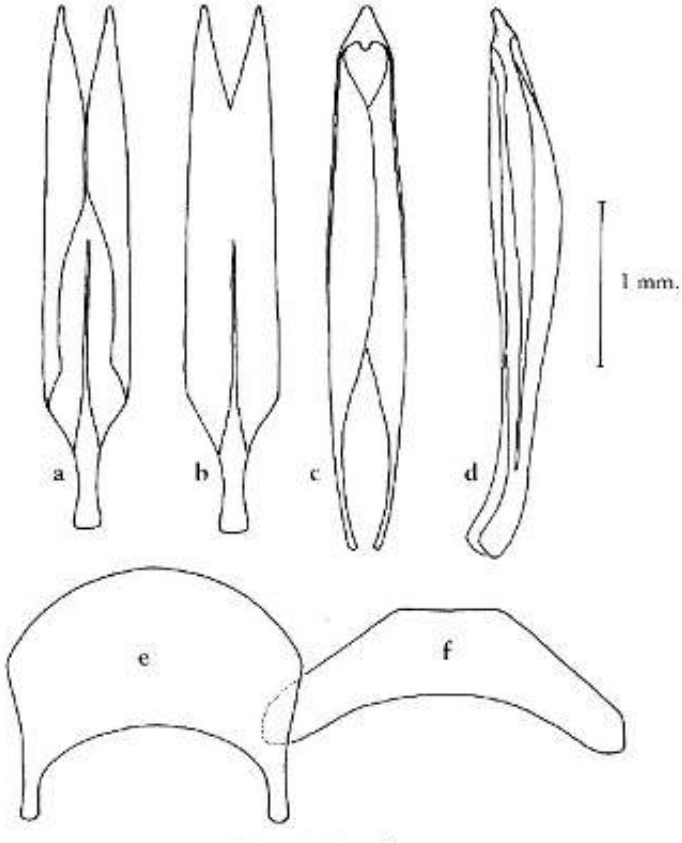


Figura 2. Genitalia

Comentario: Rasgos especiales de las alas metatorácicas de esta especie son la presencia de vena costa en el tercio basal del ala, la prolongación basal de la radial posterior más allá de r-r y la celda anal cerrada. Los dos últimos caracteres se observan también en *Eurymetomorphon* (Solervicens, 1991) y *Notocymatodera* (Solervicens, 1996) aunque en este último la celda anal está incompletamente cerrada. Como *Eurymetomorphon* y *Notocymatodera* pertenecen a la subfamilia *Clerinae* y *Neopylus* es un Enopliinae, estas estructuras del ala corresponden probablemente a caracteres primitivos conservados en los tres géneros.

La presencia de vena costa unida a la subcosta en la base ha sido señalada por Kolibác (1989) para representantes de cuatro subfamilias de Cleridae. El gran desarrollo de la costa no había sido observado en otros cléridos

chilenos (Solervicens, 1986; 1987a; 1991; 1996; 1997; 1998; 2000a), en los cuales se manifiestan tendencias a su reducción, por lo que probablemente también constituya un carácter primitivo.

Al confrontar la organización del aparato genital masculino de *Neopylus nahuelbutensis* con la de *Pylus fatuus*, especie tipo de este género, se observan grandes diferencias que descartan alguna relación filogenética directa entre ambos taxa. El tegmen de *Pylus* tiene un apodema fino, un poco más largo que el cuerpo del mismo, prolongado en la parte ventral en una placa ancha. Sus costados presentan dos bandas esclerosadas entre el ápice de parámeros y base del apodema y tanto la parte dorsal como la ventral están cerradas por débil esclerificación. Por otra parte, el lóbulo medio de *Pylus* es angosto, con largos y finos apodemas. Tiene dos bandas laterales esclerosadas en toda su longitud, marginadas por zonas membranosas angostas; el ápice, agudo, resulta de la confluencia de las bandas esclerosadas laterales y no presenta otra forma de esclerificación terminal.

La estructura del aparato genital masculino de *Neopylus* manifiesta, en cambio, vínculos con la del género *Exochonotus* Barr (Solervicens, 1998). *Exochonotus* y *Neopylus* comparten especialmente la estructura del lóbulo medio en cuanto a: triángulo apical esclerosado, protuberancia redondeada en el lado basal del triángulo apical, y costados ensanchados como láminas que se inclinan mesalmente, las que en el caso de *Neopylus* se sobreponen entre sí. Respecto al tegmen se relacionan por: apodema notoriamente más corto que el cuerpo del tegmen, proyección ventral del apodema angosta, y presencia de abertura dorsal. Ambos géneros tienen además conformación similar de las antenas, palpos maxilares y labiales y pronoto.

Reconocido el parentesco de *Neopylus* con *Exochonotus* y considerando la distribución mayoritaria de este último en la zona desértica y central de Chile, se puede postular un origen tropical para estos géneros, descartando la idea de origen austral propuesta inicialmente para el primero. De este modo, *Neopylus* sería un elemento tropical de la biota chilena, diferenciado en la parte sur del territorio a principios del Terciario, bajo condiciones más cálidas, que posteriormente se habría adaptado a las condiciones del bosque templado lluvioso. Su distribución restringida en la cordillera de Nahuelbuta parece ser el resultado de la retracción del bosque hacia sectores costeros que actuaron como refugio de la biota durante los períodos glaciales, como se había señalado originalmente.

18. Patrones de diversidad de Chrysomelidae (Insecta-Coleoptera) en la Cordillera de la Costa de Chile central y sur

Diversity patterns of Chrysomelidae (Insecta-Coleoptera) in the Coastal Range of central and southern Chile

VIVIANE JEREZ

Abstract

In this work we present an inventory of the diversity of Chrysomelidae (leaf beetles) in the area comprised between La Campana (32° S) and Nahuelbuta (38° S) National Parks. The distribution patterns of the species were analyzed through historical biogeography methods. A parsimony analysis of endemicity identified two areas characterized by different insect assemblages: i) from 32° to 34° S and ii) from 37° S to 38° S. These areas coincide with previously defined bio-geographic regions, based on floristic and faunistic analyses, i.e., central Chile (including two biogeographic sub-units) and the Valdivian Rainforest. The distribution patterns of leaf beetles are consistent with the patterns of the flora and other faunistic elements, and are interpreted as a consequence of climatic changes occurred in the area during the Quaternary period. Finally, the presence of local endemisms in La Campana National Park is noted.

Introducción

Chile es internacionalmente reconocido por el excepcional endemismo de su biota, producto del aislamiento geográfico, heterogeneidad geomorfológica y grandes cambios climáticos ocurridos desde el Terciario. Estas condiciones afectaron la distribución de las especies y facilitaron la formación de endemismos en numerosos géneros y especies de plantas y animales (Solervicens, 1995; Stuessy y Taylor, 1995; Villagrán y Armesto, en este volumen). Entre los organismos que muestran un grado de endemismo especialmente alto, destacan los Coleópteros, con 66% del total de especies descritas para el país (Elgueta, 1995).

Chrysomelidae es una de las familias de Coleópteros más abundante y diversificada a nivel mundial (Jolivet, 1988). De hábitos fitófagos, estos insectos muestran distintos grados de especialización con sus plantas hospederas (Centella *et al.*, 2003), por lo cual constituyen un buen sustrato para estudiar los procesos ecológicos y evolutivos que determinan asociaciones interespecíficas (véase Solervicens, en este volumen). En estos insectos, la alimentación de adultos y larvas, junto a los procesos de cópula y oviposición, transcurren, por lo general, en una misma planta hospedera, lo que trae como consecuencia que estos insectos presenten bajos grados de vagilidad, un carácter que determina

una dispersión muy limitada (Jerez, 1996a). En Chile, los Crisomélidos están representados por 37 géneros distribuidos mayoritariamente en el matorral de Chile central y en el bosque templado Valdiviano. Algunos de sus géneros como *Procalus* y *Dictyneis* están muy diversificados, cada uno con nueve especies descritas. La mayoría de estos taxa presentan estrechos rangos distribucionales y endemismos locales, aunque presentan parentesco con taxa neotropicales y subantárticos (Jerez, 1991; 1999a).

La Cordillera de la Costa (CC) presenta, en general, un alto endemismo en su flora y fauna, en particular la cordillera de Nahuelbuta, situación que refleja la ubicación de posibles refugios glaciales durante el Pleistoceno, a partir de los cuales se habría producido la recolonización postglacial de la biota en la Depresión Intermedia y la zona andina (Villagrán y Armesto, en este volumen; Armesto *et al.*, 1996d). En el caso de los insectos, Roig-Juñent y Flores (2001) aplicando métodos de la biogeografía cladística, determinaron que la CC constituye *per se* un área de endemismo para 7 géneros y 11 especies de Carabidae y 6 géneros y 12 especies de Tenebrionidae. Solervicens (2002[1]; y en este volumen) también ha señalado la importancia de la cordillera de Nahuelbuta como una zona de convergencia faunística entre la entomofauna de origen tropical y templado, además de la presencia de algunas especies endémicas de Cléridos.

El Parque Nacional La Campana (32° 55'S), con los cerros El Roble (2.222 m) y La Campana (1.890 m), Altos de Cantillana (2.281 m), y el Parque Nacional Nahuelbuta (37° 45' S), ubicado en la cordillera que lleva el mismo nombre, con los cerros Altos de Nahuelbuta (1.472 m) y Pichinahuel (1.448 m), representan las mayores alturas de la CC en Chile central (Mardones, en este volumen). En las alturas más septentrionales se encuentran bosques relictuales de *Nothofagus obliqua*, vegetación de tipo esclerófila en los faldeos y Mirtáceas en laderas más húmedas (Sáiz *et al.*, 1989; San Martín *et al.*, 1988a).

En toda el área comprendida entre La Campana y Nahuelbuta ocurrieron avances del bosque templado desde Nahuelbuta hacia el norte en períodos glaciales y recolonizaciones en períodos interglaciales. Por otra parte, como producto de la aridización del ambiente, la vegetación esclerófila y el matorral también experimentaron avances hacia el sur, principalmente a lo largo de la Diagonal Árida que cruza actualmente el continente, alcanzando su actual distribución durante el Holoceno (Villagrán e Hinojosa, 1997; Villagrán, 2001; Villagrán y Armesto, en este volumen). Sin embargo, según Armesto *et al.* (1996), a partir del Holoceno y especialmente en los últimos siglos, la colonización humana ha alterado la composición y extensión de los bosques costeros. Por ello, es dable suponer que en el caso de los insectos asociados a la vegetación costera la información de que disponemos acerca de su composición taxonómica y riqueza específica en la CC, sea un pálido reflejo de lo que existió antes de la colonización

[1] Solervicens J. (2002). Composición de la fauna de Cléridos (Coleoptera) del Parque Nacional Nahuelbuta y su relación con áreas silvestres protegidas de Chile central y sur. Resúmenes XXIV Congreso Nacional de Entomología: 12, Temuco.

humana. Los objetivos de este trabajo son, por lo tanto: 1) realizar un catastro de los taxa de Crisomélidos presentes en la CC, en el área ubicada entre los Parques Nacionales La Campana y Nahuelbuta (32-38° S), y 2) analizar los patrones distribucionales de las especies en relación a la historia biogeográfica del área. Se espera que debido a su estrecha relación con la vegetación nativa, los Crisomélidos muestren patrones distribucionales concordantes con otros elementos faunísticos de la región y con la historia biogeográfica de la flora.

Caracterización y clasificación de la familia Chrysomelidae

Morfológicamente, los Crisomélidos se reconocen porque presentan el cuerpo con colores vistosos y generalmente brillantes. En Chile, sin embargo, estos insectos son de pequeño tamaño (en general no superior a 6 mm) y la mayoría de sus representantes tienen colores oscuros y poco brillantes. El cuerpo es convexo y, dependiendo de las subfamilias, tiene forma alargada u ovalada. La cabeza prognata presenta mandíbulas fuertemente esclerificadas (endurecidas), con dientes y/o procesos molares que presentan distinto grado de desarrollo en machos y hembras. Las antenas de 11 segmentos en general están más desarrolladas en los machos. Los élitros tienen distintos grados de esclerificación y existen diferencias al nivel de subfamilias y géneros. Éstos pueden ser glabros o con pilosidad corta, densa o irregularmente esparcida; el disco puede ser liso o con granulaciones que siguen un patrón regular o irregular de líneas longitudinales. Las alas metatorácicas son membranosas, con venación que varía según las subfamilias y géneros. El vuelo es un carácter variable, ya que en general estos insectos tienden a ser poco vágiles; sin embargo en Chile existen algunos taxa ápteros como *Dictyneis*, *Jolivetia* y *Pataya*. En representantes de la subfamilia Alticinae, las patas adaptadas para caminar, presentan los fémures del tercer par de patas dilatados en cuyo interior se encuentra un apodema metafemoral que les confiere a los individuos la propiedad de saltar. Los tarsos llevan pilosidad densa en la cara inferior, que a microscopia electrónica se presenta espatulada o simple con microvellosidades. Las uñas pueden ser bífidas o apendiculadas y muchas veces constituye un carácter de diagnóstico sexual. Internamente, el aparato reproductor está conformado en los machos por 1 ó 2 testículos, 1 vaso deferente y un órgano copulador. En las hembras, el aparato reproductor tiene distintos grados de desarrollo destacando la cápsula de la espermateca, muy quitinizada y que tiene valor como carácter diagnóstico a nivel genérico y específico.

Relación con plantas hospederas

Los Crisomélidos, ya sea como adultos o como larvas, son fitófagos con una alimentación variable que incluye hojas, brotes o yemas foliares, polen, flores y también raíces (Jolivet y Hawkeswood, 1995). En Chile, los taxa son mayoritariamente defoliadores en el estado adulto y/o larvario, causando distintos

grados de daño en la superficie foliar. Algunas especies han llegado a ser consideradas plagas en silvicultura, como es el caso de *Hornius grandis*, especie endémica del bosque templado, responsable de defoliaciones en *Nothofagus obliqua*. En relación a sus preferencias tróficas, los Crisomélidos pueden estar especializados en un grupo restringido de plantas hospederas, ya sea a nivel genérico o de familia; es el caso de *Hornius* asociado a especies del género *Nothofagus* (Jerez, 1996a), *Procalus* a la familia Anacardiaceae (Grez, 1988; Poiani y Fuentes, 1985; Jerez, 1999a y b) y *Stenomela* a la familia Myrtaceae (Jerez, 1996a). Sin embargo también existen géneros de insectos que presentan un amplio espectro de plantas hospederas (considerados por lo tanto generalistas) como es el caso de *Dictyneis* y *Psathyrocerus*, asociados a vegetación esclerófila e higrófila, respectivamente (Jerez, 1996a; Centella *et al.*, 2003).

Ciclos de vida

Los ciclos e historias de vida de los Crisomélidos, en general, son notables por su extrema plasticidad, lo que se refleja en su gran heterogeneidad intra e interespecífica. En Chile, todas las especies para las que se conoce parte o todo su ciclo de vida son univoltinas, es decir presentan una sola generación al año, pero con dos tipos de estrategias reproductivas:

1) Reproducción en primavera-verano. En este caso, la oviposición, eclosión, desarrollo larvario y pupación ocurren en primavera y parte del verano, finalizando con la emergencia de adultos, que a su vez pasan por un periodo de diapausa (descanso) reproductiva hasta la primavera siguiente. Este ciclo ocurre en la mayoría de las especies de Crisomélidos de Chile. Por ejemplo, los adultos de *Lysathia atrocyanea* (Foto 69, Cuadernillo 3), especie asociada a *Fuchsia magellanica*, comienzan el período de cópula y oviposición a inicios de septiembre y la eclosión de larvas ocurre 10 a 12 días después. El ciclo termina a fines de la primavera, previo período de pupación, con adultos que permanecen en diapausa reproductiva, protegidos bajo cortezas, hasta la primavera siguiente (Jerez, 1988).

2) Reproducción en otoño-invierno. Se caracteriza por la emergencia de adultos a principios de otoño, oviposición, eclosión de larvas y desarrollo larvario entre otoño e invierno y un período de diapausa prepupal que ocurre, por lo general, protegida al interior de un geoico (celda de tierra construida por la larva de *Procalus*) y que abarca la primavera, verano y parte del otoño siguiente. Es el caso de los ciclos de vida descritos para especies del género *Procalus*, asociadas principalmente a *Schinus latifolius* (Jerez, 1999a). Una variante es el ciclo de vida que presenta *Hornius grandis*, cuyo período de oviposición ocurre en otoño sobre las yemas foliares de *Nothofagus obliqua*. La eclosión y desarrollo de las larvas de *H. grandis* está sincronizado fenológicamente con el inicio del período de crecimiento foliar del roble, a inicios de la primavera;

en este caso los adultos emergen a comienzos del otoño, previo un período de pupación en el suelo (Jerez, 1996a).

En los insectos existe una división funcional de los ciclos de vida en fases activas y fases de latencia o diapausa, como respuesta a variaciones ambientales de tipo estacional. La diapausa, considerada como una consecuencia de cambios en la actividad de células neurosecretoras del cerebro, que controlan los procesos de crecimiento y metamorfosis del insecto, juega un importante papel en la coordinación de su fenología, con cambios estacionales, como variaciones en el fotoperíodo y la temperatura (Cox, 1994).

En los insectos que habitan zonas con variaciones climáticas muy marcadas, como ocurre en las cumbres de la cordillera de Nahuelbuta, es factible encontrar períodos de diapausa en todos los estados de desarrollo. Este proceso permite por una parte la sobrevivencia de los individuos frente a condiciones desfavorables (temperaturas invernales muy bajas, presencia de nieve) y también una sincronización del desarrollo dentro de la población, obteniendo una emergencia más o menos uniforme de los adultos en un determinado período. En cambio, la diapausa que aparece en un estado fijo del desarrollo está determinada genéticamente y es independiente de factores externos. En este caso, su finalización está regulada por cambios drásticos de algún factor ambiental, ya sea el fotoperíodo o la humedad. Por ejemplo *Procalus silvai* (Foto 70, Cuadernillo 3) es una especie descrita en el Parque Nacional Nahuelbuta, asociada a *Schinus patagonicus* (Jerez, 1995), presentando algunas poblaciones en zonas preandinas y Depresión Intermedia. En esta especie el ciclo de vida varía según las condiciones climáticas, ya que en Nahuelbuta y sectores altos de la cordillera de los Andes, como es el caso de Altos de Vilches, el período reproductivo ocurre en primavera. Sin embargo, en la Depresión Intermedia el ciclo reproductivo transcurre en otoño e invierno, semejante a lo que ocurre con *Procalus viridis*. En ambas situaciones la larva pasa por un período prepupal obligado, al interior de un geoico, pero la pupación y emergencia del estado adulto estaría condicionada por factores climáticos (Jerez, 1999a).

18.1. Diversidad faunística

La fauna de Crisomélidos de Chile está representada por ocho subfamilias: Clytrinae, Cryptocephalinae, Chlamisinae, Lamprosomatinae, Alticinae, Chrysomelinae, Eumolpinae y Spilopyrinae, distribuidas en 37 géneros y 115 especies (Seeno y Wilcox, 1982; Jerez 1996b). Esta fauna es mayoritariamente endémica e incluye taxa de afinidad subtropical y subantártica. Existe además una serie de géneros que presentan caracteres primitivos asociados a distribuciones gondwánicas en los continentes australes. Es el caso de Spilopyrinae, una subfamilia creada recientemente por Reid (2000) en la cual se incluyen los géneros chilenos *Hornius* y *Stenomela*, cuyos estados preimaginales fueron descritos por Jerez (1995, 1996a). Ambos géneros presentan fuertes nexos filogenéticos con entomofauna de Australia, Nueva Caledonia, y Nueva Guinea, por

lo que sus orígenes serían anteriores a la fragmentación de Gondwana (Reid, 2000). Otros géneros presentan vínculos subtropicales, como es el caso de *Procalus*, género endémico de la región mediterránea de Chile y cuyas especies están asociadas a vegetación esclerófila de la familia Anacardiaceae (Jerez e Ibarra-Vidal, 1992; Jerez, 1999b). Finalmente, existen varios géneros monotípicos, distribuidos exclusivamente en el extremo sur de Chile, asociados al bosque templado. Es el caso de *Docemina crassipes* y *Aulonodera darwini*, especies descritas a partir de material recolectado por Charles Darwin en Chiloé. Otro caso es el de *Arauconomela wellingtonensis*, especie considerada como un taxón primitivo dentro de los Chrysomelinae sudamericanos y que presenta fuertes nexos con la entomofauna australiana. Finalmente, podemos citar a *Protosilapha holdgatei*, especie descrita para el bosque de *Nothofagus* de Chiloé.

18.1.1. *Comparación entre La Campana y Nahuelbuta*

La diversidad entomológica de un área es un parámetro complejo, debido a que refleja procesos históricos, geográficos y ecológicos. En el caso particular de los Crisomélidos asociados a la vegetación esclerófila y al bosque templado de Chile, la información taxonómica, relaciones evolutivas y antecedentes sobre su origen es escasa y heterogénea.

La CC entre La Campana y la cordillera de Nahuelbuta no es particularmente rica en especies de Crisomélidos, ya que hasta la fecha se han registrado en estas dos localidades sólo 20 géneros y 44 especies. Esta diversidad obtenida a partir de material de colección del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación y literatura especializada, representa alrededor de 55% de las especies y 38% de los géneros descritos para Chile, respectivamente. Sin embargo, existen especies que presentan un alto grado de endemismo, como es el caso de *Dictyneis campanensis* descrita sólo en el cerro La Campana (Jerez, 1991). En la actualidad se encuentran también en esta área un buen número de géneros introducidos (exóticos) como son *Chrysolina*, *Systena*, *Xantogalleruca*, *Epithrix* y otros.

Se han registrado 24 especies de Crisomélidos en La Campana y 25 en Nahuelbuta, pero ambos sectores comparten sólo 6 especies, lo que representa 12% del total. Estas especies son *Grammicopterus flavescens*, *Kuschelina decorata*, *Procalus mutans*, *Chelymorpha varians*, *Dachrys succincta* y *Dictyneis conspurcatus* (Tabla 1).

Dado que en las laderas y partes bajas de la CC entre el Parque Nacional La Campana y la cordillera de Nahuelbuta se encuentra principalmente vegetación de tipo esclerófila, característica de la zona mediterránea de Chile, y que en sectores de quebradas existe vegetación higrófila, y bosques de pantano, la fauna de Crisomélidos se encuentra asociada a estos tipos de vegetación. Sólo en sectores de mayor altura, donde se encuentran formaciones de roble, se puede encontrar fauna más restringida en su distribución, como es el caso de *Grammicopterus nigricollis* en el cerro La Campana, *Dictyneis parvus* en los cerros El Roble, La Campana y Altos de Cantillana y *Ambrotodes chilensis*, asociado a coihues (*N. dombeyi*) en Nahuelbuta.

Tabla 1. Diversidad de Crisomélidos presentes entre los Parques Nacionales La Campana y Nahuelbuta, en la Cordillera de la Costa, Chile central.

Sub Familia	La Campana	Nahuelbuta
Alticinae		
Grammicopterus flavescens	+	+
Grammicopterus nigricollis	+	
Kuschelina decorata	+	+
Procalus artigasi	+	
Procalus lenzi	+	
Procalus malaisei	+	
Procalus mutans	+	+
Procalus ortizi	+	
Procalus reduplicatus		+
Procalus silvai		+
Procalus viridis	+	
Cassidinae		
Chelymorpha varians	+	+
Chrysomelinae		
Ioliwetia obscura	+	
Phaedon cyanopterum	+	
Plagiodera erythroptera	+	+
Strichosa eburata		+
Clytrinae		
Dachrys succincta	+	+
Temnodachrys gayi	+	
Creyptocephalinae		
Ambrotodes chilensis		+
Mastacanthus suturalis		+
Mylassa chachalloi		+
Mylassa crassicollis		+
Mylassa discariana		+
Mylassa obliquata		+
Mylassa rubronotata	+	
Mylassa socia	+	
Mylassa pectinicornis		+
Eumolpinae		
Dictyneis quadridentatus	+	
Dictyneis terrosus		+
Dictyneis canaliculatus	+	
Dictyneis campanensis	+	
Dictyneis conspurcatus	+	+
Dictyneis humilis	+	
Dictyneis parvus	+	
Jansonius aeneus		+
Psathyrocerus fulvipes		+
Psathyrocerus oblongus		+
Psathyrocerus variegatus		+

Continuación Tabla 1		
Psathyrocerus ruficollis		+
Lamprosomatinae		
Plastonothus chalybaeus	+	
Spilopyrinae		
Stenomela pallida		+
Hornius grandis		+
Total	24	25

18.1.2. *Zoogeografía*

Para analizar la distribución que presentan los Crisomélidos en la CC entre los 32° S y los 39° S, se utilizó el análisis de simplicidad de endemismos PAE (*Parsimony Analysis of Endemicity*), método cladístico que permite clasificar áreas o localidades de acuerdo a taxa compartidos, analogando las áreas o localidades a taxa y la presencia o ausencia de los taxa en las localidades a caracteres (Morrone *et al.*, 1997; Cavieres *et al.*, 2001).

Para ello, el área comprendida entre el Parque Nacional La Campana y cordillera de Nahuelbuta se dividió en 45 cuadrículas de 1/4 de grado (escala 1:50.000) y se localizaron en ellas 44 especies de Crisomélidos. Con esta información se construyó una matriz de presencia y ausencia (Anexo 1), cuyo procesamiento por el programa de inferencia filogenética Hennig 86 y Mac Clade 3.0 produjo un árbol de consenso (Fig. 1). A partir de este cladograma se delimitaron dos áreas por sus diferencias en composición de especies: área I que incluye las cuadrículas 1 a 14 ubicadas entre los 32° 47' S, y 34° 16' S, y área II ubicada entre los 37° 00' S y 38° 14'S y que abarca las cuadrículas 34 a 45 (Fig. 1). Un área no resuelta por sinapomorfías incluye las cuadrículas A15 a A33.

El área I está definida por la presencia de dos especies: *Dictyneis canaliculatus* y *Plastonothus chalybaeus*, ambos taxa asociados a vegetación esclerófila. *Mylassa socia* se distribuye entre las cuadrículas 1 a 10 (Foto 71, Cuadernillo 3) y *Jolivetia obscura*, *Procalus artigasi* y *P. malaisei* están restringidas a las cuadrículas 1 a 6. Otras especies tienen distribuciones más restringidas como es el caso de *D. campanensis* presente sólo en el cerro La Campana (Jerez, 1992). El área II en cambio, está definida por la presencia de *Mastacanthus suturalis* y *Psathyrocerus fulvipes* (Foto 72, Cuadernillo 3), especies asociadas a vegetación higrófila de bosque. Ambas áreas presentan especies con rangos de distribución circunscritos a una o unas pocas cuadrículas, como es el caso de *Dictyneis brevispinus*, presente sólo en la cuadrícula 34, zona de bosques costeros maulinos; *Mylassa pectinicornis* se encuentra sólo en las cuadrículas 41 y 42. Otras especies, como *Psathyrocerus variegatus* (cuadrantes 38-42) y *Hornius grandis* (cuadrantes 38 a 44), presentan rangos distribucionales más amplios.

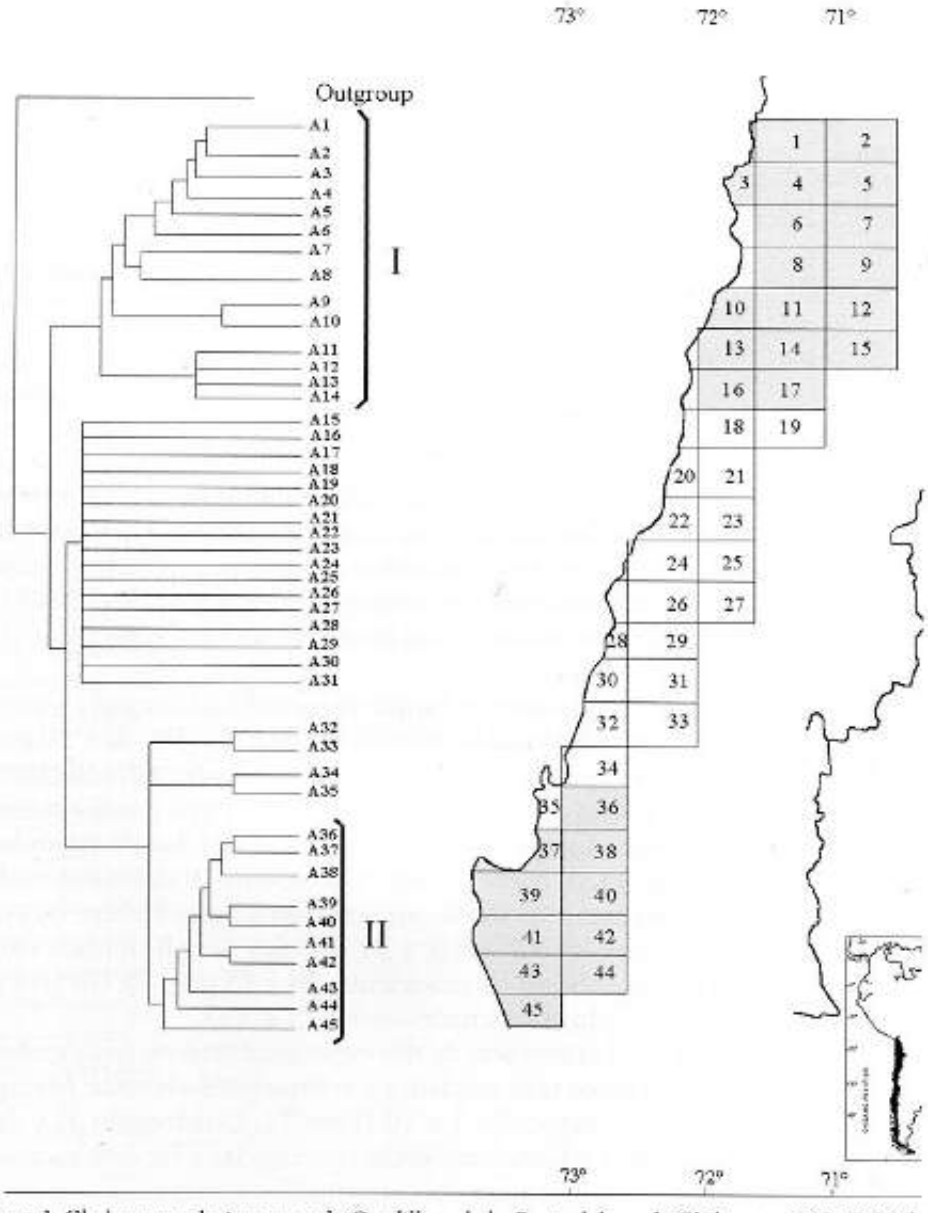


Figura 1. Cladograma de áreas para la Cordillera de la Costa del sur de Chile entre 32° - 39° S, basado en la presencia/ausencia de especies en 45 cuadrículas (Anexo 1). Ver texto para explicación.

18.2. Discusión

El conocimiento de la riqueza de especies presente en un área determinada es necesario para definir criterios de conservación, especialmente para aquellos sectores que son únicos en cuanto a su composición biótica. Por ello, el patrón de áreas anidadas que se obtiene mediante el PAE puede ser utilizado como un

criterio para seleccionar sitios prioritarios para la conservación de la biota, en este caso de la entomofauna asociada a la vegetación de la CC.

La región biótica comprendida en este estudio corresponde en su mayor parte a Chile central, unidad biogeográfica que ha sido reconocida a nivel mundial como un centro de endemismo (Myers *et al.*, 2000) y cuyo límite sur corresponde a la transición con el bosque Valdiviano. La cordillera de Nahuelbuta, desde el punto de vista biogeográfico, representa por lo tanto el límite de distribución sur de muchas especies de Crisomélidos propias del bosque esclerófilo y del matorral. Sin embargo, Morrone *et al.* (1997) han propuesto que Chile central está constituido por dos subunidades biogeográficas. La primera, ubicada entre los 30° - 34° S, y denominada por los autores "Coquimbo-Santiago", se caracteriza por presentar numerosos taxa de insectos y plantas endémicos. Esta es coincidente con los límites geográficos del área I determinada en este trabajo para la CC. La segunda unidad biogeográfica denominada Curicó-Ñuble se extiende entre los 35°-37° S (Morrone *et al.*, 1997), presentando una mezcla de elementos propios del bosque esclerófilo y de origen subantártico, producto de migraciones cuaternarias del matorral hacia el sur y del bosque templado hacia el norte. Esta sería, por lo tanto, una zona de transición florística y faunística. En el cladograma se puede apreciar un conjunto de cuadrantes (15 y 33) que podrían corresponder a esta unidad transicional, pero no está sustentada por la presencia de un grupo de especies exclusivas (sinapomórficas), producto de la falta de información. Es probable que muestreos más exhaustivos puedan corroborar esta hipótesis.

Finalmente, el área II comienza en las cuadrículas 35 y 36, aproximadamente, a los 37° S, y corresponde al límite norte del bosque Valdiviano. Presenta una fauna de Crisomélidos muy diferente a la del área norte, demostrado por el bajo porcentaje de especies compartidas. Estos resultados corroboran la hipótesis planteada inicialmente, según la cual los patrones distribucionales de las especies de Crisomélidos en la CC central y sur son concordantes con los eventos climáticos ocurridos en el área durante el Cuaternario y con los patrones de distribución de la flora y otros elementos faunísticos en la región. Este estudio demuestra además la presencia de endemismos locales de algunas especies de Crisomélidos, sobre todo en el sector del Parque Nacional La Campana. La cordillera de Nahuelbuta representa un límite de distribución tanto para especies asociadas al bosque esclerófilo como para las del bosque templado.

Agradecimientos

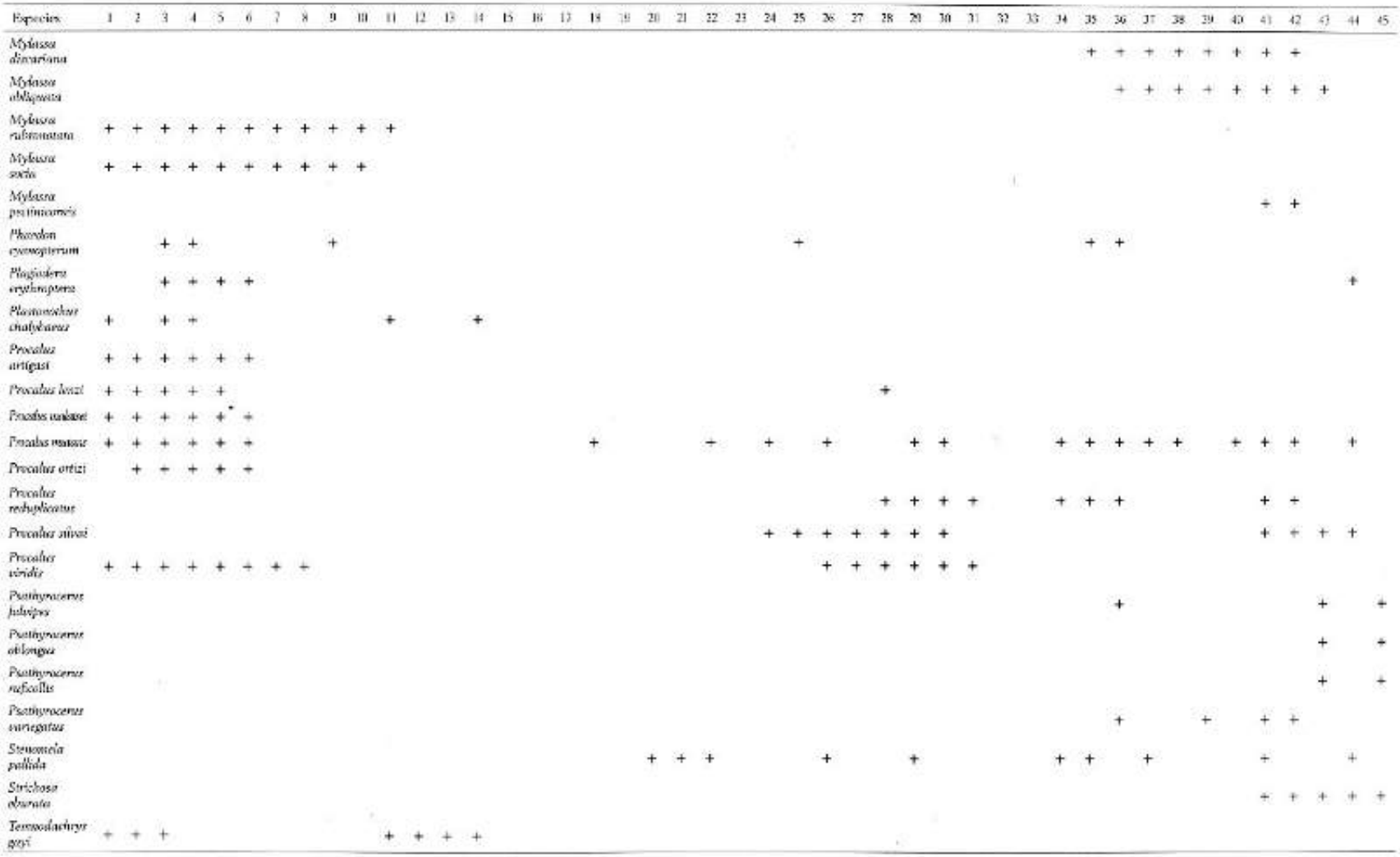
A los editores del libro y a los revisores anónimos. Este trabajo fue financiado por el Proyecto DIUC 200.113.055 - 1.0 de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción.

Anexo 1

Matriz de presencia/ausencia de 44 especies de Crisomélidos presentes en 45 cuadrículas (véase Fig. 1) distribuidas en el área comprendida entre el Parque Nacional La Campana y Cordillera de Nahuelbuta, en la Cordillera de la Costa, Chile central.Figura 1. Cladograma de áreas para la Cordillera de la Costa del sur de Chile entre 32° - 39° S, basado en la presencia/ausencia de especies en 45 cuadrículas (Anexo 1). Ver texto para explicación.

Cuadrícula

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
Amblycnemides chilensis																																											+	+	
Duckeya succincta	+	+	+								+	+	+	+																				+	+	+			+			+	+	+	+	
Dictyonis esperanza																										+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+								
Dictyonis brevipalpus																																		+											
Dictyonis campanensis	+	+																																											
Dictyonis canaliculatus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																															
Dictyonis conspersatus	+	+	+	+							+			+					+											+				+	+	+			+						
Dictyonis humilis	+	+	+	+																																									
Dictyonis parma	+	+									+	+							+																										
Dictyonis quadridentatus	+	+	+																																										
Dictyonis terrosus																																		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
Grammoptera flavescens	+	+	+	+						+				+					+					+	–				+								+	+							
Grammoptera nigrella	+																		+																										
Hermia grandis																																				+					+	+	+	+	
Ismenia amoena			+							+																																			
Isliveta obscura	+	+	+	+	+	+																																							
Koschelina decorata	+	+	+	+	+																				–										+	+	+	+	+		+	+			
Lysathia atrocyanea			+																											+	+	+	+	+	+	+	+								
Manacanthus australis																																				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mylassa chuchalini																																									+	+	+			
Mylassa crassicollis																																				+	+	+	+	+	+				


Especies
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45
Mylassa dinoriana
Mylassa obliquata
Mylassa rubromaculata
Mylassa socia
Mylassa proximoides
Pharodon cyanopterum
Plagioderes cryptoptera
Plastomochus chalybaeus
Procalus artigasi
Procalus bruxi
Procalus cubanus
Procalus manosi
Procalus ortizi
Procalus reduplicatus
Procalus silvai
Procalus viridis
Psathyraceras fulvipes
Psathyraceras oblongus
Psathyraceras rufocallis
Psathyraceras variegatus
Stenomela pallida
Strichosa aburata
Temnodactyrgus

19. Diversidad de dípteros en la Cordillera de la Costa de Chile

Dipteran diversity in the Chilean Coastal Range

CHRISTIAN R. GONZÁLEZ Y SIXTO COSCARÓN

Abstract

Diptera is one of the richest insect orders, with nearly 125,000 species worldwide, and 20,000 species estimated in the Neotropical Region. In Chile ca. 3,000 species have been recognized, which is presumably an underestimation, due to incomplete knowledge. For the Coastal Range (CR) biological richness has been estimated in 395 species, belonging to 190 genera and 43 families. Tipulidae (109 species) and Mycetophilidae (36), are the largest groups in the region, possibly because favorable conditions for development of their immature states, which are mainly phytophagous, saprophagous and mycophagous. There are 231 species (144 Nematocera and 87 Brachycera) in 32 families that are exclusively distributed in the coastal area. The Dipteran fauna of the CR exhibits remarkable biogeographic relationships with the Australian region, with a number of examples of disjunct distribution between these areas.

Introducción

El término biodiversidad, desconocido hace una década (Heywood y Watson, 1995), representa la diversidad de las formas de vida en todos los niveles jerárquicos, desde los genes a los ecosistemas (Wilson, 1988; Cepeda *et al.*, 2000). Actualmente la real dimensión de la biodiversidad del planeta, en su conjunto, es desconocida, estimándose entre 1,5 a 1,8 millones las especies descritas (May, 1992). Aproximadamente el 50% de esta cifra correspondería a insectos. Sin embargo existen, especialmente en regiones tropicales en las cuales los estudios de este tipo recién comienzan, grandes extensiones de hábitats sin explorar y, por consiguiente, la cifra total podría elevarse por sobre los 5 millones de especies (Stork, 1993; Wilson, 1992), e incluso para otros superar los 30 millones de especies (Erwin, 1982). La diversidad biológica podría ser mejor conocida si aumentara el número de especialistas, ya que sólo el 4 % de los taxónomos trabajan actualmente en las áreas de mayor biodiversidad del planeta, es decir los trópicos de Sudamérica o África.

La región neotropical (desde México al Cabo de Hornos) es una región particularmente rica en biodiversidad (Platnick, 1991), ya sea en número de especies o endemismos. En los últimos años se han impulsado estudios para

estimar, al menos en parte, la rica biodiversidad del neotrópico (Halffter, 1992). Es así como en Colombia (Rangel, 1996; Rangel *et al.*, 1997), México (Salazar-Vallejo y González, 1993), Argentina (Morrone y Coscarón, 1998) y Chile (Simonetti *et al.*, 1995), se han publicado catastros del estado del conocimiento de la biodiversidad. En este trabajo presentamos un catastro de las especies de Diptera de la Cordillera de la Costa (CC), al sur de los 35° S, particularmente entre las regiones VII y X, recopilando la limitada información existente sobre su biología. Además, discutimos brevemente los patrones de distribución geográfica, tanto dentro como fuera del neotrópico, de las especies mejor conocidas.

El orden Diptera en Chile

Para la región neotropical existen 20.000 especies de dípteros descritas (Brown, 2000). En Chile se conocen alrededor de 3.000 especies (González, 1995), número menor que el real, debido a que existen familias completas sin tratamientos sistemáticos o estudios recientes. Los Diptera de Chile fueron catalogados por primera vez por Reed (1888), quien mencionó 718 especies. Posteriormente, Stuardo (1946) publicó un segundo catálogo, citando para el país 2.143 especies. No podemos dejar de mencionar el aporte de Philippi (1865) al estudio de este orden, en particular los dípteros distribuidos en la zona de Valdivia. La fauna de dípteros del país muestra un alto grado de endemismo, tanto en el ámbito genérico como específico (González, 1995). En la cordillera costera son escasas las prospecciones sistemáticas de dípteros, encontrándose extensas zonas (cordilleras Pelada y de Sarao) escasamente muestreadas.

Algunas familias de dípteros presentan especies endémicas en los ecosistemas de la CC, reflejando un patrón común de la flora y fauna, especialmente en las cordilleras de Nahuelbuta, Pelada y Piuchué, que habrían actuado como posibles refugios de la vegetación templada durante el período glacial (Villagrán y Armesto, en este volumen). Un patrón de distribución similar ha sido documentado para otros grupos de Insecta, como los coleópteros (Ashworth y Hoganson, 1987). Otras especies de dípteros abarcan en su distribución la CC, Depresión Intermedia y cordillera de los Andes.

19.1. Diptera de la Cordillera de la Costa y áreas adyacentes

Se estima que los dípteros de la CC y áreas adyacentes, en la región templada de Chile, están representados por 43 familias, 190 géneros y 395 especies, pertenecientes a los dos sobórdenes de Diptera (Anexo 1). El Anexo 1 presenta un listado de las familias, géneros y especies de Diptera a partir de los 35° S, mayoritariamente representados en el área de la CC y en áreas adyacentes de la Depresión Intermedia y cordillera de los Andes.

Para la elaboración del listado (Anexo 1) se ha tomado como referencia el Catálogo de los Dípteros Neotropicales, además de información de otros trabajos taxonómicos y distribucionales (Angulo, 1971; Artigas, 1970; British Museum, 1929-1937; Cortés y Hichins, 1969; Coscarón y Coscarón, 1995a y b; Coscarón y González, 1991; González, 1987; Hall, 1976; Pechuman, 1967; Krzeminska y Young, 1992; Mathis, 1985; Mathis, 1992; Rafael y Ale-Rocha, 1997; Stuardo, 1946; Vanzolini y Papavero, 1967; Wygodzinsky y Coscarón, 1989). La Tabla 1 resume la información biológica de la literatura (McAlpine *et al.*, 1981; 1987) para los grupos de Díptera representados en la CC de la zona templada. Sin embargo, debe señalarse que para muchos taxa la información biológica es escasa o bien no existe (González, 1995; González, 1996).

De acuerdo a los datos del Anexo 1, es posible señalar que Tipulidae (109 especies) y Mycetophilidae (36 especies) corresponden a las familias más diversificadas en el ámbito de la CC, debido probablemente a que los requerimientos de sus estados inmaduros se cumplen idealmente en estos hábitats. La mayoría de estas especies incluye formas fitófagas, saprófagas o micófagas.

Las 11 especies de la familia Cecidomyiidae, distribuidas exclusivamente en el área tratada, poseen estados inmaduros fitófagos, altamente especie-específicos. Por consiguiente, son especialmente sensibles a posibles intervenciones antrópicas sobre los bosques nativos de la CC. Una situación similar presentan las especies *Sciogriphoneura nigriventris* (Dryomyzidae), *Teratoptera chilensis* y *T. latipennis* (Teratomyzidae), que se distribuyen exclusivamente en la CC. Otros grupos presentan estadios inmaduros acuáticos, susceptibles a la alteración de los cursos de agua donde se desarrollan. Es el caso de las especies de Blephariceridae (2), Psychodidae (4), Trichoceridae (1), Ephydridae (6) y Canacidae (1), características de la zona de estudio.

Una gran diversidad de especies de la familia Tipulidae (94 especies) han sido registradas exclusivamente en hábitats de la CC (Anexo 1). Se encuentran representadas en la zona de la CC, al sur de 35° S, 43 de las 86 familias del orden Díptera citadas para el país, es decir 50% de las especies del orden presentan rangos de distribución que abarcan la zona de estudio (Tabla 2). El 25% de los géneros chilenos (190) está representado en el área de estudio, representando tan sólo el 13% de las especies conocidas del país. Se muestra también que 231 especies (144 Nematocera y 87 Brachycera) se distribuyen exclusivamente en los hábitats de la CC (Tabla 2). La mayoría de las especies citadas para el área presentan ciclos biológicos con fases desarrolladas en ambientes terrestres, y larvas predominantemente fitófagas (11 especies), saprófagas (14) o depredadoras (10).

Tabla 1. Antecedentes taxonómicos y biológicos de las familias de Diptera representados en la Cordillera de la Costa. Gen= número de géneros; Sp=número de especies; S/I=sin información; Hábitat desarrollo: Sa=Semiacuático; A=Acuático; T=Terrestre.

	Diversidad				Estados inmaduros					
	Chile		C. Costa		Alimentación larva	Hábitat desarrollo			Adultos	Vuelo
Familia	Gen	Sp	Gen	Sp		Sa	A	T		
Tanyderidae	2	2	1	1	Fitófagas		X		S/I	S/I
Tipulidae	30	397	21	109	Saprófagas	X	X	X	Diurnos. Nectarífagos. Abundantes en bosques y áreas húmedas	Primavera verano
Blephariceridae	2	9	1	2	Fitófagas		X		Diurnos	Primavera
Bibionidae	2	31	1	2	Fitófagas/Saprófagas			X	Diurnos y crepusculares	Primavera
Mycetophilidae	38	210	15	36	Micófagas			X	Diurnos. Muy numerosos en áreas húmedas y boscosas	Primavera verano
Cecidomyiidae	15	26	8	11	Fitófagas			X	Diurnos. Probablemente nectarífagos	Primavera verano
Psychodidae	4	27	3	7	Saprófagas	X		X	Diurnos/nocturnos. Algunas especies hematófagas	Primavera
Trichoceridae	2	5	1	1	Saprófagas			X	Diurnos	Finales del invierno
Anisopodidae	3	5	1	1	Saprófagas			X	Diurnos	Primavera verano
Ptychopteridae	1	3	1	1	Fitófagas	X	X		Diurnos	Primavera verano
Culicidae	5	23	3	9	Fitófagas/Saprófagas		X		Diurnos y nocturnos. Muchos hematófagos	Primavera verano
Thaumaleidae	1	4	1	2	Fitófagas		X		Diurnos	Primavera
Simuliidae	7	38	2	2	Fitófagas		X		Diurnos. Algunos hematófagos	Primavera verano
Ceratopogonidae	8	31	3	4	Fitófagas/Micófagas	X	X	X	Crepusculares. Algunos hematófagos	Primavera verano
Pelecorhynchidae	1	5	1	3	Predadoras	X			Diurnos. Adultos nectarífagos	Primavera
Tabanidae	16	112	6	13	Predadoras	X	X	X	Diurnos. Machos nectarífagos; algunas hembras hematófagos	Primavera verano
Athericidae	1	18	1	7	Predadoras		X		Diurnos. Algunas hematófagos y/o nectarífagos	Primavera verano
Xylophagidae	3	15	1	5	Predadoras			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Stratiomyidae	22	41	4	4	Predadoras		X	X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera
Scenopinidae	1	1	1	1	Predadoras			X	S/I	Primavera
Mydidae	4	12	1	1	Predadoras			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Asilidae	46	136	6	10	Algunas predadoras			X	Diurnos. Predadores	Primavera verano
Acroceridae	9	21	3	6	Endoparásitas Araneae			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano

Continuación Tabla 1

	Diversidad				Estados inmaduros					
	Chile		C. Costa		Alimentación larva	Hábitat desarrollo			Adultos	Vuelo
Familia	Gen	Sp	Gen	Sp		Sa	A	T		
Nemestrinidae	3	36	2	6	Endoparásitas			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Bombyliidae	24	151	2	3	Endoparásitas			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Empididae	32	221	21	43	Predadoras		X	X	Diurnos. Predadores	Primavera verano
Dolichopodidae	17	88	8	17	Predadoras			X	Diurnos. Predadores	Primavera verano
Syrphidae	30	92	20	27	Predadoras/Fungívoras/ Saprófagas			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Pipunculidae	7	19	4	4	Endoparásitas Aucheno-rrhyncha			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Tephritidae	15	54	3	4	Fitófagas			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Clusiidae	1	11	1	4	Fitosaprófagas			X	Diurnos. Nectarífagos, fitosaprófagos	Primavera verano
Dryomyzidae	1	1	1	1	Saprófagas			X	S/I	S/I
Sciomyzidae	10	25	2	2	Predadoras/ Endoparásitas Gastropoda			X	Diurnos. Nectarífagos mientras buscan hospederos	Primavera verano
Helcomyzidae	1	2	1	1	Saprófagas		X		S/I	S/I
Heleomyzidae	11	36	3	3	Saprófagas			X	Diurnos. Nectarífagos, fitosaprófagos	Primavera verano
Sphaeroceridae	7	49	3	5	Saprófagas			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Ephydridae	13	54	4	5	Micrófagas bacterias	X	X		Diurnos. Micrófagos de algas microscópicas y formas unicelulares	Primavera verano
Chloropidae	12	19	2	2	Fitófagas/Saprófagas			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano
Canacidae	1	1	1	1	Saprófagas		X		Diurnos	Primavera verano
Teratomyzidae	1	2	1	2	Fitófagas			X	Diurnos. Adultos fitófagos	Primavera verano
Muscidae	32	144	12	13	Saprófagas					
Coprófagas	X		X		Primavera verano					
Sarcophagidae	14	26	2	2	Saprófagas/Algunas endoparásitas de Arthropoda			X	Diurnos. Nectarífagos; saprófagos	Primavera verano
Tachinidae	133	257	11	12	Endoparásitas de Arthropoda			X	Diurnos. Nectarífagos	Primavera verano

Tabla 2. Resumen de diversidad de Diptera y sus estados de desarrollo en la Cordillera de la Costa (CC) del centro-sur de Chile y zonas adyacentes. Gen = número de géneros, Sp = número de especies. [1] Representados sólo en CC; [2] Representados en CC y Depresión Intermedia; [3] Representados en CC, Depresión Intermedia y cordillera de los Andes.

Categoría	Nivel		Nematocera	Brachycera	Total
Diversidad taxonómica	Total Familias		14	29	43
	Total Géneros		62	128	190
	Total Especies		189	206	395
Familias por hábitat de desarrollo estadios inmaduros	Terrestres		9	15	24
	Semiacuáticas		5	4	9
	Acuáticas		7	6	13
Tipo alimentación de larva	Fitófagas		7	4	11
	Saprófagas		5	9	14
	Micófagas		3	1	4
	Predadoras		0	10	10
	Coprófagas			1	1
	Endoparásitas			6	6
Riqueza genérica y específica	Cordillera Costa[1]	Gen	28	52	80
		Sp	144	87	231
	Depresión Intermedia[2]	Gen	16	46	62
		Sp	23	58	81
	Cordillera Andes[3]	Gen	16	35	48
		Sp	22	61	83

19.2. Discusión

Es posible que el número de taxa de Diptera, distribuidos en los ecosistemas de la CC (35° y 42° S), aumente significativamente con futuras prospecciones de la zona, o por futuros estudios taxonómicos sobre este grupo de Insecta.

La fuerte contaminación y destrucción antrópica de los ecosistemas dulceacuícolas, terrestres y la vegetación nativa de la cordillera costera han causado un fuerte deterioro de los hábitats naturales. Ello ha afectado a distintos grupos de organismos incluidos los Diptera, en donde familias enteras presentan especies cuyos estados inmaduros son estrictamente acuáticos (Tanyderidae, Thaumaleidae, Culicidae, Simuliidae, Blephariceridae, Canacidae), terrestres en hábitats boscosos (Bibionidae, Mycetophilidae, Empididae, Dolichopodidae, Sphaeroceridae) o bien fitófagas dependientes de plantas nativas (Cecidomyiidae, Chloropidae, Tephritidae, Teratomyzidae).

Los dípteros tienen gran relevancia, tal vez más que ningún otro grupo de insectos, en el ámbito médico y veterinario. En el país, la acción vectora de especies de Culicidae (zancudos) como transmisores de malaria actualmente no está registrada (Lounibos

y Conn, 2000), desde que esta enfermedad fue erradicada desde la zona norte del país (Neghme *et al.*, 1952). Especies de Ceratopoginidae y Tabanidae (Krinsky, 1976) son transmisoras de bacterias, protozoos y filarias, pero no existen antecedentes de transmisión al ser humano o los animales domésticos en Chile. La acción benéfica de numerosas especies de Syrphidae, Bombyliidae, Mydidae, Stratiomyidae como polinizadores, entre otros grupos antófilos, siendo las dos primeras las más importantes, son mundialmente reconocidos y también son importantes para nuestra flora nativa (Smith-Ramírez, datos no publicados). En regiones en donde las abejas son escasas, los Diptera son el grupo polinizador dominante (Grimaldi, 1999), como ocurre en ambientes andinos (Arroyo *et al.*, 1982; 1983). Otro ámbito en donde este grupo ejerce una acción ecológica positiva se debe al hábito depredador (todas las especies de Asilidae y la gran mayoría de las especies de Empididae y Dolichopodidae) y endoparásito (todas las especies de Pipunculidae, Bombyliidae, Nemestrinidae, Sciomyzidae y Tachinidae) de algunos estados inmaduros que atacan otros grupos de insectos (Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera), artrópodos y moluscos (Araneae, Gastropoda y Miriapódos), ejerciendo así una regulación natural sobre grupos que potencialmente pudieran convertirse en plagas.

Los dípteros que presentan especies con fases acuáticas (Blephariceridae, Simuliidae, entre otras), así como otros grupos de insectos acuáticos, son excelentes indicadores biológicos, aunque generalmente muy poco empleados, por ejemplo en estudios de impacto ambiental. Este grupo puede ser útil para evaluar las condiciones biológicas, físico-químicas y de calidad del hábitat de ecosistemas acuáticos (biomonitoreo). Ello debido, por ejemplo, a sus características de ubicuidad y su alto número de especies en un área determinada, lo que facilita un amplio rango de respuestas ante un determinado impacto ambiental. Así también, su naturaleza relativamente sedentaria respecto a otros organismos acuáticos permite determinar la extensión del impacto.

La dipterofauna de la CC, al sur de los 35° S, presenta una fuerte relación biogeográfica con la región australiana (Crisci *et al.*, 1991), por sobre otras regiones que aportan algunos taxa (Roig, 1992). Podemos mencionar, a modo de ejemplo, los taxa *Pelecorhynchus* (Pelecorhynchidae), *Scaptia* y *Dasybasis* (Tabanidae) (Coscarón y González, 2001; González *et al.*, 1997; González, 1999), *Edwardsina* (Blephariceridae) y *Trichophthalma* (Nemestrinidae) (Colless y McAlpine, 1991), los cuales presentan una distribución disyunta, entre la región neotropical y la australiana.

Como se comprenderá, es urgente impulsar estudios y acciones necesarias para conocer y proteger la dipterofauna en toda la extensión de la CC, toda vez que se reúnen en ella un alto número de especies endémicas, demostrando así su aislamiento espacio-temporal (Elgueta, 1988).

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. J.N. Artigas por la revisión crítica del manuscrito y a los Drs. B.V. Brown, E. Krzeminska y F.C. Thompson por aportes bibliográficos al desarrollo del trabajo.

Anexo 1.

Riqueza de especies de Diptera presentes en la Cordillera de la Costa desde los 35° S al sur de Chile y zonas adyacentes.

Taxón	Cordillera de la Costa	Depresión Intermedia	Cordillera de los Andes
Tanyderidae			
Tanyderus pictus Philippi	X	X	
Tipulidae			
Ctenophora larotypa (Alexander)	X		
Ctenophora penai (Alexander)	X		
Ctenophora porteri (Alexander)	X		
Ctenophora shannoniana (Alexander)	X		
Ctenophora vittigera (Philippi)	X		
Ctenophora pentus (Alexander)	X		
Ctenophora annulipes (Philippi)	X		
Ctenophora eucrypta (Alexander)	X		
Ctenophora nahuelbutae (Alexander)	X		
Ctenophora nocivus (Alexander)	X		
Tipula angolensis Alexander	X		
Tipula apterogyne Philippi	X		
Tipula fazi Alexander	X	X	
Tipula glaphyroptera Philippi	X		
Tipula satrapa Alexander	X		
Tipula spatulifera Alexander	X	X	
Tipula valdiviana Philippi	X		
Helius araucariae Alexander	X		
Limonia clavigera Alexander	X	X	
Limonia elnora Alexander	X		
Limonia flavida (Philippi)	X		
Limonia halophila Alexander	X		
Limonia infumata (Philippi)	X	X	X
Limonia microscola Alexander	X		
Limonia pinodes Alexander	X		
Limonia polistonyx Alexander	X		
Limonia thixis Alexander	X		
Limonia chiloeana Alexander	X		
Limonia flabellifera Alexander	X		
Limonia miniata Alexander	X		
Limonia ofella Alexander	X		
Pedicia chilota (Alexander)	X		
Pedicia guttistigma Alexander	X		
Pedicia platyptera (Alexander)	X		
Austrolimnophila chiloeana Alexander	X		
Austrolimnophila hazelae Alexander	X	X	X

Continuación Anexo I

Austrolimnophila infidelis Alexander	X		
Austrolimnophila iris Alexander	X	X	X
Austrolimnophila macropyga Alexander	X		
Austrolimnophila nahuelicola Alexander	X		
Austrolimnophila tergifera Alexander	X		
Austrolimnophila varitarsis Alexander	X		
Austrolimnophila xanthoptera Alexander	X		
Gynoplistia riedeliana (Enderlein)	X		
Gynoplistia striatipennis Alexander	X		
Gynoplistia bicolor (Philippi)	X	X	
Gynoplistia elnorae (Alexander)	X		
Gynoplistia flavipennis (Philippi)	X		
Gynoplistia leucopeza Alexander	X		
Gynoplistia manicata Alexander	X		
Gynoplistia variata Alexander	X	X	
Gynoplistia varipes Alexander	X		
Limnophila celestissima (Alexander)	X		
Limnophila nemorivaga Alexander	X		
Limnophila armigera Alexander	X		
Limnophila eutheta Alexander	X		
Limnophila humidicola Alexander	x	X	X
Limnophila inculta Alexander	X	X	X
Limnophila penana Alexander	X		
Limnophila filiformis Alexander	X		
Mesolimnophila lutea (Philippi)	X		
Paralimnophila diffusior Alexander	X		
Paralimnophila irrorata (Philippi)	X		
Paralimnophila pallitarsis (Alexander)	X		
Paralimnophila perreducta (Alexander)	X		
Paralimnophila rara (Alexander)	X		
Paralimnophila stygipes (Alexander)	X		
Paralimnophila tortilis Alexander	X		
Polymera albiditarsus Alexander	X		
Shannonomyia aenigmatica Alexander	X		
Shannonomyia brevinervis Alexander	X		
Shannonomyia feriata (Alexander)	X		
Shannonomyia fuscostigmalis (Alexander)	X		
Shannonomyia longiradialis Alexander	X		
Shannonomyia sparsissima (Alexander)	X		
Shannonomyia stigmatica (Philippi)	X	X	
Shannonomyia tuber (Alexander)	X		
Amphineurus castroensis Alexander	X		
Amphineurus nonnulus Alexander	X		
Amphineurus nullus Alexander	X		
Amphineurus rutristylus Alexander	X		
Amphineurus sanus Alexander	X		

Continuación Anexo 1

Amphineurus antennata Alexander	X		
Amphineurus carbonaria Alexander	X	X	X
Amphineurus multidentata Alexander	X	X	X
Cryptolabis chilota Alexander	X		
Cryptolabis phallostena Alexander	X		
Erioptera breviseta (Alexander)	X		
Gnophomyia chilota Alexander	X		
Gnophomyia nahuelbutae Alexander	X		
Maietta trimedia Alexander	X		
Molophilus erectus Alexander	X		
Molophilus eumonostylus Alexander	X		
Molophilus exemptus Alexander	X		
Molophilus indurabilis Alexander	X		
Molophilus lethaeus Alexander	X		
Molophilus nahuelbutae Alexander	X		
Molophilus neodiceros Alexander	X		
Molophilus obliviosus Alexander	X		
Molophilus paradiceros Alexander	X		
Molophilus pastoris Alexander	X		
Molophilus pretiosus Alexander	X		
Molophilus stenopterus Alexander	X	X	X
Molophilus subexemptus Alexander	X		
Molophilus tergospinosus Alexander	X		
Rhabdomastix chilota Alexander	X		
Rhabdomastix posticata Alexander	X		
Sigmatomera bullocki (Alexander)	X	X	X
Sigmatomera maiae (Alexander)	X		
Blephariceridae			
Edwardsina chilota Edwards	X		
Edwardsina stigmatica Edwards	X		
Bibionidae			
Dilophus interruptus Edwards	X		
Dilophus valdivianus Philippi	X	X	
Mycetophilidae			
Heterotricha equalis Freeman	X		
Heterotricha nudicostalis Freeman	X		
Heterotricha seminuda Freeman	X	X	
Australosymmerus bivittatus (Freeman)	X	X	X
Cerotelion flavicornis (Freeman)	X	X	
Isoneuromyia lutea (Freeman)	X	X	
Orfelia infumata (Freeman)	X	X	
Orfelia trianguliferа (Freeman)	X	X	
Macrocera flavobrunnea Freeman	X		
Macrocera picta Freeman	X		
Macrocera valdiviana Philippi	X		

Continuación Anexo 1

Mycetophila armatura Freeman	X		
Austrosynapha spinifera Freeman	X	X	X
Austrosynapha unguiculata Freeman	X	X	X
Synapha funerea Freeman	X	X	X
Leia dichroma Freeman	X	X	
Leia poecilopteta Philippi	X		
Thoracotropis cypriformis Freeman	X		
Echinopodium araucanum Duret	X	X	X
Echinopodium cekalovici Duret	X		
Echinopodium elegans Duret	X		
Echinopodium insolitum Duret	X		
Echinopodium penai Duret	X		
Echinopodium pilosum Duret	X		
Echinopodium vockerothi Duret	X		
Mycomya funebris Freeman	X		
Mycomya fusicornis Freeman	X		
Mycomya infuscata Freeman	X		
Mycomya longistila Freeman	X	X	X
Mycomya setifera Freeman	X	X	X
Mycomya spinifera Freeman	X		
Mycomya spinosa Freeman	X		
Mycomya trichops Freeman	X		
Phikinia furcata Freeman	X		
Sciophila australis Philippi	X		
Sciophila thoracica Philippi	X		
Cecidomyiidae			
Lestremia nigra Blanchard	X		
Rhopalomyia nothofagi Gagne	X		
Calopedila herbsti (Kieffer)	X		
Dasineura chilensis (Kieffer & Herbst)	X		
Dasineura gardoquiae Kieffer & Herbst	X		
Dasineura gracilicornis (Kieffer & Herbst)	X		
Pernettyella longicornis Kieffer & Herbst	X		
Scheueria agglomerata Kieffer	X		
Scheueria longicornis Kieffer & Herbst	X		
Plesiodiplosis chilensis (Kieffer & Herbst)	X		
Schizodiplosis floraris (Kieffer & Herbst)	X		
Psychodidae			
Sycorax chilensis Tonnoir	X	X	
Nemoneura dealbata Tonnoir	X	X	
Nemoneura punctata Philippi	X	X	
Pericoma chilensis Tonnoir	X		
Pericoma griseata Tonnoir	X		
Pericoma niveopunctata Tonnoir	X		
Pericoma viduata Tonnoir	X		

Continuación Anexo 1

Trichoceridae			
Nothotrichocera chiloe Krzeminska & Young	X		
Anisopodidae			
Mycetobia fulva Philippi	X		
Ptychopteridae			
Canthyloscelis valdiviana Tollet	X	X	

Continuación Anexo 1

Culicidae			
Culex curvibrachius Angulo	X	X	
Culex plicatus Olivares	X	X	
Culex acharistus Root	X	X	X
Culex annuliventris (Blanchard)	X		
Culex articularis Philippi	X	X	X
Culex serotinus Philippi	X	X	
Aedes albifasciatus Macquart	X		
Aedes flavipes (Macquart)	X		
Nothodixa atrovittata (Edwards)	X	X	X
Thaumaleidae			
Austrothaumalea chilensis Edwards	X		
Austrothaumalea nudipennis Edwards	X		
Simuliidae			
Cnesiamima atroparva	X	X	X
Paraustrosimulium anthracinum (Bigot)	X	X	X
Ceratopogonidae			
Forcipomyia fusca (Philippi)	X	X	
Stilobezzia varia Ingram & Macfie	X	X	X
Palpomyia aculeata Ingram & Macfie	X		
Palpomyia sentior Ingram & Macfie	X		
Pelecorhynchidae			
Pelecorhynchus penai Pechuman	X		
Pelecorhynchus xanthopleura (Philippi)	X		
Pelecorhynchus elegans (Philippi)	X	X	
Tabanidae			
Agelanius meridiana Rondani	X	X	X
Agelanius philippii Rondani	X	X	X
Agelanius scutulata (Krober)	X	X	X
Nubiloides nigripennis (Philippi)	X	X	X
Nubiloides schajovskoyi (Coscarón)	X		
Scaptiodes gagatina (Philippi)	X	X	X
Scaptia (S.) collaris (Philippi)	X	X	X
Scaptia (P.) horrens (Enderlein)	X	X	X
Scaptia (P.) latipalpis (Macquart)	X	X	

Continuación Anexo 1

Scaptia (P.) subulipalpis (Enderlein)	X	X	
Caenopangonia brevirostris (Philippi)	X		
Caenopangonia hirtipalpis (Bigot)	X	X	X
Pseudotabanus (C.) rubricornis (Krober)	X		
Athericidae			
Dasyomma (D.) atratulum Malloch	X	X	
Dasyomma (D.) coeruleum Macquart	X	X	X
Dasyomma (D.) humerale Malloch	X		
Dasyomma (D.) poecilogaster (Philippi)	X		X
Dasyomma (D.) trivittatum Malloch	X		
Dasyomma (T.) basale Malloch	X	X	
Dasyomma (T.) malleco Coscarón	X		X
Xylophagidae			
Atherimorpha edwardsi Malloch	X	X	
Atherimorpha fusca Malloch	X		
Atherimorpha imitans Malloch	X		
Atherimorpha nemoralis (Philippi)	X	X	
Atherimorpha scutellaris Malloch	X	X	
Stratiomyidae			
Beris modesta Philippi	X	X	
Hadrestia minor Brethes	X	X	X
Microhadrestia minuta Lindner	X	X	
Antissa valdiviana (Rondani)	X	X	
Scenopinidae			
Heteromphrale chilensis (Krober)	X	X	
Mydidae			
Apiophora rubrocincta (Blanchard)	X		X
Asilidae			
Nesiotes chiloensis Artigas	X		X
Stizolestes mayi (Edwards)	X	X	X
Stizolestes aureomaculatus (Bromley)	X	X	X
Stizolestes atribarbis Artigas	X		
Stizolestes pampeneroides (Edwards)	X		
Pritchardia tertialis (Bromley)	X	X	X
Hypenetes digitatus Artigas	X	X	
Hypenetes fucosus Artigas	X		X
Dasycyrton tener (Bigot)	X	X	
Lamprazona chilensis (Brethes)	X		
Acroceridae			
Megalybus obesus Philippi	X	X	
Megalybus crassus Philippi	X	X	
Megalybus pictus Philippi	X	X	
Lasia nigripes (Philippi)	X		
Lasia pulla (Philippi)	X		

Continuación Anexo 1

Villalus chilensis Cole	X		
Nemestrinidae			
Eurygastromyia philippii (Rondani)	X		X
Trichophthalma eximia (Philippi)	X		
Trichophthalma barbarossa (Bigot)	X	X	X
Trichophthalma commutata (Philippi)	X	X	
Trichophthalma jaffueli Stuardo	X	X	X
Trichophthalma herbstii (Lictwardt)	X	X	X
Bombyliidae			
Lyophlaeba (M.) infumata (Philippi)	X		X
Villa (V.) guttapennis Hall	X	X	X
Villa (V.) quadricincta (Rondan)	X		X
Empididae			
Drapetis obscuripennis Philippi	X	X	
Platypalpus orphnus (Collin)	X	X	X
Platypalpus persephone (Collin)	X		
Homalocnemis praesumpta Collin	X		
Acarteroptera recta Collin	X		
Trichina abdominalis Collin	X	X	X
Trichina digressa Collin	X	X	
Trichina insons Collin	X	X	X
Scelolabes bivittatus Philippi	X	X	X
Hyperperacera nemoralis (Philippi)	X	X	
Oreogeton biumbratus Collin	X		
Oreogeton clausus Collin	X	X	X
Oreogeton fuscus (Philippi)	X	X	X
Oreogeton leptideus (Philippi)	X	X	
Oreogeton tenuipes Collin	X		
Oreogeton testaceus (Philippi)	X	X	X
Oreogeton vittigerus (Philippi)	X	X	
Allochrotus poecilus (Philippi)	X	X	
Empidadelpha sobrina Collin	X		
Empis distincta Collin	X		
Empis gracilipes Philippi	X	X	X
Empis languescens Collin	X	X	
Empis liberalis Collin	X	X	X
Empis macrorrhyncha Philippi	X	X	
Empis paralis Collin	X		
Empis recordabilis Collin	X		
Empis tribulis Collin	X		
Aplomera medialis (Collin)	X	X	X
Apalocnemis distincta Collin	X		
Apalocnemis echinata Collin	X		
Hystrichonotus revelator Collin	X		
Anthepiscopus extimus Collin	X		
Hilarempis insularis Brethes	X		

Continuación Anexo 1

Hilarempis levicula Collin	X		
Hilarempis otiosa Collin	X		
Hilarempis stenostoma Collin	X		
Hilara discrepitans Collin	X		
Hilara reducta Collin	X		
Hilarigonia chiloensis (Brethes)	X	X	X
Hilarigonia setulis Collin	X		
Chelifera fumipennis Collin	X		
Ceratomerus paradoxus (Philippi)	X	X	
Dolichopodidae			
Neurigona lamprostethus (Philippi)	X	X	
Achalcus albipalpus Parent	X		
Achalcus thoracicus (Philippi)	X	X	
Enlinia atratus (Van Duzee)	X		
Chrysotimus confraternus Van Duzee	X		
Ionthadophrys longihirtus Van Duzee	X	X	
Pseudargyra cornuta Van Duzee	X		
Pseudargyra magnicornis (Van Duzee)	X		
Sympycnus longipes Van Duzee	X		
Sympycnus nemoralis (Philippi)	X	X	
Paraclius opulentus Van Duzee	X		
Syrphidae			
Allograpta hortensis (Philippi)	X	X	X
Allograpta schoenemanni Enderlein	X	X	
Allograpta pulchra Shannon	X	X	
Notocheilosia nitescens (Shannon & Aubertin)	X	X	X
Dolichogyna chilensis (Guérin-Méneville)	X	X	
Dolichogyna nigripes Bigot	X	X	
Eristalis tenax (Linnaeus)	X	X	X
Fazia bullaephora (Shannon)	X	X	
Fazia macquarti (Blanchard)	X	X	
Macrometopia atra Philippi	X	X	
Melanostoma chalconotus (Philippi)	X	X	
Melanostoma fenestratus (Macquart)	X	X	
Mesograpta calceolatus (Macquart)	X	X	
Mesograpta philippii (Shannon)	X	X	
Stilbosoma cyanea Philippi	X	X	X
Syrphus octomaculatus Walker	X	X	X
Sterphus coeruleus (Rondani)	X		
Ocyptamus philippianus (Enderlein)	X		
Ocyptamus confusus (Goot)	X	X	
Pipiza tristis (Philippi)	X		
Chamaesphegina argentifacies Shannon & Aubertin	X	X	X
Macrometopia atra Philippi	X	X	X
Valdiviomyia darwini (Shannon)	X	X	

Continuación Anexo 1

Valdiviomyia valdiviana (Philippi)	X		
Anerriophora aureorufa (Philippi)	X	X	
Odyneromyia odyneroides (Philippi)	X	X	X
Pipunculidae			
Chalarus chilensis Collin	X		
Protonephrocerus chiloensis Collin	X		
Eudorylas macrocercus Rafael	X		
Tonosvaryella mediocris (Collin)	X	X	X
Tephritidae			
Trupanea bullocki Malloch	X	X	
Trupanea chilensis (Macquart)	X	X	X
Strobelia albogattata Hendel	X		
Rhachiptera biarcuata Hendel	X		
Clusiidae			
Alloclusia chiloensis Malloch	X		
Alloclusia excepta Malloch	X		
Alloclusia philippii (Rondani)	X	X	
Alloclusia tincticornis Malloch	X	X	X
Dryomyzidae			
Sciogriphoneura nigriventris Malloch	X		
Sciomyzidae			
Pherbellia chiloensis (Malloch)	X	X	
Euthycerina vittithorax Malloch	X	X	X
Heleomyzidae			
Anastomyza specularis Malloch	X	X	X
Apophoneura picta Malloch	X		
Dihoplopyga polita Malloch	X	X	
Sphaeroceridae			
Archiborborus chaetosus Richards	X		
Frutillaria chepuensis Richards	X		
Frutillaria kuscheli Richards	X		
Leptocera neocurvinervis Richards	X	X	X
Leptocera ancudensis Richards	X		
Ephydeidae			
Nothiphila ancudensis Cresson	X		
Pelinoides chiloensis Mathis	X		
Pelinoides nigrihalteratus Mathis	X	X	X
Pelinoides phaeopleurus Mathis	X	X	
Pelinoides sulcatus Cresson	X		
Scatella pulla Cresson	X		
Deuteragonista denotata Collin	X		
Neoscatella furens (Cresson)	X		
Neoscatella gestins (Cresson)	X		

Continuación Anexo 1

Chloropidae			
Eugnuraxpleuralis Malloch	X		
Hippelates australis Malloch	X	X	
Helcomyzidae			
Paractora angustata Malloch	X		
Teratomyzidae			
Teratoptera chilensis Malloch	X		
Teratoptera latipennis Malloch	X		
Canacidae			
Nocticanace chilensis (Cresson)	X		
Muscidae			
Craspedochaeta limbivernis	X	X	
Palpibracus angolensis (Malloch)	X	X	X
Helina bigoti Malloch	X		
Syllimnophora dubitalis Malloch	X		
Syllimnophora inconspicua Malloch	X	X	
Apsil dilata Malloch	X		
Reynoldsia scutellata Malloch	X		
Spathipheromyia chilensis Malloch	X		
Notoschoenomyza chrysiceps Malloch	X		
Schoenomyza albomedia Malloch	X		
Angolina acuta (Malloch)	X		
Coenosia inusitata (Malloch)	X		
Neodexiopsis brevicornis (Malloch)	X		
Sarcophagidae			
Protodexia quaesita (Hall)	X		
Oxysarcodexia angolensis (Hall)	X		
Tachinidae			
Hyalomyia glauca Aldrich	X		X
Callotrocis edwardsi Aldrich	X		
Hyosoma limbisquama Aldrich	X		X
Myiophasia solitaria Cortés	X		
Stuardomyia crassiseta Cortés	X		
Xanthobasis angustifrons Aldrich	X		
Lypha angolensis Aldrich	X	X	
Lypha erigonopsidis Cortés	X	X	
Peleteria filipalpis (Rondani)	X	X	X
Setolestes genalis Aldrich	X	X	
Trichocerania latifrons (Aldrich)	X	X	
Trichoprosopus durvillei Cortés	X	X	X

20. Las abejas de la cordillera de Nahuelbuta

Bees of the Nahuelbuta Range (Chile)

LUISA RUZ Y FELIPE VIVALLO

Abstract

This work summarizes the present knowledge of the diversity of bees (Apidae) in the Nahuelbuta Range, based mainly on previous records of Apidae and recent observations in Nahuelbuta National Park. We describe distinctive morphological traits, taxonomic positions, provide illustrations, and offer a key for the identification of bee species from Nahuelbuta. We emphasize the ecological role that bees play in ecosystems, particularly as pollinators of flowering plants. We discuss how landscapes transformed by human activities may affect the long-term persistence of populations of native bees.

Introducción

Las abejas constituyen uno de los grupos de insectos más importantes del orden Hymenoptera (hymen = membrana; pteros = alas), que junto a hormigas y avispas conforman los llamados Aculeata, las que se caracterizan por la presencia de un aguijón en las hembras. Las avispas Spheciformes (Brothers, 1975), junto con Apiformes (abejas) (Finnamore y Michener, 1993) conforman la superfamilia Apoidea (Michener, 2000). Las abejas chilenas miden entre 3 y 30 mm y alcanzan unas 400 especies, estimación que podría ser incrementada, considerando zonas escasamente estudiadas, como serían áreas de condiciones extremas del norte de Chile, o áreas de alta diversidad y endemismo, como algunas zonas de la Cordillera de la Costa.

Históricamente, los estudios de abejas (ápidos) en Chile han considerado aspectos taxonómicos (*e.g.*, Toro, 1986b), de conducta y asociación con plantas de sus áreas de nidificación (Toro *et al.*, 1991; Chiappa *et al.*, 2000) y de su relación con especies de abejas exóticas introducidas a Chile como agentes polinizadores de plantas cultivadas, tales como *Megachile rotundata* (Arretz y Aracena, 1975), *Bombus ruderatus* (Arretz y Macfarlane, 1986) o *B. terrestris* (Ruz y Herrera, 2001). Pocos trabajos, sin embargo, han intentado caracterizar la fauna de abejas de un área particular de Chile (Toro y Chiappa, 1996; Rojas, 2001; Vivallo, 2002). Si bien la diversidad biológica de las abejas es aún insuficientemente conocida en el país (Simonetti *et al.*, 1992), se trata del grupo de himenópteros más estudiado (Rojas y Elgueta, 1995), no obstante el déficit de taxónomos existente en Chile (Simonetti, 1997).

Este estudio introduce por primera vez a la fauna de abejas de la cordillera de Nahuelbuta (IX Región), considerada una de las principales elevaciones del cordón montañoso de la costa, tanto en términos de área y gradientes de altitud, como de su importancia biogeográfica. Nuestro análisis se fundamenta en registros (1960 -1980) procedentes de diversas colecciones del país.

Teniendo en consideración que en la zona de Nahuelbuta, especialmente en áreas adyacentes al Parque Nacional, se registra una importante pérdida de vegetación nativa, debido a su reemplazo por plantaciones forestales de pinos (*Pinus radiata*) y eucaliptos (*Eucalyptus globulus*) en las últimas décadas (CONAF-CONAMA, 1997), es posible que las especies de abejas que aquí se tratan ya hayan sufrido un deterioro importante en cuanto a su diversidad y/o abundancia. Los cambios radicales en esta transformación de la vegetación afectarían fuertemente a las abejas, que son los principales polinizadores de las especies de plantas nativas. Las abejas dependen del néctar de las flores como recurso alimenticio en su estado adulto y del polen para alimentar a las larvas en sus nidos, por lo que la pérdida de estos recursos debería repercutir negativamente en sus poblaciones. Por otra parte, muchas áreas de nidificación se habrían destruido, numerosas especies de plantas nativas habrían desaparecido de extensas áreas, y las condiciones del suelo habrían cambiado. En consecuencia, para las abejas solitarias, que constituyen la mayor parte de nuestra fauna apícola nativa, las posibilidades de vida en el paisaje transformado serían menores.

La elaboración de catastros de especies de abejas puede ayudar a las evaluaciones del estado de este ecosistema y su biodiversidad. El presente trabajo resume el conocimiento de las abejas de la cordillera de Nahuelbuta, resaltando las familias representadas (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae y Megachilidae), así como también las especies que se consideraron más importantes (Tabla 1). Para estas especies se presenta una caracterización morfológica y se examina su función ecológica e interacciones con otros insectos y/o plantas. Para facilitar el reconocimiento de las especies se entrega una clave de identificación cuyos caracteres se ilustran en las figuras correspondientes (véase Recuadro). La terminología de las estructuras sigue a Michener (2000). Se proveen breves explicaciones en paréntesis para los no especialistas.

Tabla 1. Especies de abejas registradas en la cordillera de Nahuelbuta, VIII Región, Chile y su actual posición taxonómica. *sin información.

Familia	Subfamilia	Tribu	Género	Especie	Período colecta
Andrenidae	Panurginae	Calliopsini	*Acamptopoeum*	*submetallicum*	nov-ene
			Calliopsis (Liopoeum)	*trifasciata*	nov-dic
		Protandrenini	*Liphanthus*	*cerdai*	dic-feb
			Liphanthus	*micheneri*	ene
			Protandrena (Heterosarus)	sp. 1	oct
			Protandrena (Heterosarus)	sp. 2	ene
Apidae	Apinae	Bombini	*Bombus*	*dahlbomii*	ene-dic
		Eucerini	*Alloscirtetica*	*rufitarsis*	ene
			Svastrides	*melanura*	ene
		Isepeolini	*Isepeolus*	*lativalvis*	ene
		Osirini	*Parepeolus (Ecclitodes)*	*stuardi*	ene
		Tapinotaspidini	*Chalepogenus*	*herbsti*	ene
	Nomadinae	Brachynomadini	*Kelita*	*chilensis*	ene
		Epeolini	*Doeringiella*	*gayi*	ene
	Xylocopinae	Manueliini	*Manuelia*	*gayatina*	nov
			Manuelia	*gayi*	ene
Colletidae	Colletinae		*Colletes*	*seminitidus*	oct
			Colletes	sp.	oct
	Diphaglossinae	Diphaglossini	*Diphaglossa*	*gayi*	dic
	Xeromelissinae	Chilicolini	*Chilicola*	*chalcidiformis*	ene
Halictidae	Halictinae	Augochlorini	*Corynura*	*patagonica*	ene
			Corynura	*prothysteris*	ene-feb
			Corynura	sp.	ene
			Halictillus	*glabrescens*	ene
		Halictini	*Caenohalictus*	*azarae*	ene
			Caenohalictus	*galletue*	ene
			Caenohalictus	*monilicornis*	ene
			Caenohalictus	*opacus*	feb
			Caenohalictus	*thauca*	ene-feb
			Lasioglossum (Dihalictus)	*spinolae*	*
Megachilidae	Megachilinae	Anthidiini	*Anthidium*	*gayi*	ene-feb
		Megachilini	*Coelioxys*	sp.	ene
			Megachile	*pollinosa*	ene
			Megachile	*semirufa*	ene

1 Con dos suturas subantenales (líneas divisorias bajo el alvéolo antenal que delimitan el área subantenal) (Fig. 23) 2

1' Con una sutura subantenal (Fig. 24) 6

2 Alas anteriores con tres células submarginales (Fig. 25) 3

2' Alas anteriores con dos células submarginales (Fig. 26) 4

3 Vértex cóncavo o aplanado en vista frontal (Fig. 6A). Espinas de las patas posteriores con ápices curvos como ganchos (Fig. 6B)..... *Liphanthus micheneri*

3' Vértex convexo en vista frontal (Fig. 4A). Espinas de las patas posteriores con ápices suavemente curvados (Fig. 4B) ..... *Liphanthus cerdai*

4 Distancia entre las suturas subantenales menor al largo de la sutura interna ..... *Protandrena* (*Heterosarus*) sp.

4' Distancia entre las suturas subantenales mayor o igual al largo de la sutura interna 5

5 Labro con fuerte quilla en su tercio distal (Fig. 2). Machos sin proyección media en esterno metasómico V ..... *Acamptopoeum submetallicum*

5' Labro con suave cordón transversal. Machos con notable proyección media en el esterno metasómico V (Fig. 3)..... *Calliopsis trifasciata*

6 Alas anteriores con dos células submarginales 7

6' Alas anteriores con tres células submarginales 12

7 Primera célula submarginal más larga que la segunda ..... *Chilicola chalcidiformis*

7' Primera célula submarginal de tamaño similar a la segunda 8

8 Cuerpo con pilosidad escamiforme ..... *Kelita chilensis*

8' Cuerpo con pilosidad simple o ramificada, nunca escamiforme 9

9 Estigma (= pterostigma) pequeño, tan largo como ancho ..... *Anthidium gayi*

9' Estigma grande, más largo que ancho 10

10 Ojos con pilosidad (Fig. 18); abdomen con extremo distal agudo; hembras sin escopa abdominal ..... *Coelioxys* sp.

10' Ojos sin pilosidad; abdomen con extremo distal redondeado; hembras con escopa abdominal (Fig. 11) 11

11 Pilosidad dorsal rojiza, amarilla o anaranjada; hembras con escopa de pelos negros ..... *Megachile semirufa*

11' Pilosidad dorsal blanquecina; hembras con escopa de pelos anaranjados ..... *Megachile pollinosa*

12 Vena basal (del ala anterior) fuertemente curvada hacia la base del ala (Fig. 20) 13

12' Vena basal suavemente curvada o casi recta hacia la base del ala 25

13 Ojos con pilosidad, escasa en algunos ejemplares 14

13' Ojos sin pilosidad 2

14 Sector lateral de la sutura epistomal (línea que delimita parte distal de cara llamada clipeo) suavemente incurvado (Fig. 27A); machos con segmentos metasómicos de lados no paralelos formando un abdomen peciolado (Fig. 27B); y reflejos metálicos dorados ..... *Corynura prothysteris*

14' Sector lateral de la sutura epistomal fuertemente angulada (Fig. 28A); machos con segmentos metasómicos de lados paralelos formando un abdomen peciolado y reflejos metálicos de otro color 15

15 Machos: antenas con trece segmentos 16

15' Hembras: antenas con doce segmentos (Fig. 1D) 19

16 Dorso del propodeo (o metapostnoto, como en Fig. 1B) más corto que el escutelo 17

16' Dorso del propodeo tanto o más largo que el escutelo (este último una sección del tórax, menor y posterior al escudo en vista dorsal) 18

17 Tegumento negro opaco con reflejos metálicos gris acero ..... *Caenohalictus opacus*

17' Tegumento verde con reflejos metálicos dorados ..... *Caenohalictus thauca*

18 Cabeza y tórax verde metálico brillante ..... *Caenohalictus galletue*

18' Cabeza y tórax verde petróleo brillante ..... *Caenohalictus azarae*

19 Espina metatibial interna de borde finamente serrado (Fig. 27C) ..... *Caenohalictus thauca*

19' Espina metatibial interna con 2 dientes separados del eje 20

20 Cabeza y tórax negro ..... *Caenohalictus opacus*

20' Cabeza y tórax verdoso 21

21 Tarsos pardo amarillentos ..... *Caenohalictus azarae*

21' Tarsos negros ..... *Caenohalictus galletue*

22 Tercera célula submarginal, por lo general débilmente definida; hembras con placa basitibial definida anterior y posteriormente por carina; machos con último tergo doblado ventralmente hacia adelante, de modo que es visible en vista ventral ..... *Lasioglossum spinolae*

22' Tercera célula submarginal bien definida; hembras con placa basitibial rudimentaria o definida sólo por una carina posterior; machos con último tergo no doblado ventralmente 23

23 Sector lateral de la sutura epistomal suavemente incurvado (Fig. 27A); machos con segmentos metasómicos de lados paralelos forman un metasoma peciolado (Fig. 27B); hembras con espinas tibiales de las patas posteriores serradas (Fig. 27C) 24

23' Sector lateral de la sutura epistomal abruptamente incurvado (Fig. 28A); machos con segmentos metasómicos de lados paralelos no forman un metasoma

peciolado (Fig. 28B); hembras con espinas tibiales de las patas posteriores con expansiones en forma de láminas (Fig. 28C) y reflejos metálicos azulados ..... *Halictillus glabrescens*

24 Cuerpo con reflejos metálicos verdosos, abdomen rojizo .... *Corynura patagonica*

24' Cuerpo con reflejos metálicos azulados; abdomen negro azulado ... *Corynura* sp.

25 Glosa bilobulada (Fig. 19); sutura prepisternal completa (impresión lineal que delimita prepisterno del área hipoepimeral, pero sobrepasando a esta última ventralmente, semejante a Fig. 1B) 26

25' Glosa alargada (semejante a *Fig. 11*); sutura prepisternal presente sólo por sobre la escroba o pequeña fosa que delimita el área hipoepimeral ventralmente (Fig. 29) 27

26 Área malar (distancia entre parte ventral del ojo y la articulación mandibular) poco menor que el largo del ojo; abdomen sin reflejos metálicos; machos con una proyección distal media en esterno metasómico III; ápice de la proyección con pelos cortos fuertemente recurvados ..... *Diphaglossa gayi*

26' Área malar aproximadamente un cuarto del largo del ojo; abdomen con reflejos metálicos verdosos; machos sin proyección media en esterno metasómico III ..... *Colletes seminitidus*

27 Largo del área malar un cuarto o más del largo del ojo (Fig. 9); cuerpo con abundante pilosidad anaranjada; hembras con corbícula (Fig. 7) ..... *Bombus dahlbomii*

27' Área malar lineal o largo claramente menor que un cuarto del largo del ojo (semejante a Fig. 1A); hembras sin corbícula (semejante a Fig. 1F); pilosidad de otro color 28

28 Lóbulos pronotales (expansiones laterales del pronoto o primer segmento del tórax en vista dorsal) protuberantes (Fig. 30) 29

28' Lóbulos pronotales no protuberantes (como en Fig. 1B) 30

29 Cuerpo con reflejo azul metálico ..... *Manuelia gayi*

29' Cuerpo negro y brillante ..... *Manuelia gayatina*

30 Manchas o bandas de pelos escamiformes en el tórax y/o abdomen; hembras sin escopa tibial 31

30' Sin manchas de pelos escamiformes en el tórax y/o abdomen; hembras con escopa tibial (semejante a Fig. 1F) 33

31 Primera célula submarginal más larga que la segunda ..... *Doeringiella gayi*

31' Primera célula submarginal de largo semejante a la segunda 32

32 Primer antenito del flagelo antenal del mismo largo que el segundo; triángulo propodeal microestriado ..... *Parepeolus stuardi*

32' Primer antenito del flagelo antenal claramente más largo que el segundo; triángulo propodeal no microestriado ..... *Isepeolus lativalvis*

33 Machos: antenas con trece segmentos y siete segmentos metasómicos visibles 34

33' Hembras: antenas con doce segmentos y seis segmentos metasómicos visibles 36

34 Antenas cortas, no llegando hasta el extremo distal del metasoma; este último con reflejos metálicos azulados ..... *Chalepogenus herbsti*

34' Antenas largas, llegando casi hasta el extremo distal del metasoma; éste último sin reflejos metálicos azulados 35

35 Sexto esterno con carina convergente posteriormente (Fig. 11)..... ..... *Svastrides melanura*

35' Sexto esterno sin carina convergente posteriormente ..... *Alloscirtetica rufitarsis*

36 Abdomen con reflejos metálicos azulados ..... *Chalepogenus herbsti*

36' Abdomen sin reflejos metálicos 37

37 Banda pilosa blanca en el extremo anterior del III tergo metasómico .... *Svastrides melanura*

37' Sin banda pilosa blanca en el extremo anterior del III tergo metasómico ..... *Alloscirtetica rufitarsis*

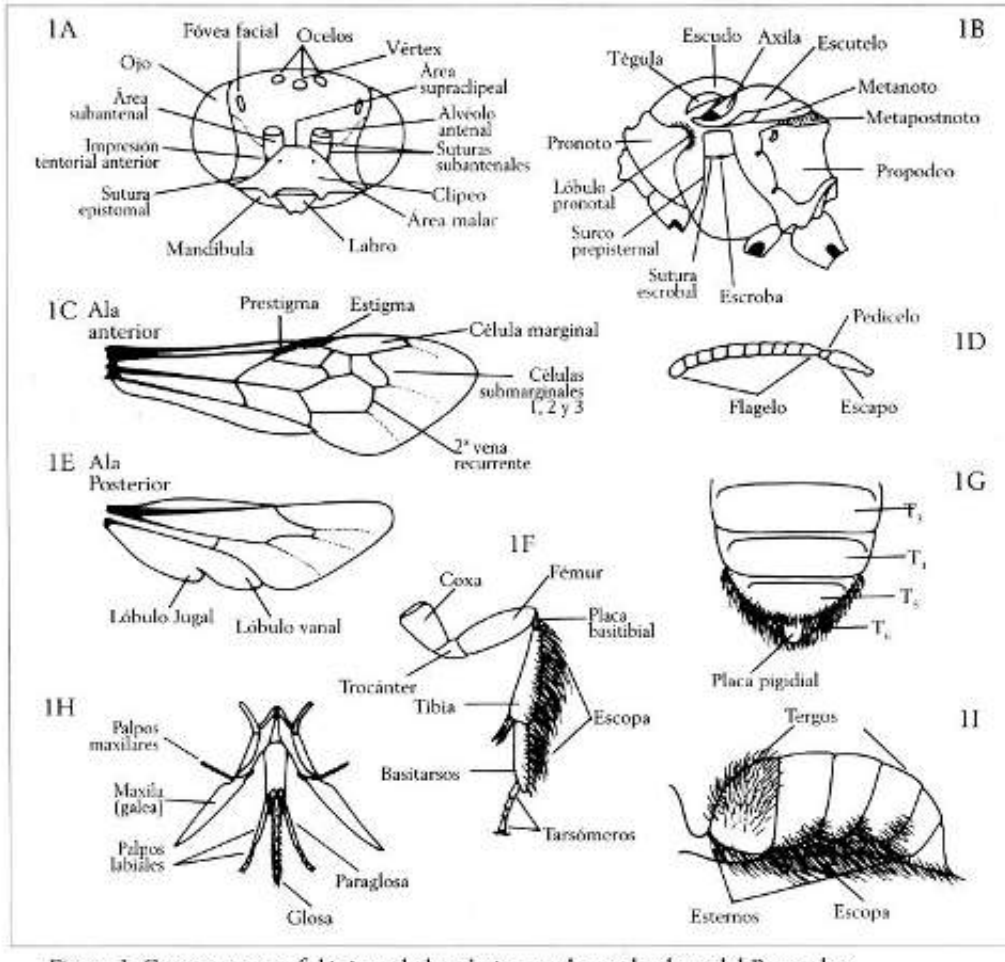
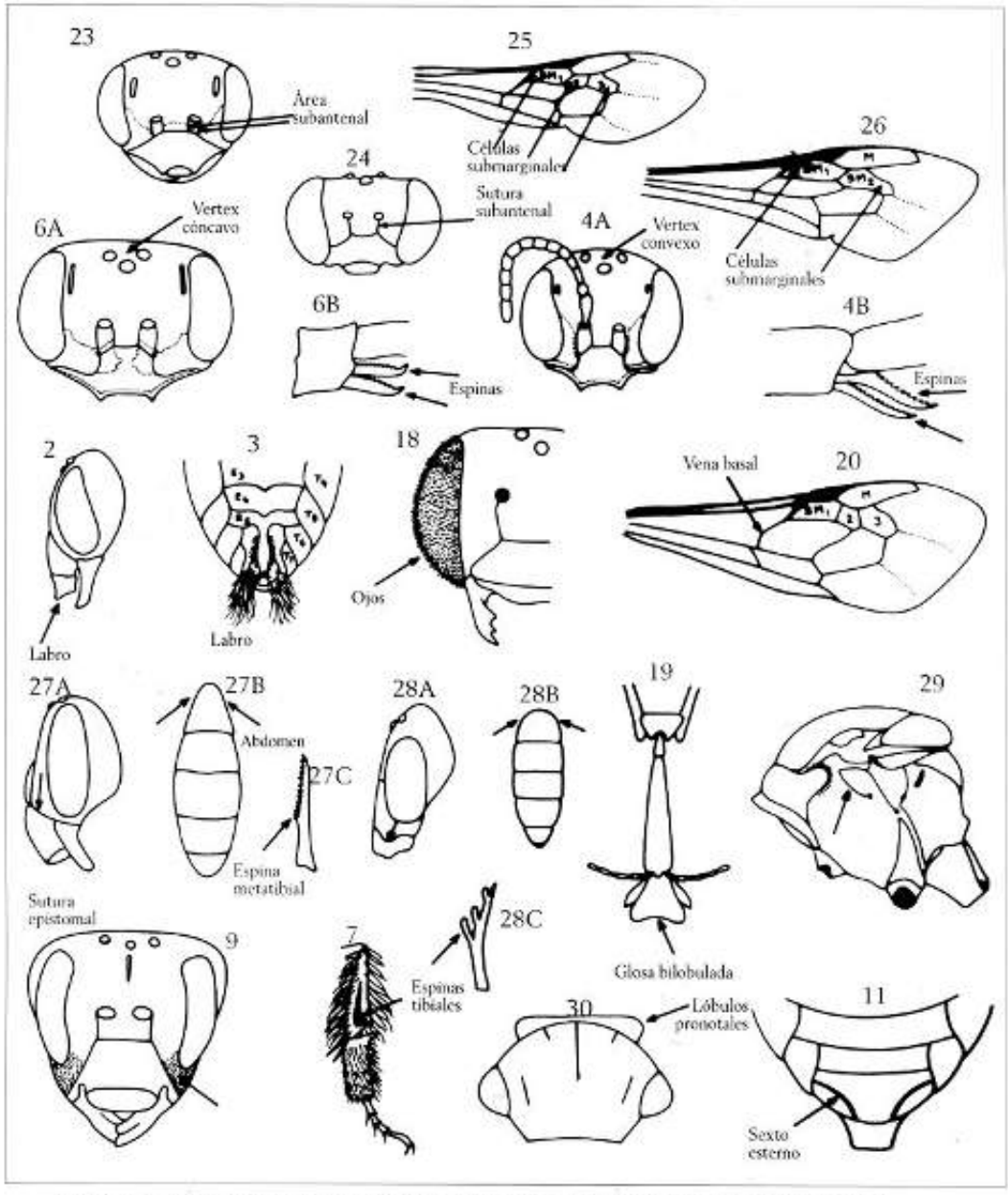


Figura 1. Caracteres morfológicos de las abejas usadas en la clave del Recuadro.



Figuras 2 - 30. Caracteres morfológicos de las abejas usadas en la clave del Recuadro.

Caracterización morfológica

Los apoideos se distinguen especialmente por el lóbulo pronotal posterior pequeño y bien separado de la tégula o escama (Fig. 1B) que cubre la base del ala anterior, en tanto que en otros Aculeata el área posterolateral del pronoto alcanza la tégula. Los caracteres morfológicos que distinguen fácilmente a las abejas son: presencia de

pelos ramificados y basitarsos de patas posteriores más anchos que los segmentos precedentes. En las especies parásitas los basitarsos son más angostos en relación a las especies colectoras, pero igualmente de mayor amplitud que los segmentos restantes. En las hembras, la mayor amplitud de los basitarsos está en relación con la presencia de una escopa colectora para el transporte de polen, la que está conformada por pelos ramificados y generalmente abundantes (Fig. 1F). La escopa puede ubicarse en las patas posteriores o en el área ventral del metasoma (Fig. 1I). En comparación con las avispas, las abejas son más robustas y pilosas, la lengua (o glosa) (Fig. 1H) en general, es larga y los pelos del área inferior de la cara no son dorados ni plateados, sino opacos, ramificados, erectos o ausentes.

Abejas como polinizadores

Las abejas han abandonado los hábitos carnívoros de las avispas, que capturan presas para sus crías. Las primeras, en cambio, dependen del polen como fuente primaria de proteínas, aunque tanto avispas como abejas visitan flores para alimentarse de néctar (Michener, 2000). Las abejas son importantes en los hábitats silvestres y también en los cultivos agrícolas, permitiendo una efectiva reproducción de las plantas mediante el acarreo directo de granos de polen desde los estambres de una flor hasta el estigma de otra. Para la función de polinización, el polen transportado accidentalmente por las abejas en su pilosidad corporal es más relevante que el polen colectado deliberadamente y transportado en la escopa de las hembras y que se destina a alimentación de los juveniles.

El comportamiento de las abejas con respecto a las plantas con flores que visitan se clasifica en oligoleccia y polileccia. Muchas especies de abejas solitarias son oligolécticas, es decir, están asociadas a una o unas pocas especies vegetales, ya sea por su correspondencia morfológica con la arquitectura floral y/o por sus requerimientos específicos. Otras especies son polilécticas, es decir son generalistas en su alimentación, sin preferencia definida por ciertas especies o grupos de plantas. Algunas especies de abejas se pueden comportar facultativamente como oligolécticas dependiendo de la disponibilidad de recursos (oferta floral) en un período determinado. Es razonable suponer que las abejas polilécticas no serían polinizadores tan efectivos, ya que moverían las cargas de polen de muchas flores indistintamente entre diferentes especies de plantas.

En bosques templados, las especies de *Nothofagus* y coníferas son anemófilos (polinizados por el viento), pero otros árboles, arbustos y plantas herbáceas son polinizadas por abejas (Riveros, 1991; Smith - Ramírez *et al.*, en prensa). La conservación de comunidades vegetales nativas depende también de la preservación de poblaciones de abejas, ya que si éstas desaparecen, la reproducción de la flora puede verse severamente limitada (Michener, 2000). Las poblaciones de abejas silvestres de numerosas regiones de Chile han sido reducidas, debido a cambios de cobertura vegetal y contaminación por pesticidas, disminuyendo los hábitat naturales, particularmente las áreas de nidificación y fuentes de alimento.

Parasitismo en abejas

Otra función ecológica importante entre las abejas es el parasitismo que puede ser un factor regulador de las poblaciones de sus hospederos. En diversos grupos de organismos que almacenan alimento para su propio uso y/o para sus crías, existen especies parasíticas. Entre las especies de abejas existen varios tipos de parasitismo. Algunas abejas son cleptoparásitas, es decir, colocan huevos en los nidos de sus hospederos. La larva eclosiona y mata la larva hospedera, teniendo así la posibilidad de alimentarse de la masa de polen depositada por la hembra constructora del nido (Michener, 2000). Las abejas cleptoparásitas pueden reconocerse por la presencia de pilosidad escamiforme (pelos anchos y cortos en forma de placas) y la reducción o ausencia de escopa para transporte de polen en las hembras.

20.1. Aspectos sistemáticos y biológicos de las especies de Nahuelbuta

Entre las abejas de Nahuelbuta existentes en diversas colecciones del país es posible reconocer 34 especies representantes de cinco familias (Tabla 1), siendo Apidae y Halictidae las más numerosas.

20.1.1. *Familias y especies más representativas*

ANDRENIDAE

Son abejas de cuerpo comprimido dorsoventralmente y tamaño variable (5-10 mm o más) (Toro y Chiappa, 1996). De las cuatro subfamilias (Michener, 2000), sólo dos (Andreninae y Panurginae) se encuentran distribuidas en Chile. En el área de Nahuelbuta se han registrado seis especies, todas ellas de la subfamilia Panurginae. Los Andrenidae constituyen un grupo importante en Norteamérica y Sudamérica. Sus especies se distinguen por presentar en la cara un par de suturas subantenales bajo cada alvéolo antenal (Fig. 1A).

Subfamilia Panurginae

Los panurginos presentan tamaño pequeño a mediano (4-10 mm), en general son poco pilosos y usualmente presentan manchas amarillas o blanquecinas en diversas partes del cuerpo. Su glosa o lengua (Fig. 1H) es de longitud mediana, aunque puede variar, alcanzando en algunas especies casi la longitud del cuerpo.

La mayoría de los Panurginae son oligolécticos. El polen, colectado para alimentar a las larvas, es transportado en las tibias de sus patas posteriores formando una masa compacta, aparentemente humedecida con néctar. Construyen sus nidos en el suelo, a poca profundidad, en base a túneles que terminan en celdillas distribuidas de forma diversa; generalmente con una sola entrada y mantienen el sustrato bastante húmedo a nivel de celdillas, aun en regiones áridas (Rozen, 1967). A veces viven en agregaciones.

Tribu Calliopsini

• *Acamptopoeum submetallicum* (Spinola,1851)

Género de distribución sudamericana. Etimología de la especie: del latín, casi metálico. Descripción: abejas de tamaño mediano (10 mm), caracterizadas por su labro con notoria protuberancia (Fig. 1B), muy saliente en vista lateral (Fig. 2, Ruz, 1991) y por su reflejo azul en el metasoma (Toro y Chiappa, 1996). Distribución de la especie: desde Copiapó al sur (Toro, 1986b). Plantas asociadas conocidas: *Adesmia* sp. (Fabaceae), *Eryngium paniculatum* (Umbelliferae). Nidificación a orillas de camino, a veces formando agregados en extensas áreas. Construyen sus celdillas alternadamente a los lados de un túnel único (Claude-Joseph, 1926).

• *Calliopsis (Liopoeum) trifasciata* (Spinola, 1851)

Superficialmente parecida al género *Acamptopoeum*, pero con pilosidad menos densa (Ruz, 1991) y esternos metasómicos III a V del macho con prolongación (a veces muy pequeña) en el margen distal (Ruz, 1991). Cuerpo piloso, especialmente en hembras; con tres bandas amarillas en metasoma. Machos con notoria prolongación distal en V esterno metasómico (Fig. 3). Se observan volando a orillas de camino con tierra suelta, donde las hembras se "zambullen" en busca de sus nidos. Distribución de la especie: Coquimbo al sur (Toro, 1986b).

Tribu Protandrenini

• *Liphanthus cerdai* Ruz & Toro, 1983

Abejas morfológicamente heterogéneas, pequeñas, en general poco pilosas, a veces con extensas áreas amarillas o blanquecinas. Primer segmento antenal (escapo) alargado (semejante a Fig. 1D; Fig. 4A) y con surco tranversal en la base del segundo tergo metasómico. Los machos miden alrededor de 3 mm y la hembra 4 mm. Cara opaca, en machos área distal en gran parte (clípeo) y cercana a los ojos ventralmente (áreas paraoculares limitadas por línea punteada y subantenales) amarillos (Fig. 4A); hembras con mancha amarilla sólo en clípeo. Distribución de la especie: Malleco, Nahuelbuta (Toro, 1986b; Ruz y Toro, 1983), registrada hasta ahora, como endémica de esta zona. Plantas asociadas conocidas: *Oxalis* sp. (Oxalidaceae) (Ruz 2001, observación personal).

• *Liphanthus micheneri* Ruz & Toro, 1983

Los machos miden 5 mm (Fig. 5) y hembras 6 mm (Foto 73, Cuadernillo 3). Los machos con parte inferior de cara amarilla, pero con mancha negra a cada lado del clípeo y vértex (área entre los ocelos) cóncavo (Fig. 6A). Hembra negra, con vértex aplanado. Distribución: Chillán, Las Trancas (Ruz y Toro, 1983) y Nahuelbuta. Algunas hembras encontradas en Nahuelbuta presentaban metasoma rojo, lo que puede significar que ésta sea una nueva especie estrechamente relacionada a L. (*Xenoliphanthus*) *micheneri* Ruz y Toro, o corresponder sólo a variación intraespecífica. Plantas asociadas conocidas: otras especies de *Liphanthus* visitan especies de *Oxalis* (Moldenke y Neff, 1974; Ruz y Toro, 1983). Relación abeja-cleptoparásito: en Nahuelbuta no se han observado abejas que ataquen los nidos de esta especie, sin embargo es probable que sean parasitados por abejas del género *Kelita*, específicamente *K. chilensis*, también presente en la zona.

• *Protandrena (Heterosarus)* sp. 1

Es un género semejante a *Andrena* (esta última de tamaño medio, de abundante pilosidad y de distribución principalmente en los continentes del hemisferio norte, que se extiende en parte a Sudamérica). Son generalmente negras con manchas amarillas en la cara, especialmente machos, y rara vez con reflejos metálicos. Esta especie parece ser nueva para la ciencia, aunque debiera estar estrechamente relacionada con P. (H.) *virescens* (Ruz) (anteriormente en género *Pseudosarus* por Ruz, 1980; 1986) registrada para la zona central de Chile. Ambas especies son de tamaño pequeño, color ligeramente metálico verdoso y sin marcas amarillas en el cuerpo. Esta nueva especie, sin embargo, es notoriamente más pequeña. Distribución: endémica de Nahuelbuta.

APIDAE

Apidae es la más diversa de las siete familias de abejas, con 3 subfamilias: Xylocopinae (4 especies en Chile), Nomadinae (10 spp.) y Apinae (19 spp.). Las especies de Apidae tienen comportamientos variados, desde solitarias hasta conducta eusocial. Estas últimas corresponden a grupos familiares con individuos de dos generaciones, donde hay sólo una hembra reproductiva (reina) y el resto de los individuos están organizados en castas que procuran el correcto funcionamiento del nido. Además, la mayoría de las especies de las 33 tribus de esta familia son colectoras de polen, excepto por algunas especies (tribus Isepeolini, Osirini y Brachynomadini), de comportamiento cleptoparásito.

Subfamilia Apinae

Las especies de esta subfamilia presentan en las patas posteriores una zona suave y brillante en cara externa de tibia (corbicula) (Fig. 7), rodeada por pelos curvos en sus bordes. La cara interna del segmento siguiente de la misma pata o basitarso, presenta pelos rígidos que conforman el cepillo. Los géneros chilenos son *Isepeolus, Melectoides, Parepeolus, Chilimalopsis, Exomalopsis, Chalepogenus, Tapinotaspis, Diadasia, Toromelissa, Alloscirtetica, Eucerinoda, Melissodes, Melissoptila, Peponapis, Svastra, Svastrides, Anthophora, Mesonychium, Epiclopus, Bombus* y *Apis* (la abeja de miel *A. mellifera*, representante más común de este último género, no fue analizada aquí por ser especie introducida, ampliamente conocida y cosmopolita (Toro y Chiappa, 1996).

Tribu Bombini

• *Bombus dahlbomii* Guérin-Meneville, 1835 (Foto 74, Cuadernillo 3)

Género de área malar alargada (Fig. 9), alas posteriores sin lóbulo jugal (comparar con Fig. 1E). Patas posteriores de las hembras con cara externa de las tibias con corbicula (Fig. 7) y basitarso en cara interna con cepillo. Alcanzan tamaños de 10 a 30 mm, siendo las reinas las más grandes, mientras que los machos y obreras más pequeños. Presentan abundante pilosidad rojo anaranjada; construyen nidos en cavidades irregulares y forman colonias pequeñas. Las reinas invernantes comienzan el nuevo nido debiendo salir a forrajear, las hembras estériles que surgen luego de él, proveen de alimento a la colonia. Hembras y machos colaboran en

el desarrollo de las larvas al proveer calor mediante incubación. Distribución en Chile: desde Coquimbo hasta Tierra del Fuego. Poblaciones bastante disminuidas en zona central, actualmente ausentes de algunas áreas (Ruz, observación personal); en Nahuelbuta no se ven en abundancia. Plantas asociadas conocidas: como sus hábitos alimenticios son polilécticos y su lengua es más bien larga, sus preferencias de adulto son néctar en flores con corolas profundas. En Nahuelbuta se han observado en especies como chilcos (*Fuchsia magellanica*) y quintral del coihue (*Desmaria mutabilis*). En zonas agropastoriles y abiertas se les ha observado en hierba azul (*Echium vulgare*), trébol rosado (*Trifolium pratense*), rábano silvestre (*Raphanus sativus*), tabaco del diablo (*Lobelia bridgesii*), cardilla (*Eryngium paniculatum*), *Alstroemeria* sp., rosa malva (*Lavatera arborea*). Podría ser afectada por la presencia de otra especie de *Bombus*, introducida en la zona sur, tal como *B. ruderatus*. En Chiloé visita el 60% de todas las especies de angiospermas del bosque templado (C. Smith-Ramírez *et al.*, en prensa). Observaciones previas indican que *B. dahlbomii* mantiene grandes poblaciones en estrecha asociación a vegetación nativa en áreas costeras de la VIII Región (Cobquecura), donde aún no se ha detectado la presencia de especies de *Bombus* introducidas (Ruz y Herrera, 2001).

Tribu Eucerini

• *Alloscirtetica rufitarsis* (Bertoni, 1908)

Etimología de la especie: del latín, rufus (rojo), más el sufijo tarsis, haciendo alusión a la coloración rojiza de los tarsos. Abejas de tamaño pequeño a mediano (8-12 mm), propódeo (correspondiente al primer segmento abdominal fusionado con el tórax), casi vertical (Fig. 1B). Los machos presentan gran variación en las antenas y en algunas estructuras de su genitalia, no así las hembras que mantienen formas muy regulares. Estas últimas se caracterizan por la pilosidad uniformemente densa en la cara interna de los basitarsos y el clípeo poco protuberante, mientras que los machos, además de sus largas antenas, carecen de una carina convergente posterior en el sexto esterno (Vivallo, datos no publicados). Cuerpo en general negro con pilosidad blanquecina en el tórax y metasoma; patas café rojizas. Los nidos son construidos en terrenos inclinados y abiertos; el largo total es de entre 15 a 20 cm y las celdillas están dispuestas helicoidalmente alrededor de un tubo central que termina en un ciego. También se ha observado la agrupación de nidos y la utilización del mismo orificio de entrada por hembras distintas, lo que podría indicar un comportamiento social (Chiapa, comunicación personal). Plantas asociadas conocidas: ortiga caballuna (*Loasa tricolor*, Loasaceae) y trébol rosado (*Trifolium pratense*, Fabaceae). Distribución: centro y sur de Chile.

• *Svastrides melanura* (Spinola, 1851) (Foto 75-76, Cuadernillo 3)

Etimología de la especie: del griego, melas (negro) y oura (cola), aludiendo a su abdomen negro. Los machos de este género se caracterizan por tener una carina convergente distal en el sexto esterno metasómico (Fig. 11) y las hembras por tener una carina en el borde lateral del clípeo; este último alejado de la órbita ocular. Hembras con pilosidad negra, blanquecina en el dorso del tórax y en la mitad proximal del metasoma, junto con una notable banda transversal de pelos blancos en la mitad de éste. Los machos con igual pilosidad, pero sin la banda transversal, extendiéndose la pilosidad blanquecina hasta cubrir casi totalmente el dorso del metasoma. Clípeo con banda amarilla basal; antenas tan largas como el cuerpo. Construye nidos en el suelo, en terrenos planos y secos, próximos a caminos o riachuelos, situando la entrada en la base de un arbusto (Vivallo, observación personal). La nidificación

puede ser solitaria o en agrupaciones, donde pueden compartir, al igual que algunas especies de *Alloscirtetica*, el orificio de entrada. Sus nidos pueden ser parasitados por *Doeringiella gayi* (Spinola). Distribución: desde Coquimbo a la zona centro-sur de Chile. Plantas asociadas conocidas: *Chrysanthemum coronarium* (Compositae), *Cynara cardunculus* (Compositae) y diversas especies de Senecio (Compositae).

Tribu Isepeolini

Esta tribu contiene abejas cleptoparásitas sudamericanas. En Chile son parásitas de *Colletes*, y posiblemente *Alloscirtetica* (Vivallo, observación personal). Se distinguen los géneros *Isepeolus* y *Melectoides*, sólo el primero de estos está registrado para Nahuelbuta.

• *Isepeolus lativalvis* (Friese, 1908) (Foto 77, Cuadernillo 3)

Etimología de la especie: del latín, valvas anchas. Abejas de 7- 8,5 mm de longitud. Machos con tubérculo subapical triangular en el esterno VI; y hembras con el ápice del abdomen ancho y redondeado, esterno VI con un saliente puntiagudo en área media y extremo distal redondeado. Distribución de la especie: en el sur de Chile y Argentina, aunque de acuerdo al material estudiado por Roig-Alsina (1991), la especie también se registra en Chile central.

Tribu Osirini

• *Parepeolus (Ecclitodes) stuardi* (Ruiz, 1935), (Foto 78, Cuadernillo 3)

Abejas con pelos negros y plateados, cabeza robusta, genas (áreas postoculares) anchas, metasoma deprimido, metapostnoto con microestrías y pelos blancos apegados al tegumento en tergos I a V. Con antenas café, mesotórax (parte media de tórax que lleva 2° par de patas y 1er par de alas) con áreas de pelos negros y plateados, último segmento del metasoma de las hembras negro. Machos: con primeros segmentos antenales con manchones de pelos amarillentos y banda de pelos plateados en área distal de tergos metasómicos I a VI. Hembras con banda distal de pelos plateados en tergos I a V (Fig. 13). Distribución de la especie: sur de Chile (Malleco) y Sur de Argentina. La hembra fue colectada sobrevolando flores de *Adesmia emarginata* (Ruiz, 1935) en Termas de Chillán (Chile).

Tribu Tapinotaspidini

Abejas de tamaño pequeño a mediano, 4,2-14 mm de longitud, generalmente con áreas apicales de esternos metasómicos desnudas y brillantes (Roig-Alsina, 1997). Color de tegumento variable, que puede ser negro, o con manchas amarillas o rojas. Son abejas colectoras de aceites, por lo cual se caracterizan por poseer espina tibial posterior interna pectinada (semejante a un peine) y la escopa de patas posteriores con mezcla de pelos ramificados y de pelos simples y rígidos. Estas abejas también presentan estructuras particulares con grupos de pelos especializados para la colecta de aceite en patas anteriores, patas medias y metasoma, estructuras que se encuentran mejor desarrolladas en hembras que en machos. Los aceites, al agregarse al polen, sirven de alimento a las larvas. Las flores de donde obtienen los aceites son de las familias Iridaceae, Scrophulariaceae y Solanaceae (Roig-Alsina, 1999).

• *Chalepogenus herbsti* (Friese, 1906)

Son abejas entre 4 y 10 mm, con tegumento negro, o con manchas amarillas en cabeza, tórax, patas y metasoma, algunas áreas a veces rojizas o con reflejos azul metálicos. Generalmente con pelos largos en el escudo (sección media y mayor de tórax de Hymenoptera) (Fig. 1B), pero algunas especies con pelos muy cortos en dorso de tórax. El aparato colector de aceites, ubicado en la cara interna de los basitarsos anteriores de las hembras, consiste en un cepillo de finos pelos densos ramificados, junto con un peine de pelos rígidos en el margen distal (Neff y Simpson, 1981). Distribución del género: en varios países sudamericanos, la mayor diversidad observada en Argentina (14 especies), en contraste con Chile (6 especies). Distribución de la especie: en Chile, desde Coquimbo hasta Malleco. Plantas asociadas conocidas: *Sisyrinchium arenarium* (Iridaceae) y *Moninna angustifolia* (Polygalaceae) (Roig-Alsina, 1999).

Subfamilia Nomadinae

Abejas cleptoparásitas, de hábitos semejantes a avispas; machos con carina lateral en clipeo, articulaciones mandibulares equidistantes con el ojo. Es el grupo más grande y diverso de abejas cleptoparásitas, parecen tener un origen único de conducta parasítica y no se relacionan con ningún grupo de abejas no parásitas (Roig-Alsina y Michener, 1993).

Tribu Brachynomadini

• *Kelita chilensis* (Friese, 1916), (Foto 79, Cuadernillo 3)

Género de tegumento de cabeza opaco, gruesamente esculpido, en contraste con la suavidad del metasoma; escapo (1° segmento antenal) ancho, no aplastado. Hembra más pequeña que el macho y con setas gruesas, cortas en área pseudopigidial (semejante a área pigidial en extremo de metasoma). Distribución del género: entre las provincias de Atacama y Ñuble. Etimología de la especie: de Chile. Metasoma rojizo, pilosidad de pleuras (áreas laterales de segmentos) en tórax densa, amarillenta; gonostilo con proceso dorsal alargado; longitud, por lo menos, de 3 mm. Distribución de la especie: zona central y sur de Chile. Entre las especies chilenas de *Kelita* sólo *K. chilensis* ha sido detectada en Nahuelbuta, lo cual permite suponer que es cleptoparásita de *Liphanthus micheneri* o de *L. cerdai*.

Tribu Epeolini

• *Doeringiella gayi* (Spinola, 1851), (Foto 80, Cuadernillo 3)

El género presenta el área supraantenal deprimida, pedicelo (2° segmento antenal) (Fig. 1D) completamente expuesto, carina frontal fuerte, escapo antenal muy abultado en algunos machos, palpo maxilar bisegmentado y placa basitibial (semejante a Fig. 1F) vestigial (Roig-Alsina, 1989). Distribución: en el sur de Sudamérica. Las especies del Subgénero *Doeringiella s.* str. son cleptoparásitos en nidos de Apinae, la mayoría de la tribu Eucerini (Roig-Alsina, 1989), aunque el único registro seguro es *Svastrides*. Otros huéspedes posibles son: *Svastra*, *Diadasia* y *Caupolicana* (Colletidae: Caupolicanini). Presenta un patrón piloso amarillo cremoso, las bandas apicales de tergos I y II expandidas lateralmente. Distribución de la especie: Chile, Coquimbo y zona centro-sur. Aunque en Nahuelbuta el registro es sólo de adultos, las larvas podrían tener de huéspedes a *Svastrides melanura*, también presente en la zona, debido a que existe el antecedente de un marcado mimetismo entre el parásito y su huésped (Claude-Joseph, 1926).

Subfamilia Xylocopinae

En Chile representada por especies de los géneros: *Xylocopa*, abejas grandes, robustas, llamadas también "carpinteras" y *Manuelia*, el género más primitivo de la subfamilia, único género en la Tribu Manueliini. En Nahuelbuta se ha registrado la presencia de *Manuelia gayatina* y *M. gayi*.

Tribu Manueliini

• *Manuelia gayi* (Spinola, 1851), (Foto 81, Cuadernillo 3)

Pertenecen a un género relicto de abejas más bien pequeñas y delgadas, con tres especies en Chile y Argentina (*M. gayi, M. gayatina* y *M. postica*). Con variación en sus caracteres morfológicos, de color metálico azul o negro, 5-7 mm, mandíbulas bidentadas. En hembras labro con área triangular suave y elevada; machos con manchas amarillas en la cara. Distribución: desde Coquimbo por el norte hasta Chiloé por el sur. Según Claude-Joseph (1926) anidan en troncos muertos, construyen túnel principal con ramificaciones, cada una de las cuales es obra exclusiva de una abeja, aunque 8 a 10 de ellas pueden penetrar la misma abertura y cuyas celdillas, para depósito de polen y huevo, están separadas por tabiques construidos por ellas mismas con partículas de madera y saliva. Presenta una sola generación al año. Plantas asociadas conocidas: zarzamora (*Rubus ulmifolius*) (Gazulla y Ruiz, 1928). También hacen nidos en troncos podridos de (*Populus nigra*) y sauce llorón (*Salix babilonica*). Chiappa (comunicación personal) ha observado nidos en troncos de lingue (*Persea lingue*), coligüe (*Chusquea* sp.) y chagual (*Puya* sp.), esta última también visitada por néctar.

• *Manuelia gayatina* (Spinola, 1851) (Foto 82, Cuadernillo 3)

Individuos de color negro, 4-5 mm, mandíbulas simples (semejante a Fig. 2, sin dientes adicionales como en Fig. 18). Construyen nidos con túneles ramificados en tallos muertos secos, en madera podrida, o en galerías abandonadas de escarabajos (Jaffuel y Pirión, 1926). También utilizan para nidos tallos de zarzamora (*Rubus ulmifolius*), durazno (*Prunus persica*) o avellano (*Gevuina avellana*). Distribución: zona central y sur de Chile (Toro, 1986b). Plantas asociadas conocidas: presentan hábitos alimenticios sobre Compositae (*Cichorium intybus, Hypochaeris radicata*), Cruciferae (*Brassica campestris*), Euphorbiaceae, Labiatae, Malvaceae, Rosaceae, Scrophulareaceae. Esto indica una amplia polileccia. Chiappa (comunicación personal), ha observado esta especie asociada con frambuesa (*Rubus idaeus*) y chagual (*Puya venusta*).

COLLETIDAE

Los colétidos son abejas morfológicamente diversas distribuidas en todo el mundo, siendo particularmente diversas en Australia y Sudamérica. La familia Colletidae, al igual que las avispas Spheciformes, se caracteriza por tener la glosa bilobulada (Fig. 19), por lo que se cree que la aparición de estas abejas es muy antigua, situándola en la base de la evolución de Apiformes. Actualmente esta familia se subdivide en cuatro subfamilias: Colletinae, Diphaglossinae, Xeromelissinae e

Hylaeinae. Todas ellas se encuentran representadas en Chile, registrándose en el área de Nahuelbuta representantes de las tres primeras (Tabla 1).

Subfamilia Colletinae

Constituyen el más grande y abundante grupo de colétidos pilosos. De tamaño pequeño a grande, la glosa generalmente con dos lóbulos cortos (Fig. 19), a veces profundamente bifida, con fóvea facial (depresión) usualmente ancha, poco definida a ausente, aunque a veces bien nítida. La escopa (o conjunto de pelos) de patas posteriores de las hembras, grande y densa a esparcida, formando una corbícula (área deprimida y brillante) bajo el fémur (3er segmento de la pata) (Fig. 1F). La escopa a veces también puede presentarse en esternos metasómicos (semejante a Fig. 1I), o en lados de propódeo. Alas anteriores con dos a tres células submarginales. El género *Colletes* está ampliamente distribuido y *Mourecolletes* se encuentra en climas templados de Sudamérica.

• *Colletes seminitidus* Spinola, 1851

Etimología de la especie: del latín, semibrillante. Un carácter único de este género de abejas, aunque a veces débilmente desarrollado, es poseer la segunda vena recurrente del ala anterior (Fig. 1C) con su parte posterior curvada hacia fuera. Miden entre 7 y 16 mm, presentan los ojos fuertemente convergentes ventralmente, en tanto que la placa pigidial de hembras se encuentra ausente (Michener, 2000). Además, son fácilmente reconocibles por el propódeo con un surco basal estriado bien marcado. La especie se reconoce por el área malar alargada, pilosidad gris, tórax con tegumento microareolado (con divisiones en pequeños espacios irregulares) y metasoma verde metálico. Distribución: desde Coquimbo hasta la zona central de Chile. Claude-Joseph (1926), en el área de Temuco, señala que las galerías de nidificación están organizadas como los dedos de una mano, en toda clase de terrenos, soleados o sombríos. Son los primeros himenópteros que salen a forrajear poco antes de iniciarse la primavera, siendo observados sobre flores de *Maytenus boaria* (maitén) y *Aristotelia chilensis* (maqui). En Nahuelbuta, la especie se encuentra asociada a *Berberis linearifolius*.

Subfamilia Xeromelissinae

Las abejas de esta subfamilia son muy pequeñas (0,5 a 0,9 mm), negras, con poca pilosidad y sólo dos células submarginales en el ala anterior. Los machos de algunas especies tienen manchas amarillas en la cara y los fémures ensanchados, lo que estaría relacionado con el ajuste mecánico en el momento de cópula. Esta subfamilia se divide en las tribus Xeromelissini y Chilicolini.

Tribu Chilicolini

• *Chilicola chalcidiformis* (Maede-Waldo, 1914)

Especie de coloración en gran parte negra, los machos presentan áreas amarillas en la mitad distal del clípeo, paraoculares inferiores, base del labro y la mandíbula y patas anaranjadas; patas ensanchadas gradualmente hacia el ápice. Las hembras se caracterizan por su coloración negra, pilosidad blanquecina esparcida y los tergos metasómicos I a III con una banda no muy definida. Distribución: desde la cordillera de Nahuelbuta (Malleco) hasta la Patagonia

(Toro y Moldenke, 1979; Toro, 1986b). Las especies de este género nidifican en tallos de arbustos, como *Baccharis* sp. y *Chusquea quila* (bambú), allí fabrican pequeñas galerías seriadas, donde posteriormente depositan una masa de polen y un huevo por celdilla.

HALICTIDAE

Los halictidos son abejas de tamaño mediano a pequeño, usualmente con colores metálicos, lengua corta y vena basal fuertemente curvada en ala anterior (Fig. 20). Esta familia es muy interesante desde el punto de vista etológico, ya que se pueden encontrar individuos solitarios y especies con comportamiento primitivamente social, como por ejemplo algunas especies del género *Lasioglossum*, donde una hembra asume el papel de reina y somete al resto de los individuos que forman parte de su colonia, obligándoles a forrajear e impidiéndoles a las demás hembras que pongan sus huevos.

Subfamilia Halictinae

La subfamilia Halictinae es un gran grupo de abejas distribuidas en ambos hemisferios, y con un comportamiento mayoritariamente poliléctico. En esta subfamilia se agrupan, en diversos géneros, especies colectoras de polen y otras cleptoparásitas como *Sphecodes*, cuyas especies atacan a otros halictidos, andrénidos y colétidos. Las tribus Augochlorini y Halictini, que componen la subfamilia Halictinae, están presentes en Nahuelbuta, con los géneros *Corynura*, *Halictillus* y *Caenohalictus*.

Tribu Halictini

• *Caenohalictus azarae* Cockerell, 1926 (Foto 83, Cuadernillo 3)

Etimología del género: del griego, nuevo halíctido (Toro y Chiappa, 1996). Etimología de la especie: que visita flores del arbusto *Azara celastrina* (Flacourtiaceae). Las abejas de este género se caracterizan por los reflejos verde metálico presentes en la mayoría de las especies, la pilosidad presente en los ojos, además de la fina y densa puntuación presente en todo el cuerpo. Los machos de esta especie se caracterizan por presentar el segundo segmento antenal tan largo como la suma del segmento anterior más el pedicelo; la coloración verde esmeralda uniforme en el abdomen; o con manchas oscuras premarginales muy débiles. El último tergo es oscuro y sin reflejos metálicos. Las hembras se caracterizan por la pared posterior del propódeo ampliamente convexa, con carinas arqueadas que llegan hasta la mitad de la distancia del borde distal. Distribución: desde la Región Metropolitana hasta Magallanes. Otra especie de *Caenohalictus* de Nahuelbuta, aún no identificada, se encontraba asociada a *Berberis linearifolius* Phil. (Packer, comunicación personal).

MEGACHILIDAE

Megachilidae es una familia de amplia distribución y muy fácil de distinguir de otras abejas porque las especies colectoras de polen tienen una escopa abdominal

(Subfamilia Megachilinae) (Fig. 11). Las especies parásitas presentes en Chile corresponden a ejemplares del género *Coelioxys*, cuyos hospederos son miembros del género *Megachile*, ambos pertenecientes a la tribu *Megachilini* y registrados en la cordillera de Nahuelbuta.

Subfamilia Megachilinae

Como se mencionó anteriormente, esta subfamilia se caracteriza por la escopa abdominal de las hembras, la presencia de sólo dos células submarginales en el ala anterior y la sutura subantenal dirigida hacia el borde exterior del alvéolo antenal.

Tribu Megachilini

• *Megachile semirufa* Sichel, 1867 (Foto 84, Cuadernillo 3)

Etimología del género: del griego, labio grande (Toro y Chiappa, 1996). Etimología de la especie: del latín, casi roja, aludiendo a la coloración rojiza del dorso del tórax. Abeja robusta de aproximadamente 10 a 14 mm de largo, provista de abundante pilosidad rojiza dorsal y negra en la cara ventral, aunque se pueden encontrar algunos machos con pilosidad amarilla en la cara dorsal. Al igual que el resto del género, esta abeja probablemente tapiza el nido con pétalos de algunas plantas como cardenal *Geranium* sp. (Geraniaceae) o *Lavatera arborea* (Malvaceae) y es común encontrarla en terrenos urbanos libando néctar de las flores de plazas y jardines. Distribución: zona centro-sur de Chile.

20.2. Relevancia de la relación abeja-planta para la conservación de la biodiversidad

Aunque los bosques nativos chilenos han sido estudiados, en aspectos de clasificación y distribución (Gajardo, 1994), tipos forestales (Donoso, 1981), como patrimonio de la tierra (Donoso, 1998), silvicultura (Grosse y Quiroz, 1999), como isla biogeográfica (Armesto *et al.*, 1996), en su ecología y proyecciones (Armesto *et al.*, 1996), incluyendo estudios específicos en el Parque Nahuelbuta (Ferrière, 1963), escasos trabajos han examinado las interacciones con animales mutualistas, tales como la polinización y dispersión de semillas (Willson *et al.*, 1996c).

Entre los apoideos, la asociación que más frecuentemente se establece con el estrato arbóreo parece corresponder a la abeja poliléctica *Apis mellifera*, la abeja de la miel (Ruz, observación personal). En el bosque valdiviano las flores son visitadas en el 93% por abejas, en tanto que otros grupos de insectos lo hace en un porcentaje menor (Riveros, 1991). No se conoce, sin embargo, los tipos de apoideos que visitarían cada estrato vertical del bosque en particular, aunque estudios en este sentido se están realizando en el Parque Nacional Puyehue (M. Riveros, comunicación personal) y en Chiloé (C. Smith-Ramírez *et al.*, en prensa).

Las abejas nativas de Nahuelbuta, se encuentran frecuentemente asociadas con flores del estrato arbustivo o herbáceo, tales como chilcos, oreganillo (*Baccharis* sp.), notro (*Embothrium coccineum*), calafate (*Berberis microphylla*), michay (*Ber-*

beris darwini), y otras especies. Es importante destacar, sin embargo, la existencia de más de 15 especies de orquídeas chilenas en el Parque Nahuelbuta, las que florecen en los meses de noviembre y diciembre (Torres y Torres, 1998), que podrían exhibir asociaciones con ápidos.

El alto valor biológico, tanto de la diversidad de formas, como de los niveles de endemismo del bosque húmedo templado chileno, han sido reconocidos por organismos internacionales como de alta prioridad para la conservación de la biodiversidad (Smith-Ramírez, 2004). Sin embargo, pese a la importancia que tiene el conocimiento y la mantención de este patrimonio, Chile aún no tiene una estrategia nacional de conservación de la diversidad biológica oficialmente reconocida (De la Maza, 2003). Estudios futuros y acciones, por lo tanto, debieran centrarse también en esa dirección.

La pérdida de especies vegetales nativas asociadas con abejas polinizadoras, o la pérdida de estas últimas por efectos de pesticidas o competencia con ápidos polilécticos introducidos en Chile (Dafni y Schmida, 1996; Ruz y Herrera, 2001), puede llevar, eventualmente, a la pérdida de las interacciones y extinción de ambos mutualistas, en particular si las relaciones de dependencia son estrechas (Toro, 1986a). Personas encargadas del manejo de plantas con fines agroforestales o de conservación necesitan reconocer y remediar tempranamente problemas de polinización, asegurando la sobrevivencia de ensambles funcionales de polinizadores y de plantas (Corbet, 1997).

Muchas especies de abejas necesitan áreas específicas para construir sus nidos, usando materiales disponibles en el suelo y una cantidad suficiente de plantas que les provean su alimento (néctar, aceites, polen), en toda el área de forrajeo de las hembras (Westrich, 1996). La reducción y fragmentación de las superficies de vegetación nativa puede acarrear la pérdida de poblaciones locales de apoideos, afectando la diversidad de plantas e insectos (Corbet *et al.*, 1991; Steffan-Dewenter y Tscharntke, 1997). La preservación de los hábitat, su conectividad, y la disponibilidad de recursos florales es vital para la conservación de las abejas de Nahuelbuta.

Agradecimientos

Agradecemos a la Dra. Fresia Rojas (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile), por las facilidades para revisar material apidológico. A Fernando Rodríguez (biólogo) y al Dr. Renato Rippa (Instituto de Investigaciones Agropecuarias-INIA, La Cruz, Chile) por las fotografías digitalizadas de abejas. Al Dr. Laurence Packer (Universidad York, Ontario, Canadá) y a la profesora Elizabeth Chiappa (Universidad de Playa Ancha de Ciencias de la Educación, Valparaíso, Chile) por sus valiosos aportes. A las profesoras Lorena Flores y Carmen Estay (Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile), por la identificación de algunas especies vegetales. A la Dra. Magaly Riveros y a Carlos Leneba (Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile) por sus comentarios e información florística. A la Dra. Vivianne Jerez (Universidad de Concepción, Chile) por su ayuda en proveer material bibliográfico y a Carmen Tobar (Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile), por los dibujos de estructuras apidológicas. Expresamos también nuestros agradecimientos a los evaluadores externos por sus sugerencias.

Los fásmidos de la Cordillera de la Costa

Phasmids of the Coastal Range

ARIEL CAMOUSSEIGHT

Abstract

Information is provided on four species of Phasmatodea ("walking sticks") endemic to the temperate forests between Maule and the Lake District (Chile). These species feed on native forest vegetation, and therefore, their conservation status is closely related to that of their habitat.

El orden Phasmatodea (Insecta) reúne a algunos insectos entre los que se encuentran los más grandes de la fauna actual, con forma generalmente alargada y, habitualmente, grandes diferencias morfológicas entre el macho y la hembra (dimorfismo sexual). Su armadura bucal es de tipo masticador; las patas son delgadas y largas, del tipo andador; primer segmento torácico muy corto y tercero soldado con el primer segmento abdominal (*Segmentum medianum*). Las alas habitualmente están ausentes y, cuando existen, las primeras son reducidas y endurecidas, las segundas delgadas y mayores, pero con muy poca o nula capacidad de vuelo. Todos los fásmidos son herbívoros (fitófagos), viven escondidos durante el día y son activos en la noche. En Chile son conocidos vulgarmente como "palotes", pero también hay que incluir en este grupo a los "tabolangos" o "chinchemollos".

La creencia popular les ha asignado, por sí y ante sí, la característica agresividad de los depredadores, capaces de atacar incluso al ser humano, del que obtendrían un preciado alimento, la sangre. ¡Cuán distante de la realidad el fabuloso mito! Los palotes son fitófagos, sólo comen hojas. Su aparato bucal se adapta para cortar y moler y al no ser depredadores en ninguna de las etapas de sus vidas, tampoco requieren de glándulas de veneno que contribuyan a paralizar las presas.

Su hábitat lo constituyen árboles y arbustos nativos, de cuyas ramas adoptan su forma y su color, fenómeno conocido como camuflaje u homotipia, mediante el cual evitan la depredación por aves. A este mecanismo defensivo se suma la capacidad de bloquear los estímulos nerviosos, impidiendo movimientos que los delaten. A menudo, sólo son mecidos por el viento al colgar de una rama por cuatro de sus seis patas. Si a pesar de todo son descubiertos y tomados por una de sus extremidades, tienen la capacidad de soltarla y escapar (autotomía evasiva).

Desde las copas de los árboles, las hembras dejan caer los huevos al suelo, donde quedan expuestos a las condiciones ambientales y al parasitismo que ejercen pequeñas avispas ápteras (Kimsey, 1990). Finalizado el desarrollo

embrionario, las pequeñas ninfas recién nacidas deben comenzar el ascenso del árbol o arbusto que las cobijará. Luego de 6 ó 7 mudas, alcanzarán el estado adulto. El desarrollo completo puede tomar entre 4-6 meses. A pesar de la gran cantidad de huevos que una hembra es capaz de producir, las poblaciones son reducidas, como resultado de la baja eclosión y alta tasa de mortalidad, principalmente en las primeras etapas del desarrollo (Zapata y Torres 1970, Camousseight, datos no publicados).

Las formas alargadas o palotes junto a otras más pequeñas y gruesas llamadas comúnmente chinchemollos o tabolangos, constituyen los dos grupos más conocidos de la representación del Orden Phasmatodea en el país. El número total de especies en Chile no está claramente definido (Camousseight, 1995), estimándose en alrededor de 15.

En asociación a la vegetación nativa de los sectores occidentales de las regiones VII a la X, se encuentran a lo menos cuatro especies endémicas, representantes de dos géneros característicos de la región templada y un tercero distribuido también en regiones tropicales.

Género *Bacunculus* Burmeister, 1839

La mayor parte de los fásmidos (palotes) conocidos de Chile pertenecerían a este género chileno-patagónico (Günther, 1953), caracterizado por cuerpo muy alargado (♀114-112 mm,♂ 94-103 mm), delgado y áptero.

Cabeza oblonga, lisa, granulada o bituberculada. Segmentos abdominales más largos que anchos, segmentos anales en el macho en forma de techo, ápice profundamente hendido, en la hembra redondeado. Lámina subgenital del macho cónica-trincada, con proceso más o menos alargado, opérculo de la hembra prolongado más allá del extremo del abdomen, con dos lóbulos a ambos lados del noveno segmento. Sólo dos especies presentan cabeza bituberculada: *Bacunculus cornutus* (Fig. 1) y *B. blanchardii*.

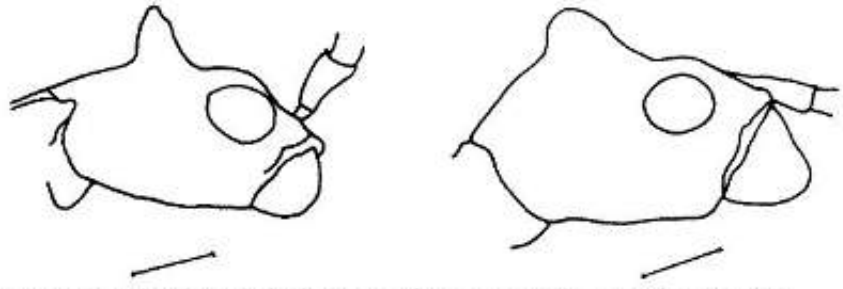


Figura 1. Cabeza bituberculada de *Bacunculus cornutus* (Phasmatodea, Insecta).

La particular forma de los huevos de ambas especies, con sus costados asimétricos y la reducción del capítulo opercular (Sellick, 2000), y distribución restringida entre los 37° 30'-43° 08' S, diferencian a estas especies de las restantes especies chilenas del género, como por ejemplo, *Bacunculus phyllopus o B. granulicollis*. Se asocian a vegetación nativa, principalmente árboles del género *Nothofagus*, de los que obtienen su alimento.

Género *Xeropsis* Redtenbacher, 1906

Género endémico, monoespecífico. La única especie, *Xeropsis crassicornis* (Philippi, 1863), se distribuye entre 38° 45' - 41° 45' S. Su cuerpo es delgado y alargado (♀73 mm, ♂65 mm), sin élitros ni alas.

Hembra: dorsal y ventralmente granulosa, macho: dorsalmente con escasas y tenues granulaciones, ventralmente con granulaciones más numerosas, nítidas. Abdomen: en hembra dilatado, en macho delgado y cilíndrico; en ambos: últimos tergos con arrugas longitudinales; segmento anal, en macho, posteriormente emargindo (bífido); en hembras dilatado, carinado, tuberculado. Lámina subgenital, en vista ventral, en machos, en forma de cúpula con ápice truncado, que forma un diente poco elevado; en hembras: espatulado, no sobrepasando el extremo distal del abdomen, con carina media. Patas delgadas, en el macho, sin foliaciones o vértices con leves levantamientos; hembra: con foliaciones denticuladas.

La especie es conocida por escasos ejemplares recolectados en el bosque nativo, no se conoce su asociación a alguna especie de planta en particular.

Género *Paraprisopus* Redtenbacher, 1906

La presencia del género se estableció al estudiar cinco hembras adultas y tres ninfas, recolectados en un lapso de más de 40 años, en el área comprendida entre 35° 42'-37° 09' S y 72° 35'-71° 42' W. La caracterización de los huevos (Camousseight y Bustamante, 1991) y la reciente obtención de machos, permitirán identificar de manera precisa el género y establecer con toda probabilidad la identidad de una nueva especie. La especie se encuentra asociada a *Nothofagus*, pero de manera muy especial a *Nothofagus glauca* (hualo), sobre el cual es prácticamente imperceptible gracias al extraordinario camuflaje (Foto 85, Cuadernillo 3).

Hembras: talla 36 mm, con pequeñísimos rudimentos alares. Cabeza globosa, tuberculada y espinuda. Ojos globosos, ocelos nulos. Cuerpo densamente tubérculo-granulado, dorsoventralmente aplanado, que se ajusta perfectamente a la superficie circular de las ramas. 7°-10° tergos abdominales, foliados lateralmente y orlados de cerdas. Lámina subgenital no alcanza el extremo posterior del abdomen. Fémures ensanchados, aplanados, membranosos, fuertemente aserrados y con los bordes completamente ciliados, los anteriores terminados en dos apéndices que recuerdan a pequeñas hojas. Tibias dilatadas, aplanadas, sus bordes membranosos fuertemente aserrados y completamente ciliados.

El conocimiento del grupo debe ser considerado rudimentario. Sólo en los últimos 10 años se ha discutido y ampliado la clásica monografía de Brunner von Wattenwyl y Rendtenbacher (1906). Entre las actualizaciones, se cuentan nuevos descubrimientos, como es el caso de tres de las cuatro especies de fásmidos endémicos aquí mencionadas. El estado de conservación del grupo está en estrecha relación con la conservación de su hábitat, pues dependen de la vegetación nativa para su alimentación.

21. Peces de agua dulce de la Cordillera de la Costa

Freshwater fishes of the Chilean Coastal Range

EVELYN HABIT Y PEDRO VICTORIANO

Abstract

Most of freshwater fishes present in the Coastal Range are also present in Andean basins and hence there is not a fish fauna unique to coastal freshwater systems. Nevertheless, we identify four icthyc associations in the Coastal Range: a) Fish assemblages from basins originated within the Coastal Range. The steepness and short length of these rivers generate high spatial heterogeneity, providing conditions for a diverse ichthyofauna, including native species such as Basilichthys australis, Percilia gillissi, P. irwini, Percichthys trucha, Trichomycterus areolatus, Bullokia maldonadoi, Nematogenys inermis, Galaxias maculatus, Geotria australis *and* Mordacia lapicida. *b) Assemblages of slow current or potamal zones. Species characteristic of these assemblages belong to the genera* Cheirodon *(*Ch. galusdae, Ch. pisciculus, Ch. kiliani*),* Percilia *(*P. irwini and P. gillissi*),* Percichthys *(*P. trucha *and* P. melanops*) and* Galaxias. *c) Assemblages of estuarine or river-mouth zones, characterized by a fish assemblage more typical of marine areas, with species such as* Odontesthes regia, O. mauleanum, O. brevianalis, Eleginops maclovinus, *and* Mugil cephalus. *d) Assemblages of lentic coastal systems, where species of pelagic habit (i.e., silversides and perchs) are found, and species richness tends to increase with eutrophication. All the assemblages described are being altered by the abundance of introduced species, including salmonids (*Oncorhynchus mykiss *and* Salmo trutta*) in the heads of coastal rivers, carps (*Cyprinus carpio*) in river pools, mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) in shallow areas with aquatic vegetation, and argentine silverside (*Odontesthes bonariensis*) in lentic systems.*

Introducción

En este capítulo presentamos una visión general de la fauna ictica continental de Chile, con énfasis particular en aquella presente en los sistemas lóticos (ríos) y lénticos (lagos y lagunas) ubicados en la Cordillera de la Costa (CC). Se reconocen cuatro asociaciones de peces presentes en cuerpos de agua dulce de esta formación geológica, indicando las especies propias y compartidas de cada una de ellas. Finalmente, se discute el estado de conservación de la ictiofauna de la CC y las principales amenazas actuales.

Visión general de la ictiofauna chilena

La ictiofauna chilena se caracteriza por ser poco diversa, estar adaptada a ríos con fuertes fluctuaciones estacionales de caudal, presentar pequeños tamaños corporales y un alto porcentaje de endemismo (Campos *et al.*, 1993a; Vila *et al.*, 1999; Dyer 2000a). La geomorfología chilena ha permitido el desarrollo de una fauna propia, confiriéndole un valor biológico, que compensa en cierto modo la escasez de especies. En el proceso de diferenciación de la ictiofauna chilena, respecto al resto de Sudamérica, la elevación de la cordillera andina se presenta como la principal causa del alto número de especies exclusivas. La CC, por su parte, si bien es más antigua que el cordón andino (Mardones, en este volumen), comparte prácticamente todas sus especies con las cuencas andinas, probablemente debido a que son pocos los pequeños ríos que se originan y terminan dentro del ámbito costero.

La composición ictiofaunística chilena proviene de diversas fuentes. Algunos elementos parecen estar relacionados con especies de ambientes tropicales o templados, como es el caso de los Siluriformes (bagres) del género *Trichomycterus* (Arratia, 1997; Arratia y Menu-Marque, 1981) y los caraciformes del género *Cheirodon* (Campos, 1982; Malabarba, 1994). Por otra parte, los cyprinodontinos del género *Orestias* estarían emparentados con Cyprinodontiformes anatolianos y de Centroamérica (Parenti, 1984; Costa, 1997), mientras que otras especies se habrían originado a partir de ancestros subantárticos, como los galáxidos *Galaxias* y *Aplochiton*. *Galaxias*, presenta una distribución gondwánica, estando en Nueva Zelandia y Tasmania (McDowall, 1971a; b; Azpelicueta *et al.*, 1996). Otras especies en cambio tendrían un origen marino, como los Aterinópsidos o pejerreyes de los géneros *Odontesthes* y *Basilichthys* (Dyer, 2000b). Actualmente la fauna íctica de Chile se compone de un total de 12 familias, 17 géneros y alrededor de 40 especies de peces nativos estrictamente dulceacuícolas y diádromas (especies que realizan migraciones entre el mar y las aguas dulces o verdaderas especies migratorias) (Dyer, 2000a). Algunos elementos endémicos de la fauna íctica de Chile, que están presentes en la CC, son la familia Perciliidae, conformada por las especies *Percilia irwini* y *P. gillissi*, los bagres de la subfamilia Nematogenyinae, representada por *Nematogenys inermis* y del género *Bullokia*, con la especie *B. maldonadoi*. El número total de especies en el país es incrementada por la presencia de 22 especies introducidas desde fines del siglo XIX, procedentes desde diferentes partes del mundo, las cuales fueron internadas intencionalmente para implementar pesquerías recreativas o para fines de cultivo (Welcomme, 1988). En la actualidad, la mayor parte de ellas se encuentran asilvestradas y sin control en aguas continentales chilenas.

21.1. Ictiofauna de la Cordillera de la Costa

A pesar de que existen cuencas independientes en la CC, es difícil identificar una fauna de peces propia de esta formación geológica, fundamentalmente debido a que la mayoría de las especies son compartidas con las cuencas andinas en sus niveles altitudinales inferiores. Si bien no existen ensambles propios de la cordillera costera, se pueden reconocer ensambles característicos de las zonas fluviales bajas, donde los ríos atraviesan el cordón costero o donde se localizan sistemas lacustres. De esta manera, proponemos la existencia de cuatro asociaciones ícticas en la CC, con cierto número de especies compartidas:

21.1.1. *Ensambles de peces de cuencas de origen costero*

A partir de los escasos estudios en sistemas fluviales que nacen en la CC, se ha podido determinar que su riqueza faunística puede ser tan importante como la de las grandes cuencas andinas. Ruiz (1993), en su estudio de la fauna íctica del río Andalién (región del Biobío), demostró que aunque las cuencas costeras son de menor tamaño, pueden albergar una rica ictiofauna. El río Andalién, un sistema fluvial de pequeña envergadura –orden 4, longitud total de 42 km y 775 km^2 de superficie de cuenca (Jaque, 1996)– alberga una fauna íctica compuesta por 19 especies dulceacuícolas (15 nativas y 4 introducidas), además de 8 especies marinas que ingresan en algunas épocas a la zona estuarial (Anexo 1). Esta alta riqueza de especies puede ser explicada por la variedad de hábitats presentes en el río a lo largo de su desarrollo, equivalente a la totalidad de ambientes de los ríos andinos. En su corta longitud, existen sectores de gran velocidad de corriente, substratos rocosos de bolones con aguas muy oxigenadas y de baja temperatura (ritrales), y otras áreas de baja velocidad de corriente, substratos de arenas, aguas más turbias y con presencia de vegetación acuática en las riberas (potamales). Ruiz (1993) reconoció además, la existencia de lagunas temporales, que no constituyen zonas de inundación permanentes, como las existentes en ríos andinos (*sensu* Campos, 1985). En esta variedad de ambientes se reconoce en zona de rápidos un conjunto ictiofaunístico constituido por especies de salmónidos, pejerreyes, carmelitas y bagres (*Salmo trutta, Oncorhynchus mykiss, Basilichthys australis, Percilia gillissi, Trichomycterus areolatus* y *Bullokia maldonadoi*) y una asociación compuesta por *Galaxias maculatus, Percilia irwini, Percichthys melanops, Geotria australis* y *Mordacia lapicida* en zonas de corrientes lentas. Es interesante notar que esta zonación muestra diferencias con el estero Nonguén. Este pequeño sistema fluvial corresponde al último tributario del río Andalién, y presenta un alto valor ambiental por ser un sistema que nace inserto en un fragmento de bosque nativo bien conservado de la CC. La condición bien conservada de la cuenca en sus partes altas contrasta con la existencia de un área densamente poblada (Jaque, 1994), en el radio urbano de la ciudad de Concepción, donde el Nonguén confluye con el río Andalién. El estero Nonguén presenta distintos conjuntos ictiofaunísticos en diferentes

zonas a lo largo del estero (Fig. 1). La zona de rápidos es caracterizada por las especies *O. mykiss, S. trutta* y *N. inermis*, mientras que en la zona media y de baja corriente son frecuentes las especies *T. areolatus, Cheirodon galusdae, G. maculatus, P. irwini, B. australis, Percichthys trucha, B. maldonadoi* y *Gambusia holbrooki* (Habit *et al.*, 1999[1]). Por su parte, el ciclóstomo *G. australis* (Fig. 2) aparece en los tramos medio y bajo del estero, pero presenta escasa abundancia. Fue encontrada sólo en su estado de macroftalmia (segunda fase de desarrollo de los ciclóstomos, que resulta de la metamorfosis de la primera larva llamada ammocetes y que migra desde el río hacia el mar, donde se desarrolla eventualmente al estado adulto). El adulto vuelve a reproducirse a los ríos costeros, lo cual indica que este sistema es utilizado como hábitat de reproducción y crianza por parte de esta especie. *G. australis* es una de las especies importantes de la CC, debido a su distribución gondwánica (se encuentra presente también en el sur de Australia; Arratia *et al.*, 1981) y a sus hábitos diádromos. En Chile se distribuye desde el estero Las Piedras (Santiago, 33°30' S) hasta la isla de Tierra del Fuego (54° S) (Campos *et al.*, 1993a), siendo en la actualidad una especie considerada Vulnerable (Campos *et al.*, 1998).

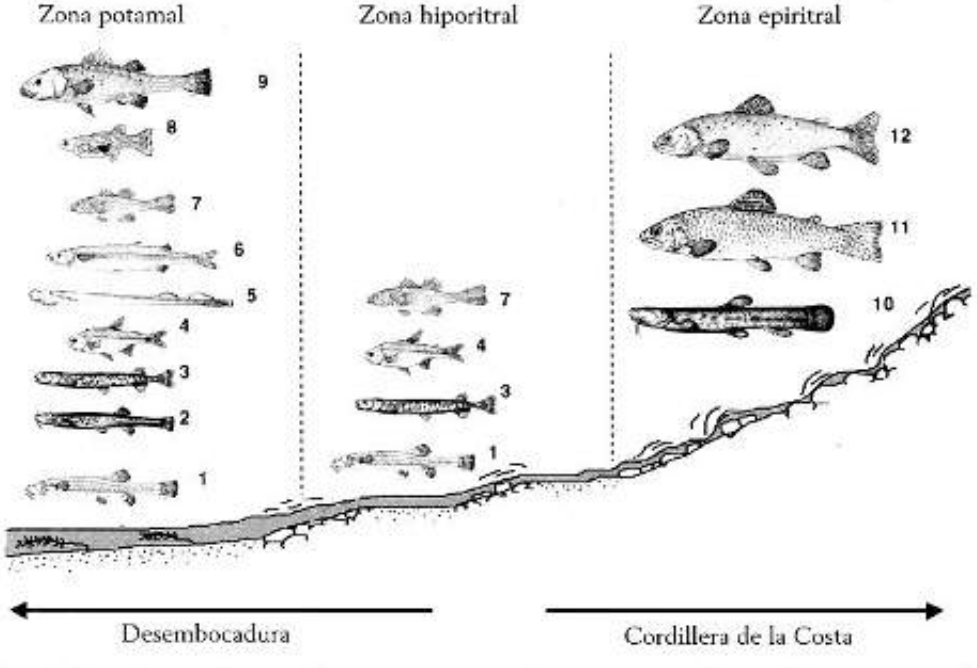


Figura 1. Distribución de la ictiofauna en una cuenca de origen costero (estero Nonguén, región del Biobío, VIII Región, Chile). Especies: 1: *Trichomycterus areolatus*, 2: *Bullokia maldonadoi*, 3: *Galaxias maculatus*, 4: *Cheirodon galusdae*, 5: *Geotria australis*, 6: *Basilichthys australis*, 8: *Gambusia holbrooki*, 9: *Percichthys trucha*, 10: *Nematogenys inermis*, 11: *Oncorhynchus mykiss*, 12: *Salmo trutta*.

[1] Habit E. P. Victoriano & E. Zamorano (1999). Variaciones espaciales de la estructura del ensamble de peces en el estero Nonguén (VIII Región). Biological Research 32: R-179

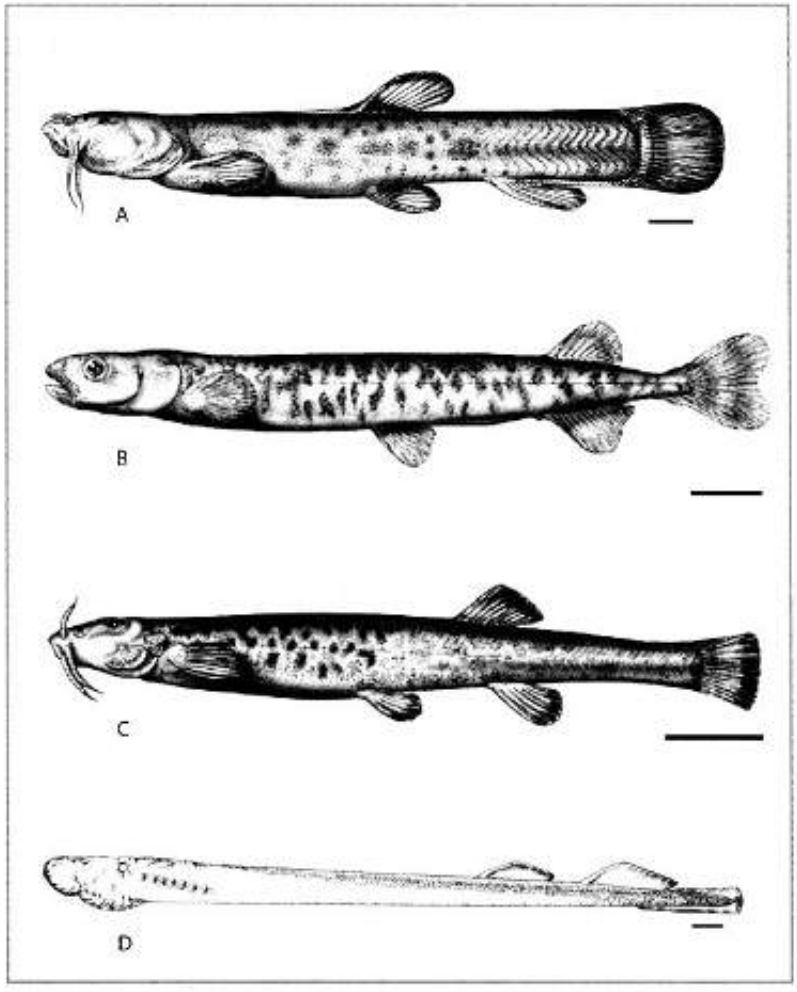


Figura 2. A Nematogenys inermis; B Galaxias maculatus; C Bullokia maldonadoi; D Geotria australis (barras de escalas equivalentes a 1 cm; modificados de Campos *et al.*, 1993a).

Otra especie de particular interés presente en la cuenca del río Andalién es *N. inermis* (Fig. 2). Este es el pez que alcanza mayor tamaño entre los bagres nativos, llegando a medir más de 35 cm (Campos *et al.*, 1993a). En el río Andalién, Ruiz (1993) sólo encontró ejemplares pequeños -hasta 13 cm de longitud total- en tanto que en el estero Nonguén hemos encontrado ejemplares de hasta 26 cm en las zonas de pozas y hasta 40 cm en el estero Queule, también tributario del Andalién. Esta especie es de distribución geográfica restringida y baja abundancia local. Esta situación puede deberse, por una parte, a su preferencia por hábitats con aguas limpias y bien oxigenadas (Arratia, 1983) y, por otra, a una baja fecundidad, tal como ha sido reportado para el bagre *Diplomystes nahuelbutaensis* (Vila *et al.*, 1996). Su escasez poblacional y distribución restringida ha motivado que se le considere en Peligro de Extinción (Campos *et al.*, 1998). Además, se

cuenta sólo con algunos datos generales sobre su biología. Por ejemplo, presenta una dieta bentónica (Campos *et al.*, 1993a; Ruiz, 1994) y se reproduce entre septiembre y diciembre (Manríquez *et al.*, 1988). Al contrario de lo señalado por otros autores (Arratia, 1983; Campos *et al.*, 1993b), en el estero Nonguén, tanto los adultos como los juveniles han sido registrados con mayor frecuencia en la parte alta y media del río, y sólo eventualmente en las zonas del potamón. En la zona de rápidos, *N. inermis* comparte alimento y refugio con las truchas café y arcoiris, las cuales son dominantes en el sector. En esta zona del río, *N. inermis* habita preferentemente en cavernas formadas bajo raíces de la vegetación ribereña (Arratia, 1983), lo que indica que su subsistencia está estrechamente ligada a la mantención de tal vegetación. Es muy probable que la población de esta especie en el estero Nonguén esté en declinación, ya que en 1993 fueron encontrados ejemplares en la parte baja del estero, pero en la actualidad su población parece estar restringida a la zona media y alta.

Igualmente llamativos son los bagrecitos endémicos *Bullockia maldonadoi* (Fig. 2), abundantes en la zona baja del estero Nonguén, el cual es una de sus localidades tipo. Aun cuando se encuentra en ríos andinos, esta especie puede ser considerada característica de la CC, y en particular de la cordillera de Nahuelbuta (Oliver, 1949). Estos peces alcanzan tamaños corporales levemente inferiores a *T. areolatus* (3 a 8 cm longitud total) y se distinguen de ellos por presentar un patrón de coloración con manchas oscuras regulares, dispuestas en el dorso y flancos. Tal como otros bagres nativos, *Bullokia* cambia de hábitat durante su desarrollo, desde un ambiente arenoso a otro constituido fundamentalmente por gravas y piedras pequeñas (Arratia, 1983). De hecho, en el estero Nonguén sólo se encuentran individuos juveniles asociados a sustratos arenosos de la parte baja y desembocadura, en tanto que en el río Andalién también aparecen en sectores con gravilla y bolones. Al igual que muchas especies nativas, es una especie escasamente conocida. Se sabe, por ejemplo, que se alimentan preferentemente de larvas de insectos acuáticos y anfípodos, y que se reproducen en primavera-verano.

La especie *Diplomystes nahuelbutaensis* Arratia, 1987, fue citada por Arratia *et al.*, (1981 a) como representante de la ictiofauna del estero Nonguén cuando aún se encontraba en sinonimia con la especie *D. chilensis* Molina, 1782. Prospecciones de este sistema fluvial durante tres años no la han detectado, lo que sugiere una posible extinción local. Al respecto, Arratia (1983) plantea que la competencia interespecífica por alimento y hábitat entre *Nematogenys* y *Diplomystes* conduciría a la exclusión de uno de ellos en un mismo sistema. En este caso, las especies de ambos géneros no coexistirían en la actualidad en ningún río o estero de Chile. Cabe destacar que aun cuando la especie *D. nahuelbutaensis* deba su nombre a la cordillera de Nahuelbuta, sólo ha sido descrita para localidades del valle longitudinal y sectores andinos de los ríos Maule, Itata, Biobío, Cautín e Imperial (Arratia, 1987; Habit, 1994; Campos *et al.*, 1993a; Vila *et al.*, 1996).

Según Habit *et al.* (2003), el estero Nonguén constituye un ambiente de reproducción y crianza de juveniles tanto de especies nativas como introducidas, siendo un área de gran valor regional para la conservación de peces de agua dulce.

En este sistema, la ictiofauna presenta claros patrones temporales de abundancia y distribución, los cuales reflejan desplazamientos asociados principalmente a la reproducción. Durante el verano y a comienzos del otoño se encuentran ejemplares adultos de gran tamaño a lo largo del estero, particularmente individuos reproductores de truchas (*O. mykiss* y *S. trutta*) y percas (*P. trucha*), los que ingresan a este sistema a oviponer. Esta situación provoca un aumento significativo de la biomasa de peces durante el verano. La biomasa declina significativamente durante invierno y primavera, cuando los adultos abandonan el río buscando refugio y alimento en aguas más profundas. Aunque la biomasa íctica declina en invierno, el número de peces aumenta, ya que en otoño se produce el reclutamiento. De esta forma, los juveniles son los principales habitantes invernales del estero. Durante la primavera, hay un nuevo decrecimiento del número de ejemplares, probablemente asociado al arrastre de juveniles durante las crecidas invernales. Esto puede corresponder a un mecanismo de dispersión pasiva hacia cursos fluviales de mayor orden.

Una situación distinta a la de la cuenca del río Andalién se ha documentado en las cuencas costeras de los ríos Lebu y Paicaví (región del Biobío). De acuerdo a Vila *et al.* (1999), la primera presentaría sólo una especie, en tanto que el río Paicaví presentaría dos especies de peces dulceacuícolas. Lamentablemente, los autores no entregan mayor información y es posible que estos datos sean el resultado de un escaso esfuerzo de muestreo en el área.

Como comparación, los sistemas fluviales costeros de la zona mediterránea (V Región), como los esteros Marga-Marga, Casablanca, Mantagua, Ventanas y Maitencillo, muestran una riqueza intermedia de peces, albergando tres especies dulceacuícolas (*Cheirodon galusdae, Galaxias maculatus* y *Basilichthys australis*) y dos especies marinas *Odontesthes* (*Austromenidia*) *regia* y *Mugil cephalus* (Dazarola, 1972).

21.1.2. *Ensambles de peces de zonas bajas (potamales) de los ríos andinos*

La composición ictiofaunística de los ríos andinos chilenos ha sido estudiada por diversos autores (Maipo: Duarte *et al.*, 1971; Aconcagua: Dazarola, 1972; Imperial, Toltén, Valdivia, Bueno y Maullín: Campos, 1985; Biobío: Campos *et al.*, 1993a y b; Itata: Habit, 1994; 1998). De estos estudios se desprende la existencia de dos patrones recurrentes: una tendencia a la zonificación de los ensambles entre las partes altas de corriente rápida (ritrales) y las partes bajas o corrientes lentas (potamales), y además un incremento en la riqueza específica y abundancia de peces en el sentido de la corriente. De esto se deduce que las áreas de los ríos andinos ubicadas en la CC son los tramos con mayor riqueza ictiofaunística. En estos tramos costeros terminales, donde los ríos atraviesan la CC, los hábitats se diversifican, presentando a menor escala áreas de rápidos y sustrato grueso (debido al aumento de pendiente generado por la cordillera) y extensas áreas de sustrato fino (generalmente arenas gruesas) con pozones que albergan vegetación acuática emergida y sumergida. En estos tramos, un género que está abundantemente representado es *Cheirodon*. Sus

especies se distribuyen alopátricamente de norte a sur, presentándose especies propias de diferentes sistemas fluviales. Así, *Ch. pisciculus* es una especie característica de la parte baja del río Maipo (Duarte *et al.*, 1971), *Ch. galusdae* en los ríos Itata y Biobío (Campos *et al.*, 1993b; Habit, 1998) y *Ch. australe* en los "ríos andinos del sur de Chile" (*sensu* Campos, 1985: Imperial, Toltén, Valdivia, Bueno y Maullín). También *Ch. kiliani*, una especie "rara", se distribuye en sectores costeros desde el lago Lanalhue hasta el río Valdivia (Dyer, 2000a). Estos peces viven generalmente en grandes grupos asociados a la vegetación acuática, donde se alimentan de las comunidades de *Auwfuchs* (película de organismos animales y vegetales microscópicos que viven adheridos a superficies sumergidas, tales como rocas, plantas acuáticas, troncos y otros) (Victoriano y Habit, 1993[2]; Vila *et al.*, 1999). Típicamente, se encuentran también en este hábitat los peces mosquito introducidos (*Gambusia holbrooki*) y las carmelitas de las especies *Percilia irwini* (Biobío) y *P. gillissi* (Maipo, Itata y Valdivia).

Aparentemente, no sólo la diversidad de especies es comparativamente mayor en los tramos bajos de los ríos, haciendo de los tramos costeros sitios biológicamente interesantes, sino que este patrón se puede extender además a un nivel de diferenciación intraespecífica. Este nivel es considerado uno de los tres componentes de la biodiversidad (*e.g.*, Rozzi *et al.*, 1994) y se refiere a las variantes genéticas de una misma especie. Este aspecto es relevante para una estrategia de conservación regional, pues asegura la existencia de la fuente de evolución, cual es la variabilidad genética (Meffe y Carroll, 1997). A partir de un estudio de los patrones de variabilidad genética mediante electroforesis de isoenzimas, se pudo constatar que las poblaciones de *C. galusdae* que habitan en las partes bajas del río Itata son genéticamente más variables que las de zonas medias de la cuenca (Victoriano, 1997). Tanto los valores de heterocigosis como del número promedio de alelos por locus incrementan a medida que se desciende en el curso del río (Fig. 3). Este patrón ha sido interpretado como una acumulación de variabilidad genética en los tramos de corriente lenta y poca pendiente que constituirían "sumideros", alimentados por un aporte permanente de peces desde numerosas subcuencas que funcionarían como "fuentes" y que albergarían alelos propios de cada una de ellas. Este patrón se repite en otros sistemas fluviales del mundo (Shaw *et al.*, 1991; Congdon, 1995; Krueger, 1989), en donde predomina la dispersión por "deriva". Esta forma de dispersión es propia de especies de pequeño tamaño, adaptadas a vivir en aguas con poca velocidad. La ocurrencia de variabilidad genética al interior de una cuenca es un nuevo criterio para valorar diferentes tramos de los ríos con fines de conservación.

Cuando los márgenes del río mantienen áreas de gravilla o fondos pedregosos en su tramo final, es común encontrar ejemplares del bagrecito *Trichomycterus areolatus*, el cual no vive exclusivamente asociado a los rápidos, sino que presenta una amplia distribución a lo largo de los sistemas fluviales. En ambientes de mayor profundidad y baja velocidad de corriente es frecuente la existencia del ensamble compuesto por

[2] Victoriano P. & E. Habit (1993), Estudio de la dieta de *Cheirodon galusdae* (Pisces, Characidae) en un sistema léntico de la zona central de Chile. Libro Resúmenes, VI Congreso Iberoamericano Conservación y Zoología de Vertebrados: 3, Santa Cruz.

especies nativas de hábitos pelágicos (*Percichthys trucha* y *Basilichthys australis*), a las cuales se puede sumar la especie introducida *Cyprinus carpio*. Tanto *P. trucha* como *B. australis* muestran segregación de hábitats según su talla (edad), encontrándose los reclutas (<5 cm) en las márgenes de pozones y riberas del río, los juveniles (>5 cm) en sectores de bolones enfangados y pozas temporales y los adultos en pozones profundos (>1 m), donde se reproducen y oviponen (Parra *et al.*, 2000[3]).

Otra especie característica de zonas bajas de los ríos andinos es *Galaxias maculatus* (puye) (Fig. 2), género con vínculos gondwánicos, que presenta poblaciones migratorias y lacustres (Campos, 1973; 1974). El "puye" puede ser considerado como una especie característica de la CC entre los ríos Huasco (III Región) e Imperial (IX Región), y está presente además en las cuencas del Elqui, Maipo e Itata (Campos *et al.*, 1993a; Habit 1998). En todos estos ríos, *G. maculatus* sólo alcanza la zona estuarial, por lo que resulta propia de la zona costera. En tanto, en su área de distribución sur (desde Valdivia a la Patagonia) también coloniza los lagos precordilleranos o andinos (Campos *et al.*, 1993a).

21.1.3. *Ensambles de peces de las zonas de estuarios*

Los estuarios chilenos, por sus características geográficas e hidrográficas, son numerosos, de pequeño tamaño y con una pronunciada influencia marina (Campos y Moreno, 1985). Según los mismos autores, las características de estos estuarios determinan la presencia de especies ícticas generalmente migratorias. Del total de especies encontradas en estuarios, el 71% se encuentran también en el océano adyacente y el 52% en ríos. En consecuencia, éstas corresponden a peces dulceacuícolas que expanden su distribución hacia sectores superiores o medios de los estuarios, o son peces marinos que principalmente en sus estados juveniles siguen las masas de agua que penetran en las cuencas fluviales (Campos y Moreno, 1985). Sin embargo, las zonas estuariales albergan una fauna de peces distinta, como conjunto, a las zonas fluviales de bajo flujo y diferente a su vez a la de áreas marinas. Reconocemos entonces un grupo de diez especies que pueden ser encontradas frecuentemente en los estuarios (Tabla 1), aun cuando no de manera exclusiva. Así por ejemplo, Ruiz (1993) reconoce un ensamble propio de la zona estuarial del río Andalién, conformado por O. (*Austromenidia*) *regia*, O. (*Cauque*) *mauleanum*, *Eleginops maclovinus*, *Brevoortia maculata* y *Mugil cephalus*. De las especies marinas, *M. cephalus* (lisa) es la de más amplia distribución, siendo descrita como una especie que facultativamente ingresa a los ríos para desarrollar su ciclo de vida, por lo que posee una gran capacidad osmorregulatoria. En Chile existen antecedentes de que su reclutamiento ocurre en los estuarios (Arrizaga, comunicación personal), por lo que el remonte hacia los ríos tendría fines de alimentación y crecimiento. En el río Itata se han encontrado

[3] Parra O., C. Valdovinos & E. Habit (2000). Determinación del caudal mínimo ecológico del proyecto hidroeléctrico Quilleco. Oficina de Asistencia Técnica, Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción.

juveniles de lisas en las cercanías de Coelemu (25 km aguas arriba del mar), en tanto que algunos adultos han sido detectados en el sector de Quillón a 50 km del mar (Habit, 1998). En este río, *M. cephalus* constituye un importante recurso de pesca de subsistencia. Es frecuente observar la instalación de redes tipo Nasa durante el verano, cuando los pobladores del área capturan "las lisas que suben".

Especies del género *Odontesthes* (pejerrey) son abundantes en los estuarios, por ejemplo *O. brevianalis* (incluye a *Cauque debueni* según Dyer, 2000b), se distribuye en ríos y estuarios desde La Serena hasta isla Grande de Chiloé. Es una especie típica de aguas salobres, en las que se desarrollan sus huevos, larvas, juveniles y adultos (Campos y Moreno, 1985). Por su parte, *O. regia* (incluye a *Austromenidia laticlavia*) es una especie marina que se distribuye desde el norte de Perú hasta el archipiélago de Los Chonos en Chile (Dyer, 2000b). Aun cuando es principalmente marina, este pejerrey coloca sus huevos en la boca de estuarios, donde posteriormente se desarrollan los juveniles (Campos y Moreno, 1985). También es común encontrar en la zona de estuarios especies de hábitos verdaderamente migratorios, tales como *G. australis, G. maculatus, O. mykiss y S. trutta*.

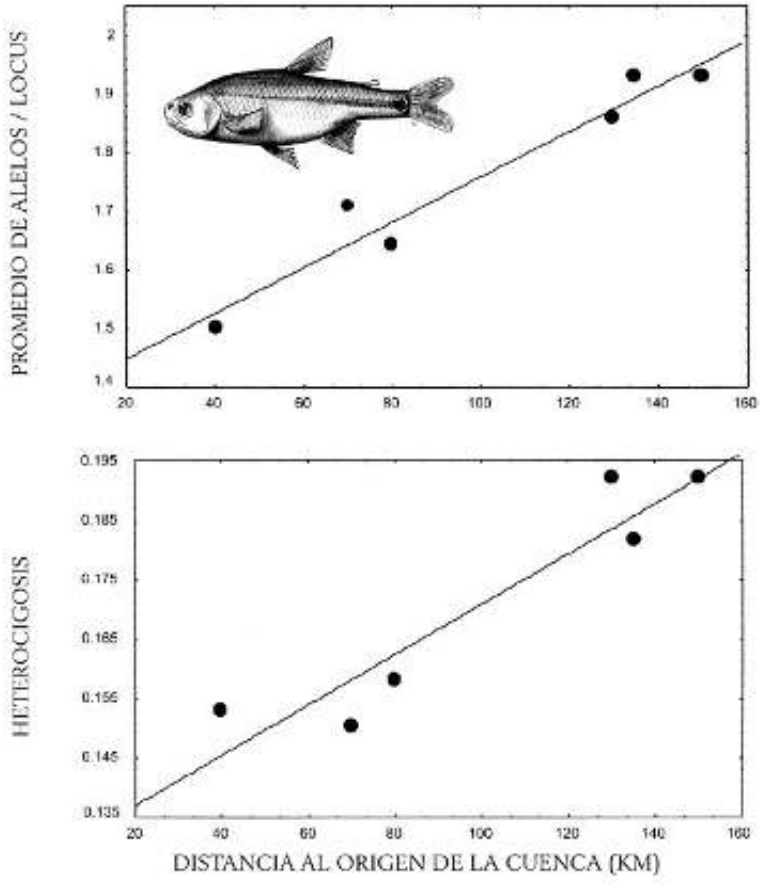


Figura 3. Niveles de variabilidad genética en poblaciones de *Cheirodon galusdae* a lo largo del sistema fluvial Itata (región del Biobío, VIII Región, Chile).

21.1.4. *Ensambles de sistemas lénticos costeros*

Al igual que los sistemas fluviales, los sistemas lacustres ubicados en la CC han sido escasamente estudiados, existiendo información con distinto nivel de detalle para cuatro lagos de la región del Biobío, denominados nahuelbutanos (Lanalhue, Lleulleu, lagunas Chica y Grande de San Pedro (Parra *et al.*, en este volumen). En estos sistemas, la riqueza específica de peces varía de 3 en el lago Lleulleu a 12 especies en la laguna Grande, reflejando una tendencia al incremento en la riqueza y diversidad de especies en ambientes de mayor eutroficación (Scasso, 1996; CORFO, 1995). Del total de 13 especies registradas en estos lagos (Parra *et al.*, 2003), 6 son nativas y 7 son introducidas (Tabla 1), siendo las exóticas dominantes en todos ellos. El pejerrey introducido *Odontesthes bonariensis* es la especie más abundante en la zona pelágica de los cuatro lagos, seguida por *O. mykiss* en laguna Chica y *Cyprinus carpio* (carpa) en el Lanalhue y laguna Grande. Esta situación es común en sistemas eutróficos (Parra *et al.*, 2003), donde *O. bonariensis* y *C. carpio* son especies exitosas gracias a sus hábitos alimentarios oportunistas (Vila y Soto,1984; Prochelle y Campos, 1985). En tanto, otras especies introducidas como los salmónidos, responden inicialmente a la eutroficación aumentando su tasa de crecimiento corporal, pero luego disminuyen su reproducción, por lo que son finalmente reemplazadas por otras especies (Colby *et al.*, 1972). Ello se refleja en la ausencia de *S. trutta* en los lagos Lanalhue, Grande y Chica, en tanto que habita en el Lleulleu, al igual que en otros tres lagos oligotróficos de la región del Biobío (Laja, Icalma y Galletué; Campos *et al.*,1993a y b, Scasso y Campos, 1998). La segunda especie salmonídea presente en los lagos nahuelbutanos, *O. mykiss*, parece adaptarse mejor que *S. trutta* a mayores niveles de eutroficación, ya que se encuentra presente en las lagunas Chica y Grande. Sin embargo, su aporte porcentual a la biomasa de la comunidad pelágica disminuye de 26% en laguna Chica a 19% en laguna Grande (Scasso, 1996), lo que documenta su tolerancia a niveles intermedios de eutroficación (Scasso y Campos, 1998). De igual forma, *O. bonariensis* es más común en ambientes mesotróficos (nivel intermedio de eutroficación de las aguas, entre oligotróficos o pobres en nutrientes y eutróficos o ricos en nutrientes), alcanzando mayor biomasa, producción y edades significativamente mayores en laguna Chica (longitud total máxima observada 53 cm y VIII años) que en laguna Grande (43 cm y V años) (Scasso y Campos, 1999).

La fauna íctica nativa en estos lagos costeros parece estar en un avanzado estado de deterioro, lo cual se relaciona tanto con la introducción indiscriminada de peces por parte de promotores de la pesca deportiva y población aledaña, así como con los usos del suelo de las distintas cuencas lacustres, que incluyen desde plantaciones de especies exóticas hasta extensas zonas urbanas. En los lagos nahuelbutanos la única especie nativa pelágica es *P. trucha*, cuya abundancia es menor que las introducidas. Probablemente la ausencia de pejerreyes nativos se deba a la dominancia del pejerrey argentino más que al estado de eutroficación de estos cuerpos de agua. En estos sistemas las especies nativas

aparecen más representadas en las zonas litorales, donde igualmente han sido lentamente desplazadas por especies exóticas de acuarios, tales como *Cichlasoma facetum* y *Carassius carassius*. Una situación similar existe en el lago Peñuelas (Dazarola, 1972), el cual sólo alberga cuatro especies, todas introducidas: *G. holbrooki*, *Tinca tinca*, *C. facetum* y *O. bonariensis*. Otro sistema lacustre costero interesante es el lago Budi, el cual por su conexión al mar presenta una alta singularidad biológica (Valdovinos, en este volumen).

21.2. Estado de conservación de los peces de la Cordillera de la Costa

El ambiente costero en la zona sur de Chile presenta un clima marcadamente estacional y de inviernos rigurosos con notables crecidas, alternado de veranos cortos, más secos y templados. Los ríos de la vertiente oriental de la CC conducen sus aguas a los cauces andinos, conectándolos en su tramo medio, por lo cual comparten gran parte de la fauna de peces. Ecológicamente los peces chilenos están principalmente adaptados a aguas con velocidad de corriente moderada y bajas profundidades. Una de las causas probables de la baja riqueza de especies es la reciente formación de las cuencas chilenas, y la extrema variabilidad de las condiciones de flujo imperantes. La naturaleza pedregosa de sus fondos facilita el desarrollo de importantes comunidades de invertebrados que constituyen la principal oferta de alimento para los peces (dieta predominante zoobentófaga). Entre las especies zoobentófagas nativas más interesantes está *Nematogenys*, bagre, que destaca por retener caracteres primitivos de la superfamilia Loricarioidea (De Pinna, 1998) y por su importancia biogeográfica (género monoespecífico, endémico del centro-sur de Chile). También destacan los bagrecitos *Trichomycterus* y *Bullockia*, típicos habitantes de los fondos pedregosos y arenosos.

La fauna íctica nacional presenta un alarmante estado de conservación, encontrándose sólo dos especies clasificadas como "Fuera de Peligro" en todo el ámbito de su distribución en Chile: *Ch. australe* y *M. cephalus*; esta última de ambientes marino-estuariales (Campos *et al.*, 1998). Al igual que en gran parte de nuestro territorio, la fauna de peces costeros ha estado sometida a numerosos factores que reducen su abundancia y restringen su distribución en los sistemas fluviales. Uno de estos es la abundante presencia de especies introducidas depredadoras como las truchas, y a otras resistentes y generalistas como las carpas y pejerreyes. Estas especies han colonizado exitosamente los ambientes de reproducción, crianza y alimentación de las especies nativas, desplazándolas en la mayor parte de los sistemas hídricos. El efecto de estas especies es conocido sólo parcialmente, aun cuando algunas como los salmonídeos son depredadores de especies nativas tales como las pochas (cheirodones) y de los juveniles de varias otras especies. A pesar de ello, en numerosos sistemas fluviales y lacustres de Chile se siguen sembrando alevines sin ninguna regulación. Es el caso del lago Lanalhue, donde sin estudios previos se siembran alevines de pejerreyes argentinos con el fin de promover la pesca deportiva. Igualmente insólito resulta

la presencia de ejemplares de esturiones en la desembocadura del río Maipo (I. Vila, comunicación personal), donde se han introducido las especies *Acipenser baeri* y *A. transmontanus* (Dyer, 2000a). Es urgente regular la introducción de nuevas especies y los programas de siembra de las ya asilvestradas.

Otros factores agravantes del estado de conservación de la fauna íctica son los efectos de cambios del uso de suelo en las distintas cuencas hidrográficas. La tala y sustitución del bosque nativo por plantaciones exóticas, cultivos agrícolas, áreas urbanas u otros usos, generan modificaciones indirectas del hábitat acuático por alteración de la calidad del agua, reducción o cambio en la oferta de alimento alóctono, o ingreso de contaminantes por fuentes difusas o puntuales. De igual forma, las poblaciones de peces resultan afectadas por intervenciones directas en los cauces de los ríos, tales como la construcción de embalses, canalización, extracción de agua para fines domésticos, industriales o de riego, o por la alteración directa del sustrato, como por ejemplo la extracción de áridos. De éstos, el mayor impacto en las zonas de la CC se asocia a la extracción de agua para riego, bebida y la contaminación por descargas urbanas e industriales. Los impactos de los sistemas de riego han sido estudiados en detalle en la cuenca del río Itata (Habit, 1997), siendo descritos como negativos para especies de hábitos pelágicos (como pejerreyes y truchas) y positivos para algunas especies de hábitos bentónicos, tales como los bagres *T. areolatus* en canales de alta heterogeneidad ambiental (Habit y Parra, 2001). De acuerdo a Campos *et al.* (1998), las especies afectadas por la contaminación de las aguas son *G. australis* en su estado de ammocetes (afectada por pesticidas y materia orgánica en los sedimentos), *Ch. pisciculus*, *G. maculatus* (cloro), *B. bulloki* (aguas servidas), *P. trucha* (eutroficación), *P. gillissi* y *P. irwini*. Sin duda, la conservación de la valiosa fauna íctica de los sistemas acuáticos costeros depende de la protección y manejo sustentable de sus cuencas hidrográficas, así como de la mayor regulación de la introducción de especies.

Tabla 1. Listado de especies de peces de agua dulce presentes en la Cordillera de la Costa, Chile. El endemismo está referido sólo a peces de agua dulce de la provincia biogeográfica de Chile (*sensu* Dyer, 2000a), y las categorías de conservación están referidas a los peces de agua dulce (*sensu* Campos *et al.*, 1998).

	Especies nativas	Categoría de conservación	Ríos de origen costero	Tramos bajos de ríos andinos	Estuarios o desembocaduras	Sistemas lénticos
Petromyzontidae	*Geotria australis* Gray, 1851	Vulnerable	+	+		+
	Mordacia lapicida Gray, 1851	Indeterminado	+	+		
Characidae	*Cheirodon pisciculus* Girard, 1855	Vulnerable		+		
	Cheirodon australe Eigenmann, 1928	Fuera Peligro		+		
	Cheirodon kiliani Campos, 1982	Rara		+		
	Cheirodon galusdae Eigenmann, 1928	Vulnerable	+	+		+
Trichomycteridae	*Nematogenys inermis* (Guichenot, 1848)	Peligro Extinción	+	+		+
	Bullockia maldonadoi (Eigenmann, 1928)	Peligro Extinción	+	+		
	Trichomycterus areolatus (Valenciennes, *1848)*	Vulnerable	+	+		
	Trichomycterus chiltoni (Eigenmann, 1927)	Peligro Extinción	+			
Galaxidae	*Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842)	Vulnerable	+	+		+
	Galaxias globiceps Eigenmann, 1928	Rara		+		
	Brachygalaxias bullocki (Regan, 1908)	Indeterminado	+	+		
Mugilidae	*Mugil cephalus Linnaeus*, 1758	Fuera Peligro			+	
Atherinopsidae	*Basilichthys australis* Eigenmann, 1928	Vulnerable	+	+		
	Basilichthys microlepidotus (Jenyns, 1841)	Peligro Extinción		+		
	Odontesthes mauleanum (Steindachner, 1896)	Vulnerable	+	+		
	Odontesthes brevianalis (Günther, 1880)	Vulnerable			+	
	Odontesthes regia (Humboldt, 1821)	-			+	
Notocheiridae	*Notocheirus hubbsi* Clark, 1937	-			+	

Continuación Tabla 1

Percichthyidae	*Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833)	Vulnerable	+	+		+
	Percichthys melanops Girard, 1855	Peligro Extinción	+			
Perciliidae	*Percilia irwini* Eigenmann, 1927	Peligro Extinción	+	+		+
	Percilia gillissi Girard, 1855	Vulnerable	+	+		
Eleginopsidae	*Eleginops maclovinus* (Valenciennes, 1830)	-			+	
Bothidae	*Paralichthys microps* (Günther, 1881)	-			+	
Syngnathidae	*Leptonotus blainvillianus (Eydaux y Gervais, 1837)*	-			+	
Clupeidae	*Strangomera bentincki* (Norman, 1936)	-			+	
	Brevoortia maculata (Valenciennes, 1847)	-			+	
Engraulidae	*Engraulis ringens* Jenyns, 1842	-			+	
Centrolophidae	*Seriolella porosa* Guichenot, 1848	-			+	

	Especies introducidas	Categoría de conservación	Ríos de origen costero	Tramos bajos de ríos andinos	Estuarios o desembocaduras	Sistemas lénticos
Acipenceridae	*Acipencer baerii* Brandt 1869	-		+		
	Acipencer transmontanus Richardson 1836	-		+		
Ictaluridae	*Ameiurus nebulosus* (Lesueur 1819)	-		+		
Salmonidae	*Oncorhynchus mykiss* (Smith y Stearley, 1989)	-	+	+	+	+
	Salmo trutta (Linneo, 1758)	-	+	+	+	+
Atherinopsidae	*Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835)	-				+
Cyprinidae	*Cyprinus carpio* Linneo, 1758	-	+	+	+	+
	Carassius carassius (Linneo, 1758)	-		+		+
	Tinca tinca Linneo, 1758					+
Poecilidae	*Gambusia holbrooki* (Girard, 1859)	-	+	+		+
Cichlidae	*Cichlasoma fascetum* (Jenyns, 1842)	-	+			+

22. Visión sinóptica de la biodiversidad acuática y ribereña del lago Budi

A brief account of aquatic and riparian biodiversity of Lake Budi

CLAUDIO VALDOVINOS, DAVID FIGUEROA, FERNANDO PEÑA-CORTÉS, ENRIQUE HAUENSTEIN, BASILIO GUÍÑEZ Y VIVIANA OLMOS

Abstract

Lake Budi, in the IX Region of Chile, is a typical coastal lagoon characterized by mixohyaline waters. Its 503 km² watershed is inhabited predominantly by mapuche communities. Forests have been largely eradicated to open land for agriculture and pastures. Aquatic and riparian biodiversity (birds, fish, plants, and invertebrates) in and around this lake is high, compared to other lakes in south-central Chile, because of its physical and chemical properties and high productivity. This article revises the biodiversity of this ecosystem and documents its precarious conservation status.

Introducción

Las lagunas costeras forman parte importante de los sistemas estuarinos mundiales y se caracterizan por su elevada productividad y biodiversidad (Stuardo y Valdovinos, 1989; 1994; Stuardo *et al.*, 1992a; b; Valdovinos *et al.*, 1992; Dellacroce y Valdovinos, 1992; Figueroa y Valdovinos, 1997). Su importancia, reconocida en las últimas décadas en simposios y programas internacionales, está ligada a pesquerías de gran proyección económica y a la gran extensión de estos ecosistemas a nivel mundial (Stuardo *et al.*, 1992a; b; 1993[1]). La importancia de estas lagunas en las zonas templadas y frío-templadas es menor, aunque hay extensos sistemas lagunares, tales como los de Alaska y Siberia. En Chile existen sólo sistemas aislados de relevancia local o regional, este es el caso del denominado lago Budi[2] en el centro-sur chileno y de los lagos Huillinco y Cucao en la isla de Chiloé (Stuardo y Valdovinos, 1989; Stuardo *et al.*, 1989).

La cuenca hidrográfica del lago Budi (38°42'-39°01' S; 73°04'-73°26' W, Fig. 1, Cuadernillo 4) abarca ca. 503 km² y se localiza en la costa de la IX Región de la Araucanía, Chile, cubriendo parte de las comunas de Carahue,

[1] Stuardo J., C. Valdovinos & R. Figueroa (1993). Variación invierno-verano de las condiciones hidrológicas y ambientales en el estuario Tubul-Raqui, VIII Región. Actas XIII Jornadas de Ciencias del Mar: 93.

[2] Budi deriva de Fudi, que en lengua mapuche significa "agua salada".

Puerto Saavedra y Teodoro Schmidt (González, 2000). Esta cuenca es de origen tectónico y está conformada por rocas metamórficas (*i.e.*, pizarras, esquistos) además de depósitos arcillosos estratificados. El clima es oceánico con influencia mediterránea, con una temperatura media anual de 12° C y una reducida amplitud térmica anual (ca. 7° C). Las precipitaciones medias anuales fluctúan entre 1.200 y 1.600 mm, concentrándose fundamentalmente en los meses de invierno (junio y julio) (González, 2000).

La cuenca se encuentra habitada por comunidades mapuches que representan casi un 90% de la población rural. Gran parte de los bosques originales han sido destruidos para habilitar tierras agrícolas y ganaderas, quedando escasos rodales remanentes. La actual vegetación de la cuenca está constituida fundamentalmente por praderas alternadas con cultivos agrícolas, lo cual representa una amenaza para el ecosistema acuático (González, 2000). El presente trabajo presenta una visión sinóptica de la biodiversidad de esta laguna costera y discute aspectos relativos a su singularidad y estado de conservación.

22.1. Caracterización general del ecosistema acuático

El espejo de agua del lago Budi cubre una superficie de 56,2 km^2, con una longitud N-S de 14 km y un ancho de 8 km, a 5 m sobre el nivel del mar. La línea de costa es marcadamente sinuosa, con una gran cantidad de penínsulas e islotes, dentro de las cuales destaca la isla Huapi. Los principales afluentes se ubican en el sector norte del lago, destacando el estero Curileufu, que reúne a los esteros Oñoico, Cayurranque y Reñaco (González, 2000).

De acuerdo a Stuardo *et al.* (1989), el lago Budi corresponde a una típica laguna costera con aguas mixohalinas, cuya salinidad presenta un amplio rango de variabilidad tanto espacial como temporal (7,5 a 28 °/$_{oo}$). Este sistema se conecta al mar a través del río Budi, de ca. 7 km de longitud, que presenta el típico ciclo lagunar, con la abertura de la barra de arena a fines de otoño (durante la crecida) y su aislamiento del mar a comienzos de primavera (durante el estiaje) (Neilson *et al.*, 1989). En consecuencia, la influencia marina se manifiesta alrededor de cuatro a cinco meses (Stuardo *et al.*, 1992b).

Los datos de nutrientes, turbidez y productividad primaria de este ecosistema muestran una condición eutrófica, reflejada en la abundancia de macrófitas acuáticas en prácticamente toda la ribera (Stuardo *et al.*, 1989; Hauenstein *et al.*, 1999).

22.2. Biodiversidad acuática y ribereña

La biodiversidad de este lago es particularmente alta en comparación con otros ecosistemas lénticos del centro y sur de Chile, la cual estaría asociada en gran parte a las singulares características físicas y químicas del lago Budi, así como también a su elevada productividad. A continuación se presenta una visión sinóptica de la biodiversidad acuática y ribereña de este ecosistema.

22.2.1. *Flora*

Hauenstein *et al.* (1999) han citado para el lago Budi un total de 107 especies vegetales, incluyendo 65 especies de dicotiledóneas y 34 monocotiledóneas. Las restantes especies corresponden a macroalgas y pteridófitas, con cuatro especies en cada grupo (Tabla 1). De acuerdo a González (2000), las principales asociaciones vegetales nativas ribereñas corresponden al bosque de roble-laurel-lingue (*Nothofago-Perseetum*), bosque de olivillo (*Lapagerio-Aextoxiconetum*) y bosque pantanoso de temo-pitra (*Blepharocalyo-Myrceugenietum exsuccae*) en los niveles superiores, y las asociaciones juncal (*Juncetum procerii*) y totoral (*Scirpetum californiae*), que corresponden a macrófitas palustres emergentes. Las macroalgas registradas son *Cladophora* sp., *Rhizoclonium tortuosum*, *Enteromorpha intestinalis* y *Gracilaria chilensis*. Por otra parte, las hidrófitas vasculares corresponden a las especies *Callitriche palustris*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Lilaeopsis macloviana*, *Ludwigia peploides*, *Myriophyllum aquaticum*, *M. quitense*, *Utricularia gibba*, *Potamogeton pusillus*, *P. striatus* y *Zannichellia palustris*. La riqueza específica de este ecosistema casi duplica la registrada en otros ecosistemas lénticos del sur de Chile (*e.g.*, Campos, 1984; Campos *et al.*, 1983; 1985; Hauenstein *et al.*, 1993; 1996; 1998[3]). Sin embargo, casi 50% de estas especies son introducidas, una consecuencia de la prolongada intervención antrópica de la cuenca.

Tabla 1. Listado de especies vegetales del lago Budi, según Hauenstein *et al.* (1999) y González (2000). FV= Forma de vida, Nf= Nanofanerófito, C= Caméfito, G=Geófito, Hc= Hemicriptófito, Te= Terófito, Hi= Hidrófito. OF= Origen fitogeográfico Co= Cosmopolita, I= Introducida, N= Nativa.

Familia	Nombre científico	Nombre común	FV	OF
Algae				
Cladophoraceae	*Cladophora* sp.	Lamilla		N
Cladophoraceae	*Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kutz	Lamilla		N
Ulvaceae	*Enteromorpha intestinalis* (L.) Link	Lamillita		N
Gracilariaceae	*Gracilaria chilensis Bird*, Mc Lachlan et Oliveira	Pelillo		N
Pteridophyta				
Blechnaceae	*Blechnum cordatum* (Desv.) Hieron *ex chilense*	Costilla de vaca	Hc	N
Blechnaceae	*Blechnum hastatum* Kaulf	Palmilla	Hc	N
Equisetaceae	*Equisetum bogotense* Kunth	Limpia plata	G	N
Gleichemaceae	*Gleichenia quadripartita* (Poir.) T. Moore	Hierba loza	Hc	N
Angiospermae				
Asteraceae	*Ambrosia chamissonis* (Less.) Greene	Dicha grande	C	N
Primulaceae	*Anagallis arvensis* L.	Pimpinela	Te	I
Asteraceae	*Anthemis cotula* L.	Manzanilla hedionda	Te	I
Asteraceae	*Aster vahlii* (Gaudich.) Hook et Arn.	Margarita del pantano	G	N
Chenopodiaceae	*Atriplex chilensis* Colla	Cachiyuyo	Te	N
Brassicaceae	*Brassica rapa* L.	Yuyo	Te	I
Callitrichaceae	*Callitriche palustris* L.	Huenchecó	Hi	I

[3] Hauenstein E., M. González, L. Leiva & L. Falcon (1998). Diagnóstico del estado de contaminación de los lagos Calafquén y Caburgua. Informe final proyecto FNDR IX Región N° 20107905. Informe técnico Departamento de Ciencias Biológicas y Químicas, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco.

Continuación Tabla 1

Convolvulaceae	*Calystegia sepium* (L.) R. Br.	Suspiro	G	I
Apiaceae	*Centella asiatica* (L.) Urb.	Centella	Hc	N
Coriariaceae	*Coriaria ruscifolia* L.	Deu	Hc	N
Asteraceae	*Cotula coronopifolia*	Botón de oro	Hc	I
Chenopodiaceae	*Chenopodium album* L.	Quinguilla	Te	I
Chenopodiaceae	*Chenopodium ambrosioides* L.	Paico	G	N
Asteraceae	*Chevreulia sarmentosa* (Pers.) S.F. Blake	Pasto dulce	Hc	N
Scrophulariaceae	*Digitalis purpurea* L.	Dedalera	Te	I
Saxifragaceae	*Francoa appendiculata* Cav.	Vara de mármol	Te	N
Onograceae	*Fuchsia magellanica* Lam.	Chilco	Nf	N
Asteraceae	*Gamochaeta americana* (Mill.) Wedd.	Vira vira	Hc	N
Rubiaceae	*Hedyotis salzmannii* (DC.) Steud	-	Hc	N
Apiaceae	*Hydrocotyle modesta* Cham. et Schltdl	Sombrerito de agua	Hc	N
Apiaceae	*Hydrocotyle ranunculoides* L.f.	Sombrerito de agua	Hi	I
Asteraceae	*Hypochaeris radicata* L.	Hierba del chancho	Hc	I
Asteraceae	*Leontodon saxatilis* Lam.	Chinilla	Hc	I
Asteraceae	*Leptinella scariosa* Cass.	Botón de oro	Hc	N
Apiaceae	*Lilaeopsis macloviana* (Gand.) A.W. Hill.	-	Hi	N
Linaceae	*Linum usitatissimun* L.	Lino	Te	I
Campanulaceae	*Lobelia tupa* L.	Tabaco del diablo	Hc	N
Fabaceae	*Lotus glaber* Mill.	Lotera hoja angosta	Hc	I
Fabaceae	*Lotus uliginosus* Schkuhr	Alfalfa chilota	Hc	I
Onagraceae	*Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven	Melilucul	Hi	N
Fabaceae	*Lupinus arboreus* Sims	Chocho	Nf	I
Lythraceae	*Lythrum hyssopifolia* L.	Romerillo	Te	I
Lamiaceae	*Mentha pulegium* L.	Poleo	Hc	I
Haloragaceae	*Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc.	Pinito de agua	Hi	N
Haloragaceae	*Myriophyllum quitense* Kunth.	Pinito de agua	Hi	N
Solanaceae	*Nierembergia repens* Ruiz et Pavón	-	Te	N
Verbenaceae	*Phyla nodiflora* (L.) Greene	Hierba de la virgen	Te	I
Plantaginaceae	*Plantago lanceolata* L.	siete venas	Hc	I
Plantaginaceae	*Plantago major* L.	Llantén	Hc	I
Polygonaceae	*Polygonum aviculare* L.	Pasto del pollo	Hc	I
Polygonaceae	*Polygonum hydropiperoides* Michx	Duraznillo de agua	Hc	I
Rosaceae	*Potentilla anserina* L.	Canelilla	Hc	I
Lamiaceae	*Prunella vulgaris* L.	Hierba mora	C	Co
Ranunculaceae	*Ranunculus peduncularis* Sm. var. *erodiifolius* (Gay) Reiche	-	Hc	N
Ranunculaceae	*Ranunculus repens* L.	Botón de oro	Hc	I
Brassicaceae	*Raphanus sativus* L.	Rábano silvestre	Te	I
Rosaceae	*Rubus constrictus* P.J. Mull. et Lefèvre	Zarzamora	Nf	I
Polygonaceae	*Rumex acetosella* L.	Vinagrillo	Hc	I
Polygonaceae	*Rumex crispus* L.	Romaza	Hc	I
Polygonaceae	*Rumex maricola* J. Remy	Romaza	Hc	N
Chenopodiaceae	*Sarcocornia fruticosa* (L.) A.J. Scott	Hierba sosa	C	Co
Goodeniaceae	*Selliera radicans* Cav.	-	Hc	N
Caryophyllaceae	*Silene gallica* L.	Calabacillo	Te	I
Brassicaceae	*Sisymbrium officinale* (L.) Scop.	Mostacilla	Te	I
Solanaceae	*Solanum nigrum* L.	Hierba mora	Te	I

Continuación Tabla 1

Caryophyllaceae	*Spergula arvensis* L.	Linacilla	Te	I
Caryophyllaceae	*Spergularia rubra* (L.) J. Presl. et K. Presl.	Tiqui tiqui	C	I
Fabaceae	*Trifolium dubium* Sibth.	Trébol enano	Te	I
Fabaceae	*Trifolium pratense* L.	Trébol rosado	C	I
Fabaceae	*Trifolium repens* L.	Trébol blanco	Hc	I
Lentibulariaceae	*Utricularia gibba* L.	Bolsita de agua	Hi	N
Scrophulariaceae	*Veronica serpyllifolia* L.	Verónica	Hc	I
Fabaceae	*Vicia vicina* Clos	Arvejilla	Te	I
Asteraceae	*Xanthium spinosum* L.	Clonqui	Te	I
Monocotyledoneae (Liliopsida)				
Poaceae	*Agrostis capillaris* L.	Chépica	Hc	I
Alismataceae	*Alisma plantago-aquatica* L.	Llantén de agua	G	I
Poaceae	*Ammophila arenaria* (L.) Link	Amófila	Hc	I
Poaceae	*Anthoxanthum utriculatum* (Ruiz et Pavón) Y. Shouten et Veldk	Paja ratonera	Hc	N
Cyperaceae	*Carex acutata* Boott var. *acutata*	Cortadera	Hc	N
Cyperaceae	*Carex fuscula* D Urv. var. *fuscula*	-	Hc	N
Poaceae	*Cynosurus echinatus* L.	Cola de zorro	Te	I
Cyperaceae	*Cyperus eragrostis* Lam.	Cortadera	Hc	N
Poaceae	*Distichlis spicata* (L.) Greene	Chépica	Hc	N
Cyperaceae	*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.	-	G	N
Cyperaceae	*Eleocharis macrostachya* Britton.	Rime	G	N
Cyperaceae	*Eleocharis pachycarpa* E. Desv.	Rime	G	N
Poaceae	*Holcus lanatus* L.	Pasto dulce	Hc	I
Poaceae	*Hordeum chilensis* Roem. et Schult.	Cebadilla	Hc	N
Juncaceae	*Juncus articus Willd.* var *mexicanis* (Willd. ex Schult. et Schult. F.) Balslev	Junquillo	Hc	I
Juncaceae	*Juncus bufonius* L.	Junquillo	Te	I
Juncaceae	*Juncus imbricatus* Laharpe	Junquillo	Hc	N
Juncaceae	*Juncus pallescens* Lam.	Junquillo	Te	N
Juncaceae	*Juncus procerus* E. Mey.	Junquillo	Hc	N
Poaceae	*Lolium multiflorum* Lam.	Ballica italiana	Hc	I
Liliaceae	*Nothoscordum gramineum* (Sims) Beauverd	Huilli	G	N
Poaceae	*Paspalum distichum* L.	Chépica	Hc	N
Poaceae	*Poa annua* L.	Pasto piojillo	Te	I
Poaceae	*Polypogon australis* Brongn.	Cola de ratón	Hc	N
Potamogetonaceae	*Potamogeton pusillus* L.	Huiro	Hi	N
Potamogetonaceae	*Potamogeton striatus* Ruiz et Pavón	Huiro	Hi	N
Alismataceae	*Sagittaria montevidensis* Cham. et Schltdl. subsp. *chilensis* (Cham.et Schltdl.) Bogin	Lengua de vaca	G	N
Cyperaceae	*Scirpus californicus* (C.A. Mey.) Steud.	Totora	G	N
Cyperaceae	*Scirpus cernuus* Vahl var. *cernuus*	-	G	N
Cyperaceae	*Scirpus inundatus* (R. Br.) Poir.	Can Can	G	N
Cyperaceae	*Scirpus obseyi* A. Gray *ex Engelm.* et A. Gray	-	Hc	N
Juncaginaceae	*Triglochin palustre* L.	Hierba de la paloma	G	Co
Typhaceae	*Typha angustifolia* L.	Vatro	G	Co
Zannichelliaceae	*Zannichellia palustris* L.	Cachudita de agua	Hi	N

22.2.2 *Invertebrados*

De acuerdo a Stuardo *et al.* (1989; 1992a), la diversidad de la macrofauna bentónica (>0,5 mm) del lago es particularmente baja, en comparación a otros ecosistemas lénticos del área (Muñoz *et al.*, 2001), lo cual estaría asociado a la presencia de aguas mixohalinas y a la dominancia de sedimentos fangosos anóxicos y reductores en gran parte de la laguna Budi. La macrofauna bentónica del río Budi, así como la del lago Budi son pobres, tanto en abundancia como en diversidad de especies, limitada en algunos sitios sólo a pequeños poliquetos Capitellidae y Spionidae (<6 mm), nematodos y anfípodos gamáridos, ligados a sedimentos reductores negruzcos con un elevado contenido de conchilla de los moluscos *Littoridina cumingi* y *Kingiella chilenica*, limo y arcilla, además de una gran cantidad de fitodetritus, principalmente pequeños trozos de macrófitas acuáticas. Los sedimentos, en algunos sectores constituidos por grava, gránulos y bolones, tienen mayor abundancia y diversidad de organismos, predominando pequeños bivalvos (*K. chilenica*), poliquetos Nereidae, cirripedios (*Elminius kingii*), briozoos incrustantes (*Conopeum* sp.) y decápodos (*Hemigrapsus crenulatus*). En aguas someras de fondos principalmente rocosos o de bolones (*e.g.*, embarcadero de isla Huapi), las poblaciones de *L. cumingi* alcanzan densidades de 900 individuos/m^2, y las de *Chilina* sp., hasta 70 individuos/m^2. También el cirripedio *E. kingii* es muy abundante, especialmente sobre bolones y pilotes sumergidos. Gran parte de las rocas, conchas de *Chilina* sp. y pilotes sumergidos, están también incrustados por briozoos (*Conopeum* sp.). Entre los bolones existe abundante conchilla y arcilla, hábitat de pequeños bivalvos como *K. chilenica* y una gran cantidad de poliquetos de la familia Nereidae.

Tabla 2. Listado de especies de peces presentes en el lago Budi (Acuña *et al.*, 1983; Stuardo *et al.*, 1989; SERNAP, 1998).

Orden	Familia	Especie	Nombre común
Gadiformes	Merluccidae	*Merluccius gayi* (Guichenot, 1848)	Merluza
Ophidiiformes	Ophidiinae	*Genypterus chilensis* (Guichenot, 1848)	Congrio colorado
Mugiliformes	Mugilidae	*Mugil cephalus* Linnaeus, 1758	Lisa
Atheriniformes	Atherinidae	*Odontbestes regia* (Humboldt, 1833)	Pejerrey
Perciformes	Sciaenidae	*Cilus gilberti* Abbott 1899	Corvina
		Micropogonias manni ¿furnieri? (Moreno 1970)	Huaiquil
	Eleginopsidae	*Eleginops maclovinus* (Valenciennes, 1830)	Róbalo
Pleuronectiformes	Paralichthydae	*Paralichthys microps* (Günther, 1881)	Lenguado
		Paralichthys delfini Pequeño & Plaza, 1987	Lenguado
Clupeiformes	Engraulidae	*Engraulis ringens* Jenyns, 1842	Anchoveta
Cypriniformes	Cyprinidae	*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758	Carpa

22.2.3. *Vertebrados*

La ictiofauna está representada a lo menos por 11 especies, de acuerdo a los registros de SERNAP (1998), Moreno *et al.* (1996[4]), Stuardo *et al.* (1989), Acuña *et al.* (1983) (Tabla 2). La mayoría de las especies residentes toleran amplios rangos de salinidad, a excepción de *Cyprinus carpio* que vive en agua dulce. Desde el punto de vista pesquero, Moreno *et al.* (1996[5]) y SERNAP (1998) mencionan una reciente disminución significativa de los tamaños poblacionales de ciertas especies (*e.g., Mugil cephalus, Micropogonias manni* y *Odonthestes regia*), destacándose la población de *M. manni*, una especie endémica, cuyo ciclo reproductivo ocurriría íntegramente en el lago.

La avifauna alcanza a lo menos 132 especies (Stuardo *et al.*, 1989; Saavedra *et al.*, 1991) (Tabla 3). La riqueza de especies de este lago representaría más del 30% del total nacional. Entre las numerosas especies registradas destacan aquellas que presentan problemas de conservación, como *Puffinus creatopus* (fardela blanca), *Phalacrocorax boungainvillii* (guanay), *Cygnus melancoryphus* (cisne de cuello negro), *Nycticryphes semicollaris* (becasina pintada) y *Columba araucana* (torcaza). Entre las especies más numerosas se encuentra *Rallus sanguinolentus* (pidén), con bandadas de hasta 300 individuos, y *Larus maculipenis* (gaviota Cahuil), de las que se han observado bandadas de hasta 70 individuos. Otras especies, menos numerosas en la laguna son *Phalacrocorax olivaceus, Casmererodius albus, Fulica leucoptera* y *Anas platalea*.

Tabla 3. Listado de especies de aves del lago Budi (modificada de Saavedra *et al.*, 1991).

Orden	Familia	Especie	Nombre común
Tinamiformes	Tinamidae	*Nothoprocta perdicaria* (Conover).	Perdiz del Sur
Podicipediformes	Podicipedidae	*Podiceps rolland* (Lesson)	Pimpollo
		Podiceps major (Boddaert)	Huala
		Podiceps occipitalis (Garnot)	Blanquillo
		Podylimbus podiceps (Lesson)	Picurio
Procellariiformes	Diomedeidae	*Diomedea exulans* (Linné)	Albatros errante
		Diomedea melanophris (Temminck).	Albatros de ceja negra
	Procellariidae	*Daption capense* (Linné)	Petrel moteado
		Pachyptila salvini (Mathews)	Petrel-paloma de pico ancho
		Pachyptila belcheri (Mathews)	Petrel-paloma de pico delgado
		Puffinus griseus (Gmelin)	Fardela negra
		Puffinus creatopus (Coues)	Fardela blanca
	Oceanitidae	*Oceanitis oceanicus* (Murphy)	Golondrina de mar
	Pelecanoididae	*Pelecanoides garnotti* (Lesson)	Yunco
Sphenisciformes	Spheniscidae	*Spheniscus humboldti* (Meyen)	Pingüino de Humboldt
		Spheniscus magellanicus (Forster)	Pingüino de Magallanes
Pelacaniformes	Pelecanidae	*Pelicanus thagus* Molina.	Pelicano

[4] Moreno C., P. Rubilar, A. Zuleta & E. Soto (1996). Diagnóstico biopesquero para el manejo de pesquería del lago Budi, IX Región. Informe Final, Gobierno Regional de la Araucanía, Intendencia de la IX Región, Temuco.

[5] Op. cit.

Continuación Tabla 3

	Sulidae	*Sula variegata* (Tschudi)	Piquero
	Phalacrocoracidae	*Phalacrocorax olivaceus* (Rumbold)	Yeco
		Phalacrocorax magellanicus (Gmelin).	Cormorán de las rocas
		Phalacrocorax bougainvillii (Lesson)	Guanay
		Phalacrocorax gaimardi (lesson y Garnot)	Lile
		Phalacrocorax atriceps (King)	Cormorán imperial
Ciconiformes	Ardeidae	*Ixobrychus involucris* (Vieillot)	Huairavillo
		Ardea cocoi (Linné)	Garza cuca
		Casmerodius albus (Linné)	Garza grande
		Egretta tnula (Molina)	Garza chica
		Bubulcus ibis (Linné)	Garza boyera
		Nycticorax nycticorax (Linné)	Huairavo
	Treskiornithidae	*Plegadis chibi* (Viellot)	Cuervo de pantano
	(Treskiornitninae)	*Theristicus caudatus* (Gmelin)	Bandurria
Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	*Phoenicopterus chilensis* (Molina).	Flamenco chileno
Anseriformes	Anatidae	*Cygnus melancoryphus* (Molina)	Cisne de cuello negro
	(Anserinae)	*Cloephaga polyocefala* (Sclater)	Canquén
		Cloephaga hybrida (Molina)	Caranca
	(Anatinae)	*Heteronetta atricapilla* (Merrem)	Pato rinconero
		Anas cyonoptera (Vieillot)	Pato colorado
		Anas versicolor (Vieillot)	Pato capuchino
		Anas georgica (Vieillot)	Pato jergón grande
		Anas bahamensis (Vieillot)	Pato gargantillo
		Anas flavirostris (Vieillot)	Pato jergón chico
		Anas sibilatrix (Poeppig)	Pato real
		Anas platalea (Vieillot)	Pato cuchara
		Netta peposaca (Vieillot)	Pato negro
		Oxyura vittata (Philippi)	Pato rana de pico delgado
Falconiformes	Catnartidae	*Coragyps atratus* (Lichtenstein)	Jote de cabeza negra
		Cathartes aura (Molina)	Jote de cabeza colorada
	Accipitridae	*Elanus leucurus* (Vieillot)	Bailarín
	(Accipitrinae)	*Circus cinereus* (Vieillot)	Vari
		Accipiter bicolor (Philippi y Landbeck)	Peuquito
		Parabuteo unicinctus (Temminck.	Peuco
		Buteo polyosoma (Quoy y Gaimard)	Aguilucho
		Buteo ventralis (Gould)	Aguilucho de cola rojiza
		Buteo albigula (Philippi)	Aguilucho chico
	Falconidae	*Polyborus plancus* (Miller)	Traro
		Milvago chimango (Sclater)	Tiuque
		Falco sparverius (Swainson)	Cernícalo
Galliformes	Phasianidae	*Callipepla californica* (Ridgway)	Codorniz
Gruiformes	Rallidae	*Rallus sanguinolentus* (Hellarnair)	Pidén
		Porphyriops melanops (J.E. Gray)	Tagüita
		Fulica armillata (Vieillot)	Tagua
		Fulica leucoptera (Vieillot)	Tagua chica
		Fulica rufifrons (Phillipi y Landbeck)	Tagua de frente roja
		Charadrius falklandicus (Latehman)	Chorlo de doble collar
		Zonibix modestus (Lichtenstein)	Chorlo chileno

Continuación Tabla 3

		Oreopholus ruficollis (Wagler)	Chorlo de campo
	Haematopodidae	*Haematopus palliatus* (Murphy)	Pilpilén
	Recurvirostridae	*Himantopus mexicanus* (Müller)	Perrito
	Rostratulidae	*Nycticryphes semicollaris* (Vieillot)	Becacina pintada
	Scolopacida	*Tringa melanoleuca* (Gmelin)	Pitotoy grande
	(Scolopacinae)	*Tringa flavipes* (Gmelin)	Pitotoy chico
		Numenius phaeopus (Latchtnan)	Zarapito
		Limosa haemastica (Linné)	Zarapito de pico recto
		Caladris alba (Pallas)	Playero blanco
		Gallinago gallinago (Linné)	Becacina
	(Phalaropodinae)	*Phalaropus fitilcaria* (Linné)	Pollito de mar rojizo
	Thinacoridae	*Thinochorus rumicivorus* (Eschscholz)	Perdicita
	Laridae	*Larus dominicanus* (Lichtenstein)	Gaviota dominicana
	(Larinae)	*Larus pipixcan* (Wagler)	Gaviota de Franklin
		Larus maculipennis (Lichtenstein.	Gaviota cahuil
	(Sterninae)	*Sterna hirundinacea* (Lesson)	Gaviotín sudamericano
		Sterna paradisaea (Pontoppidan)	Gaviotín ártico
		Sterna trodeani (Audubon)	Gaviotín piquerito
		Sterna sandvicensis (Cabot)	Gaviotín de Sandwich
		Sterna fuscata lucnosa (Phillipi y Landbeck)	Gaviotín apizarrado
		Larosterna inca (Lesson y Gamott)	Gaviotín monja
	(Rhyncopinae)	*Rhynchops niger* (Spix)	Rayador
Columbiformes	Columbidae	*Columba livia* (Gmelin)	Paloma
		Columba araucana (Lesson)	Torcaza
		Zenaida auriculata (Des Murs)	Tórtola
		Columbina talpacoti talpacoti (Temminck)	Tortolita rojiza
		Columbina picui picui (Temminck)	Tortolita cuyana
		Metropelia melanoptera melanoptera (Molina)	Tórtola cordillerana
Psittaciformes	Psittacidae	*Enicognathus ferrugineus* (Müller)	Cachaña
		Enicognathus leptorhynchus (King)	Choroy
Strigiformes	Tytonidae	*Tyto alba tuidara* (J.E. Gray)	Lechuza
	Strigidae	*Glaucidium nanum* (King)	Chuncho
		Athene cunicularia (Molina)	Pequén
		Strix rufipes rufipes (King)	Concón
		Asio flammeus suinda (Vieillot)	Nuco
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	*Caprimulgus longirostris* (Gould)	Gallina ciega
Coraciformes	Alcedinidae	*Ceryle torquata* (Linné)	Martín pescador
Piciformes	Picidae	*Picoides ligniarus* (Molina)	Carpinterito
		Colaptes pitius pitius (Molina)	Pitío
Passeriformes	Furriariidae	*Geositta cunicularia* (Kittlitz)	Minero
		Cinclodes patagonicus (Lesson)	Churrete
		Cinclodes oustrleti (Scott)	Churrete chico
		Cinclodes nigrofumosus (d'Orb.y Lafr.)	Churrete costero
		Sylviorthorynchus desmursii (des Murs)	Colilargo
		Aphrastura spinicauda (Gmelin)	Rayadito
		Leptasthenura aegithaloides (Kittlitz)	Tijeral

Continuación Tabla 3

	Leptasthenura aegithaloides (Debenne)	Tijeral argentino
	Tripophaga humicola polysticta (Hellmayr)	Canastero
	Tripophaga anthoides (King)	Canastero del sur
	Phleocryptes melanops (King)	Trabajador
	Pygarrychas albogularis (King)	Comesebo grande
Rhynocryptidae	*Pteroptochus tarnii* (King)	Hued-hued del sur
	Scelorchilus rubecola (Kitditz)	Chucao
	Scytalopus magellanicus (Gmelin)	Churrín del sur
Tyrannidae	*Agriornis livida* (Kitditz)	Mero
	Agriornis montana leucura (Gould)	Mero gaucho
	Pyrope pyrope (Kittlitz)	Diucón
	Muscisaxicola albilora (Lafresnaye)	Dormilona de ceja blanca
	Muscisaxicola flavinucha brevirostris (Okog)	Dormilona fraile
	Muscisaxicola alpina cinerea (Phil. y Land).	Dormilona cenicienta
	Muscisaxicola macloviana (Lefresnaye y d'Orbiygni)	Dormilona tontita
	Muscisaxicola maculirostris maculirostris (d'Orb. y Lafr.)	Dormilona chica
	Lessonia rufa (Gmelin)	Colegial
	Hymenops perspicillata (Rigddway)	Run-run
	Elaenia albiceps (Hellmayr)	Fio-fio
	Pitangus sulphuratus bolivianus (Lafresnaye)	Benteveo
	Tachuris rubigastra (Vieillot)	Siete colores
	Anaereretes parulus (Khtditz)	Cachudito
	Colorhampus parvirostris (Darwin)	Viudita
Phytotomidae	*Phytotoma rara* (Molina)	Rara
Hirundinldae	*Tachycineta leucopyga* (Meyen)	Golondrina chilena
	Pygochelidon cyanoleuca (Vieillot)	Golondrina de dorso negro
	Hirundo rustica (Boddaert)	Golondrina bermeja
Troglodytidae	*Cistothorus platensis* (Lesson)	Chercán de las vegas
	Troglodytes aedon (Lesson)	Chercán
Muscicapidae	*Turdus falklandii magellanicus* (King)	Zorzal
Mimidae	*Mimus thenca* (Molina)	Tenca
Motacillidae	*Anthus correndera* (Lesson)	Ballarin chico
(Emberizinae)	*Sicalis luteola* (Meyen)	Chirihue
	Zonotrichia capensis (Meyen)	Chincol
(Icterinae)	*Agelalus thilius* (Molina)	Trile
	Sturnella loyca (Mohna)	Loica
	Molothrus bonariensis (Gmelin)	Mirlo
	Curacus curaeus (Molina)	Tordo
Fringillidae	*Phrygilus patagonicus* (Lowe)	Cometocino patagónico
	Phrygilus fruticeti fruticeti (Kittlitz)	Yal
	Phrygilus alaudinus alaudinus (Kittlitz)	Platero
	Diuca diuca (Molina)	Diuca
	Meladonera xanthogramma barrosi (Chapman)	Yal cordillerano
	Carduelis uropygialis (Sclater)	Jilguero cordillerano
	Carduelis barbatus (Molina)	Jilguero
Passaridae	*Passer domesticus* (Linné)	Gorrión

22.3. Estado de conservación de la cuenca

En el área de la cuenca del río Budi (Fig. 1, Cuadernillo 4) se emplazan gran parte de las 119 comunidades mapuches que integran el Área de Desarrollo Indígena, con un tamaño de propiedad que en promedio no supera las 2 ha por familia. Estas comunidades realizan una agricultura de subsistencia, con siembras de papa y trigo.

Entre los usos del suelo predomina la actividad agrícola (29,4%), seguida por praderas (14,0%) y humedales (13,0%) (Tabla 4). En torno a los cursos de agua y tributarios que alimentan el lago Budi, existen extensas superficies de humedales, destacando por su extensión los aledaños a los esteros Malalhue, Carilón, Budi Chico y el río Budi.

Otro antecedente a considerar es que la mayoría de los cauces estacionales se localizan en sectores de uso agrícola y una pequeña parte entre praderas, situación que estaría facilitando el arrastre de sedimentos y nutrientes hacia las riberas del lago, explicando su condición eutrófica (Stuardo *et al.*, 1992a). Respecto a la vegetación arbórea, se presentan escasos renovales del tipo roble-laurel-lingue, que sólo representan 1,2% del total del área.

El lago Budi es mencionado en el Libro Rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile (Muñoz *et al.*, 1996), debido a su alta contribución a la diversidad regional de aves. Además, por el Decreto N° 77 del 10 de abril de 1992, del Ministerio de Agricultura, el lago Budi ha sido declarado "zona libre de caza". Sin embargo, este importante sistema acuático aún no se encuentra incorporado al plan nacional de acción para la biodiversidad.

Tabla 4. Usos de suelo en el área ribereña de la cuenca hidrográfica del río Budi, considerando 1 km de perímetro alrededor del lago Budi (Peña-Cortés *et al.*, 2002).

Uso	Superficie (ha)	Superficie (%)
Cultivos agrícolas	4.318	29,4
Praderas	2.004	14,0
Matorral alto cerrado	374	2,5
Matorral alto abierto	37	0,3
Matorral bajo cerrado	161	1,1
Bosque nativo	197	1,3
Plantación de pino < 4 años	0,7	0
Plantación de eucalipto > 4 años	6	0
Humedales	1.840	13,0
Área urbana	19	0,1
Área dunas	298	2,0
Lago Budi	5.449	37,1
Total	14.703	100%

23. Fauna íctica de la cuenca del río Bueno: relevancia de los afluentes en la conservación de especies nativas

Fish fauna of the Río Bueno watershed: relevance of tributaries in the central depression and Coastal Range for the conservation of native fishes

DORIS SOTO E IVÁN ARISMENDI

Abstract

This work describes the fish fauna, including native and introduced species, in small watersheds associated with the larger Rio Bueno, with a particular interest on the geographic location of the affluents. Sampling was conducted between 1999 and 2003. Fishing nets with different mesh sizes were used to sample the Rio Bueno, because of its large water flow and depth. Fish abundance was quantified by electric fishing.

A total of 27 Andean rivers, 10 rivers in the central valley and 6 in the Coastal Range were surveyed. Captured fishes were classified as native or introduced or exotic. Eleven native and six introduced species of fish were collected overall. Salmonids were the only introduced species in Andean rivers, while in the central valley Gambusia and Carp were also present. There was a clear and significant effect of the geographic location of rivers on the composition and abundance of native vs. introduced fishes. Native fish species were practically absent from Andean rivers. In contrast, they were more diverse and abundant in the rivers of the central valley and Coastal Range. Conversely, salmonids were significantly more abundant in Andean rivers.

Rio Tramaihue in the central valley had the highest species richness of native fishes (8 species) followed by Rio Cainalhue in the Coastal Range and Pilmaiquen in the central Valley, both with 6 species. Ongoing studies suggest that this area represents the most important hotspot for native fish diversity in the Lake District and, consequently, it should receive a high priority with regard to land management and conservation measures.

Introducción

El conocimiento de los ambientes acuáticos de Chile, particularmente de los ríos y sus cuencas hidrográficas, está aún en un estado incipiente, existiendo desconocimiento de algunos procesos ecosistémicos, tales como las interacciones entre ambientes acuáticos y terrestres que pudieran tener impactos relevantes sobre la biodiversidad acuática. Por otro lado, el crecimiento de las poblaciones humanas, concentradas en la zona central de Chile, ha significado un aumento de los impactos sobre las cuencas, los que incluyen desde modificación de los cauces a polución, así como modificación del régimen hidrológico (Habit y Victoriano, en este volumen). Las cuencas hidrográficas del centro y sur de Chile, definidas como "de ríos tranquilos con regulación lacustre" (39-41° S), (Niemeyer

y Cereceda, 1984), ofrecen comparativamente menor contaminación directa, grado de deterioro, mayor estabilidad en sus cauces y mayor heterogeneidad, posibilitando una fauna más diversa que la observada hacia el norte del país. En estos ambientes es también posible estudiar los posibles efectos de las especies de peces introducidas sobre las nativas.

Las truchas café (*Salmo trutta*) y arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) han estado presentes en ríos y lagos de Chile desde fines del siglo XIX (Basulto, 2003). Pese al largo período transcurrido, se desconoce su impacto sobre ecosistemas límnicos del país. La escasa información existente sugiere un potencial efecto negativo sobre las especies nativas, tales como perca (*Percichthys trucha*) y puye (*Galaxias maculatus*) (Mann, 1954; Campos, 1970). El efecto de las truchas se debería fundamentalmente a su comportamiento agresivo (Capella, 1992), y a su amplia dieta omnívora (Soto *et al.*, 2001[1]). Los potenciales efectos que la presencia de truchas puede tener en el ambiente límnico chileno están siendo documentados recientemente (Scasso y Campos, 1998; Ruiz, 1993; Vila *et al.*, 1999). Para los ríos de la X Región, la escasa información disponible permite estimar la abundancia y la alimentación de las truchas (Campos *et al.*, 1984; Arenas, 1978; Soto *et al.*, en preparación). Uno de los problemas para analizar el impacto de la introducción de truchas en ríos chilenos es la ausencia de ambientes sin truchas que sirvan como control y presenten tramas tróficas naturales. Adicionalmente, se desconoce el efecto que el cambio del paisaje de la zona central, con el progresivo reemplazo de vegetación nativa ribereña y de las cuencas, ha ejercido sobre la diversidad y abundancia de la fauna acuática nativa. A menudo se supone sin embargo que la introducción de especies salmonídeas ha sido en sí misma el principal efecto negativo sobre los ambientes acuáticos, secundado por la destrucción y modificación de cauces y contaminación química, tal como se ha propuesto para Nueva Zelanda (Townsed, 2003).

El estudio integrado de una cuenca permite evaluar el papel relativo que factores naturales y de origen antrópico han ejercido sobre la distribución y abundancia de la flora y fauna acuática. La cuenca hidrográfica del río Bueno (RB) ofrece esta posibilidad, permitiendo comparar los afluentes de origen en el macizo andino o preandino con los afluentes de origen en el Valle Central (VC) y la Cordillera de la Costa (CC). El RB tiene una hoya de 17.210 km^2, siendo la quinta cuenca más grande de Chile, es considerado un río tranquilo con regulación lacustre (Niemeyer y Cereceda, 1984). En su tercio oriental existe un número importante de lagos, entre los cuales destacan por su superficie, los lagos Ranco, Puyehue y Rupanco (Mapa 1, Cuadernillo 4). El RB nace en el extremo poniente del lago Ranco y desemboca en el océano Pacífico al norte de la punta Dehui. Casi 15 km al oeste de la ciudad de San Pablo, se le une el río Pilmaiquén, que se origina en el lago Puyehue, el cual es uno de sus principales tributarios. El curso inferior del RB a la altura de la ciudad de San Pablo, tiene un caudal promedio anual de 185 m^3/s (Niemeyer y Cereceda, 1984). Los ríos situados más al oeste de la confluencia con los ríos Pilmaiquén y Rahue aportan un bajo

[1] Soto D., I. Arismendi & J. Sanzana (2001). Investigación para la evaluación, ordenamiento y manejo del potencial biológico para la pesca deportiva de la Décima Región de Los Lagos. Informe Proyecto FNDR X Región.

caudal comparado al caudal del curso principal. El presente trabajo se centra en la ictiofauna de los tributarios del RB, en su zona inferior, desde el río Pilmaiquén hasta su desembocadura en la localidad de La Barra (VC y CC). Se incorpora información complementaria proveniente del territorio superior de la cuenca. El objetivo de este trabajo es describir la fauna de peces nativos e introducidos en estas microcuencas, considerando las condiciones geográficas, de paisaje, además de aspectos asociados con las actividades antrópicas que se desarrollan en la cuenca, como variables explicativas de la importancia relativa de especies nativas y exóticas.

23.1. Métodos

Se definieron tres tipos de ríos de acuerdo a su origen: a) que nacen en la cordillera de los Andes (CA) (o macizo preandino), b) que nacen en el VC, y c) que nacen en la CC (Mapa 1, Cuadernillo 4). Los ríos fueron muestreados a lo largo de la cuenca del RB y sus afluentes (julio 1999 - agosto 2003). Los muestreos no tuvieron la misma intensidad en todos los sitios, pero abarcaron un número de ríos considerado representativo para cada unidad geográfica.

En el RB, dado su caudal y profundidad, se utilizaron redes de enmalle agalleras monofilamento, con medidas de 70 x 3,5 m, con tamaños de malla de 1.5", 3", 4-" y 6" y con un coeficiente de embande de 0,5. En cada sitio se realizaron entre 20 y 30 minutos de pesca eléctrica recorriendo una distancia mínima de 100 m. Se utilizó un equipo de pesca Smith & Root Modelo 12B Power electrofisher. Se contabilizó el número de individuos capturados por especie y se estimó la abundancia de individuos por unidad de superficie (N/m^2). Se estimó una efectividad entre 85% y 95% de remoción de la totalidad de los individuos presentes en el área de muestreo.

Los individuos capturados fueron anestesiados con MS-222, identificados por especie, medidos con un ictiómetro (longitud total) y pesados con una balanza (precisión 0,1 g). Finalmente, cada individuo fue devuelto vivo al río del cual fue extraído, con escaso porcentaje de mortalidad. Además, se tomaron datos de temperatura en cada río y muestras de bentos para análisis limnológico completo, con al menos un muestreo en la estación lluviosa y uno en la seca. Estos últimos datos, además de aquellos sobre estructura poblacional de peces de cada río, serán parte de un futuro trabajo (Soto *et al.*, en preparación).

23.2. Resultados

23.2.1. *Caracterización de los ríos*

Todos los ríos muestreados (27 en la CA, 10 en el VC, y 6 en la CC), a excepción de los ríos Pilmaiquén y Bueno, corresponden a cauces de orden 2 a 3, cuyos caudales fluctuaron entre 0,1 y 2,5 m^3/seg. Estos ríos cubren una distancia longitudinal de ca. 130 km, desde un afluente al este del lago Rupanco, hasta un arroyo afluente del RB, cercano a su desembocadura (Mapa 1, Cuadernillo 4).

Los ríos de la CA se originan en cuencas con vegetación, donde el bosque nativo se encuentra presente en distintos estados de conservación o perturba-

ción. Estos ríos de cabecera se caracterizan por su alta pendiente, oxigenación y bajas temperaturas. En cambio los ríos del VC tienen menor pendiente, menor oxigenación y una mayor temperatura (Soto *et al.*, datos no publicados). Estos ríos están insertos en áreas con predominio de praderas de uso agrícola, si bien algunos tramos han conservado la vegetación ribereña. Los ríos de la CC se caracterizan por poseer mayor pendiente y mayor oxigenación que aquellos del Valle Central (Soto *et al.*, datos no publicados), las aguas fluyen de oeste a este o en dirección latitudinal (Mapa 1, Cuadernillo 4). Estos ríos presentan desde cuencas muy perturbadas y erosionadas, donde ha ocurrido un reemplazo parcial o total de la vegetación nativa por plantaciones de especies exóticas, a cuencas con bosques nativos intactos.

23.2.2. *Riqueza y abundancia*

Se registró 11 especies nativas y 7 introducidas (Tabla 1). Las especies introducidas en la CA fueron exclusivamente salmonideas (*S. trutta*, *O. mykiss*, *O. kisutch*, *O. tshawytscha* y *S. salar*), predominando las truchas (*O. mykiss* y *S. trutta*). En cambio en ríos del VC se encontró adicionalmente carpa (*Cyprinus carpio*) y gambusia (*Gambusia affinis*). En el RB, sin embargo, estas especies no se consideraron en el análisis comparativo, focalizando éste en los salmónidos.

Tabla 1. Listado de peces presentes en la cuenca del río Bueno, x Región, Chile.

Taxón	Nombre vulgar	Código de la especie
A. Especies Nativas		
Trichomycterus aerolatus	Bagre	Bag
Geotria australis	Lamprea	Lamp
Basilichthys australis	Pejerrey	Peje
Aplochiton zebra	Peladilla	Pela
Percichthys trucha	Perca	Perc
Cheirodon australe	Pocha, Pochita	Poch
Brachygalaxias bullocki	Puye	Brac
Galaxias maculatus	Puye chico	Puyc
Galaxias platei	Puye grande	PuyG
Percilia gillisi	Carmelita	Carm
B. Especies Introducidas		
Oncorhynchus tshawytscha	Chinook, Salmón Rey	Chi
Oncorhynchus kisutch	Salmón Coho, Salmón Plateado	Coho
Salmo salar	Salmón del Atlántico	Salar
Salmo trutta fario	Trucha Café, Trucha Marrón	Trucha Café
Oncorhynchus mykiss	Trucha Arcoiris	Tai
Cyprinus carpio	Carpa	Carpa
Gambusia affinis	Gambusia	Gambusia

Hubo un efecto claro y significativo del lugar de origen de los ríos sobre la abundancia relativa de especies nativas e introducidas (Tabla 2, Fig. 1). Es así que las especies nativas están prácticamente ausentes de los ríos de la CA, en cambio ellas son significativamente más abundantes en los ríos del VC y CC (Tablas 2, 3). En forma inversa, las especies salmonídeas son significativamente más abundantes en los ríos de la CA que en aquellos del VC y CC (Tabla 2, Fig. 1). Al mismo tiempo, el número de especies salmonídeas fue mayor en los ríos de la CA que en el VC y CC (Fig. 2). Ello se debe a la presencia, si bien con escasa abundancia, de algunos juveniles de especies escapadas de centros de cultivo de salmonídeos como salar (*Salmo salar*), chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) y coho (*Oncorhynchus kisutch*), además de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), que es la especie más frecuente. También es notable que un alto porcentaje de ríos de la CA (52%) no presentan especies nativas (Fig. 2). En cambio la trucha arcoiris y la trucha café están presentes en 35% y 33% de los 43 ríos muestreados, respectivamente. La trucha arcoiris presentó la mayor abundancia promedio (0,12 ind/m^2), seguida por la trucha café (0,07 ind/m^2). Entre las especies nativas, el puye grande (*Galaxias platei*) y el puye chico (*Galaxias maculatus*) aparecieron con mayor frecuencia (15%). Sin embargo la especie más abundante fue *Brachygalaxias bullocki*, la cual sólo apareció en ocho ríos alcanzando una densidad promedio de 0,03 ind/m^2. El río Tramaihue (VC) presentó la mayor riqueza de especies nativas (8 spp), seguido por el río Cainalhue (CC) y el río Pilmaiquén (VC), ambos con seis especies (Fig. 2). Este río muestra además una elevada abundancia comparativa de especies nativas (Tabla 3).

La vegetación ribereña del río Tramaihue es abundante, aunque presenta una alta perturbación humana, la que se asocia principalmente a actividades agrícolas y ganaderas. La velocidad de corriente tiene en promedio 0,2 m/s, con aguas obscuras, debido posiblemente a mayores concentraciones de carbono orgánico disuelto, incluyendo ácidos húmicos y otros compuestos (Soto *et al.*, en preparación). Los sedimentos del fondo del río son bastante heterogéneos, compuestos por bolones y fango. En este río la comunidad íctica estuvo compuesta por dos especies introducidas (trucha arcoiris y trucha café) y siete especies nativas (puye grande, bagre, perca, pocha, carmelita, *Brachygalaxias* sp. y lamprea) (Fig. 3).

La cuenca principal del río Cainalhue, 70 km al W de Osorno, presenta vegetación ribereña abundante y con alta perturbación humana, principalmente actividades forestales. La velocidad media de la corriente es de 1 m/s, con aguas poco transparentes.

Tabla 2. Abundancia promedio (ind/m2) de especies de peces nativos e introducidos en 43 ríos distribuidos desde la cordillera de los Andes hasta la desembocadura del río Bueno, x Región, Chile. Se realizó un Análisis de Varianza considerando origen del río (A: Andes; V: Valle; C: Costa) como factor primario. En la última columna se indican diferencias (***P<0,001) de la comparación entre grupos.

	Andes	Valle	Costa	Anova		
				F	P	Prueba de t
Nativas	0,037	0,299	0,248	13,97	<0,00001	A-V***; A-C***
Introducidas	1,646	0,326	0,181	4,94	0,012	A-V***; A-C***
N° ríos	27	10	6			

Los sedimentos del fondo del río son bastante heterogéneos, estando compuestos por bolones y fango. En este río, la ictiofauna estuvo compuesta por tres especies introducidas (trucha arcoiris, trucha café y chinook), y seis especies nativas (puye grande, puye chico, bagre, perca, pochita y lamprea) (Fig. 3). La presencia de la especie salmonídea chinook es notable y podría corresponder a desoves de esta especie en vida libre.

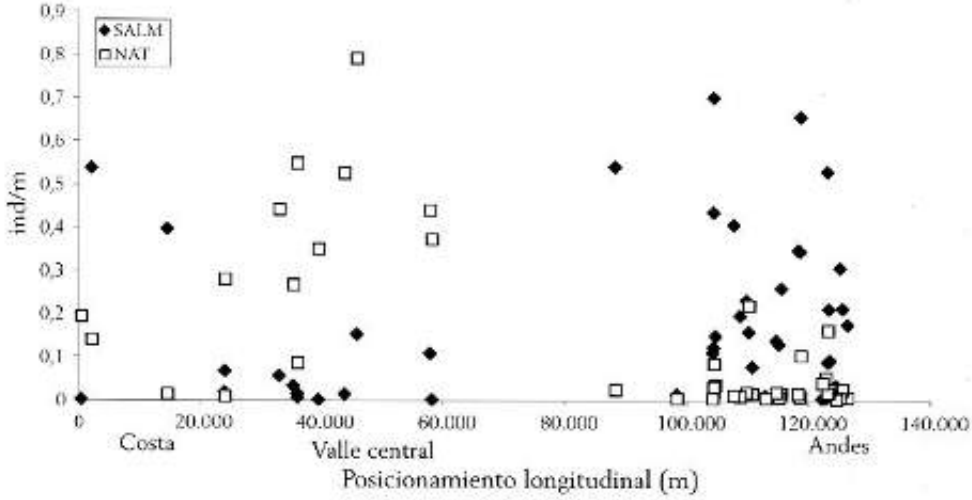


Figura 1. Abundancia promedio (individuos/m²) por río para especies nativas (NTA) y salmonídeos (SALM) de acuerdo a la posición de los ríos muestreados en la cuenca del río Bueno, X Región, Chile. Se han modificado las posiciones en UTM para asignar el valor cero (en metros) a la costa en el límite con el océano Pacífico. El eje Y representa la distancia a la costa.

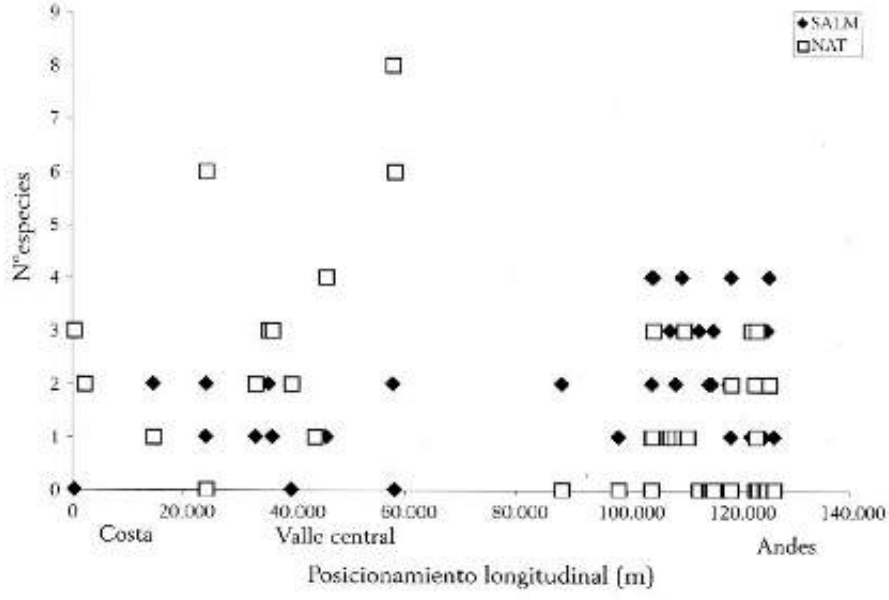


Figura 2. Número de especies de peces registrado por río en la cuenca del río Bueno, X Región, Chile, ordenados como en la Figura 1. SALM= salmonídeos, NAT= nativas. El eje Y representa la distancia a la costa.

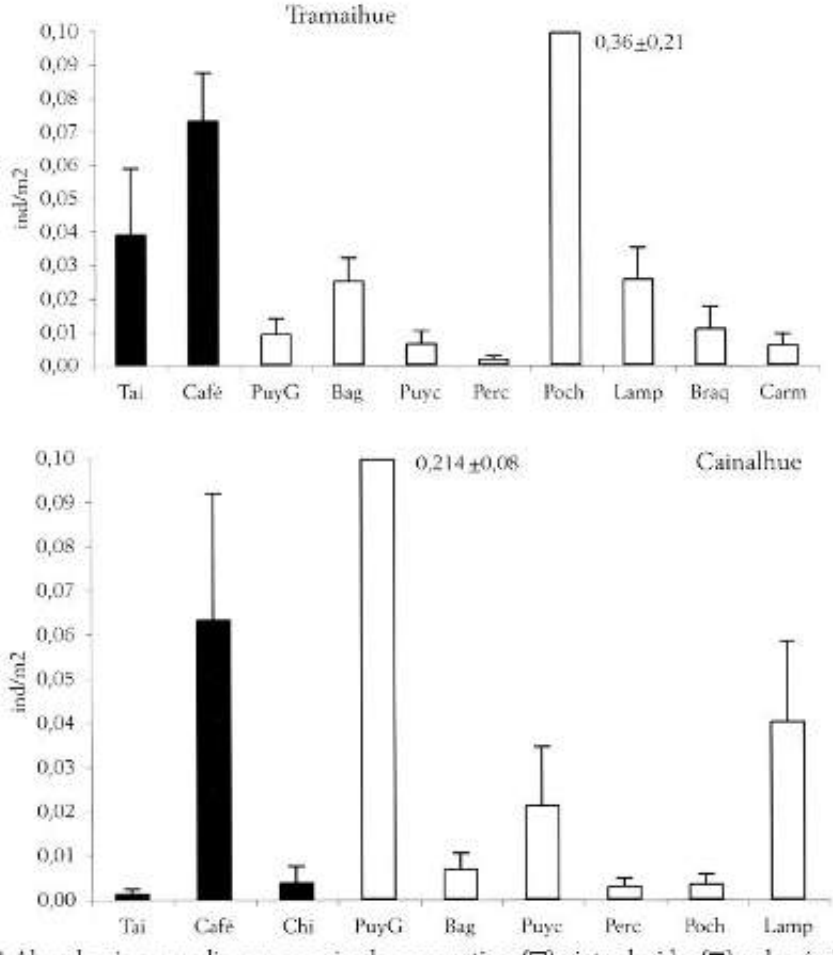


Figura 4. Abundancia promedio para especies de peces nativos (□) e introducidos (■) en los ríos Tramaihue (Valle Central) y Cainalhue (Cordillera de la Costa), x Región, Chile. Códigos de especies en Tabla 1.

Tabla 3. Promedio de abundancia (ind/m2 ± 1 EE) de especies introducidas y nativas en afluentes de la cuenca baja del río Bueno, X Región, Chile. Entre paréntesis: número de muestreos por río, entre diciembre 1999 - agosto 2003. Nat=especies nativas; Int= especies introducidas.

Río	Valle		Costa	
	Nat	Intr	Nat	Intr
Bueno (4)	0,548 (± 0,288)	0,005 (± 0,005)		
Ignao (3)	0,014 (± 0,001)	0,394 (± 0,078)		
Las Trancas (1)	0,350	0,000		
Los Chilcos (1)	0,024	0,539		
Panqueco (1)	0,008	0,017		
Pilmaiquén (1)	0,373	0,000		
Tramaihue (9)	0,440 (± 0,209)	0,107 (± 0,027)		
Trumao (2)	0,791 (± 0,041)	0,151 (± 0,151)		
Pucopio (4)			0,268 (± 0,053)	0,032 (± 0,018)
D. Estero 1 (1)			0,140	0,535
Desembocadura (1)			0,193	0,000
C. Hueicolla (1)			0,086	0,014
Polco (2)			0,525 (± 0,011)	0,012 (± 0,004)

23.3. Discusión

La distribución de especies nativas y salmonídeas es disjunta en la cuenca del RB. Llama la atención que las especies nativas estén tan escasamente representadas o completamente ausentes en los ríos de la CA. La mayor presencia de especies nativas en el VC y CC sugiere al menos dos posibilidades que no son excluyentes: a) que estos ríos representaron áreas de refugio para la fauna nativa durante la última glaciación y/o b) estos ríos son actuales áreas de refugio frente a la presencia de las truchas introducidas. Este patrón de distribución es muy distinto de aquel que muestran las truchas y la fauna nativa en Nueva Zelanda (Townsed, 2003), donde la fauna nativa ocupa como refugio las cabeceras de los ríos, debido principalmente a la dificultad de las truchas para subir por empinadas caídas de agua. Ello no ocurría en el caso del RB, ya que la mayoría de los ríos de cordillera son de acceso relativamente fácil para todos los peces.

La escasez de truchas en los ríos del VC y CC se podría explicar por la presencia de condiciones subóptimas, debido a que estas especies requieren menor temperatura y mayor oxigenación que las especies nativas. De hecho los ríos del VC y CC reportan las mayores temperaturas promedio y máximas (Tabla 4).

El mayor núcleo de biodiversidad íctica en la X Región se encuentra en el VC y la CC (Soto *et al.*, en preparación), postulándose que la mayor riqueza de especies nativas en su condición original se debería a su condición de refugio. Basulto (2003), en su recopilación histórica, cita al geólogo francés Pierre Aimé, quien a fines del siglo XIX escribía en su "Geografía Física de Chile", que la fauna íctica era muy pobre y que los peces nativos estarían ausentes de lagos andinos teniendo una mayor presencia en ríos del VC y CC. Sin embargo, la presencia de especies nativas en los lagos Ranco, Rupanco y Puyehue (Soto *et al.*, 2001[2]) sugiere que su distribución habría sido más amplia. Sin embargo, la densidad de las poblaciones actuales habría disminuido mucho, fenómeno que se refleja en que la presencia de estos peces no es obvia para los habitantes de la zona.

La mayor riqueza íctica observada en los ríos del VC y CC de la cuenca del RB requiere de la implementación de medidas de manejo destinadas a la protección de estos ambientes. Ello considerando la ausencia de estas especies nativas en otros ambientes acuáticos de la región y que algunas de ellas se encuentran en grave riesgo de extinción local (Campos *et al.*, 1998). Estas medidas deberían incluir la recuperación y protección de la vegetación ripariana y cuencas inmediatas de los ríos con mayor diversidad como Tramaihue y Cainalhue. En particular, resulta importante la conservación del puye grande (*Galaxias platei*), el puye 3 o "puye rojo" (*Brachygalaxias bullocki*), que presenta una distribución restringida desde la VIII a la X Región; y la carmelita (*Percilia gillisi*), consideradas actualmente como vulnerables o poco conocidas (Campos *et al.*, 1998). Por otra parte, se sugiere erradicar o

[2] op. cit.

controlar las poblaciones de truchas en ríos del valle y de la costa, así como el ingreso de nuevas especies de salmonideos. Asimismo, los estudios destinados a entender la interacción ecológica entre truchas y especies nativas, requieren necesariamente de la mantención de ríos y arroyos que tengan una buena representación de especies nativas. Esto agrega un valor científico relevante a estas microcuencas del VC y la CC del río Bueno.

Tabla 4. Temperaturas máxima, mínima y promedio (° C) para 43 ríos de la cuenca del río Bueno, x Región, Chile. Cada río se muestreó tres veces como promedio, con al menos un muestreo en la estación lluviosa y uno en la seca.

Temperatura	Andes	Costa	Valle
Mínima	4	2	6,7
Máxima	16,9	22,5	20
Promedio	10,3	13,7	12,8

Agradecimientos

Agradecemos al equipo humano del Laboratorio de Ecología Acuática por la colaboración prestada en terreno y en el laboratorio, especialmente a Claudio Rivas. También agradecemos al grupo de investigación del proyecto FC49 de WWF que facilitó los muestreos al sector desembocadura en enero del 2002. Agradecemos particularmente a Eduardo Neira por la elaboración del mapa de la cuenca del río Bueno. Esta investigación fue financiada por el proyecto FONDECYT 1020183, por el Núcleo Científico Milenio FORECOS y por el proyecto FIP 2000-24.

24. Anfibios y reptiles de la cordillera de Nahuelbuta

Amphibians and reptiles of the Nahuelbuta Range, Chile

JUAN C. ORTIZ Y H. IBARRA-VIDAL

Abstract

The Nahuelbuta Range (NR) is located in a zone of biogeographic transition. This situation has favored, in the case of the amphibians, a notably rich fauna. A total of 17 species (33% of the amphibian fauna of Chile) within nine genera, and three families have been recorded, including five endemic species. Seven amphibian species reach here their northernmost distribution. In addition, nine species of reptiles (5% of the reptile fauna of Chile) within four genera and three families are found in Nahuelbuta. A greater concentration of herpetozoa is found in the maritime side of NR. The diversity and distribution of these species, particularly anurans, is being affected by the fragmentation, loss and deterioration of their forest or aquatic habitat, which decreases the viability of their populations. Finally, we analyze the conservation status of amphibians and reptiles in the NR.

Introducción

La cordillera de Nahuelbuta se destaca por su importancia biogeográfica a nivel nacional (Peña, 1966; O'Brien, 1971; Artigas, 1975; di Castri, 1968; Armesto *et al.*, 1996d; Villagrán *et al.*, 1996; Villagrán, 2001) y por su alto endemismo en anfibios (Ortiz e Ibarra-Vidal, 1989[1]; 1992). En esta cordillera, el bosque templado valdiviano se extiende hacia el norte por su vertiente marítima, mientras que el bosque esclerófilo se extiende hacia el sur por su vertiente continental y el norte de la planicie costera. En sus cumbres (sobre 1.200 m) se encuentran bosques de *Araucaria araucana* (araucaria) y *Nothofagus pumilio* (lenga). Numerosos arroyos y ríos, además de mallines (humedales), se encuentran también en estas cimas. Esta heterogeneidad ambiental tiene consecuencias ecológicas importantes, aumentando la riqueza de especies en los ecosistemas costeros.

Los bosques de la cordillera de Nahuelbuta han sido destruidos para destinar terrenos a la agricultura, ganadería y la explotación del bosque para producción de madera, leña, estacas y carbón desde el período de la colonización (Reiche,

[1] Ortiz J.C. & H. Ibarra-Vidal (1989). Altitudinal distribution and preferred habitats of the anuran amphibians of Nahuelbuta Range, southern Chile. Abstract First World Congress of Herpetology, Canterbury: 134.

1897; Schulmeyer, 1978). Más tarde, estos productos se destinaron a las labores mineras del carbón (Anónimo, 1996). En el área se desarrolló una agricultura y ganadería de subsistencia, la que predomina hasta hoy en su vertiente oriental. El sector minero, al necesitar madera para forrar las galerías y continuar la explotación del carbón, estimuló la reforestación con *Pinus radiata* a fines del siglo XIX (Peters, 1938). Con la entrada en vigor del Decreto Ley 701 de Fomento Forestal en 1974 se subsidió el establecimiento de plantaciones forestales, impulsando de forma directa o indirecta la sustitución de la vegetación nativa secundaria por plantaciones forestales de *Eucalyptus globulus* (eucaliptos) y pinos. Estos monocultivos forestales ocupan en la actualidad aproximadamente el 60% de la cordillera de Nahuelbuta.

Diversos autores han evaluado el estado de conservación de los herpetozoos chilenos sobre la base de la opinión de expertos (Glade, 1993; Ortiz *et al.*, 1994; Núñez *et al.*, 1997). Ibarra-Vidal (1989) sugirió que los principales factores que inciden en la disminución de sus poblaciones son el drenaje o relleno de humedales, la deforestación, la expansión de los monocultivos y la contaminación de aguas. Nos parece preocupante que un sector de tanta importancia biogeográfica y ecológica para la herpetofauna chilena se encuentre con tan serios problemas de conservación. Por esta razón, hemos llevado a cabo investigaciones (Ibarra-Vidal y Ortiz, 1988[2]; Ortiz e Ibarra-Vidal, 1992; b[3]; Ortiz *et al.*, 1989) para aumentar el conocimiento de los anfibios y reptiles de esta cordillera. El presente artículo reúne y actualiza los resultados de estas investigaciones en curso.

Las dos áreas protegidas del Estado en la cordillera de Nahuelbuta, el Parque Nacional Nahuelbuta y el Monumento Natural Contulmo, además del Área de Protección Piedra del Águila, resultan claramente insuficientes para la conservación de su biodiversidad, debido a su escasa superficie y su ubicación en las zonas más altas, por sobre 600 m (Contulmo) y sobre 1.000 m (Nahuelbuta) (Ibarra-Vidal *et al.*, en este volumen). El Parque Nacional Nahuelbuta (6.800 ha) se encuentra en la zona más alta de la cordillera, presentando bosques de *A. araucana* en asociación con diversas especies de *Nothofagus* (Ferriere, 1963). El Monumento Natural Contulmo es un fragmento de bosque valdiviano de 82 ha, con presencia de *Aextoxicum punctatum* (olivillo), *Nothofagus obliqua* (roble) y *Eucryphia cordifolia* (ulmo). En tanto el Área de Protección Piedra del Águila (17 ha), adyacente al Parque Nacional, está dominada por *Araucaria araucana*.

[2] Ibarra-Vidal H. & J.C. Ortiz (1988). La batracofauna de la cordillera de Nahuelbuta. Resúmenes del I Congreso Internacional sobre Gestión de Recursos Naturales. Temuco, Chile: R-157.

[3] Ortiz J.C. & H. Ibarra-Vidal (1992b). La cordillera de Nahuelbuta como zona de transición biogeográfica: el caso de los anuros. Resúmenes XXXV Reunión Sociedad de Biología de Chile: R76.

24.1. Anfibios

La fauna de anfibios de Nahuelbuta está representada por 17 especies pertenecientes a nueve géneros y tres familias (Bufonidae, Leptodactylidae y Rhinodermatidae). Esta diversidad representa el 34% de las especies chilenas (Tabla 1).

Algunos problemas taxonómicos, como el caso de *Bufo arunco*, una de las primeras especies de anfibios descritas por Molina (1782), también conocida en la literatura con el nombre de *Bufo chilensis*, han sido resueltos recientemente (Ortiz y Lescure, 1989). Por otra parte, *Bufo rubropunctatus* (Vellard, 1959), considerado por Cei (1962) como una subespecie de *Bufo spinulosus*, constituye actualmente una especie válida.

Alsodes vanzolinii fue descrita de la localidad de Ramadillas por Donoso-Barros (1974), quien la asignó al género *Eupsophus*. Luego fue transferida al género *Alsodes* por Formas (1981a). Las especies de *Alsodes* y *Eupsophus* tienen una compleja historia taxonómica. *Eupsophus vittatus* ha sido citado para el Monumento Natural Contulmo por Ortiz *et al.* (1989). Sin embargo, Formas (1989b), al analizar el material tipo de *Eupsophus vittatus* recolectado por Philippi en las termas de Pemehue (Malleco, cordillera de los Andes), lo transfiere al género *Alsodes*, quedando su distribución restringida a su localidad tipo. En consecuencia, la especie *E. vittatus* citada por Ortiz *et al.* (1989) corresponde finalmente a *E. vertebralis* (Formas, 1989b).

El estatus taxonómico de *Rhinoderma rufum* fue abordado por Formas *et al.* (1975), quienes lo revalidan para la zona central del país, encontrándose en simpatría con *R. darwinii* en la zona de Concepción.

Tabla 1. Anfibios presentes en la cordillera de Nahuelbuta

Familia	Especie	Nombre común
Bufonidae	*Bufo arunco* Molina, 1782	Sapo de rulo, arunco
	Bufo rubropunctatum Guichenot, 1848	Sapo
Leptodactylidae	*Alsodes barrioi* Veloso, Díaz, Iturra y Penna, 1981	Sapo de Barrio
	Alsodes monticola Bell, 1843	Sapo de monte
	Alsodes vanzolinii (Donoso-Barros, 1974)	Sapo de Vanzolinii
	Batrachyla leptopus Bell, 1843	Sapo de dedos adhesivos
	Batrachyla taeniata (Girard, 1854)	Sapo común café
	Caudiverbera caudiverbera (Linnaeus, 1758)	Rana grande chilena
	Eupsophus contulmoensis Ortiz, Ibarra-Vidal & Formas, 1989	Sapo de Contulmo
	Eupsophus nahuelbutensis Ortiz & Ibarra, 1992	Sapo de Nahuelbuta
	Eupsophus roseus (Duméril & Bibron, 1841)	Sapo de hojarasca
	Eupsophus vertebralis Grandison, 1961	Sapo
	Hylorina sylvatica Bell, 1843	Ranita de pantanos
	Pleurodema thaul (Lesson, 1826)	Sapito de cuatro ojos
	Telmatobufo bullocki Schmidt, 1952	Sapo de Bullock
Rhinodermatidae	*Rhinoderma darwinii* Duméril & Bibron, 1841	Ranita de Darwin del sur
	Rhinoderma rufum (Philippi, 1902)	Ranita de Darwin del norte

24.1.1. *Distribución*

En la cordillera de Nahuelbuta los anfibios se distribuyen a diferentes altitudes y vertientes (Tabla 2), dos alcanzan aquí su límite sur de distribución, siete su límite norte y existen antecedentes para indicar que cinco especies son endémicas de ésta, lo que permite, desde el punto de vista de su distribución, ordenar los anfibios en cuatro grupos.

Tabla 2. Distribución de anfibios (Anura) en la cordillera de Nahuelbuta. VM: vertiente marítima, C: cumbre, VC: vertiente continental. *Especies endémicas a la cordillera de Nahuelbuta.

Taxón	Distribución			
	VM	C	VC	Altitud (m)
Bufo arunco	X			50-1500
Bufo rubropunctatum	X			10-800
Alsodes barrioi	X			800-1500
Alsodes monticola	X			500-1300
*Alsodes vanzolinii**	X			30-50?
Batrachyla leptopus	X	C?		50-1500?
Batrachyla taeniata	X	X	X	20-1500
Caudiverbera caudiverbera		X	X	10-100
*Eupsophus contulmoensis**		X		20-800
*Eupsophus nahuelbutensis**		X		900-1500
Eupsophus roseus	X	X	X	30-1000
Eupsophus vertebralis		X		50-700
Hylorina sylvatica		X		20-50
Pleurodema thaul	X	X	X	0-1500
*Telmatobufo bullocki**	X	X	X	10-1500
Rhinoderma darwini		X	X	30-1500
Rhinoderma rufum			X	30-50

Especies de distribución amplia

Las especies *Batrachyla taeniata, Pleurodema thaul* y *Caudiverbera caudiverbera* tienen una extensa distribución geográfica, abarcando gran parte del centro y sur del país, aunque la última se restringe a tierras bajas (Cei, 1962; Duellman y Veloso, 1977; Sallaberry *et al.*, 1981; Victoriano *et al.*, 1995). *Pleurodema thaul* y *B. taeniata* están presentes en la cordillera de Nahuelbuta, aunque esta última se encuentra con menor frecuencia. Por otra parte, *C. caudiverbera* se ubica en las zonas bajas de la cordillera de Nahuelbuta.

Especies con límite sur de distribución

Rhinoderma rufum y *Bufo arunco* son especies que se distribuyen en Chile central, pero alcanzan su límite de distribución austral en el macizo norte de Nahuelbuta. *R. rufum* ha sido citado por Formas *et al.* (1975) para Chiguayante y por Formas (1995) para Ramadillas, ambas localidades al sur del río Biobío. En la primera localidad esta especie se encontraba en simpatría con *R. darwinii*. *Bufo arunco* fue citado por Webb y Greer (1969) para la vertiente continental de Nahuelbuta, lo que da base a Formas (1979) para incluir en su rango de distribución el extremo norte de esta cordillera.

Especies con límite norte de distribución

Bufo rubropunctatus, un anfibio propio de los bosques de *Nothofagus*, ha sido recolectado en la provincia de Arauco, en localidades de la vertiente marítima, tales como lago Lanalhue, Ramadillas y laguna Grande de San Pedro (Ortiz e Ibarra-Vidal, observación personal; Troncoso y Ortiz, 1987). Junto con representar la vertiente marítima de la cordillera de Nahuelbuta su límite norte de distribución, constituiría actualmente un área de distribución disjunta con la precordillera andina de la X y XI Regiones, donde se le encuentra de preferencia. La discontinuidad de distribución de *B. rubropunctatus* sería producto de la destrucción de los bosques nativos de la Depresión Intermedia (pero véase Villagrán y Armesto, en este volumen).

Batrachyla leptopus se extiende desde Aysén hasta Concepción (Cei, 1962; Busse, 1971). En el área de este trabajo ha sido registrada en el Monumento Natural Contulmo (Ortiz *et al.*, 1989) y además en laguna La Posada, al sur del río Biobío y en el cerro Caracol de Concepción, al norte del río Biobío (Ibarra-Vidal, observación personal). Veloso *et al.* (1981) citan a esta especie para "el área del Parque [Nacional Nahuelbuta]" y Barrio (1967) la cita para "Nahuel Buta, próximo a Angol", sin especificar altitud.

Hylorina sylvatica fue encontrada por Donoso-Barros (1974)[4] en Ramadillas (Arauco), localidad más septentrional conocida de esta especie, propia de los humedales de los bosques del sur (Cei, 1962). La presencia de *H. sylvatica* a esta latitud confirmaría la importancia biogeográfica de los bosques templados en la vertiente marítima de la cordillera de Nahuelbuta.

Dos especies del género *Eupsophus* (*E. roseus* y *E. vertebralis*) tienen su límite norte de distribución en la cordillera de Nahuelbuta. La primera, al interior del Parque Nacional Nahuelbuta (Núñez *et al.*, 1999) y del Monumento Natural Contulmo (Ortiz *et al.*, 1989), mientras que la segunda en esta última área protegida y en Ramadillas (Formas, 1989a).

Alsodes monticola presenta una distribución continua por la región andina chileno-argentina, desde lago Tromen hasta lago Puelo (C. Úbeda, comunica-

[4] Donoso-Barros R (1974) Distribución norteña de *Hylorina sylvatica* Bell. Resúmenes de Comunicaciones de la XVII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Chile. R-19.

ción personal) y punta Huano en el Parque Nacional Vicente Pérez Rosales (Silva *et al.*, 1968). Luego se le encuentra en forma disjunta en la cordillera Pelada (Cuevas y Formas 2001, Méndez *et al.*, este volumen) y en la cordillera de Nahuelbuta. En el Centro de Visitantes del Parque Nacional Nahuelbuta se conserva en alcohol un ejemplar que hemos atribuido a esta especie y que fue colectado en el sector de Cabrería. Posteriormente registramos otro ejemplar en el sector de Piedra del Águila, lo que corroboraría su presencia y confirmaría su límite de distribución norte (Ortiz e Ibarra-Vidal, observación personal).

Especies endémicas

Finalmente hay un grupo de cinco especies de tres géneros que se consideran endémicas de la cordillera de Nahuelbuta. *Alsodes barrioi* es frecuente en el Parque Nacional por sobre los 800 m, asociado a los bosques montanos de *Nothofagus* y *A. araucana*.

Alsodes vanzolinii se ha recolectado sólo en la localidad tipo (Ramadillas) (Formas, 1995). Numerosas excursiones a esa localidad, hoy totalmente cubierta de plantaciones forestales, no han permitido nuevos hallazgos, aunque la especie debería tener una distribución más amplia, al menos en la vertiente marítima de la cordillera.

Dos especies descritas en los últimos años, *E. contulmoensis* (Foto 90, Cuadernillo 4) (Ortiz *et al.*, 1989), del Monumento Natural Contulmo, y *E. nahuelbutensis* (Ortiz e Ibarra-Vidal 1992), del Parque Nacional Nahuelbuta, no se conocen fuera de los límites de la cordillera, aunque *E. contulmoensis* está ampliamente distribuido en la vertiente marítima de la cordillera, desde el sur del río Biobío hasta la latitud de Tirúa (Ibarra-Vidal, observación personal).

Telmatobufo bullocki (Foto 91, Cuadernillo 4) se encuentra distribuido por casi toda la cordillera, a juzgar por las localidades de colecta en ambas vertientes y en la cumbre. Sin embargo, no se conoce más de una veintena de ejemplares, incluyendo sus larvas (Formas *et al.*, 2001). Es probable que una combinación de causas, dada la vasta intervención en sus hábitats, explique su baja densidad. Erróneamente Veloso *et al.* (1981) señalaron la presencia de *Telmatobufo venustus* en el Parque Nacional Nahuelbuta, pero en realidad se trata de *T. bullocki*.

24.2. Reptiles

Los reptiles están representados por nueve especies pertenecientes a cuatro géneros y a tres familias (Tropiduridae, Polychrotidae y Colubridae), lo cual representa el 4% de las especies chilenas (Tabla 3). Las subespecies de estos reptiles reconocidas en esta cordillera son: *Liolaemus cyanogaster cyanogaster, Liolaemus pictus pictus*, y *Tachymenis chilensis chilensis*.

Tabla 3. Reptiles presentes en la cordillera de Nahuelbuta

	Taxón	Nombre común
Tropiduridae	*Liolaemus chiliensis* (Lesson, 1831)	Lagartija verde-lagarto llorón
	Liolaemus c. cyanogaster (Duméril & Bibron, 1837)	Lagartija
	Liolaemus lemniscatus Gravenhorst, 1838	Lagartija café de rayas
	Liolaemus p. pictus (Duméril & Bibron, 1837).	Lagartija
	Liolaemus schroederi Müller & Hellmich, 1938	Lagartija
	Liolaemus tenuis (Duméril & Bibron, 1837)	Lagartija arborícola
Polychrotidae	*Pristidactylus torquatus* (Philippi, 1861)	Lagarto de corbata
Colubridae	*Philodryas chamissonis* (Wiegmann, 1835)	Culebra de cola larga
	Tachymenis ch. chilensis (Schlegel, 1837)	Culebra de cola corta

24.2.1. *Distribución*

Las especies de reptiles presentes en la cordillera de Nahuelbuta tienen amplia distribución en Chile centro sur (Donoso-Barros, 1966), sin que ninguna de ellas sea endémica a esta zona. Sin embargo, existen importantes diferencias en sus rangos de distribución (Tabla 4).

Tabla 4. Distribución de reptiles en la cordillera de Nahuelbuta. VM: vertiente marítima, C: cumbre, VC: vertiente continental.

Taxón	Distribución			
	VM	C	VC	Altitud (m)
Liolaemus chiliensis	X	X	X	5-1500
Liolaemus c. cyanogaster	X			50-200
Liolaemus lemniscatus	X		X	5-600
Liolaemus p. pictus	X	X		5-1500
Liolaemus schröederi	X		X	5-100
Liolaemus tenuis	X	X	X	5-1500
Pristidactylus torquatus	X	X	X	5-1500
Philodryas chamissonis	X		X	5-700
Tachymenis ch. chilensis	X	X	X	5-1500

Especies de distribución amplia

Liolaemus chiliensis y *L. lemniscatus* son especies con una distribución que abarca desde el norte de Valparaíso hasta la latitud de Valdivia por el sur (Donoso-Barros, 1966; véase Méndez *et al.*, en este volumen). No obstante, a pesar de que ambas especies ocupan las partes bajas de ambas vertientes cordilleranas (v.gr. Colcura, Ramadillas, Contulmo, Tirúa, Renaico, Angol), sólo se recolectó especímenes de *L. chiliensis* en la cumbre de la cordillera, al interior del Parque Nacional Nahuelbuta (Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, MZUC 8727). Sin embargo, Webb y Greer (1969) citan a *L. lemniscatus* también al interior del Parque Nacional.

Pristidactylus torquatus (Foto 92, Cuadernillo 4), es un lagarto asociado a los bosques templado lluviosos del sur de Chile. En los sectores preandinos se distribuye desde Talca hasta Puerto Montt por el sur. Por otro lado, en la Cordillera de la Costa su límite norte estaría en los alrededores de Concepción, extendiéndose hacia el sur hasta la isla de Chiloé, a pesar que Lamborot y Díaz (1987) afirman que su límite sur es Puerto Montt (véase Recuadro en Méndez *et al.*, en este volumen). En Nahuelbuta se le encuentra desde los pies de la cordillera hasta los 1.200 m.

Philodryas chamissonis es una especie de amplia distribución en Chile, extendiendo su rango desde Copiapó por el norte hasta Valdivia por el sur (Donoso-Barros, 1966). En Nahuelbuta se ha recolectado u observado en las partes bajas de ambas vertientes (Angol, Purén, Escuadrón, Coronel, Contulmo y Ramadillas, entre otras localidades) (Webb y Greer, 1969; Ortiz e Ibarra-Vidal, observación personal). Altitudinalmente, alcanza aproximadamente a los 700 m.

Tachymenis chilensis, otra especie de culebra de amplia distribución (Ortiz, 1973), se extiende desde el Parque Nacional Pan de Azúcar (III Región) hasta la isla de Chiloé (X Región). La subespecie *T. chilensis chilensis* se encontraría dentro del rango geográfico de la cordillera de Nahuelbuta. Esta especie la hemos recolectado a lo largo de ambas vertientes, así como al interior del Parque.

Especies con límite sur de distribución

En la vertiente continental del macizo norte de la cordillera se encontraría el límite sur de distribución de *Liolaemus schroederi*. Donoso-Barros (1966) indica que esta especie se distribuye entre Valparaíso y Maule. Uno de nosotros la ha recolectado más al sur, a orillas del río Renaico en la ciudad del mismo nombre (Ibarra-Vidal y Troncoso, observación personal). Por otro lado, Hellmich (1938, 1950), a partir de un ejemplar recolectado en el lago Villarrica, sugiere que su distribución se extendería más allá de la que reconocemos en este trabajo.

Especies con límite norte de distribución

L. cyanogaster cyanogaster se distribuye desde Concepción a Puerto Montt (Donoso-Barros, 1966). Nuestros datos de terreno confirman lo señalado por Webb y Greer (1969), quienes han encontrado esta subespecie cerca de Contulmo, en la provincia de Arauco. De la misma manera, el rango de distribución de *L. pictus pictus* se extiende desde Nahuelbuta (al sur del río Biobío) hasta Puerto Montt, aunque por los Andes alcanza más norte, hasta la cordillera de Chillán (Donoso-Barros, 1966). Así, el límite norte de *Liolaemus pictus pictus* por la Cordillera de la Costa lo constituiría el río Biobío. En la cordillera de Nahuelbuta la hemos encontrado en su vertiente marítima, especialmente por sobre los 600 m, abundando en el Parque Nacional Nahuelbuta.

Liolaemus tenuis punctatissimus descrito por Müller y Hellmich (1933) como una subespecie que se distribuiría por la cordillera de la Costa desde Tomé hasta Valdivia (Donoso-Barros, 1966), tendría su límite meridional al norte de Nahuelbuta. Sin

embargo, Vidal *et al.* (2004), en un análisis isoenzimático del estatus taxonómico de esta especie, concluyen que la categoría de subespecie no se sustenta.

24.3. Hábitats

La situación biogeográfica de la cordillera de Nahuelbuta y sus características geomorfológicas y climáticas (véase Mardones; Luebert y Pliskoff, en este volumen), han configurado una amplia diversidad de hábitats, en los cuales se desarrollan los ciclos de vida de sus herpetozoos. Las aguas lénticas, permanentes o temporales, que favorecen el desarrollo de larvas de *Bufo arunco, B. rubropunctatus, Batrachyla leptopus, B. taeniata, Caudiverbera caudiverbera* y *P. thaul*, no son frecuentes en la cordillera, aunque algunas de estas especies pueden utilizar pequeños tramos de escasa corriente de arroyos y ríos cordilleranos.

Bufo arunco y *B. rubropunctatus* ocupan para reproducirse lagunas y charcos temporales en áreas bajas de las vertientes continental y marítima, respectivamente; mientras que *C. caudiverbera* se encuentra en la planicie que rodea la cordillera y se reproduce en ríos y en lagunas.

Hemos observado estados larvarios y adultos de *P. thaul* y *B. taeniata* en pequeñas lagunas de poca profundidad, mallines y otros humedales de la cordillera, como en la laguna Las Totoras, en el interior del Parque Nacional.

Las especies de *Eupsophus* se encuentran estrechamente asociadas a bosques nativos, aunque también se observan en pequeños fragmentos boscosos ubicados en quebradas con cursos de agua y rodeados de plantaciones forestales. *E. vertebralis* ha sido observada al interior de troncos en descomposición y en cuevas a orillas de arroyos.

Las larvas de *Alsodes* y de *Telmatobufo* se asocian a los cursos de agua lóticos (Formas, 1981b). Las larvas de *Alsodes barrioi* y de *A. monticola* se encuentran en esteros del Parque Nacional durante los meses de primavera y verano. Sin embargo, la larva de *A. vanzolinii* fue descrita recientemente (Formas y Brieva, 2004), pero aún su biología es desconocida. Considerando que las larvas de *T. bullocki* se desarrollan en arroyos con sustrato pedregoso (Formas *et al.*, 2001), un factor negativo para sus poblaciones lo constituye la erosión de los suelos que embancan los esteros. Esta situación no sólo elimina el substrato rocoso donde se adhieren las larvas mediante su ventosa oral, sino que sus refugios se cubren de arena y gravilla, quedando expuestas a eventuales depredadores.

Respecto de los reptiles, la mayoría viven fuera de las áreas boscosas, ocupando el paisaje antropogénico (pastizales, bordes de caminos, cultivos). Entre ellos se encuentran *L. chiliensis, L. c. cyanogaster, L. lemniscatus* y *L. schroederi*. En cambio, *L. p. pictus* y *L. tenuis* requieren áreas arboladas o bosques. Al parecer, *L. p. pictus* necesita de áreas boscosas de un tamaño mínimo, ya que no lo hemos observado junto a *L. tenuis* en zonas de árboles aislados. Sin embargo, en el Parque Nacional Nahuelbuta los infantiles y juveniles de *L. p. pictus* también ocupan los coironales de altura que forman un mosaico con renovales y bosques donde vive *L. tenuis*.

Pristidactylus torquatus vive asociado a bosques nativos pero en sectores asoleados. Esta especie tiene un lapso corto de actividad durante el año, dependiendo

de la temperatura ambiente. Sin embargo, tiene un amplio período de actividad diario en hábitats boscosos (Labra y Rosenmann, 1992b; ver Méndez *et al.*, en este volumen). Construye sus madrigueras en el suelo, a pesar que se le ha visto con frecuencia sobre los árboles (Donoso-Barros, 1966).

Las dos culebras *Philodryas chamissonis* y *Tachymenis ch. chilensis* (Fotos 92 y 93, Cuadernillo 4), ocupan habitualmente hábitats abiertos, siendo frecuentes en el paisaje antropogénico (cultivos, orillas de caminos). La segunda especie se asocia con más frecuencia al bosque nativo, donde se le encuentra bajo piedras o en grietas de troncos caídos.

24.4. Conservación

En Chile, la primera evaluación de los estados de conservación de los vertebrados terrestres fue confeccionada por un panel de expertos en un Simposio realizado en Santiago en 1987. Se determinaron a nivel nacional y regional los estados de conservación de las especies, siguiendo los criterios reconocidos en 1982 por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales (UICN). Los resultados de este simposio fueron publicados en Glade (1988) y, sin agregar antecedentes nuevos, fueron reimpresos más tarde (Glade, 1993) (Tabla 5). Ortiz *et al.* (1990) revisaron los estados de conservación de anfibios y reptiles, especialmente en la región del Biobío. Posteriormente, Formas (1995) propuso estados de conservación para algunas especies no incluidas en Glade (1988).

En 1996 la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA) organizó una reunión de especialistas para actualizar los estados de conservación de anfibios y reptiles de Chile (Núñez *et al.*, 1997), cuyos resultados fueron incluidos en el artículo 37 de la Ley N° 19.300. Se consideran otras categorías de protección definidas por la Ley de Caza (N° 19.473) a proposición del Servicio Agrícola y Ganadero(SAG), en cuyo Reglamento se incluyen estados de conservación para anfibios y reptiles chilenos de acuerdo a zonas de caza, quedando la cordillera de Nahuelbuta incluida en la zona que comprende las regiones VIII, IX y X (SAG, 1998). Esta ley intenta poner término a la grave situación que significaba la exportación de herpetozoos como mascotas (Ortiz, 1988), lo que también afectó a poblaciones de la cordillera de Nahuelbuta.

Los diferentes criterios y los estados de conservación de las especies de herpetozoos presentes en la cordillera de Nahuelbuta se presentan en las Tablas 5 y 6. De todas las especies de anfibios citadas para el área de estudio, la situación de mayor gravedad es la de *A. vanzolinii* (Tabla 5). Aunque Glade (1988) la considera Vulnerable, tanto Ortiz *et al.* (1990) como Núñez *et al.* (1997) la consideran En Peligro, siendo éste su estatus actual. La localidad tipo, de donde se describió esta especie, está en la actualidad cubierta de plantaciones forestales. No se dispone de antecedentes recientes de esta especie, ni datos de su área original de distribución.

Tanto *B. rubropunctatus* como *R. darwinii* tienen una amplia distribución en el sur de Chile, alcanzando zonas limítrofes con Argentina (Cei, 1980; Úbeda, 2000). Ambas especies son consideradas En Peligro (Núñez *et al.*, 1997), lo que

se aplica a nuestra área de estudio debido a la disminución de su hábitat (véase Veloso y Crump, Recuadro 7). A ellas hay que agregar la presencia de *R. rufum*, sobre la cual no hay registros actualizados en esta zona.

Tabla 5. Categorías y criterios de los estados de conservación de los anfibios de la cordillera de Nahuelbuta. P = En Peligro de Extinción; V = Vulnerable; I = Insuficientemente Conocida; R = Rara; F = Fuera de Peligro; X = No definido B = Beneficiosa para la actividad silvoagropecuaria; S = Con poblaciones reducidas. E: beneficiosa para mantener equilibrio ecológico (SAG, 1998). En Glade (1988) el 1er signo corresponde al estatus nacional y el 2° y 3° a las regiones (VIII y IX). Núñez *et al.* (1997) sólo establecen estados de conservación a nivel regional (1). No corresponde a la Zona Central como indica SAG (1998).

Especie	Glade (1988)	Ortiz *et al.* (1990)	Formas 1995	Núñez *et al.* (1997)	Art. 3° Ley de Caza	Art. 4° Ley de Caza
Bufo arauco	V/I/I	V	–	V/V	V	B–E
Bufo rubropunctatus	V/V/V	V	–	P/P	P	S–E
Alsodes barrioi	R/–/R	R	–	R/R	R	S–E
Alsodes monticola	–	R	–	R	R	E
Alsodes vanzolinii	V/V/–	P	V/V/–	P	P	S–E
Eupsophus contulmoensis	–	R	V/–/X	V/–	V(1)	S–E
Eupsophus vertebralis	–	V	–	V/I	V	S–E
Eupsophus nahuelbutensis	–	–	I/I/–	I	I	S–E
Eupsophus roseus	–	I	–	I/F	I	S–E
Batrachyla leptopus	–	I	–	F/F	F	E
Batrachyla taeniata	V/X/X	V	–	V/F	V	E
Caudiverbera caudiverbera	V/P/I	P	–	P/P	P	S–E
Hylorina sylvatica	I/–/–	V	–	I/I	I	S–E
Telmatobufo bullocki	R/–/R	R	R/–/R	–/R	R	S–E
Rhinoderma darwinii	V/V/V	V	–	P/P	P	S–E
Rhinoderma rufum	P/X/–	P	–	P/–	P	S–E
Pleurodema thaul	I	I	–	F/F	F	E

Tabla 6. Categorías y criterios de los estados de conservación de los reptiles de la cordillera de Nahuelbuta. P = En Peligro de Extinción; V = Vulnerable; I = Insuficientemente Conocida; R = Rara; F = Fuera de Peligro; B = Beneficiosa para la actividad silvoagropecuaria; S = Con poblaciones reducidas. En Glade (1988) el primer símbolo corresponde al nacional y los siguientes a las regiones (VIII y IX). Núñez *et al* (1997) sólo establecen estados de conservación a nivel regional. B: especie beneficiosa para la actividad silvoagropecuaria; S: con densidades poblacionales reducidas; E: beneficiosa para mantener equilibrio ecológico (SAG, 1998).

Taxón	Glade (1988)	Ortiz *et al* (1990)	Núñez *et al.* (1997)	Art. 3° Ley de Caza	Art. 4° Ley de Caza
Liolaemus chiliensis	V/X/X	I	I/I	I	B–E
Liolaemus schröederi	–	I	I/–	I	S–E
Liolaemus c. cyanogaster	–	I	F/F	F	E
Liolaemus lemniscatus	V/X/–	I	F/F	F	S–E
Liolaemus tenuis	–	V	V/V	V	S–E
Liolaemus p. pictus	–	V	V/F	V	E
Pristidactylus torquatus	–	V	P/P	P	S–E
Tachymenis ch. chilensis	V/X/X	V	V/V	V	B–E
Philodryas chamissonis	V/V/X	V	V/V	V	B–E

Con los antecedentes reunidos durante nuestras últimas prospecciones, se sugiere mantener el estado de conservación Vulnerable para *E. contulmoensis*. Sin embargo, su rango de distribución debe ser más amplio del descrito por Ortiz *et al.* (1989). Este estado se justifica porque sus poblaciones se encontrarían fragmentadas y la superficie total de bosque nativo continúa en disminución en el área de estudio. En la actualidad, sólo se encuentra protegida en el Monumento Natural Contulmo (82 ha). La situación de *E. vertebralis* es similar, aunque su distribución es más amplia hacia el sur (Formas, 1989a). El estado de conservación Fuera de Peligro asignado a *B. leptopus* (Núñez *et al.*, 1997) en Chile, indica un grado de conocimiento del que carecemos para Nahuelbuta. Estimamos necesario considerarla como Inadecuadamente Conocida en la región del Biobío (Ortiz *et al.*, 1990). Su rango de distribución sería la vertiente marítima de la cordillera de Nahuelbuta. Con respecto a los reptiles (Tabla 6), el caso de conservación más grave es la del lagarto de corbata o lagarto rojo (*P. torquatus*), ya que se encuentra asociado a bosques nativos, ambiente que ha sido reemplazado por plantaciones forestales. Las poblaciones de esta especie presentan bajas densidades. Aunque se distribuye en la zona costera y cordillerana (Etheridge y Williams, 1985), no se dispone de antecedentes ecológicos sobre esta especie en el área de estudio, pero ha sido registrada en las dos áreas protegidas del Estado en la cordillera de Nahuelbuta.

Respecto de la culebra de cola corta (*T. chilensis*), se considera Vulnerable. Aunque se encuentran ejemplares con cierta frecuencia, no conocemos el impacto de la sustitución forestal y aplicación de pesticidas sobre sus poblaciones. *P. chamissonis* (culebra de cola larga) se encuentra con un estado de conservación semejante a *T. chilensis*. En ambas se registra alta mortalidad por el atropello de vehículos o por eliminación directa por personas.

L. tenuis, a pesar de que su estado de conservación es de Vulnerable, es una especie de amplia distribución que se encuentra habitualmente en ambientes con alta intervención humana.

Otras especies relativamente abundantes del área de la cordillera de Nahuelbuta, tales como *L. lemniscatus*, *L. chiliensis* y *L. schroederi*, ocupan la matriz antropogénica, aunque no se dispone de antecedentes sobre sus poblaciones. Situación semejante ocurre con *Liolaemus pictus pictus* y *L. cyanogaster cyanogaster*.

24.5. Discusión y perspectivas

La cordillera de Nahuelbuta presenta el 33% de los anfibios del país, incluyendo cinco especies localmente endémicas. Esto se debe a su posición en el límite norte del bosque valdiviano. Sin embargo, prácticamente todos los hábitats originales han sido modificados por la actividad humana, e incluso algunos han sido totalmente eliminados (Armesto *et al.*, 1996d). Extensos monocultivos de pino y eucalipto predominan hoy en la vertiente marítima de la cordillera de Nahuelbuta, representando una pujante economía de exportación, mientras que en la vertiente continental predomina una economía de subsistencia. Esta situación repercute negativamente

en la viabilidad poblacional, distribución y conservación de los anfibios de esta área. Por ello la actual distribución de las especies de anfibios es probablemente un remedo de la que existía antes de la colonización europea.

El estatus taxonómico de *Alsodes monticola*, descrita originalmente en Aysén y archipiélago de Chonos, fue revisado y validado por Lynch (1968). Es probable que la especie referida como *A. monticola* de Nahuelbuta constituya un nuevo taxón, distinto a *A. monticola* de la cordillera Pelada (Cuevas y Formas, 2001). Sin duda este problema se resolverá en la medida que se colecten y analicen un mayor número de ejemplares. La presencia de *B. leptopus* en el Parque Nacional Nahuelbuta (Veloso *et al.*, 1981) sería posible, considerando que su distribución podría alcanzar los 1.500 m. Nuevas expediciones nos permitirán confirmar su distribución altitudinal.

La situación de conservación difiere para diversas especies, dependiendo de la restricción de su hábitat y su presencia en áreas protegidas del Estado. Algunas especies como *T. bullocki*, endémica al macizo de Nahuelbuta, presentan baja densidad poblacional. Es necesario revisar la persistencia de *A. vanzolinii*, cuya localidad tipo y único lugar de registro está dominado por la actividad forestal. Formas y Vera (1982b) recolectaron ejemplares en esa misma localidad para su estudio cromosómico, pero no ha sido colectada posteriormente. Otras especies tales como *Batrachyla leptopus* y *Alsodes monticola*, conocidas del Monumento Natural Contulmo y del Parque Nacional Nahuelbuta, respectivamente, pueden estar presentes en otros sectores, lo cual debe ser confirmado en terreno.

Existen a lo menos cuatro especies que no se encontrarían en ninguna de las dos áreas protegidas de la cordillera de Nahuelbuta: *A. vanzolinii*, *B. rubropunctatus*, *C. caudiverbera* e *H. sylvatica*, incluyendo especies En Peligro o en otras categorías de conservación. Las especies *A. vanzolinii*, *A. barrioi* y *E. nahuelbutensis* se conocen sólo de sus localidades tipo, a diferentes latitudes y altitudes, lo que dificulta los esfuerzos de conservación. Cuevas y Formas (2001) citan nuevos ejemplares (Instituto de Zoología, Universidad Austral, IZUA, 1629-1630) de *A. barrioi* para la cordillera Pelada, a una altitud de 1.000 m, unos 300 km al sur del Parque Nacional, donde había sido descrita originalmente por Veloso *et al.* (1981). Es necesario comparar ambas poblaciones para definir su estatus y distribución. Recientemente, sin embargo, Formas (2002) describe una nueva especie, *Alsodes valdiviensis*, para la cordillera Pelada, sin mencionar a *A. barrioi* entre los anfibios del área.

Es importante indicar que en la localidad de Ramadillas (37°18' S-73°16' W) (provincia y comuna de Arauco, VIII Región) se han registrado numerosas especies de anfibios, entre las que destacan *T. bullocki* (Formas *et al.*, 2001), *A. vanzolinii* e *H. sylvatica* (Donoso-Barros, 1974), *R. rufum* (Formas, 1995). En los últimos 20 a 30 años estas especies no han vuelto a ser recolectadas, a pesar de reiteradas visitas a dicho lugar por diferentes investigadores. Además, aún persisten en esta localidad *B. taeniata*, *B. rubropunctatus*, *C. caudiverbera*, *E. contulmoensis*, *P. thaul* y *R. darwinii*, en densidades cada vez más bajas. Podemos afirmar, en consecuencia, que la actividad forestal y rural han influido en forma determinante en la pérdida de esta importante área de diversidad.

En cuanto a los reptiles, a pesar de no existir especies endémicas a la cordillera de Nahuelbuta, algunas especies serían afectadas negativamente por las plantaciones forestales, caminos, acción de pesticidas, actividades humanas e incendios asociados. En especial, vale la pena consignar las dos especies de culebras, por su función ecológica depredadora. Las lagartijas *L. schroederi* y *L. cyanogaster cyanogaster*, así como *P. torquatus*, se encuentran en bajas densidades y se desconoce su biología, lo que se hace necesario definir mejor sus estados de conservación.

El principal problema de conservación de los herpetozoos, especialmente los anfibios, en la cordillera de Nahuelbuta, es la expansión de las plantaciones forestales, la fragmentación de los bosques remanentes y el embancamiento y contaminación de los sistemas límnicos. Se requiere con urgencia mayor información sobre sus rangos de distribución y buenas colecciones de referencia histórica que permitan tener datos objetivos sobre las distribuciones pasadas para determinar sus tendencias poblacionales (Formas, 1995; Veloso *et al.*, 1995).

Agradecimientos

Al personal de la Oficina Provincial de Malleco y a la Dirección Regional IX Región de la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por las facilidades otorgadas para el trabajo en las unidades del SNASPE. Al Sr. Fidel Salgado y familia, de Angol, por su hospitalidad. A Franklin Troncoso, Curador de la Colección Herpetológica del Museo de Historia Natural de Concepción. Financiado por la Dirección de Investigación (Proyecto 20.38.04, Universidad de Concepción), parcialmente por FONDECYT 89/1199 y a Exp Ediciones al Conocimiento.

25. Anfibios y reptiles de los bosques de la Cordillera de la Costa (X Región, Chile)

Amphibians and reptiles of Coastal Range forests in the Lake District, Chile

MARCO A. MÉNDEZ, EDUARDO R. SOTO, FERNANDO TORRES-PÉREZ Y ALBERTO VELOSO

Abstract

The Coastal Range (CR) of the Lake District supports an important fraction of coastal temperate forests in Chile. The regional herpetofauna is seriously threatened by the loss of native habitat. This study summarizes the information on reptiles and amphibians derived from two expeditions to the area (2001 and 2002).

We found three reptile species in two genera: Liolaemus *and* Tachymenis. Liolaemus pictus *was the most frequent species in the majority of habitats. The amphibian fauna was more diverse, with 13 species in 8 genera. The genus* Eupsophus *had the greatest number of species and local abundance. Only two amphibian species,* Eupsophus migueli *and* Insuetophrynus acarpicus *(Chilean endemics) were restricted to the study area, namely, the Mehuín zone. Both species are presently catalogued as "endangered". A new locality was recorded for* I. acarpicus, *extending its range in 100 km. Improved sampling efforts are needed to assess species abundance and distribution ranges, and to assign a conservation status to the amphibians and reptiles in this region.*

Introducción

Los bosques templados de Sudamérica se caracterizan por una baja diversidad y un alto grado de endemismo entre reptiles y anfibios (Formas, 1979a). La herpetofauna del bosque templado chileno está compuesta por tres familias de anfibios (Bufonidae, Leptodactylidae y Rhinodermatidae) y tres de saurios (Iguanidae, Colubridae, Polychrotidae). Existen ocho géneros de anfibios: *Bufo, Rhinoderma, Eupsophus, Batrachyla, Telmatobufo, Caudiverbera, Hylorina* e *Insuetophrynus,* siendo los tres últimos monotípicos. En su conjunto, estos géneros presentan 23 especies endémicas de los bosques del sur de Chile (Formas, 1995). En el caso de los reptiles, se han descrito tres familias: Iguanidae (a la cual pertenecen la mayoría de las lagartijas de Chile), Polychrotidae (a la cual pertenece el lagarto conocido como "gruñidor del sur"; véase Recuadro), y una familia de serpientes (Colubridae). Los reptiles del bosque templado chileno incluyen 3 especies de lagartijas del género *Liolaemus* (*L. cyanogaster, L. pictus* y *L. tenuis*), una especie de *Pristidactylus* (*P. torquatus*) y dos especies de serpientes: *Tachymenis chilensis* y *Philodryas chamissonis* (Veloso y Navarro, 1988).

En cuanto al hábitat, la mayoría de los anuros vive en el piso del bosque, en la hojarasca o entre troncos podridos, con excepción de *Insuetophrynus acarpicus*, *Alsodes monticola* y *Caudiverbera caudiverbera* que viven asociados a cuerpos de agua, y las especies *Rhinoderma darwini* y *Batrachyla antartandica* que viven asociados a musgos y aguas lénticas. Por otro lado, los reptiles tienen hábitos trepadores (Formas, 1979b). Donoso-Barros (1966) indica que *P. torquatus* es capaz de trepar ramas de árboles del género *Nothofagus*.

Si bien en los últimos años se ha incrementado el conocimiento sistemático de la herpetofauna de los bosques templados y su estado de conservación (Formas, 1979a; 1979b; Veloso y Navarro, 1988; Ortiz *et al.*, 1994; Formas, 1995; Veloso *et al.*, 1995; entre otros), este conocimiento resulta insuficiente para precisar los rangos de distribución geográfica, dinámicas poblacionales y estado de conservación.

En este capítulo se describe la fauna herpetológica de bosques costeros de la X Región, registrada en dos expediciones (noviembre de 2001 y enero del 2002), como parte de una evaluación rápida de la biodiversidad de la zona. Este conocimiento resulta de particular relevancia si se considera que la mayor parte de los bosques nativos de la CC, entre la VII Región y el norte de la X, han desaparecido casi completamente. Entre 39°30' S y 40°20' S se concentraría la mayor diversidad de géneros de anfibios, además de la presencia de especies endémicas. En consecuencia, los objetivos del presente capítulo son: 1) Caracterizar la diversidad de herpetozoos presentes en los bosques templados de la CC de la X Región (39°08' S y 41°16' S) y 2) contribuir a precisar los rangos de distribución de las especies de herpetozoos colectadas.

25.1. Métodos

Se realizaron muestreos prospectivos en 28 sitios (Anexo 1) entre la cordillera del Queule (norte de la ciudad de Valdivia: 39°08' S-72°55' W) y Llico bajo, localizado al norte de la ciudad de Maullín (41°16' S-73°51' W). El rango de altitud varió entre el nivel del mar y los 842 m, en el sector de La Catrihuala (provincia de Río Negro). En cada localidad se tomó nota de los anfibios y reptiles presentes, recolectando, cuando fue posible, al menos tres individuos de cada especie. En cada sitio se registró la latitud, longitud y altitud utilizando un GPS. Los ejemplares recolectados fueron depositados en la Colección Herpetológica del Departamento de Biología Celular y Genética de la Universidad de Chile (DBGUCH) y réplicas en la Colección de Flora y Fauna "Dr. Patricio Sánchez Reyes" de la Pontificia Universidad Católica de Chile.

25.2. Resultados

25.2.1. *Anfibios*

Se registró un total de 192 anfibios incluyendo todas las especies descritas para el bosque templado de Chile (Tabla 1; Fig. 1), con la excepción de *Bufo rubropunctatus* y *Telmatobufo australis*. La especie más frecuente fue *Eupsophus calcaratus*

(37,5%; Fig. 1), seguida de *A. monticola* (13,5%) y *Pleurodema thaul* (13,5%; principalmente en dos localidades). Las especies menos frecuentes fueron *R. darwini* (2,6%) e *Hylorina silvatica* y *Eupsophus migueli*.

Las especies de anfibios presentaron una distribución amplia en todo el gradiente altitudinal muestreado, con una mayor diversidad a los 40° S (Fig. 2). Por otro lado, la mayor riqueza de especies se encontró a altitudes inferiores a los 200 m, declinando marcadamente a mayores altitudes (Fig. 3).

Tabla 1. Especies de anfibios y reptiles recolectados en la Cordillera de la Costa de la X Región, Chile. Se presentan las familias correspondientes y el tipo de hábitat en el cual éstos fueron observados. Distribución: Sur de Sudamérica (SSA), Bosques templados (BT), Endémicas (EN). Hábitat: Entre musgos (Mg), Aguas lénticas (Aln), Aguas lóticas (Alt), Bajo piedras (Bp), Bajo troncos (Bt), Arbustos (Ar).

	Familia	Especie	Distribución	Hábitat					
				Bosque alerce	Bosque olivillo	Bosque mixto	Matorral	Pradera	Vega
Anfibios									
		Alsodes monticola	BT	Alt, Bt	-	Alt, Bt	-	-	-
		Batrachyla antartandica	BT	Aln, Mg	-	-	-	-	Aln, Mg
		Batrachyla leptopus	BT	Bt, Mg	-	Bt	-	-	Bt, Veg
		Batrachyla taeniata	SSA	-	Aln	Aln	-	-	Bt, Bp
	Leptodactylidae	*Caudiverbera caudiverbera*	SSA	-	-	-	-	-	Aln
		Eupsophus calcaratus	BT	Bt, Bp	Bt, Bp	Bt, Bp	-	-	Aln
		Eupsophus migueli	EN	-	-	Bp, Alt	-	-	-
		Eupsophus roseus	BT	-	-	Bt, Bp	-	-	-
		Eupsophus vertebralis	BT	Bt, Bp, Mg	Bt, Bp, Mg	Bt, Bp, Mg	-	-	-
		Hylorina sylvatica	BT	-	-	-	Veg	-	-
		Insuetophrynus acarpicus	EN	-	-	Bp, Alt	-	-	-
		Pleurodema thaul	SSA	-	-	-	Aln, Bt, Bp	Aln, Bt, Bp	Aln, Bt, Bp
	Rhinodermatidae	*Rhinoderma darwini*	BT	Mg, Aln	-	Mg, Aln	-	-	-
Reptiles									
	Iguanidae	*Liolaemus cyanogaster*	SSA	-	Bt	-	-	-	-
		Liolaemus pictus	SSA	Bt, Bp, Ar	Bt,Bp,Ar	Bt, Bp,St,Ar	Bt, Bp,St,Ar	Bt, Bp,St,Ar	Bt, Bp,St,Ar
	Colubridae	*Tachymenis chilensis*	SSA	-	-	-	-	Bt	-

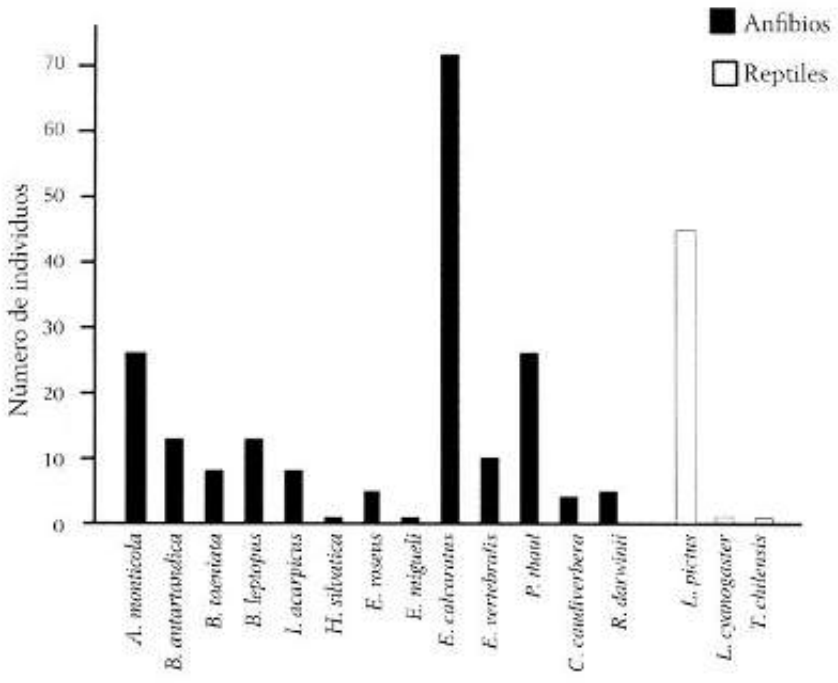


Figura 1. Número total de individuos por especie de anfibios y reptiles registrados en los muestreos realizados en 28 localidades de la Cordillera de la Costa, Chile. Localidades en Tabla 1.

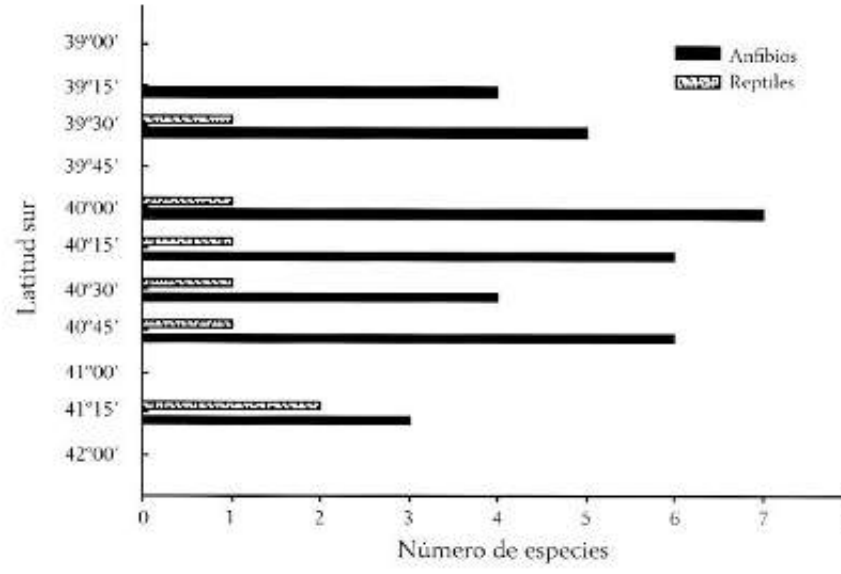


Figura 2. Número de especies de anfibios y reptiles registrados por punto muestreado en el rango 39°08' S y 41°16' S de la Cordillera de la Costa, Chile.

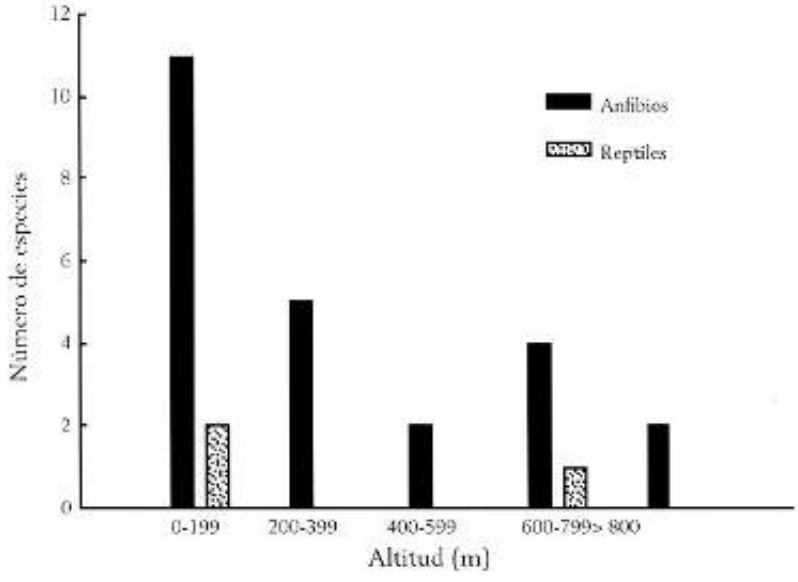


Figura 3. Número de especies de anfibios y reptiles encontrados en sitios localizados entre 0 y 482 msnm, en el rango 39°08' S y 41°16' S de la Cordillera de la Costa, Chile.

A continuación resumimos los antecedentes de la biología y biogeografía de algunas de las especies de anfibios encontradas, considerando tanto la literatura como nuestras observaciones de terreno. Las especies del género *Eupsophus* son endémicas de los bosques templados del sur de Chile y Argentina (Formas, 1992; Cei, 1962). *Eupsophus calcaratus*, especie conocida como "rana de la hojarasca", es muy similar a *Eupsophus roseus*, causando cierta confusión sistemática (Formas y Vera, 1982a). Recientemente Núñez *et al.* (1999) aportaron evidencias moleculares y morfométricas que permiten diferenciar estas especies, proponiendo que sus rangos de distribución serían disjuntos, "con el río Calle-Calle formando una barrera natural que separaría ambas especies" (Núñez *et al.*, 1999). En consecuencia, *E. calcaratus* habitaría entre los 40° y 50° S, mientras que *E. roseus* se distribuiría entre los 37° y 39° S. En nuestro muestreo, cubrimos en mayor medida el área de distribución de *E. calcaratus*, lo que se reflejó en las diferencias en el número de individuos encontrados (Fig. 1). Otra especie de este género, *E. vertebralis*, se distribuye principalmente en las provincias de Valdivia y Osorno, desde los 50 a los 1.000 m (Formas, 1992; Veloso y Navarro; 1988). En nuestras prospecciones esta especie fue encontrada en el puente La Herradura (842 m), localidad cercana a La Catrihuala (provincia de Río Negro; Anexo 1), y en Namul Lahual (386 m). Por otra parte, *E. migueli*, descrita desde la región de la Araucanía (IX Región) hasta Aisén (X Región), con un rango altitudinal desde los 50-300 m (Veloso y Navarro, 1988), se encontró sólo en la localidad de San José de la Mariquina (45 m, Tabla 1 y Anexo 1), representada por un ejemplar en el curso de un riachuelo. Esta especie está clasificada como "En Peligro" (Glade, 1993).

El género *Alsodes*, considerado como originario de los bosques templados sudamericanos, corresponde a una de las formas más primitivas (Formas, 1979a). En particular, *Alsodes monticola* ha sido descrito como una especie primitiva dentro del género por poseer un cariotipo ancestral (2n=26; Formas, 1979a). Esta especie fue registrada siempre en sitios ubicados sobre los 284 m de altitud, principalmente en bosques de alerce o en bosques mixtos con Gimnospermas y Angiospermas (Tabla 1), representada por individuos juveniles y adultos, bajo troncos o piedras de gran tamaño, y gran cantidad de larvas asociadas a arroyos de montaña.

Pleurodema thaul, otra especie de anfibio frecuente en la zona muestreada (Fig. 1), es una de las más conspicuas dentro de los anfibios chilenos por su amplio rango de distribución que se extiende desde Antofagasta (Northland y Capetillo, comunicación personal) hasta los valles altos de Neuquén en Argentina (Cei, 1980). Esta especie habita en distintos ambientes y sus poblaciones se caracterizan por una gran variación morfológica, genética y conductual (Victoriano *et al.*, 1995). En nuestros muestreos *P. thaul* fue encontrada en ambientes de vega, pradera y matorral, particularmente en dos localidades con poblaciones abundantes, Llico Bajo (14 individuos) y Mississipi (11 individuos) (Fig. 1, Anexo 1). Los ejemplares de Llico Bajo (Anexo 1) mostraron un tamaño corporal mayor que los encontrados en otras localidades. En el mes de octubre se encontraron larvas en todos los estadios de desarrollo. A pesar de ser una especie frecuente, *P. thaul* se encuentra catalogada como "Inadecuadamente conocida" (Glade, 1993).

Rhinoderma darwini (Fotos 86-89, Cuadernillo 4) y *R. rufum* constituyen la familia Rhinodermatidae, endémica del sur de Chile y Argentina. Estas especies presentan la particularidad de que el desarrollo larval se produce dentro del saco vocal del macho (Formas, 1981a), condición conocida como neomelia. *R. darwini* está clasificada como "Vulnerable" (Glade, 1993), debido principalmente a la destrucción de su hábitat (Formas, 1995). Para detalles de la biología y genética de esta especie véase Crump y Veloso (en este volumen). En nuestros muestreos encontramos cinco ejemplares de *R. darwini* asociados a bosques de alerce.

Cinco especies del género *Batrachyla* habitan los bosques del sur de Chile y Argentina: *B. leptopus, B. taeniata, B. antartandica, B. nibaldoi* y *B. fitzroya*. Entre éstas, *B. taeniata* ("rana café común") presenta el mayor rango de distribución abarcando 1.600 km, hasta el bosque magallánico (Sallaberry *et al.*, 1981). Esta especie ha sido clasificada como "Vulnerable", aunque en las regiones IX y X aparece en la categoría "No Definida" (Glade, 1993). Encontramos ejemplares de *B. taeniata* en ambientes de vega (La Barra; 50 m, Anexo 1), en bosques de olivillo (Llico Bajo; 65 m) y en bosque mixto de la localidad de Mehuín. Otras dos especies registradas en este estudio fueron *B. leptopus* ("rana grisácea") y *B. antartandica* ("rana jaspeada"). En Chile *B. antartandica* se distribuye desde Valdivia hasta Magallanes (desde el nivel del mar hasta los 1.000 m), mientras que *B. leptopus* se encuentra desde el cerro de la Concepción hasta Aisén, desde el nivel del mar hasta los 2.000 m

(Veloso y Navarro, 1988). Registramos a *B. leptopus* desde las lagunas Gemelas (5 m) hasta La Catrihuala (800 m), mientras que *B. antartandica* se encontró desde Namul Lahual (386 m), hasta La Catrihuala (800 m).

Hylorina sylvatica ("rana esmeralda") presenta un rango de distribución que abarca el sur de Chile y Argentina, principalmente desde los 50 a los 1.000 m, en ambientes boscosos cercanos a cuerpos de agua (Formas, 1979a; Veloso y Navarro, 1988). Encontramos solamente un individuo juvenil de esta especie en la localidad de las lagunas Gemelas (Anexo 1). Esta especie está catalogada como "Inadecuadamente Conocida" para nuestro país, y en la categoría "No Definida" para las regiones X y XI (Glade, 1993).

Caudiverbera caudiverbera ("rana chilena") es una especie endémica de Chile, distribuida desde Coquimbo hasta la región de Los Lagos (50 a 500 m) (Veloso y Navarro, 1988). Esta es la única especie de anfibio chilena que es usada para consumo humano, razón por la cual existe un incipiente cultivo. Glade (1993) la clasifica como "Vulnerable" para Chile e "Insuficientemente Conocida" para la IX y X Regiones. En el área de estudio sólo se encontraron ejemplares juveniles en la localidad de La Barra del río Bueno (5 m, Anexo 1).

Insuetophrynus acarpicus, hasta la fecha conocida sólo en la localidad de Mehuín (X Región), es una especie endémica de la Cordillera de la Costa, considerada "En Peligro" por Glade (1993). Aunque no existe claridad en cuanto a sus relaciones con las otras especies de anfibios, ha sido señalada como cercana del género *Alsodes*, por su distribución geográfica restringida al bosque valdiviano y número cromosómico similar (2n=26) (Díaz y Veloso, 1979). Díaz *et al.* (1983) describen a *I. acarpicus* como predominantemente acuática, con abundancia de larvas en el mes de enero. Aquí agregamos un nuevo registro, Queule, aproximadamente 100 km al norte de la localidad tipo. Hasta la fecha, este es el primer registro de una nueva localidad para esta especie, donde pudimos observar tanto ejemplares adultos como juveniles.

25.2.2. *Reptiles*

La especie más abundante en bosques costeros fue *Liolaemus pictus*, seguida por *Liolaemus cyanogaster* y *Tachymenis chilensis*. No se encontraron individuos de *P. torquatus*, una especie asociada a bosques de *Nothofagus*. Para más detalles de la biología de esta especie véase Recuadro.

Pristidactylus torquatus

Este robusto lagarto, conocido comúnmente como "gruñidor del sur", es endémico de Chile, y se distribuye desde la región del Maule en las sierras de Bellavista (VII Región) hasta la región de Los Lagos (X Región), entre los 200 y 1.800 m de altitud (Ortiz *et al.*, 1990; Veloso y Navarro, 1988). Esta es la distribución más amplia entre las especies del género e incluye las regiones bioclimáticas mediterránea húmeda, mediterránea perhúmeda y mediterránea con influencia oceánica (Luebert y Pliscoff, en este volumen).

Pristidactylus torquatus (Foto 92, Cuadernillo 4) habita los bosques de *Nothofagus*. Sin embargo, dada su amplia distribución latitudinal es posible encontrarlo incursionando el sotobosque de plantaciones forestales cercanas a *Nothofagus*, y eventualmente en matorral esclerófilo. Se caracteriza por su coloración café-rojiza, con el vientre y flancos verde-amarillento, y por presentar en la región gular una banda oscura, lo que le ha dado también la denominación de "lagarto corbata". Su dieta está compuesta principalmente por insectos, con un amplio periodo de actividad diurna (13 horas), explicado por las condiciones de temperatura y luminosidad del ambiente boscoso (Labra y Rosenmann, 1992). Se reproduce durante los meses estivales (enero y febrero) con posturas de 5 a 6 huevos que son enterrados en la arena, emergiendo los juveniles durante el verano siguiente (Donoso-Barros, 1966).

Pristidactylus torquatus fue la primera especie descrita en este género. Las otras especies, *P. valeriae*, *P. alvaroi* y *P. volcanensis*, además de *Diplolaemus*, constituyen los únicos representantes chilenos de la Familia Polychrotidae (Veloso *et al.*, 1995). Su estatus de conservación es aún controversial, siendo catalogado como Vulnerable (Ortiz *et al.*, 1990), en Peligro de Extinción (SAG, 1998), e inclusive como sin problemas de conservación (Glade, 1993). Se postula sin embargo que sus poblaciones han sido afectadas por la disminución de los bosques templados nativos (Fitzgerald y Ortiz,1994). Al igual que las otras especies del género, *P. torquatus* está catalogado en CITES, por lo que su comercio se encuentra actualmente prohibido.

Liolaemus pictus fue registrada en todas las categorías de ambientes (Tabla 1), la mayoría de las veces sobre troncos y ramas asoleadas. Donoso-Barros (1966) la describe como una especie que presenta un ciclo reproductivo estival, información coincidente con nuestras observaciones de campo, en las que pudimos constatar la presencia de un número considerable de hembras grávidas. Esta especie presentó un patrón de distribución latitudinal continua (Fig. 2), mientras que altitudinalmente fue encontrada bajo los 200 m y sobre 600 m (Fig. 3), aunque Veloso y Navarro (1988) la describen entre 200 y 1.800 m. La segunda especie en abundancia fue *L. cyanogaster*. A pesar que Donoso-Barros (1966) indica que esta especie se distribuye en forma continua desde Concepción hasta Puerto Montt, en nuestros muestreos encontramos sólo un ejemplar en la localidad de Llico Bajo en bosques de olivillo. Con relación a *T. chilensis*, especie "Vulnerable" dentro del país, pero "Insuficientemente" conocida en la IX y la X regiones (Glade 1993), se observó solamente un ejemplar en la localidad de las lagunas Gemelas.

25.3. Comentarios finales

En bosques de la Cordillera de la Costa encontramos 13 especies de anfibios y 3 de reptiles, es decir 13% de todos los anfibios y el 4% de los reptiles descritos para Chile. La mayor representación de anfibios no es sorprendente, debido a que la mayor diversidad de géneros se encuentra entre 39° y 40° S (Formas, 1979a). A pesar de lo anterior, los estudios que caracterizan los rangos de distribución y aspectos de biología de campo de anfibios y reptiles son sumamente escasos, por lo que es muy difícil realizar precisiones del estado de conservación de las especies. Esto es evidente al examinar el Libro Rojo de los Vertebrados de Chile (Glade, 1993), donde muchas de las especies de anfibios y reptiles están clasificadas como "Inadecuadamente Conocidas" o "Raras". Formas (1995) señala que el 23% de las especies de anfibios descritas para Chile sólo se conocen en la localidad tipo, lo que refleja el desconocimiento de su rango de distribución. La descripción de una localidad nueva para *I. acarpicus* refuerza este punto. Desde que fue descrita (Barrio, 1970), esta especie sólo fue colectada en Mehuín. Lo anterior hace imprescindible realizar mayores esfuerzos de muestreo. 84,6% de las especies de anfibios registradas en nuestros muestreos corresponden a las categorías "No Definida" o "Insuficientemente Conocida", además de las especies *I. acarpicus*, *R. darwini* y *E. migueli*, que están catalogadas como especies "En Peligro" (Glade, 1993; Formas, 1995).

El efecto de la deforestación ha incidido en la disminución de las poblaciones y especies de anfibios y reptiles. En particular, en los casos de *R. rufum*, *Alsodes vanzolini* (Formas, 1995), y *B. rubropunctatus* (M. Méndez, observación personal), se puede constatar la total pérdida de muchos hábitats, y por consiguiente su extinción local.

La preocupación por conservar hábitats que alberguen muestras representativas de distintos grupos de organismos debiera ser una consideración relevante en cualquier estrategia de planificación a nivel regional o nacional. El presente estudio documenta que los bosques de la CC son hábitats importantes en términos de la diversidad de especies de anfibios, muchas de ellas insuficientemente conocidas. Resulta recomendable incrementar tanto el esfuerzo de muestreo como la difusión de este conocimiento a través de publicaciones científicas, y fortalecer las colecciones sistemáticas para aumentar nuestro grado de certeza sobre el estado de conservación de nuestra herpetofauna.

Agradecimientos

Marco Méndez agradece a Cecilia Smith por la invitación a participar en este proyecto. Este trabajo fue financiado parcialmente por proyectos FONDECYT 3000048/2000 a MM y por proyecto FC49 *Biodiversity Assessment and Systematization of Existing Biological Knowledge on the Coastal Range of the Lakes District, X Region, Chile*. F. Torres agradece a J.C. Ortiz por su valiosa información y comentarios en torno a este tema.

Anexo 1.

Localidades muestreadas y especies de anfibios y reptiles registrados en la Cordillera de la Costa (X Región, Chile).

Localidad	Coordenadas	Altitud (m)	Anfibios	Reptiles
Mehuin	39°25' S-73°12' W	46	*Batrachyla taeniata* *Eupsophus roseus* *Insuetophrynus acarpicus*	
Mississipi	39°27' S-73°12' W	20	*Pleurodema thaul* *Eupsophus calcaratus*	*Liolaemus pictus*
San José de la Mariquina	39°32' S-73°02' W	45	*Eupsophus migueli*	
Queule	39°38' S-73°14' W	124	*Eupsophus roseus* *Insuetophrynus acarpicus*	*Liolaemus pictus*
Itapulli	39°38' S-73°16' W	492	*Alsodes monticola* *Eupsophus roseus*	
Chaihuin	40°00' S-73°29' W	26	*Eupsophus vertebralis* *Eupsophus calcaratus*	
Lagunas Gemelas 2	40°04' S-73°38' W	5	*Eupsophus calcaratus* *Batrachyla leptopus*	*Liolaemus pictus*
Lagunas Gemelas 1	40°05' S-73°38' W	5	*Hylorina sylvatica*	*Tachymenis chilensis*
Las Pataguas (La Barra, Río Bueno)	40°14' S-73°41' W	25	*Eupsophus calcaratus* *Batrachyla leptopus* *Batrachyla taeniata* *Pleurodema thaul*	
Pantano La Barra, Río Bueno	40°14' S-73°42' W	25	*Batrachyla leptopus* *Batrachyla taeniata* *Caudiverbera caudiverbera*	*Liolaemus pictus*
Bosque Pataguas La Barra, Río Bueno	40°15' S-73°41' W	53	*Eupsophus calcaratus* *Eupsophus vertebralis*	
La Barra, Río Bueno	40°15' S-73°41' W	56	*Eupsophus calcaratus* *Batrachyla leptopus*	
Localidad	Coordenadas	Altitud (m)	Anfibios	Reptiles
Namul Lahual 1	40°25' S-73°30' W	386	*Eupsophus vertebralis* *Eupsophus calcaratus* *Alsodes monticola*	
La Cruz (Namul Lahual)	40°25' S-73°31' W	774	*Batrachyla leptopus* *Batrachyla antartandica* *Rhinoderma darwini*	*Liolaemus pictus*
Namul Lahual 2	40°25' S-73°31' W	746	*Alsodes monticola*	*Liolaemus pictus*
Bosque Mixto 3	40°39' S-73°43' W	455	*Eupsophus calcaratus*	*Liolaemus pictus*
Bosque Mixto 1	40°41' S-73°44' W	392	*Eupsophus calcaratus*	
Huellelhue	40°42' S-73°47' W	24	*Eupsophus calcaratus* *Batrachyla leptopus*	*Liolaemus pictus*
Alerce 1	40°43' S-73°47' W	172	*Eupsophus calcaratus* *Eupsophus vertebralis*	*Liolaemus pictus*

Continuación Anexo 1

Bosque Mixto Huellhue	40°43' S-73°47' W	172	*Eupsophus calcaratus*	
Catrihuala	40°46' S-73°34' W	798	*Eupsophus calcaratus* *Batrachyla leptopus* *Alsodes monticola* *Batrachyla antartandica* *Rhinoderma darwini*	*Liolaemus pictus*
Puente la Herradura (Catrihuala)	40°48' S-73°36' W	842	*Eupsophus vertebralis* *Eupsophus calcaratus* *Alsodes monticola*	*Liolaemus pictus*
Centinela (Catrihuala)	40°48' S-73°37' W	805	*Alsodes monticola*	
Cuesta Bahamondes (Catrihuala)	40°48' S-73°37' W	825	*Batrachyla antartandica*	*Liolaemus pictus*
Bosque Mixto, Llico	41°15' S-73°50' W	73	*Eupsophus calcaratus*	*Liolaemus pictus*
Bosque quemado, Llico	41°15' S-73°50' W	73	*Eupsophus calcaratus*	*Liolaemus pictus*
Llico Bajo	41°16' S-73°50' W	10	*Pleurodema thaul* *Eupsophus calcaratus*	*Liolaemus pictus* *Liolaemus cyanogaster*
Bosque Olivillo, Llico	41°16' S-73°51' W	65	*Eupsophus calcaratus* *Batrachyla taeniata*	

El aporte de observaciones de terreno y del análisis genético para la conservación de *Rhinoderma darwinii* en Chile

Contribution of field observations and genetic analysis to the conservation of Darwin's frog (Rhinoderma darwinii) in Chile

MARTHA L. CRUMP Y ALBERTO VELOSO

Abstract

*Darwin's frog (*Rhinoderma darwini *) is an endemic normal species of temperate forests of southern South America. The presence of this species has declined in the last 20 years, especially in the northern part of its geographic distribution. From 10 localities surveyed, only two populations were abundant, and had conservation prospects. We describe these populations, and analyze their genetic structure.*

La familia Rhinodermatidae, endémica de Chile y Argentina, está constituida por dos especies: *Rhinoderma darwini* (Fotos 86-89, Cuadernillo 4) y *R. rufum*. La distribución geográfica de *R. darwini* se extiende en Chile por la vertiente occidental de los Andes, el Valle Central y la Cordillera de la Costa (CC), desde la provincia de Concepción a la provincia de Aysén, incluyendo las provincias de Neuquén y Río Negro en Argentina. Por su parte, *R. rufum* tiene una distribución más restringida, en la CC de Chile, desde la provincia de San Fernando a la provincia de Arauco. El nombre común de estos dos anfibios anuros es el de "ranitas de Darwin".

Las ranitas, de color café o verde, son fáciles de reconocer gracias a un repliegue cutáneo que sobresale en la punta de su hocico. Ambas especies ovipositan huevos de aproximadamente 4 mm de diámetro que son posteriormente fertilizados sobre el terreno húmedo (Jorquera *et al.*, 1972; Jorquera, 1986). El macho de *R. darwini* permanece cerca de la puesta por alrededor de 20 días, después de los cuales introduce los huevos en avanzado estado de desarrollo a su saco vocal, que es un divertículo anatómico, comunicado con la boca y localizado en su región faríngea. Allí los embriones continúan su desarrollo hasta eclosionar. Alrededor de 50 días más tarde, las larvas sufren la metamorfosis y abandonan la boca del macho. A diferencia de la anterior, *R. rufum* expulsa los embriones del saco vocal antes de que éstos alcancen la metamorfosis, estableciéndose un período larvario de vida libre en ambiente

acuático. Es importante hacer notar que solamente 6% de todos los anuros, es decir alrededor de 240 especies, tienen cuidado parental (Crump, 1996), lo que hace a las ranitas de Darwin especies raras entre los anfibios. No obstante su singularidad, existe escasa información sobre su historia natural así como del estado de sus poblaciones.

Entre 1997-1999 prospectamos 10 localidades en el ámbito distribucional de *R. darwini* en Chile con el objeto de determinar el estado de conservación de sus poblaciones. Lo que encontramos fue desalentador. En todas las localidades ubicadas al norte de la distribución las poblaciones han experimentado una fuerte declinación o han desaparecido completamente. No encontramos individuos en las siguientes localidades en las que históricamente existían registros de que la especie fue abundante: Reserva Contulmo (VIII Región), Parque Ñielol, Temuco (IX Región), Mehuín (X Región), Parque Nacional Puyehue, Aguas Calientes (X Región). Encontramos solamente uno o dos ejemplares en el Parque Nacional Nahuelbuta (VIII Región), Refugio La Picada (X Región), y Parque Alerce Costero (X Región). En el alerzal Pichipiutril, fundo Huitrapulli, cerca de Osorno (X Región), encontramos seis ejemplares. En Santo Domingo y Melimoyu, localidades próximas al nivel del mar en la XI Región, encontramos las dos únicas poblaciones aparentemente en buen estado de conservación.

Durante los últimos 20 años los biólogos han señalado que, a nivel mundial, los anfibios están en franca declinación, proceso que ha sido documentado para más de 500 poblaciones en los cinco continentes. En algunos casos es el tamaño de la población el que está disminuyendo, en otros es el número de poblaciones el que ha declinado y algunas especies se han extinguido. Entre las causas de este fenómeno se han señalado la modificación y destrucción del hábitat, introducción de especies exóticas, sobreexplotación, cambios climáticos, incrementos en los niveles de radiación UV-B, contaminación ambiental y diversas enfermedades (Blaustein y Wake, 1995; Houlahan *et al.*, 2000).

Las causas de la declinación y desaparición de muchas poblaciones de *R. darwini* no han sido precisadas, pero la destrucción del hábitat es posiblemente un factor de importancia fundamental. Algunas de las áreas, donde en el pasado se han documentado densas poblaciones de la ranita de Darwin, han sido utilizadas para plantaciones forestales de pino y eucaliptos, son en la actualidad pastizales o han desaparecido por el crecimiento urbano. Llama la atención, sin embargo, que incluso en algunos Parques Nacionales la especie estaría en declinación.

También es posible que el incremento en los niveles de radiación UV-B en la región austral de América haya tenido efecto sobre las poblaciones (Houlahan *et al.*, 2000), ya que estas ranitas son fundamentalmente diurnas y a menudo permanecen expuestas a la luz del sol.

La población más abundante se encontró en el sector de Melimoyu (Aysén), donde existe un asentamiento aislado de alrededor de 25 personas. Esta localidad está ubicada aproximadamente 200 km al norte de la localidad más austral conocida para *R. darwini*. Durante febrero de 1998 (10 días de colecta) encontramos 62 machos adultos, 35 hembras adultos y 49 juveniles y subadultos. Durante noviembre-diciembre de 1999 (en 16 días) encontramos 50 machos adultos, 23 hembras adultas y 47 juveniles y subadultos. La proporción de sexos entre los ejemplares encontrados fue de 1,9 a 2,0 machos por hembra.

En Melimoyu encontramos las ranitas en diversos hábitat, incluido el bosque siempreverde de *Nothofagus*, pero más frecuentemente en espacios abiertos, en áreas perturbadas alrededor de las casas del asentamiento, así como también en pastizales o bosques intervenidos por la extracción de madera. La mayoría de las ranitas se localizaban en áreas pantanosas o próximas a arroyos de flujo muy lento. Los machos portadores de crías estaban tan expuestos como los machos sin crías y las hembras. Las ranitas estaban más activas durante la mañana y en horas cercanas al mediodía que en la tarde. No obstante, los machos continuaban cantando durante la noche. Algunos machos portaban hasta ocho larvas en forma simultánea. En ocho hembras examinadas se encontraron tres o cuatro clases de huevos que se podían agrupar según su tamaño. Esta observación sugiere que las hembras pueden tener oviposturas sucesivas durante la estación reproductiva, que en Melimoyu se extiende posiblemente entre los meses de octubre y marzo.

Con objeto de conocer la estructura genética poblacional de *R. darwini*, llevamos a cabo un estudio piloto para identificar marcadores genéticos moleculares, establecer los niveles de polimorfismo genético y evaluar la posibilidad de realizar un programa de muestreo a mayor escala. Para cumplir con estos objetivos se examinaron ejemplares adultos de ambos sexos provenientes de tres poblaciones: Melimoyu (6 ejemplares), Santo Domingo (7 ejemplares) y la CC de Osorno (6 ejemplares). Utilizamos la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para amplificar al azar ADN polimórfico (RAPD) (Williams *et al.*, 1992). El análisis de distancias genéticas mostró que las ranitas de Darwin conforman dos grupos relativamente homogéneos, uno formado por los ejemplares de Osorno y el segundo por una combinación de ejemplares de Santo Domingo y Melimoyu.

No obstante el pequeño número de ejemplares y poblaciones analizadas, la diversidad génica estimada fue mayor en las pequeñas poblaciones costeras de Osorno que en las más abundantes de Santo Domingo y Melimoyu. El número de loci polimórficos en Osorno fue de 81 (55,48%), en Santo Domingo 58 (39,73%), y en Melimoyu 32 (21,92%). El estadígrafo Gst, que permite estimar el nivel de divergencia entre subpoblaciones fue de 0,4949, lo que puede ser interpretado como la existencia de una

diferenciación genética importante entre poblaciones. Las distancias genéticas (Nei, 1978) entre Osorno y las poblaciones de Santo Domingo y Melimoyu fue de 0,3026 y 0,4603, respectivamente. Entre Santo Domingo y Melimoyu la distancia genética fue solamente 0,1045.

La baja variabilidad genética en las poblaciones de Santo Domingo y Melimoyu puede estar relacionada con la historia de recolonización postglacial del área, a partir de refugios ubicados más al norte en la CC (véase Villagrán y Armesto, en este volumen). La estrecha relación genética entre Santo Domingo y Melimoyu, y el distanciamiento genético de estas poblaciones con Osorno, refuerzan la hipótesis de que el aislamiento por distancia es un factor importante que ha afectado el grado de parentesco genético entre poblaciones del norte y sur (Wright, 1943).

Sobre la base de nuestras observaciones de historia natural y datos preliminares de genética poblacional, podemos concluir que la protección del hábitat es uno de los factores críticos para la sobrevivencia de las poblaciones de esta especie. Su patrón de distribución geográfica en hábitat disyuntos en la región de los bosques de *Nothofagus*, que han sido objeto de una intensa explotación, sugiere que las poblaciones han sido aisladas por fragmentación del hábitat. Este aislamiento dificultaría la capacidad de dispersión y sobrevivencia de las ranitas. Las poblaciones aisladas, con bajo número de individuos, pueden extinguirse. *Rhinoderma darwini* es una especie singular y recomendamos dedicar un esfuerzo considerable para asegurar su supervivencia en Chile.

Agradecimientos

Agradecemos a la National Geographic Society por financiar el trabajo de campo, a César Cuevas, Antonieta Labra, Marco Méndez, Lauren Nelson, Eduardo Soto, y Eliseo Vergara por su ayuda y camaradería en el terreno. Al Proyecto ENL-2000/110 d.i.d. Universidad de Chile, por aporte parcial para compra de reactivos de laboratorio.

26. Historia natural, diversidad y conservación de las aves en bosques de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos, Chile

Natural history, diversity and conservation of forest birds in the Coastal Range of the Lake district, Chile

IVÁN A. DÍAZ

Abstract

The Coastal Range of the Lake District contains the largest area of continuous forest remaining on the mainland. Thirty-six forest bird species were recorded in the area, representing 95% of all forest bird species described for the region. Valdivian-evergreen rainforest had the highest bird diversity (30 species), including the species-rich lowland subtype dominated by olivillo (Aextoxicon punctatum)*, on the oceanic slopes. The coastal range of the Lake District maintains a representative sample of the South-American forest birds in a still largely forested landscape. Protection of lowland forests is urgently needed because of the strong and growing human pressure.*

"Se ha dicho que las aves viven intensamente -alegres y despreocupadas- en el presente. ¡Cuán cierto es eso para la mayoría de los hombres! Desentendiéndose del mañana destruyen los suelos que les dan sustento... año tras año... hace desaparecer extensiones de magníficos árboles como si no fuera nada..." (William Vogt, 1946).

Introducción

Los bosques templados sudamericanos se distribuyen en la vertiente occidental de la cordillera de los Andes, entre los 35° y 55° S. Se caracterizan por su dosel multiestratificado dominado por angiospermas, con abundantes lianas, epífitas, árboles muertos en pie, claros, y grandes árboles que emergen por sobre el resto del dosel. El piso del bosque está cubierto por troncos caídos y por un denso sotobosque compuesto principalmente por el bambú, conocido localmente como quila o coligüe (*Chusquea* spp.).

Unas 60 especies de aves utilizan permanente u ocasionalmente los bosques como hábitat (Rozzi *et al.*, 1996a), de las cuales 44 son habitantes frecuentes de estos bosques (Rozzi *et al.*, 1996a, Tabla 1). De las 44 especies de aves presentes en los bosques templados, 29 habitan sólo en el sur de Sudamérica, y 14 de ellas son endémicas, es decir restringidas a los bosques templados. Otras 15 especies también habitan en la región mediterránea de Chile (distribución austrosudamericana, Tabla 1). En cuanto al resto de las 44 especies de bosque, 9 habitan ampliamente Sudamérica y 6 se distribuyen en toda América (Tabla 1).

Tabla 1. Aves de bosques citadas por Rozzi *et al.* (1996a) para los bosques lluviosos del sur de Chile, junto al tipo de ambiente más frecuentemente usado (BOS: bosque, MAT: Matorral, PRA: Pradera, VEG: Vega). Usos de hábitats: N= nidificación, A= alimentación, D= descanso. Distribución: PA= Panamericana, SA= Sudamericana, SSA= Sur de Sudamérica, EN= Endémica.

Taxón	Nombre común	Distribución	Hábitat			
			BOS	MAT	PRA	VEG
Accipitridae						
Accipiter bicolor	peuquito	PA	N, A, D			
Buteo polyosoma	aguilucho	SA	N, D	N, A, D	A	A
Buteo ventralis	aguilucho de cola rojiza	EN	N, D	N, A, D	A	A
Geranoaetus melanoleucus	águila	SA		N, A, D	A	A
Cathartidae						
Cathartes aura	gallinazo	PA	N, D	N, A, D	A	A
Coragyps atratus	jote	PA	N, D	N, A, D	A	A
Vultur gryphus	cóndor	SA		N, A, D	A	A
Falconidae						
Milvago chimango	tiuque	SSA	N, A, D	N, A, D	A	A
Phalcoboenus albogularis	carancho cordillerano	SSA		N, A, D	A	A
Polyborus plancus	traro, carancho	PA	N, D	N, A, D	A	A
Strigidae						
Bubo magellanicus	tucúquere	SA	N, A, D	N, A, D		
Glaucidium nanum	chuncho	SSA	N, A, D	N, A, D		
Strix rufipes	concón, coo	SSA	N, A, D	A		
Threskiornitidae						
Theristicus caudatus	bandurria	SA	N, D	A, D	A, D	A, D
Columbidae						
Columba araucana	torcaza	EN	N, A, D		A	
Psittacidae						
Enicognatus ferrugineus	cachaña	EN	N, A, D	A		
Enicognatus leptorhynchus	choroy	EN	N, A, D	A		
Trochilidae						
Sephanoides sephaniodes	picaflor chico	SSA	N, A, D	N, A, D		
Patagona gigas	picaflor gigante	SA	A	N, A, D		
Picidae						
Campephilus magellanicus	carpintero negro	EN	N, A, D			
Colaptes pitius	pitío, pitigüe	SSA	N, A, D	N, A, D		
Picoides lignarius	carpinterito	SSA	N, A, D	N, A, D		
Emberizidae						
Curaeus curaeus	tordo	SSA	N, A, D	N, A, D	A	A
Zonotrichia capensis	chincol	PA	D	N, A, D	A	A
Fringillidae						
Carduelis barbatus	jilguero	SSA	N, A, D	N, A, D	A	A

Continuación Tabla 1

Phrygilus patagonicus	cometocino, chanchito	EN	N, A, D	N, A, D	A	
Furnariidae						
Aphrastura spinicauda	rayadito	EN	N, A, D			
Leptasthenura aegithaloides	tijeral, tijereta	SSA	A	N, A, D		
Pygarrychas albogularis	comesebo	EN	N, A, D			
Sylviorthorhynchus desmursii	colilarga, memorioso	EN	N, A, D	N, A, D		
Hirundinidae						
Pygochelidon cyanoleuca	golondrina de dorso negro	SA	N, A, D	N, A, D	A	A
Tachycineta leucopyga	golondrina chilena	SSA	N, A, D	N, A, D	A	A
Muscicapidae						
Turdus falklandii	zorzal	SSA	N, A, D	N, A, D	A	A
Phytotomidae						
Phytotoma rara	rara	SSA	A, D	N, A, D	A	A
Rhinocryptidae						
Eugralla paradoxa	churrín de la Mocha	EN	N, A, D			
Pteroptochos castaneus	huet-huet castaño	EN	N, A, D			
Pteroptochos tarnii	huet-huet, huet-hueta	EN	N, A, D			
Scelorchilus rubecula	chucao	EN	N, A, D			
Scytalopus magellanicus	churrín, choco-choco, chocosito	SSA	N, A, D	N, A, D		
Troglodytidae						
Troglodytes aedon	chercán	PA		N, A, D		
Tyrannidae						
Anairetes parulus	cachudito	SA	N, A, D	N, A, D		
Colorhamphus parvirostris	viudita	EN	N, A, D	N, A, D		
Elaenia albiceps	fio-fio	SA	N, A, D	A		
Xolmys pyrope	diucón	SSA	N, A, D	N, A, D	A	A

De las 44 especies citadas por Rozzi *et al.* (1996a), 30 especies realizan sus funciones básicas (descanso, alimentación y nidificación) comúnmente o exclusivamente en los bosques. Este capítulo se concentra en estas especies propias del bosque templado. Primero, se describen aspectos de historia natural de estas especies, para luego analizar su representatividad en los últimos grandes bosques continuos de la CC, de la X Región de Los Lagos. Aspectos relacionados con el origen de este grupo se presentan en el Recuadro.

Los bosques chilenos tienen su origen en el Terciario, hace 60 millones de años, cuando Sudamérica, Antártica, Australia y Nueva Zelandia formaban parte de Gondwana occidental. Como resultado de esta historia común, la biota de los bosques chilenos está relacionada con la biota de estas regiones australes (Villagrán e Hinojosa, 1997; Villagrán y Armesto, en este volumen).

Las aves del bosque chileno también presentan parentescos con aves de Australia y Nueva Zelandia, pero se habrían diferenciado tempranamente de sus ancestros gondwánicos evolucionando aisladas en los bosques chileno-argentinos (Vuilleumier y Kikkawa, 1991). Algunas de las principales características de las aves de los bosques templados son su alto endemismo, su bajo número de especies, y la baja relación especie/género en comparación con los ambientes de matorrales y estepas que colindan con los bosques (Vuilleumier, 1985). Probablemente el prolongado aislamiento de estos bosques del sur respecto a otros ecosistemas de bosques lluviosos de Sudamérica, y las contracciones del área de bosque producto de los eventos glaciales cuaternarios (Villagrán e Hinojosa, 1997; Villagrán y Armesto, en este volumen) empobrecieron la avifauna de los bosques templados de Sudamérica (Vuilleumier, 1985). El alto endemismo y la baja relación especie/género evidencian el carácter relictual y único de las aves de los bosques templados, como sobrevivientes de una mayor diversidad en el pasado.

SegúnVuilleumier (1985), las especies de aves de los bosques templados sudamericanos presentarían tres orígenes distintos (véase también Rozzi *et al.*, 1996a): 1) algunas especies serían elementos sudamericanos relictos del Cenozoico temprano-medio (60 millones de años), entre las cuales se encuentran los miembros de la familia Rhinocryptidae, Phytotomidae y Furnariidae, con géneros relictos vivientes como *Pygarrhichas* (comesebo), *Sylviorthorhynchus* (colilarga), *Pteroptochos* (huet-huet), *Scelorchilus* (churrín) y *Eugralla* (churrín de la Mocha). 2) Durante el Cenozoico medio-tardío, elementos distribuidos ampliamente en Sudamérica habrían colonizado los bosques, los que se encuentran hoy diferenciados de otros miembros del mismo género. Este es el caso de *Colohamphus* (viudita) *Campephilus* (carpintero negro) y *Colaptes* (pitío). 3) Durante el Pleistoceno, elementos tanto sudamericanos como norteamericanos penetraron en los bosques templados, como *Picoides* (carpinterito), *Phrygilus* (cometocino), *Tachycineta* (golondrina), *Columba* (torcaza), *Buteo* (aguilucho) y *Phalcoboenus* (traro). Estos últimos son géneros que habitan en ambientes abiertos, y presentarían una asociación más reciente con los bosques templados, razón que explicaría su utilización de otros hábitats (Vuilleumier, 1985).

Una de las familias de aves más primitivas en los bosques templados de Sudamérica serían los Rhinocryptidae (Feduccia y Olson, 1982). Actualmente esta familia se extiende por el cordón andino, desde Costa Rica (12° N) al Cabo de Hornos (56° S), con 9 géneros y más de 35 especies (Fjeldså y Krabbe, 1990). Sin embargo, la mayor riqueza de géneros se encuentra al sur de los 30° S, con seis géneros y 10 especies. En los bosques templados de Sudamérica existen cinco especies pertenecientes a cuatro géneros (Tabla 1).

La familia Rhinocryptidae pertenece al suborden Tyranii, y está relacionada con otras familias sudamericanas como los Conopophagidae, Formicariidae y Furnariidae (Irested *et al.*, 2001). Existen registros fósiles de *Pteroptochos* sp., *Scelorchilus* sp. y *Eugralla* sp. que se remontan al Cenozoico Medio (Feduccia y Olson,

1982; Vuilleumier, 1985). Para este grupo se ha postulado un origen subantártico, y serían miembros de una rama ancestral de las aves que originaron los actuales Passeriformes suboscinos sudamericanos (Feduccia y Olson, 1982).

Sibley y Ahlquist (1990) sugieren que la familia Rhinocryptidae habría radiado en la transición Oligoceno/Mioceno, lo que coincide con el inicio del alzamiento de la cordillera de los Andes en la Patagonia (Winship, 1991) y el avance del bosque de *Nothofagus* por el sur de Sudamérica (Van der Hammen y Cleff, 1983; Romero, 1986a; Axelrod *et al.*, 1991; Villagrán e Hinojosa, 1997). El mayor número de géneros de Rhinocryptidae presentes al sur de los 30° S se explicaría por una expansión de esta familia en los bosques austral-antárticos durante esa época. En cambio, al norte de los 30° S la mayoría de las especies pertenecen al género *Scytalopus*, lo cual se relacionaría con migraciones posteriores a través del eje andino.

A lo largo de los Andes existen numerosas especies y subespecies del género *Scytalopus*, varias de las cuales no presentan un estatus taxonómico claro (Fjeldså y Krabbe, 1990). Por ejemplo, Arctander y Fjeldså (1994) analizan la especiación de cuatro *Scytalopus* de Perú y Ecuador usando secuencias de ADN. Los representantes de este género que habitan la región andina se habrían originado a partir de poblaciones aisladas por barreras infranqueables, como lenguas de hielo durante el Cuaternario.

Los bosques templados del sur de América ocupaban un territorio que abarcaba hasta los 30° S durante el Pleistoceno (Villagrán y Armesto, 1980; Troncoso *et al.*, 1980; Villagrán e Hinojosa, 1997). En la zona mediterránea de Chile, cerca de los 30° S existen subespecies de *S. albicollis* (tapaculo) y de *P. megapodius* (turca), que habitan entre los 33° y los 36° S. La presencia de estas subespecies aisladas, además de la presencia de dos especies de Pteroptochos, *P. tarnii* (huet-huet) y *P. castaneus* (huet-huet castaño), separadas por el río Biobío, podría ser resultado de especiación durante las expansiones y retracciones pleistocénicas del bosque templado.

En resumen, la familia Rhinocryptidae habría tenido dos radiaciones principales: una Miocénica y otra Pleistocénica. En el Mioceno habrían avanzado hasta los 30° S, y algunos géneros habrían colonizado ambientes mediterráneos y semiáridos. En el Plioceno y fundamentalmente en el Pleistoceno *Scytalopus* habría avanzado hasta el extremo norte de Sudamérica por el borde oriental de los Andes colonizando otros lugares en forma secundaria.

26.1. Ecología de las aves de bosque

Las aves del bosque chileno se encuentran asociadas a ciertos microhábitats, como son el sotobosque, grandes árboles, troncos caídos, o el dosel de los bosques. En estos ambientes las aves se alimentan, refugian o nidifican. Por ejemplo, las rapaces de bosque como *Accipiter bicolor* (peuquito) y *Strix rufipes* (concón, Foto 94, Cuadernillo 4), descansan y nidifican en el dosel (Housse, 1945; Martínez, en este volumen), pero cazan principalmente roedores en el piso del bosque, en la bóveda formada entre el dosel y el sotobosque, y en campos abiertos cercanos (I. Díaz, observación personal).

Otro grupo de aves mayoritariamente insectívoras y frugívoras, como *Turdus falcklandii* (zorzal), *Elaenia albiceps* (fio-fio), *Curaeus curaeus* (tordo), *Tachycineta meyeni* (golondrina), *Colorhamphus parvirostris* (viudita), *Xolmis pyrope* (diucón), *Anairetes parulus* (cachudito), *Sphanoides sephaniodes* (picaflor), *Colaptes pitius* (pitio) y *Picoides lignarius* (carpinterito), se mueven a lo largo de los distintos estratos del bosque. Estas especies realizan funciones ecológicas importantes. Por ejemplo, el fio-fio y el zorzal se alimentan de frutos de los árboles del bosque, y dispersan sus semillas en sus excrementos. En este sentido, son verdaderos sembradores de árboles (Sabag, 1993; Willson *et al.*, 1996a). Otro ejemplo es el picaflor, el cual poliniza más de 18 especies de plantas del bosque, facilitando su reproducción (Smith-Ramírez, 1993; Armesto *et al.*, 1996 a, b). Por su parte, el pitío y el carpinterito se alimentan de larvas que consumen la madera de los árboles, y nidifican en troncos muertos en pie o en cavidades en las ramas de los grandes árboles (Goodall *et al.*, 1946; Díaz *et al.*, datos no publicados).

Uno de los grupos de aves más característicos de los bosques son los miembros de la familia Rhinocryptidae, que incluye a *Scelorchilus rubecula* (chucao) (Foto 95, Cuadernillo 4), huet-huet castaño, huet-huet (Foto 94, Cuadernillo 4), *Eugralla paradoxa* (churrín de la Mocha) y *Scytalopus magellanicus* (churrín). Estas aves habitan preferentemente el sotobosque, vuelan distancias muy cortas (<50 m), y no atraviesan praderas o campos abiertos, los cuales constituyen "barreras" para su dispersión entre áreas de bosque (Sieving *et al.*, 1996; Willson *et al.*, Armesto *et al.*, en este volumen). Para las aves, como para otros animales, la presencia de barreras de hábitat inhóspito determina el aislamiento de las poblaciones, y puede llevar a la extinción de pequeñas poblaciones producto de deterioro genético por endogamia, falta de parejas o fluctuaciones poblacionales estocásticas (Primack *et al.*, 2002).

Los sitios de nidificación son muy importantes para las aves. Por ejemplo, las especies que nidifican en cavidades (tanto en troncos caídos como en árboles en pie) suelen no reproducirse si no existen troncos donde nidificar (Newton, 1994). El chucao, huet-huet y el churrín nidifican preferentemente en cavidades en troncos caídos o en troncos a baja altura (De Santo *et al.*, 2002). Por otra parte, *Aphrastura spinicauda* (rayadito), *Pygarrhichas albogularis* (comesebo), *Campephilus magellanicus* (carpintero negro), *Enicognathus ferrugineus* (cachaña) y *E. leptorhynchus* (choroy) utilizan preferentemente grandes árboles, haciendo sus nidos en cavidades localizadas en sus ramas (Willson *et al.*, 1994; 1996b). Estas especies están ausentes de bosques jóvenes, coetáneos, que no presentan grandes árboles o troncos caídos (Díaz *et al.*, en prensa).

En resumen, las distintas especies de aves dependen de la heterogeneidad del ambiente dentro de estos bosques. Esta complejidad en la estructura, dada por un dosel multiestratificado, la presencia de grandes árboles, troncos muertos y denso sotobosque, permiten la continuidad de sus poblaciones.

26.2. Diversidad y abundancia de las aves de bosques en la Cordillera de la Costa (CC)

La composición de las aves de los bosques templados ha sido documentada para los bosques en la cordillera de los Andes (*e.g.*, García, 1982), en el archipiélago de Chiloé (Willson *et al.*, 1994; Rozzi *et al.*, 1996b) y en Magallanes (Venegas, 2000; Anderson y Rozzi, 2000). Sin embargo, existen pocos trabajos que documenten la composición y abundancia de las aves en los bosques de la CC (*e.g.*, Erazo, 1984b; Valverde *et al.*, 1997). En este capítulo se analiza la distribución de las aves en los bosques de la CC de la X Región, a base de censos realizados en los últimos grandes bosques continuos presentes a lo largo de este macizo costero (Smith-Ramírez *et al.*, 2001[1]). Las localidades muestreadas fueron Mehuin, Maullín, Río Negro, el fundo Huitrapulli (puntos, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 48 y 49 de la Fig. 1, Cap. 15, de Valdovinos et al.) y sus alrededores, San Juan de la Costa, y Curiñanco, donde se incluyó el Parque Oncol. Se incorporó también la información publicada por Erazo (1984b) para el fundo San Martín (costa de Valdivia), y por Valverde *et al.* (1997) en la Reserva Nacional Valdivia. En el análisis no se incluyó especies observadas en los campos agrícolas, especies acuáticas, así como tampoco especies marinas.

En total se encontraron 36 especies de aves en el interior de los bosques de la CC de la X Región (Tabla 2). Se relacionó el número de especies acumulado con el número de individuos observados en los muestreos (sobre la base de simulaciones de Monte Carlo, Gotelli y Entsminger, 2001). Estas curvas indican que el esfuerzo de muestreo realizado fue suficiente para detectar la mayoría de las especies presentes en la zona (Fig. 1A). Este total corresponde al 95% de las aves de bosque descritas por Jaksic y Feinsinger (1991) y al 77% de las 44 especies citadas por Rozzi *et al.* (1996a) para los bosques templados en general (Tabla 1). No se observó al peuquito o al huet-huet castaño, ya que esta última especie se distribuye sólo entre la VI y VIII regiones. En esta zona habitan 12 de las 13 especies de aves endémicas de los bosques templados de Sudamérica, y 26 de las 29 especies de aves presentes sólo en el sur de Sudamérica (Tabla 2). La mayor parte de las aves del bosque presentaron bajas abundancias, lo cual se refleja en que sólo seis especies concentraron el 51% de todos los individuos registrados (Fig. 2). Las especies más frecuentes fueron el fío-fío, chucao, picaflor chico, torcaza, huet-huet y la cachaña (Fig. 2).

En los bosques del fundo San Martín (Erazo, 1984b), Reserva Nacional Valdivia (Valverde *et al.*, 1997), Río Negro, Curiñanco y en el fundo Huitrapulli se registró el mayor número de especies de aves de bosque (ca. 30 especies), mientras que los bosques de Mehuín y Maullín presentaron 23 y 21 especies, respectivamente (Tabla 2, Fig. 1B). Los bosques de Mehuín y

[1] Smith-Ramírez C., I. Díaz & C. Valdovinos (2001). Evaluación rápida de la biodiversidad de la Cordillera de la Costa continental de la X Región, Chile. Informe preliminar, Proyecto FC11, WWF, NSC.

Maullín correspondieron a bosques siempreverdes y a bosques deciduos dominados por *Nothofagus obliqua* (roble), fragmentados (alrededor de 50-100 ha) y sujetos a corta selectiva.

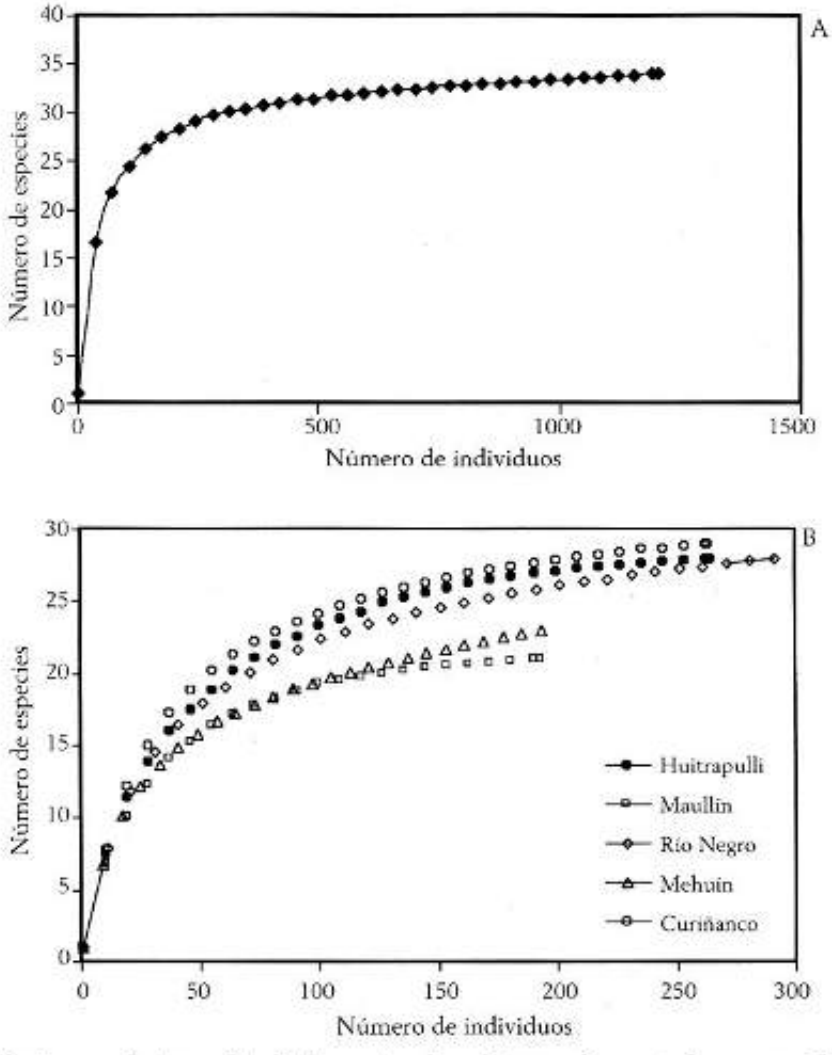


Figura 1. Relación entre el número de individuos registrados y el número de especies de aves acumulado para el total (A) y para cada uno de los sitios muestreados (B) en la CC continental de la X Región, Chile

Tabla 2. Aves presentes en los bosques de la CC de la X Región de Chile continental (presencia es indicada con el signo "+"). Abreviaturas de los sitios muestreados: FSM1: Fundo San Martín, bosque siempreverde (Erazo, 1984b); FSM2: Fundo San Martín, bordes con pantano y campos abiertos (Erazo, 1984b); MA1: Maullín, litoral costero y pangales; CAR: Carelmapu, litoral costero (Espinoza y Von Meyer, datos no publicados); VCHI: Vega de las Chilcas y Huimán, costa de Maullín y MA2: Río Maullín (Espinoza, datos no publicados); RNV: Reserva Nacional Valdivia (Valverde *et al.*, 1997); HUI: Fundo Huitrapulli; MA3: ribera del Río Maullín; RNEG: comuna de Río Negro y MEH: comuna de Mehuín (Smith-Ramírez *et al.*, 2001); CUR: sector de Curiñanco y Parque Oncol (Smith-Ramírez *et al.*, 2001). Nombres científicos en la *Tabla 1*.

Taxón	Sitio											
Nombre común	FSM1	FSM2	MA1	CAR	VCHI	MA2	RNV	HUI	MA3	RNEG	MEH	CUR
Aguilucho												+
Bandurria		+	+	+	+			+	+	+		+
Cachaña	+						+	+		+	+	+
Cachudito	+						+	+	+	+	+	+
Carpinterito	+						+					
Carpintero negro	+						+	+	+	+		+
Chercán	+		+				+	+	+	+	+	+
Chincol		+	+	+		+	+					
Choroy	+		+		+							+
Chucao	+						+	+	+	+	+	+
Chuncho	+							+		+		+
Churrín	+						+	+	+	+	+	+
Churrín de la Mocha	+						+	+		+	+	+
Colilarga	+			+			+	+	+	+	+	+
Comesebo	+						+	+		+	+	+
Cometocino patagónico	+						+	+		+		+
Concón	+						+	+				
Diucón	+		+	+			+	+	+	+	+	+
Fío-Fío	+				+		+	+	+	+	+	+
Gallinazo			+					+			+	+
Golondrina chilena	+		+	+	+		+	+	+	+	+	
Huet-Huet	+						+	+	+	+	+	+
Jilguero	+		+				+	+	+	+		
Jote		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Picaflor chico	+		+	+			+	+	+	+	+	+
Pitío	+						+	+	+	+	+	+
Rara										+		+
Rayadito	+		+	+			+	+	+	+	+	+
Tijeral							+				+	
Tiuque	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+
Torcaza	+						+	+	+	+	+	+
Tordo	+		+				+	+	+	+	+	+
Traro		+	+	+			+	+	+	+		+
Viudita	+						+				+	+
Zorzal	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Total	**27**	**4**	**14**	**11**	**7**	**2**	**30**	**28**	**21**	**27**	**23**	**29**

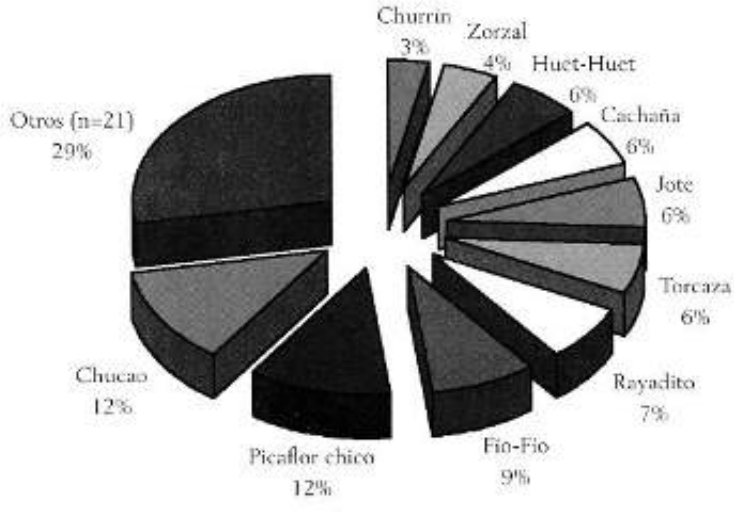


Figura 2. Abundancia relativa de las 10 especies de aves más frecuentes en los bosques de la CC continental de la X Región de Los Lagos, Chile. Nombres científicos en Tabla 1.

Probablemente los bosques mejor conservados son los bosques siempreverdes que se ubican en los pisos intermedios de la vertiente Pacífico de la CC. Éstos ocupan parte del Fundo Huitrapulli y presentan un dosel multiestratificado, dominado por *Amomyrtus luma* (luma), *Myrceugenia planipes* (peta), *A. meli* (meli), *D. winteri* (canelo), *G. avellana* (avellano) y grandes árboles que emergen por sobre el dosel, principalmente *N. dombeyi* (coigüe), *Eucryphia cordifolia* (ulmo) y *Aextoxicon punctatum* (olivillo). El sotobosque está dominado por helechos como *Lophosoria quatripinatta* (ampe) y por *Chusquea* spp. (quila). En la vertiente occidental de la cordillera, los bosques están dominados por olivillo, hasta las orillas del mar, formando el subtipo forestal Olivillo Costero. En estos bosques de pisos intermedios y bajos se registraron 27 especies de aves, prácticamente todas las especies de bosque que se distribuyen en esta región, con 24 especies presentes en el subtipo Olivillo Costero (Tabla 3).

Los bosques más degradados corresponden a los robledales en las tierras bajas de la vertiente oriental y los alerzales en los pisos superiores de la cordillera (>600 m). Los alerzales han sido quemados y talados, sin embargo existen extensos renovales de *Fitzroya cupressoides* (alerce) que están recuperando estas zonas degradadas. Estos bosques presentaron la menor riqueza de aves, con 13 especies (Tabla 3). Resultados similares han sido obtenidos en alerzales de la CC de la provincia de Osorno (E. Couve, datos no publicados). En el piso altitudinal inferior a los alerzales, y por sobre el bosque siempreverde de olivillo y Mirtáceas, se desarrollan extensos bosques de *N. dombeyi* (coihues), caracterizados por un dosel alto (>25 m) y más homogéneo. Estos bosques presentaron 18 especies, con baja abundancia cada una. Sin embargo, en ellos se observó con mayor frecuencia aves asociadas a grandes árboles, como el concón y el carpintero negro (Tabla 3). En las zonas bajas (<100-200 m) de la vertiente oriental se extienden bosques fragmentados y degradados, compuestos básicamente por *Nothofagus obliqua* (roble) y coigüe, con canelo, laurel y avellano, como especies acompañantes, y con un denso sotobosque dominado por quila. Estos bosques remanentes han estado sujetos a corta selectiva, presentan abundantes renovales, y

algunos grandes árboles remanentes en pie. A pesar de su condición degradada, estos robledales presentaron 23 especies de aves (Tabla 3).

Tabla 3. Aves observadas en distintos tipos de bosques presentes en la Cordillera de la Costa continental de la X Región de Los Lagos. Nombres científicos de las aves en Tabla 1.

Taxón	Alerzal	Coihue	Olivillo	Roble	Canelo y mirtáceas
Aguilucho					+
Cachaña	+	+	+		+
Cachudito		+	+	+	+
Carpintero negro		+	+	+	+
Chercán			+	+	+
Choroy					
Chucao	+	+	+	+	+
Chuncho			+		+
Churrín	+	+	+	+	+
Churrín de la Mocha		+	+	+	+
Colilarga		+	+	+	+
Comesebo		+	+	+	+
Cometocino patagónico		+	+	+	+
Concón		+			
Diucón	+		+	+	+
Fio-Fio	+	+	+	+	+
Gallinazo			+		
Golondrina chilena	+				+
Huet-Huet	+	+	+	+	+
Jilguero		+		+	+
Jote			+	+	+
Picaflor chico	+	+	+	+	+
Pitio			+	+	+
Rara				+	
Rayadito	+	+	+	+	+
Tiuque	+		+	+	+
Torcaza	+	+	+	+	+
Tordo	+	+		+	+
Traro	+		+	+	+
Viudita			+		+
Zorzal		+	+	+	+
Total	13	18	24	23	27

26.3. Conservación de las aves del bosque

Los bosques templados sudamericanos, con su alto nivel de endemismo, están catalogados dentro de las ecorregiones más amenazadas a nivel global (Olson y Dinerstein, 1998). Actualmente la actividad humana está haciendo desaparecer la última gran extensión de bosques continuos presentes en la CC de Chile continental. Los bosques costeros están muy poco representados en el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado (SNASPE), a pesar de albergar prácticamente todas las especies de aves presentes en los bosques templados y una alta riqueza de especies de otros grupos de organismos (Ortiz e Ibarra-Vidal, en este volumen).

La fragmentación y destrucción del bosque, y los cambios en su estructura producto de la explotación maderera y extracción de leña, afectan las poblaciones de las aves, aumentando su probabilidad de extinción. En bosques de Chiloé, Willson *et al.* (1994) han mostrado una disminución de 20 a 10 especies de aves al comparar fragmentos grandes (>100 ha) con fragmentos pequeños (2-6 ha) de bosque. Estudios de Cornelius *et al.* (2000) en bosques relictos aislados en el norte de Chile indican que el aislamiento habría causado extinciones selectivas, particularmente de aquellas especies con poca capacidad de dispersión. Sieving *et al.* (1996, 2000) y Willson *et al.* (datos no publicados) muestran que los campos abiertos son barreras que impiden la dispersión de las aves del sotobosque y determinarían declinaciones en su abundancia en bosques fragmentados de Chiloé (Armesto *et al.*, en este volumen).

En paisajes con bosques fragmentados, la mantención de corredores de bosque entre fragmentos sería muy importante para permitir el flujo génico entre las poblaciones y conservar la avifauna (Fahrig y Merriam, 1985; Opdam, 1991). En bosques de Chiloé, Sieving *et al.* (2000) indican que franjas de vegetación nativa de 50 m de ancho, con denso sotobosque de quila, pueden facilitar la dispersión de aves del sotobosque. Para el colilarga y el churrín de la Mocha, la presencia de corredores entre fragmentos aislados aumenta la probabilidad de que los individuos encuentren pareja y se reproduzcan (Díaz, 1999; McPherson, 1999).

Adicionalmente la estructura del bosque afecta la diversidad de aves. Bosques sin sotobosque no son habitados por las aves del suelo como los Rhinocryptidae, y la ausencia de troncos muertos en pie y de grandes árboles emergentes afecta la presencia de usuarios del dosel como carpinteros negros, comesebos y rayaditos (Díaz *et al.*, en prensa).

A diferencia de lo que ocurre en la CC de las regiones VII y VIII (35-38° S), los bosques analizados aquí aún presentan áreas continuas extensas, con escasa o nula perturbación antrópica. En contraste con lo que ocurre en los bosques de los Andes y en los bosques subantárticos, los bosques costeros de la X Región concentran prácticamente todas las aves del bosque, muchas de las cuales no se distribuyen en la zona más austral (*e.g.*, chucao, huet-huet, colilarga, churrín de la Mocha), donde se concentra la mayoría de los parques nacionales y bosques no perturbados (Armesto *et al.*, 1998).

Los bosques de la CC son reconocidos por su riqueza biológica, pero están siendo transformados rápidamente en praderas o plantaciones forestales. Es necesario conservar los bosques que aún existen, porque constituyen los últimos remanentes que nos vinculan con la historia pasada de los bosques chilenos.

Agradecimientos

El autor fue apoyado por Cátedra presidencial en Ciencias Dr. Juan J. Armesto, Núcleo Científico Milenio P99 103 F ICM y grant FONDAP-FONDECYT 1501-0001 al Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad. El trabajo de campo fue financiado por WW FC11 y NSF.

El autor agradece la asistencia y compañía de Carolina Apablaza, Milton Jiménez, Teodosio Garrido, Yeri Miranda, Viviana Olmos y Matías Huenupán, así como también a los dueños de los predios visitados, particularmente a la comunidad Trafunco Los Bados, y a doña Blanca Casas.

27. Aves del bosque de Chiloé: diversidad, amenazas y estrategias de conservación

Forest birds of Chiloé: diversity, threats and conservation strategies

MARY F. WILLSON, KATHRYN E. SIEVING Y TONI L. DE SANTO

Abstract

The avifauna of Chilean temperate rainforest has a high proportion (>65%) of endemic species, most of them having small geographic ranges. These birds are threatened by rapid deforestation, which fragments their habitat and isolates segments of their populations. Many of these species have biological traits that increase their vulnerability to human disturbance, including small clutch sizes, short wings, low mobility, and reluctance to cross open habitats (some terrestrial understory species), long-distance migration (a few other species), mutualistic relationships (pollination, seed dispersal) with native plants that are disappearing with the forest (several passerines), and susceptibility to hunting (a few larger species). Species differ in their responses to fragmentation, because of differences in specific habitat requirements (patch size and quality), need for habitat connectivity to facilitate dispersal, and vulnerability to predation. As forest cover declines, the agricultural matrix expands, bringing with it additional predators and brood parasites, many of which are directly subsidized by agriculture (not only by providing habitat but also food resources).

These rainforests and their avifauna face immediate threats from road-building and increased destruction of native forest. We outline a conservation plan for northern Chiloé that would be effective in maintaining forest bird populations in the agricultural matrix, and inexpensive to implement because it builds on current land-use practices. Agriculture and wildlife conservation can be compatible in this landscape, but regional planning is necessary to make it possible.

Introducción

Cuando Charles Darwin visitó la isla Grande de Chiloé en 1834 y 1835, recalcó la "negligencia" de la gente, notando la alta cobertura de bosque y la escasez de terrenos abiertos para la agricultura (Darwin, 1860). Hacia 1950, sin embargo, el desmonte por una población humana creciente produjo extensas tierras agrícolas, y para el año 2000 tanto la industria forestal como la intensificación de la agricultura, redujeron significativamente la cubierta forestal. Aunque el fantasma de Darwin aprobaría este cambio del paisaje, la pérdida acelerada de hábitat y la fragmentación del bosque remanente amenazan la existencia de la fauna nativa de la región (Armesto *et al.*, 1998; Sala *et al.*, 2000), así como

la pérdida de interacciones biológicas clave para la regeneración del bosque (Aizen y Ezcurra, 1998; Willson *et al.*, 1996c).

El bosque de la isla de Chiloé es un bosque templado lluvioso, bioma que existe sólo en porciones muy limitadas del globo. En Sudamérica, este bosque se restringe al sur de Chile y al sector argentino adyacente a los Andes, desde donde se desliza sobre la cresta de los Andes por una distancia pequeña (rango latitudinal aproximado 35-55°S, Armesto *et al.*, 1998). La diversidad de plantas es alta en el límite norte del bosque lluvioso chileno, pero decrece fuertemente hacia el sur (Armesto *et al.*, 1996c; Veblen *et al.*, 1996b). De manera similar, la diversidad de aves es máxima en la porción norte del bosque lluvioso, bajando drásticamente en el sur (*e.g.*, Venegas 1981; 1991). Numerosas especies endémicas contribuyen a la mayor diversidad de aves en la parte más nortina del bosque (Dorst, 1976; Vuilleumier 1985), muchas de las cuales tienen rangos geográficos muy pequeños (Fjeldså y Krabbe, 1990). Tanto el endemismo como el reducido rango geográfico incrementan el riesgo de extinción (Balmford y Long, 1994; Stattersfield *et al.*, 1998). Muchos aspectos del comportamiento e historia de vida de las aves del bosque lluvioso incrementan su vulnerabilidad a la pérdida de hábitat y a la fragmentación y disrupción del mismo. Por ello, la avifauna del bosque lluvioso templado austral está en inminente riesgo. La probabilidad de extinción de especies nativas aumenta debido a la reducción en la disponibilidad y acceso a hábitat adecuados, degradación de hábitat bajo el dosel y la estructura del dosel. Además, al aumentar la cantidad de bordes de bosque, la depredación de nidos frecuentemente es más alta debido a la acción de depredadores exóticos.

En este capítulo presentamos una sinopsis de la diversidad de la comunidad de aves del bosque del norte de la isla de Chiloé (véase además Armesto *et al.*, en este volumen). La parte norte de la isla es fundamentalmente agrícola, con parches remanentes de bosques embebidos en esta matriz de praderas. Muchos fragmentos de bosque permanecen interconectados por corredores boscosos a lo largo de cursos de agua o barrancos costeros. Resumimos las amenazas conocidas a la diversidad de aves de bosque en esta región, a la vez que sugerimos algunas medidas para reducir el riesgo de extinción de estas especies de aves.

27.1. Diversidad de aves en el bosque chilote

Se estima que 44 especies habitan en la región del bosque templado lluvioso chileno, y cerca del 66% de ellas son endémicas (Rozzi *et al.*, 1996a). Las especies más comunes en estos bosques usualmente incluyen *Sephanoides sephaniodes* (picaflor), *Elaenia albiceps* (fío-fío), *Aphrastura spinicauda* (rayadito), y otras especies como *Troglodytes aedon* (chercán), *Turdus falcklandii* (zorzal), *Phrygilus patagonicus* (cometocino), y *Pteroptochos* spp. (huet-huet).

La avifauna de bosques comparte muchos géneros con Norteamérica: *Turdus, Tachycineta, Picoides, Colaptes, Carduelis, Troglodytes* y *Zonotrichia*, con un representante de cada uno en el bosque chileno (Willson *et al.*, 1996b). Además, los bosques lluviosos chilenos albergan miembros de familias sudamericanas endé-

micas, incluyendo cuatro especies de rinocríptidos (tapaculos) y dos furnáridos (*Aphrastura*, *Sylviorthorhynchus*). Estas dos familias presentan altos niveles de endemismo en los bosques patagónicos (Vuilleumier, 1985). El gremio de aves del bosque templado lluvioso del sur de Chile difiere sustancialmente de su análogo del bosque templado lluvioso de la costa de Alaska, en el cual hay un mayor número de especies que usan nidos cubiertos o se alimentan en vuelo, y menos especies que usan el follaje y sotobosque (Willson *et al.*, 1996b).

El número de especies y su abundancia relativa, a menudo decrece en parches de bosque pequeños (Willson *et al.*, 1994). Los parches de bosque de gran tamaño (>100 ha) en el noreste de Chiloé albergan cerca de 20 especies de aves diurnas comunes (Willson *et al.*, 1994); en cualquier punto de censo (sin límite de radio), se detectaron cerca de 14 especies. En parches pequeños (<10 ha), se observan 8-12 especies, usualmente con 8-10 especies por punto censal. Sin embargo, en estos parches las especies que prefieren los bordes de los bosques (*e.g.*, zorzal, chincol, *Zonotrichia capensis*) aumentan este valor moderadamente. Las especies más comunes en la mayoría de los fragmentos fueron el fio-fio, el rayadito, picaflor y chucao (*Scelorchilis rubecula*) (Willson *et al.*, 1994). Sobre el 70% de las especies que se registran regularmente en los fragmentos son endémicas, es decir, se reproducen en bosque templado lluvioso (Fjeldså y Krabbe, 1990; Johnson 1965; 1967; Vuilleumier, 1985), aunque unas pocas migran a otras áreas en el invierno (Fjeldså y Krabbe, 1990).

Otros estudios en bosques templados lluviosos han registrado cerca del mismo número de especies que los parches de bosque en el NE de Chiloé. En bosques menos fragmentados o perturbados del centro de Chiloé, se detectaron 20 especies de aves en puntos de muestreo de radio fijo (40 m), y 21 especies en puntos de muestreo de 110 m de radio (Jiménez, 2000a). Censos en islas deshabitadas más pequeñas, localizadas justo al sur de la isla de Chiloé, registraron 18 especies por punto en bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y 13 especies en bosque de peta (*Myrceugenia planipes*) (Rozzi *et al.*, 1996a). Los métodos en este estudio fueron levemente diferentes del anterior, incluyendo períodos de tiempo censal moderadamente mayores, que podrían probablemente incrementar el número de especies detectadas (Willson *et al.*, 1994; Jiménez, 2000a).

En un bosque de olivillo cerca de Valdivia, en la zona continental al norte de Chiloé, se registraron 18 especies durante los meses de verano, aunque con alguna variación anual (Erazo, 1984; Erazo y Sepúlveda, 1988; Díaz, en este volumen). Fragmentos de bosque cerca de Osorno albergaron 8-19 especies, dependiendo del tamaño y forma de los fragmentos (Gantz y Rau, 1999; Rau y Gantz, 2001). En bosque de *Nothofagus* del lado argentino de los Andes, Ralph (1985), reportó 14-18 especies, y Vuilleumier (1972) 17-18 especies (excluyendo rapaces) en pequeñas parcelas de la misma región. En bosque deciduo de *Nothofagus* en una matriz exótica de plantaciones de pino, cerca del borde norte del bosque lluvioso chileno, se registró un total de 27 especies (Estades y Temple, 1999), pero este número se incrementó levemente debido a la inclusión de especies de borde de bosque y otras no censadas por Willson

et al. (1994). Cody (1971) reportó sólo 10-16 especies (excluyendo rapaces y exóticas) en fragmentos de bosque, comparado con las 21 especies registradas por Cornelius *et al.* (2000) en una de las mismas áreas de estudio en Chile central. Estos estudios se incluyen aquí sólo con fines comparativos, debido a que la avifauna es muy similar a la del bosque lluvioso, e incluye muchas de las mismas especies endémicas.

Estudios recientes han estimado densidades poblacionales de aves endémicas del sotobosque a partir de censos en transectos (80 m x 400 m) realizados en bosques fragmentados y no fragmentados (Sieving y Willson, datos no publicados). Las densidades de las cinco especies del sotobosque fueron marcadamente mayores en promedio, en bosques no fragmentados del Parque Nacional Chiloé, y Parque Pumalín (en la zona continental adyacente) que en fragmentos del noreste de la isla (Tabla 1), que en los fragmentos más pequeños. Dentro de esta generalización, sin embargo, subyacen variaciones interesantes, debido a que las especies responden diferentemente a los parches de hábitat: densidades de colilarga (*Sylviorthorhynchus desmursii*) fueron mayores en bosques de zonas altas en comparación a las quebradas. Por el contrario, la densidad del chucao en las quebradas (promedio 44,6 individuos/10 ha, rango 31,1 - 65,1), del área de bosque fragmentado, fue mayor que en los fragmentos de mayor altitud, aproximándose a la del bosque no fragmentado (Tabla 1). Estas quebradas estaban generalmente menos perturbadas que parches de bosque adyacentes, debido a que presentan pendientes pronunciadas y son menos accesibles para el ganado o las actividades extractivas de madera. Además, los chucaos parecen favorecer corredores de vegetación densa que presenten arroyos para realizar sus desplazamientos (Sieving *et al.*, 2000), y los fondos de quebradas parecen satisfacer estos criterios. Las quebradas a menudo ejercen un efecto positivo sobre la riqueza de aves y su densidad total, así como sobre la densidad de especies particulares (*e.g.*, zorzal, churrín de la Mocha *Eugralla paradoxa*; Estades y Temple, 1999; S. Reid comunicación personal), tanto en bosques chilenos como en otros hábitats (*e.g.*, Warkentin *et al.*, 1995).

Tabla 1. Estimaciones de densidad poblacional de cinco aves de sotobosque endémicas en bosques fragmentados y no fragmentados de Chiloé, X Región, Chile. Análisis de Varianza (ANOVA); DE: desviación estándar.

Nombre		Densidad promedio Número individuos/10 ha (DE)		ANOVA
Científico	Común	Bosque fragmentado	Bosque continuo*	F; P
Scytalopus magellanicus	churrín	9,6 (7,8)	19,5 (9,9)	8,9; 0,006
Eugralla paradoxa	churrín de la Mocha	1,6 (3,1)	9,0 (4,9)	23,0; < 0,001
Scelorchilus rubecula	chucao	25,1 (17,1)	58,9 (27,3)	16,7; < 0,001
Pteroptochos tarnii	huet-huet del sur	6,5 (3,9)	25,7 (8,4)	67,8; < 0,001
Sylviorthorhynchus desmursii	colilarga	2,2 (3,7)	5,9 (4,0)	6,0; 0,020

* Parque Nacional Chiloé

27.2. Amenazas a la diversidad de aves de bosque

Muchas de las especies de aves del bosque chileno presentan características que las hacen vulnerables al impacto humano. Los tamaños de nidada, normalmente sólo de 2-3 huevos para la mayoría de las especies (Johnson, 1965; 1967; De Santo *et al.*, 2003; Willson *et al.*, datos sin publicar), son típicamente más pequeños que para sus congéneres norteamericanos (Willson *et al.*, 1996b). En consecuencia, el reclutamiento poblacional probablemente será lento, especialmente para especies que normalmente tienen sólo una nidada por año. Las especies dependientes de sotobosque denso (tapaculos, colilarga), presentan alas relativamente cortas y poca capacidad de vuelo, lo que restringe su movilidad en hábitats fragmentados (Díaz *et al.*, datos sin publicar; Armesto *et al.*, en este volumen). Las pocas especies que migran grandes distancias (fío-fío, golondrina chilena, *Tachycineta leucopyga*) pueden estar sujetos a amenazas adicionales y a mayores riesgos de reducción poblacional (Greenberg, 1980; Hussell *et al.*, 1989; Böhning-Gaese *et al.*, 2000). En otras regiones de América Latina se ha demostrado que los insectívoros terrestres son particularmente susceptibles a la fragmentación de bosques (Stratford y Stouffer, 1999), por lo que especies chilenas de bosque que presenten hábitos similares como tapaculos, podrían ser también vulnerables.

Varias especies (fundamentalmente el zorzal, picaflor, fío-fío) presentan relaciones mutualistas importantes con especies de plantas nativas, polinizando sus flores y/o dispersando sus semillas (Aizen y Ezcurra, 1998; Smith-Ramírez, 1993; Willson *et al.*, 1996a, c). El fío-fío podría ser uno de estos mutualistas más críticos, debido a que sirve tanto de polinizador y dispersor de semillas, siendo en la actualidad muy común en estos bosques, pero a la vez es altamente vulnerable a los riesgos de depredación de nidos (De Santo *et al.*, datos sin publicar). La reducción de la distribución y abundancia de plantas mutualistas debido a la continua deforestación puede reducir los recursos tróficos de estas especies (así como la mantención de poblaciones viables para las plantas). Análogamente, las diversas especies que dependen fuertemente de grandes árboles para alimentarse o anidar (carpintero, *Campephilus magellanicus*, rayadito, comesebo grande, *Pygarrichas albogularis*, choroy, *Enicognathus leptorhynchus*, pitío, *Colaptes pitius* y, a veces, huet-huet y chucao; Willson *et al.*, 1996a; De Santo *et al.*, 2003), presentarían mayores riesgos derivados de las actividades forestales. Una planta común del sotobosque (quila y taihuén, *Chusquea quila* y *Ch. uliginosa*) contribuye al hábitat de muchas especies (*e.g.*, colilarga, chucao, churrín de la Mocha) para anidar y como protección. La quila es menos abundante en fragmentos de bosque jóvenes que en bosques no fragmentados o fondos de quebradas, reduciendo así la disponibilidad de hábitat para las aves (Sieving y Willson, datos no publicados).

La caza probablemente disminuyó la abundancia y distribución de ciertas especies, incluyendo la torcaza (*Columba araucana*, Johnson, 1965; 1967) y huet-huet (comunicación personal de diversos agricultores locales). Además, debido a que el bosque lluvioso es esencialmente un hábitat insular (Dorst, 1976; Vuilleumier, 1985) y, por lo tanto, relativamente aislado del contacto con influencias externas, la

avifauna puede ser particularmente vulnerable a nuevos patógenos, como ocurrió hace décadas cuando las poblaciones de torcaza fueron asoladas por una enfermedad originada en aves domésticas de Newcastle (Johnson, 1965; 1967).

Además de los numerosos rasgos que pueden incrementar la vulnerabilidad de esta avifauna, existen muchas amenazas externas debido a la pérdida y fragmentación de bosques. Algunas especies son más sensibles que otras a la fragmentación (Willson *et al.*, 1994; Sieving y Willson, datos sin publicar; De Santo *et al.*, 2003), pero la base de la sensibilidad a la fragmentación difiere. Algunas especies (huet-huet, carpintero) tienen grandes ámbitos de hogar y requieren de muchas hectáreas para establecer sus territorios. Otras especies requieren árboles de gran tamaño para anidar y/o alimentarse (véase arriba), sin embargo los árboles grandes son más raros en parches de bosque pequeños y en parches de mayor tamaño que han sufrido tala selectiva. Algunas especies (fundamentalmente el fío-fío) son sometidas a mayor depredación de nidos en los bordes de los bosques (De Santo *et al.*, datos sin publicar), como ocurre en paisajes agrícolas del hemisferio norte (referencias en Willson *et al.*, 2001). La depredación sobre nidos artificiales dispuestos en bordes de bosque fue mayor que en nidos localizados en el interior del bosque (Willson *et al.*, 2001). Muchas especies del sotobosque, incluyendo todos los tapaculos y el colilarga, que normalmente no se desplazan en praderas abiertas (Sieving *et al.*, 1996; 2000), son vulnerables a los efectos del aislamiento de los fragmentos (Díaz *et al.*, McPherson *et al.*, Willson datos sin publicar). La perturbación por ganado doméstico puede determinar la desaparición del sotobosque, una fuente importante de material para el nido y cubierta de protección para nidos volantones de tapaculos (De Santo *et al.*, publicado 2002).

A medida que el bosque se abre, otras especies más asociadas con campos abiertos pueden incrementar su abundancia. Algunas de estas especies son depredadores importantes de huevos y crías, incluyendo *Milvago chimango* (tiuque) y *Curaeus curaeus* (tordo), especies que forrajean extensivamente en los bordes de bosques. Asimismo, *Molothrus bonariensis* (mirlo), ave parásita de nidos, forrajea fundamentalmente en praderas y sus poblaciones incrementan a medida que la cubierta de bosque se reduce. Esta especie parasita principalmente nidos abiertos localizados en cercos y bordes de los caminos (De Santo *et al.*, datos sin publicar), pero podría expandir sus efectos a hospederos locales a medida que sus poblaciones continúen incrementando. Poblaciones de otros depredadores nativos de aves, incluyendo el tiuque, el traro (*Polyborus plancus*), y el gato del bosque (güiña o codcod, *Oncifelis guigna*), son posiblemente subsidiados por la actividad agrícola; el tiuque consume frecuentemente la placenta de animales domésticos y animales pequeños capturados en praderas (nuestras observaciones); el traro se alimenta de las placentas de recién nacidos de ganado doméstico, así como de aves que nidifican en praderas como el queltehue o treile (*Vanellus chilensis*; nuestras observaciones), los cuales ahora son más abundantes debido a la expansión de la agricultura; mientras que la güiña ataca aves de corral, de acuerdo a campesinos locales. Los traros también depredan sobre aves nativas, tales como el carpintero, el cual se encuentra en peligro debido a su baja abundancia (nuestras observaciones),

así como las guiñas son depredadoras importantes de nidos de chucao y volantones de tapaculos (De Santo *et al.*, en prensa). Se sabe que el zorro de Darwin (*Dusicyon fulvipes*) captura tapaculos ocasionalmente (nuestras observaciones), pero es escaso en áreas de bosques altamente fragmentados (Yahnke *et al.*, 1996), por lo que no constituiria una amenaza seria. Nucos (*Asio flammeus*) y varis (*Circus cinereus*) forrajean en campos abiertos, por lo que amenazan cualquier ave terrestre de bosque que se aventure a estos espacios. Además de estos enemigos nativos, el visón (*Mustela vison*) fue introducido en Chile hace décadas, extendiéndose a diversos hábitats (Medina, 1997). Se sabe que son depredadores de nidos, por lo que imponen una nueva amenaza para aves nativas que usan corredores ribereños, tales como el chucao. Gatos y perros domésticos sin duda contribuyen a la mortalidad de aves (*e.g.*, Churcher y Lawton, 1987), pero se carece de estudios especificos de su probablemente alto impacto en los bosques chilenos.

Dos depredadores nativos son muy comunes en el bosque, el chuncho (*Glaucidium nanum*) (Foto 96, Cuadernillo 4), y el concón (*Strix rufipes*). Se sabe que ambos consumen aves pequeñas (nuestras observaciones, Martínez, en este volumen), y ambos responden a cantos grabados de chucaos (KES observación personal, J.N. Womble, comunicación personal), lo que sugiere que podrían localizar sus presas por sus llamados. Las poblaciones del concón podrian estar subsidiadas en algún grado por aves de corral que se encuentren libres (nuestras observaciones), y estas lechuzas podrian llegar a ser una amenaza para otras aves nativas, sumado a la depredación de especies beneficiadas por el incremento de la agricultura. Otras lechuzas y halcones consumen aves que se aventuran en áreas abiertas (nuestras observaciones) y probablemente capturen individuos que se están dispersando. En un paisaje rural cada vez más agrícola, las aves juveniles en etapa de dispersión pueden verse forzadas a cruzar hábitat abiertos, enfrentando riesgos de depredación mucho mayores que al interior del bosque. Así, a pesar que la depredación es un componente normal del contexto ecológico y evolutivo de las aves de bosque lluvioso, cambios antrópicos del paisaje alteran estas relaciones de maneras que probablemente van en desmedro de la mantención de la diversidad de aves.

27.3. Mitigando las amenazas

El sistema actual de Parques Nacionales y Reservas de Chile protege 13 millones de ha en la región del bosque templado del país (Armesto *et al.*, 1998). Desafortunadamente, gran parte de estas áreas protegidas se localizan en el extremo sur, lo que significa que la porción más septentrional de la zona boscosa, con el mayor número de especies y la mayor proporción de especies endémicas, presenta menor protección formal (Armesto *et al.*, 1998). Esta es también el área con la mayor densidad y actividad humana, por lo que cualquier remanente de bosque natural se encuentra extremadamente aislado, inmerso en una matriz explotada de hábitat inhóspito (Armesto *et al.*, 1998). Estos enunciados se aplican a las aves. Chiloé, con su alto nivel de endemismo y su rápida deforestación, es parte de esta región vulnerable. En la ausencia de un sistema de reservas adecuadas, la

mejor alternativa es trabajar con los propietarios locales para promover prácticas positivas para la conservación.

Dada la naturaleza de las amenazas reales y potenciales para la avifauna de Chiloé, las principales alternativas de mitigación son:

1. Alentar a los propietarios para continuar sus prácticas de mantención de fragmentos de bosque (como protección para el ganado y fuente de leña), fomentando la mantención de fragmentos de mayor tamaño. Esto podría ayudar a las especies que tienen grandes ámbitos de hogar o que requieren sotobosque denso ofrecido por la quila. Podría también servir a aquellas especies que requieren árboles de gran tamaño. Además, sería posible la retención de bosques con claros del dosel que son sitios de anidamiento para muchas especies.
2. Asimismo, motivar a los propietarios para que continúen manteniendo corredores boscosos a lo largo de quebradas y arroyos, y a su vez alentar la creación o mantención de corredores de árboles y arbustos a lo largo de cercos para mejorar la conectividad entre hábitats. A escala local, los corredores arbustivos con cobertura densa y al menos 10 m de ancho son más efectivos en distancias de desplazamiento cortas (< 200 m), que recorrerían las aves del sotobosque entre fragmentos (Sieving *et al.*, 2000).
3. Mantención de sotobosque en plantaciones de árboles exóticos. La retención de parches de bosques secundarios y matorrales incrementan la conectividad entre remanentes de bosque (Estades y Temple, 1999; Armesto *et al.*, en este volumen).
4. Minimizar la perturbación de la vegetación del sotobosque, tanto en su estructura como en su composición. Por ejemplo, fragmentos arbustivos de gran tamaño disiparían el efecto del pisoteo de ganado y del ramoneo de la quila.
5. Alentar a los agricultores para controlar sus gatos y perros domésticos, cercar sus aves de corral cuidadosamente, y remover la placenta del ganado de los campos.

Es necesario un plan regional que promueva la coordinación entre propietarios y sus prácticas de manejo para mantener el hábitat y su conectividad a una escala suficientemente grande que permita alcanzar metas de conservación regional. A medida que la matriz agrícola se expande, las poblaciones de aves nativas se distribuyen de manera más fragmentada. Las conexiones entre poblaciones son cada vez más necesarias para proveer emigrantes viables desde poblaciones fuente e inmigrantes para poblaciones en parches de hábitat. Debido a que en algunas áreas la matriz agrícola ha separado hábitats de bosque por distancias mayores que el área de propiedad de un solo agricultor, la planificación regional es esencial. Estos planes regionales deben incluir educación acerca del valor de la biodiversidad, la conservación de los recursos naturales, y ofrecer incentivos a los propietarios para que alcancen metas ambientales (Jacobson *et al.*, 2003).

Sugerimos un plan de conservación que sería efectivo en el norte de Chiloé, construido a base de las prácticas agrícolas actualmente en uso en la zona. Basamos esta sugerencia en la observación que cinco especies de aves endémicas del sotobosque (tapaculos, colilarga) comúnmente mantienen territorios a lo largo de vegetación densa, en barrancos costeros, así como en quebradas boscosas abruptas y fragmentos de bosque. Actualmente muchos fragmentos aún permanecen conectados por corredores localizados en las quebradas, y hemos observado que aves marcadas son capaces de moverse varios kilómetros entre estos fragmentos que aún permanecen conectados. Los barrancos no son utilizados por humanos, y las quebradas son rara vez utilizadas para madereo o pastoreo, por lo que conservar estos hábitats debería tener bajo costo. Sería posible crear una red de fragmentos y corredores que incluya barrancos de playa y quebradas boscosas. Este diseño permitiría el uso humano del paisaje y su ecoexistencia con la vida silvestre.

Otras formas de controlar las amenazas son más draconianas. El control de depredadores con armas de fuego o trampas para traros, güiñas, tiuques o tordos tiene un doble filo, por cuanto algunas de estas especies nativas están también en peligro. De cualquier forma, los programas de control de depredadores son muy riesgosos, puesto que pueden dañar otras especies, además de requerir una alta inversión de esfuerzo y dinero. Sin embargo, la captura de visones podría ayudar a reducir sus poblaciones, desacelerando su expansión, aunque su erradicación completa es ciertamente muy costosa y difícil (Myers *et al.*, 2000; Zaveleta *et al.*, 2001).

La agricultura, el uso forestal y otros usos de la tierra no necesariamente son incompatibles con la conservación de la vida silvestre (Aebischer *et al.*, 2000; Askins 2000; Folke *et al.*, 1996). Las especies silvestres nativas tienen valor intrínseco (ecológico) y algunas veces económico, asociado al turismo y otros escenarios potencialmente compatibles con la conservación (Folke *et al.*, 1996; Holling, 2001). Sin embargo, hasta que coaliciones funcionales de propietarios locales, científicos, en conjunto con instituciones públicas y privadas con capacidad para desarrollar planificación regional y manejo adaptativo no reconozcan estos valores, la probabilidad de avanzar en la conservación de especies nativas es baja.

Agradecimientos

Agradecemos a los propietarios de Chiloé por permitirnos trabajar en sus tierras, a numerosos y entusiastas ayudantes de terreno, a la Fundación Senda Darwin por su apoyo logístico, y a National Science Foundation, National Geographic Society, University of Florida, y Pacific Northwest Research Station del US Forest Service por su financiamiento. Esta es una contribución al programa de investigación de la Estación Biológica Senda Darwin, Chiloé.

28. El concón (*Strix rufipes*) y su hábitat en los bosques templados australes

Habitat of Strix rufipes *in temperate rainforests of southern Chile*

DAVID R. MARTÍNEZ

Abstract

Habitat reduction is severely threatening those species restricted to forest interior, such as Strix rufipes *(Concon), a nocturnal bird of prey which is strongly associated with old-growth forest habitats in south-central Chile. Generally, Concon inhabits vertically complex forests, and is less abundant in younger forests stands. Old-growth habitat is present in their territories more frequently than in randomly selected locations of the landscape. Diet of Concon includes arboreal mammals, birds and insects, all of them associated with structural conditions typical of forests older than 120 years (e.g., large woody detritus, snags).*

Continued reduction in rainforest cover decreases the chances for survival of the Concon, its habitat and preys. The relevance of S. rufipes *exceeds its membership in the community of top vertebrate predators in native forests. Its close association with old-growth forests makes it a sensible indicator of the condition and extension of forests. In addition, these birds are depositaries of a valuable cultural legacy, as protagonists of regional myths, legends and tales.*

Introducción

El bosque templado del sur de Chile se extendía aproximadamente desde los 38° S hasta el confín austral de Sudamérica. La colonización europea de esta región estuvo asociada con extensos incendios producidos para habilitar terrenos agrícolas, originando una dramática reducción de las áreas boscosas, especialmente desde fines del siglo XIX (Meserve *et al.*, 1991). Se estima que para 1952 los bosques de zonas bajas se habían reducido a sólo un 16% de su extensión original (Veblen y Ashton, 1978). Actualmente, los bosques de la Depresión Intermedia virtualmente han desaparecido y sólo persisten extensiones significativas en el interior de Parques Nacionales ubicados sobre 600 m en la cordillera de los Andes y en pequeñas áreas poco asequibles de la Cordillera de la Costa (CC) (Armesto *et al.*, 1998).

Los efectos de la pérdida de hábitat para la diversidad biológica son claros: el hábitat en proceso de destrucción podría constituir el único lugar adecuado para especies con requerimientos restringidos de hábitat (Estades *et al.*; Armesto *et al.*; en este volumen). En general, la destrucción acelerada de los ecosistemas boscosos

ha repercutido más fuertemente sobre un grupo particularmente importante de especies, asociadas a bosques de antiguo crecimiento, como son los depredadores.

En los últimos 25 años, la pérdida o degradación del hábitat, el uso indiscriminado de pesticidas y la contaminación industrial, entre otras amenazas, han provocado efectos desastrosos en las poblaciones de aves rapaces alrededor del mundo. En el sur de Chile, la fragmentación y pérdida de la cubierta boscosa ejercerían fuertes presiones sobre especies restringidas al interior del bosque, entre ellas el concón (*Strix rufipes*, Foto 93, Cuadernillo 4), un rapaz nocturno cuya existencia está estrechamente asociada a la presencia de bosques de antiguo crecimiento (bosques de más de 200 años, con grandes árboles emergentes sobre el dosel y formación de claros por caida de árboles).

El concón, coó o búho de bosque es una de las rapaces nocturnas menos conocida de Chile, que habita en ambientes boscosos tanto continentales como insulares. El escaso conocimiento de esta especie o bien era anecdótico (Housse, 1945; Johnson, 1967; ver Recuadro) o consistía en breves referencias acerca de su taxonomía y distribución (*e.g.*, Humphrey *et al.*, 1970; Vuilleumier, 1985; Jaksic y Feinsinger, 1991). También existían descripciones morfológicas, usualmente no coincidentes, publicadas en guías ornitológicas (*e.g.*, Meyer de Schauensee, 1970; Araya y Millie, 1995; Clark, 1986; Venegas, 1986; Narozky e Izurieta, 1989), más algunas consideraciones generales acerca de su estatus de conservación (Jaksic y Jiménez, 1986). Sólo recientemente se ha obtenido información cuantitativa acerca de la ecología trófica de la especie, su comportamiento, densidad relativa y características estructurales de su hábitat (Martínez, 1993a; 1995; Martínez y Jaksic, 1996; Martínez y Jaksic, 1997). El presente trabajo presenta una síntesis de esta información.

28.1. Sistemática, morfología y distribución

El concón es una de las 13 especies pertenecientes al género Strix (Perrins, 1991), con distribución en ambos hemisferios. Sobre la base de diferencias en la coloración del plumaje, tamaño corporal y distribución geográfica, en Chile se reconocen dos subespecies: 1) concón o búho de bosque (*Strix rufipes rufipes*) y 2) concón de Chiloé o coó (*S. rufipes sanborni*).

De tamaño intermedio entre la lechuza blanca (*Tyto alba*) y el nuco (*Asio flammeus*), los adultos de *S. rufipes* exhiben dimorfismo sexual inverso, siendo las hembras de mayor tamaño que los machos. La masa de la subespecie continental es de 620 g (Morgado *et al.*, 1987), con una longitud total de 380 mm (Johnson y Goodall, 1965) y una envergadura alar de 900 mm (Morgado *et al.*, 1987). En comparación con la subespecie continental, el tamaño del coó es menor en todas sus dimensiones (Johnson y Goodall, 1965) y, dado que su plumaje es más oscuro, casi no se perciben las barras que el concón posee en sus partes superiores.

En Chile, la especie, incluyendo sus dos subespecies, se distribuye entre Los Vilos y Tierra del Fuego (Johnson y Goodall, 1965; Humphrey *et al.*, 1970), aunque parece ser más abundante entre los 37° y los 55° S, es decir en

el ámbito de los bosques templados (Jaksic y Jiménez, 1986; DR Martínez, datos no publicados). En la vertiente oriental de la cordillera de los Andes, la especie se distribuye desde el Chaco, en Paraguay (Meyer de Schauensee, 1982), hasta Argentina entre La Pampa y Neuquén hacia el extremo sur. También está presente en las islas Falkland (Johnson y Goodall, 1965).

Strix rufipes (Foto 95, Cuadernillo 4) presenta un intrincado patrón de coloración general café oscuro, que lo torna críptico durante el día cuando se posa entre el follaje en lo alto de grandes árboles del bosque. Posee una cabeza redonda de coloración parda, con discos faciales café, grandes y redondos, los que poseen estrechos círculos concéntricos no muy definidos de pigmentación parda. El iris es de color café oscuro, pero a distancias superiores a un metro se visualizan de color negro. Los grandes ojos están rodeados por discos oculares blanquecinos, cuya tonalidad se torna más clara hacia el pico. Éste, de color amarillo pálido al igual que la cera, es sobrepasado por un plumaje loral piloso (especie de "bigotes") que casi oculta ambas estructuras. La garganta es blanquecina con un collar acanelado. El pecho posee barras irregulares, que alternadamente son de color café claro, pardas y blanco amarillentas. Las partes superiores (tórax y dorso) son de color negro parduzco con barras transversales blanco amarillentas. Las inferiores son iguales, pero de tonos más claros, sobre todo en el abdomen. Esto se debe al progresivo ensanchamiento de las barras claras, las que a nivel del abdomen son de color blanco sucio. El dorso es pardo con barras irregulares color canela. Las alas son redondeadas, y sus plumas rémiges, al igual que las rectrices que constituyen la cola del ave, son pardas con barras color canela, transversales y alternadas respecto al eje de la pluma. Las plumas coberteras son de color café con algunas pequeñas manchas blancas rodeadas por un halo pardo. Los calzones son de color ocre rojizo, al igual que las patas, las que se presentan densamente emplumadas hasta las dos primeras falanges. Estas terminan en cuatro garras cuyas bases son gris claro cada una, tonalidad que se intensifica gradualmente hacia los extremos. Las dos garras delanteras son más pigmentadas que las traseras. Como la mayoría de los Strigidae, familia de los búhos, los concones juveniles presentan tres plumajes básicos durante su primer año de vida. El plumón natal blanco es reemplazado por un mesoptilo donde comienzan a notarse barras transversales alternas de pigmentación. La muda del mesoptilo por el primer plumaje de invierno (que no se diferencia del que exhiben ejemplares adultos) se completa a fines de otoño, mudando en el proceso todas las plumas, salvo las de las alas y de la cola (rémiges y rectrices, respectivamente).

28.2. Actividad y canto

La actividad de los concones es principalmente nocturna, comenzando a vocalizar espontáneamente 40 minutos después de la puesta de sol, concluyendo casi siempre unos 20 minutos antes del amanecer. Durante el día no vocalizan, aun cuando se imiten sus vocalizaciones ante ejemplares posados. El repertorio vocal incluye ululatos similares a cloqueos, silbidos que concluyen en una especie de trino o chirrido grave, cantos similares a ladridos, gritos parecidos a maullidos, más chasquidos producidos con el pico cuando son manipulados. Las vocalizaciones de las hembras son más agudas que las de los machos, y dada la diferencia en talla, permite la identificación de ambos sexos cuando es posible observar parejas

posadas. Todas las vocalizaciones son emitidas por ambos sexos, salvo la denominada grito de contacto (véase más abajo), que es emitida sólo por hembras.

1) Llamada de localización: corresponde al canto más probable de escuchar. Esta llamada tendría como función primordial denotar la presencia de la rapaz dentro de su territorio y, en conjunto con el grito de contacto, mantener el vínculo entre la pareja (estas aves son monógamas). Usualmente consiste en una serie de 10 notas: coó--coó--coó--coó--coó--coó--coó--coó--coó--coó.

   Este patrón básico presenta múltiples variaciones, siendo las más comunes:

   a) có--có--có--có--c--có--có--có

   b) có--coó--coó--coó--có

   c) ¡có-có-có-có-có-có-có-có!

2) Grito de contacto: llamada producida exclusivamente por hembras y desde una percha fija, constituida por una sola nota emitida cada 30 segundos: míiiiiiiioooo ... míiiiiiiioooo ... míiiiiiiioooo ... Comparativamente, es similar en potencia y tono al chiiiiiiiiuuuuu que emite *Milvago chimango* (tiuque). El grito de contacto sólo se escucha entre fines de invierno hasta mediados de primavera. Por parte del macho, la respuesta usual es la indicada en 1).

3) Llamada de desafío o de localización agitada: esta vocalización es emitida por ambos sexos cuando repelen intrusos de su territorio (*e.g.*, otros concones; sujetos imitadores de sus vocalizaciones). Es similar a la llamada de localización, pero más potente, incorporando cuatro a seis notas abiertas similares a carcajadas: coó--coó--coó--coó--juaá--juaá--juaá--juaá--juaá--coó--coó--có-có-có

En ocasiones, este patrón concluye en un tono áspero: wraaaak, más algunos trinos. Probablemente esta modalidad de vocalización correspondería al "grito lúgubre que concluye en una especie de balido ronco", descrita por Housse (1945).

28.3. Hábitat, abundancia poblacional y alimentación

Los concones anidan, se posan y alimentan en una amplia variedad y condiciones de hábitat boscosos a través de su área de distribución. Así, en Chile central utilizan bosques y matorrales esclerófilos (*e.g.*, Parque Nacional (PN) La Campana, Reserva Nacional Río Clarillo), matorral esclerófilo y bosque de araucaria (PN Nahuelbuta), mientras que en el sur de Chile habitan bosques costeros, remanentes de la Depresión Intermedia y preandinos tanto perennes como deciduos (*e.g.*, bosque de olivillo costero de la CC de Valdivia y Osorno, bosques siempreverdes de los PN Puyehue y Vicente Pérez Rosales, bosques de lenga de Antillanca y corredores ribereños de los ríos Rahue y Negro).

Sin embargo, la mayoría de las áreas boscosas habitadas por concones en el sur de Chile poseen un componente de bosque de antiguo crecimiento

(Martínez y Jaksic, 1996). En general, la especie utiliza bosques con mayor complejidad estructural vertical que bosques en regeneración y, en particular, la proporción de bosque de antiguo crecimiento que rodea los núcleos de actividad de concones (*e.g.*, nidos) es significativamente mayor que la presente en sectores adyacentes seleccionados al azar.

De igual modo, las perchas de descanso o acecho están ubicadas en áreas con vegetación relativamente densa desde una perspectiva vertical, caracterizadas por la existencia de un dosel multiestratificado con altos valores de cobertura, compuesto por árboles de diámetros de tronco >25 cm. Durante el verano austral, estos sitios son usualmente frescos y sombríos y están ubicados en las cercanías de cursos de agua o en el tercio inferior de las quebradas. De las categorías de hábitat principales, las áreas de alimentación parecen ser las más variables. Sin embargo, el hábitat de forrajeo de concones se caracteriza por una alta cobertura del dosel y posee una estructura compleja.

Un modelo general de la estructura del hábitat utilizado por concones y coós, con independencia del estado sucesional y de la composición de especies arbóreas, incluye los siguientes elementos: bosques multiestratificados, edad promedio del rodal superior a 100 años, cobertura del dosel superior a 70%, árboles dominantes con diámetros superiores a 28 cm, más de cinco fustes muertos/ha que estén "acañonados" por pudrición central y que posean al menos 20 cm de diámetro, más signos de decadencia, tales como abundancia de detritos leñosos en el suelo y árboles emergentes con ramas rotas y/o pudrición central (Martínez y Jaksic, 1996).

El único antecedente de abundancia relativa de concones ha sido reportado por Jaksic y Jiménez (1986). En Chile central, su estatus de abundancia correspondería a "raro" (*i.e.*, se detectan <5 individuos anualmente), mientras que en el sur de Chile (Concepción al Cabo de Hornos) su estatus sería "común" (*i.e.*, 1-5 individuos pueden ser detectados diariamente). Estos autores consideran que su estatus poblacional está en declinación, siendo la causa más probable la disminución del hábitat.

En el sur de Chile, los concones o búhos de bosque no habitan rodales con edades inferiores a 100 años (*i.e.*, no están presentes en renovales). Su abundancia promedio oscila entre 0,13 a 0,25 parejas/km lineal de bosque prospectado; valores máximos para bosques secundarios y de antiguo crecimiento, respectivamente. La edad promedio de los árboles dominantes en rodales de crecimiento secundario fue 129 años, mientras que en bosques de antiguo crecimiento fue 230 años (Martínez y Jaksic, 1996).

La estimación de sus ámbitos de hogar oscila entre 180 a 1.206 ha (mediana = 560 ha, N=3). Aparentemente, esta amplia variación dependería de si la superficie del bosque es continua o fragmentada, condición que determinaría la disponibilidad y abundancia de presas. En bosques fragmentados los ámbitos de hogar serían mayores.

En general, el comportamiento territorial mediante desafíos vocales es notorio durante primavera y verano, alcanzando su máximo a mediados de otoño. En pleno invierno, cuando los búhos no se posan juntos, no se detectan desafíos

territoriales. Durante el período reproductivo (primavera a fines de otoño), las áreas cercanas al nido son defendidas consistentemente, pero en la medida que la distancia respecto del nido se incrementa, aumentaría la dificultad para la pareja residente de detectar intrusos y, así, la defensa se torna crecientemente inconsistente. Por ello, la defensa del núcleo de actividad no parece adecuarse al concepto clásico de territorio defendido con límites relativamente discretos, sino que parecieran existir amplias áreas de sobreposición, las que son reclamadas ocasionalmente por las parejas que habitan el área.

La dieta de concones incorpora varios taxa estrechamente asociados con ambientes boscosos, aunque capturan cualquier presa disponible dentro de las restricciones impuestas por sus hábitos de caza (predador al acecho), tamaño y comportamiento de la presa. Las más frecuentes son micromamíferos trepadores, arborícolas y aéreos, como el ratón de los espinos o colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), rata arborícola (*Irenomys tarsalis*), monito del monte (*Dromiciops gliroides*) y murciélagos (Martínez, 1993a). En contraste, los micromamíferos de hábitos cursoriales (terrícolas) casi no son depredados, aunque estos poseen abundancias similares o mayores a las especies trepadoras y arborícolas en ambientes boscosos (Martínez y Jaksic, 1997). Los concones consumen también aves, tales como yike-yikes (*Aphrastura spinicauda, Furnariidae*) y carpinteritos (*Picoides lignarius, Picidae*), más anfibios como el sapo arborícola (*Hylorina sylvatica*). Además, durante el período estival consumen insectos, particularmente Scarabaeidae (*Brachysternus* spp., *Modialis* spp., pololos café y verdes, respectivamente), Blattidae (cucarachas de bosque) y Lucanidae (*Chiasognathus* spp., ciervos volantes), entre otros (Martínez, 1993a).

La biología de la mayoría de las presas de concones está estrechamente asociada con ambientes boscosos, en particular los taxa arborícolas. Los insectos corresponden a organismos asociados con presencia de troncos en diferentes estados de descomposición, árboles dañados por pudrición central o por larvas. Estas condiciones sólo se presentan en ambientes boscosos con edades superiores a 120 años y cuya distribución altitudinal no supere los 1.000 m, al menos en el sur de Chile (Martínez y Jaksic, 1996). Por lo anterior, el análisis de los requerimientos tróficos, de hábitat y nidificación de concones confirma la importancia que tienen los bosques de antiguo crecimiento, denominados por algunos "sobremaduros", que desde un punto de vista silvícola son subvalorados.

En síntesis, aunque en rapaces la fragmentación y remoción de la cubierta boscosa genera un rango de impactos que van desde proveerlos de nuevos recursos (Martínez *et al.*, 1998), con consiguientes aumentos poblacionales, la acelerada pérdida de los bosques templados probablemente está reduciendo las probabilidades de sobrevivencia del concón, su hábitat y sus presas (Martínez y Jaksic, 1997). Inclusive en el mejor escenario posible, donde se produjera un incremento de presas adecuadas después de la remoción o degradación del bosque, su tenacidad territorial, estereotipada estrategia de caza, la pérdida de estructuras que sirven de "perchas" (o paraderos) y sitios de nidificación, más el incremento de competidores potenciales (otras especies de lechuzas y búhos de ambientes abiertos), constituirían factores que podrían provocar a corto plazo la extinción local de *S. rufipes*.

Desde una perspectiva cultural, las características biológicas y de comportamiento de los concones constituyen elementos importantes de la mitología vernácula del sur de Chile *per se*. Desde tiempos inmemoriales el temor a la muerte siempre ha sido el principal generador de mitos, y los estrigidos (lechuzas y búhos) fueron las aves de la muerte en el antiguo Egipto, India, China, Japón y gran parte de América. Varias características de la biología de este grupo han contribuido para dar forma a su indeseable reputación: hábitos crepusculares/nocturnos, potentes y variadas vocalizaciones y la mirada fija, casi humana, de sus desmesurados ojos de posición frontal. De los griegos, que representaron a Atenea, la diosa de la sabiduría, con una lechuza, nació la relación entre estas aves y la sagacidad, sustentada probablemente en su fama de ser "que todo lo ve" (Fernández, 2002).

Actualmente, para algunas etnias mapuches y tehuelches, las aves, y en general los animales voladores, representan la encarnación de espíritus de antepasados muertos recientemente, que anuncian buenos y malos augurios. Sin embargo, existen aves con una asociación simbólica más particular, como por ejemplo el concón, chucho, chuncho o kil-kil (*Glaucidium nanum*), nuco o nuku (*Asio flammeus*) y chiwüd o lechuza de los campanarios (*Tyto alba*), serían todas anunciadoras de mal agüero (Villagrán *et al.*, 1999).

En particular, Housse (1945) menciona que los montañeses de la región de Curicó y Angol temen al concón porque "un genio pernicioso anima al pájaro; es el pimuichén, a quien inculpan de chupar la sangre de las ovejas (este es en realidad un vampiro de pequeño tamaño, *Desmodus rotundus*)". Además los carboneros y demás cordilleranos del área le manifestaron que los concones suelen posarse en el techo de las chozas, especialmente en las noches de luna, para anunciar con su grito alguna desgracia. Sin embargo Housse aclara que la superstición deriva del hecho que los concones se aproximan a "las moradas del hombre porque los campos cultivados vecinos abundan en roedores que ellos acechan y comen".

En el sur de Chile (Chiloé insular), para el cumplimiento de determinadas funciones, los brujos disponen de diversas criaturas, especialmente aves. El coó (*Strix rufipes sanborni*) es una de estas criaturas, cuya asociación con la brujería y mal agüero es en extremo explícita. Según Cárdenas (1997), el coó correspondería a la encarnación de un brujo o mensajero de los mismos. En sus correrías nocturnas el coó sería acompañado por otro pájaro denominado tog-tog, en particular cuando tienen como misión dar muerte a alguien. Juntos se divierten emitiendo diferentes vocalizaciones, entre las que se reconocen el canto *tog-tog-tog*, en conjunto con *yi yi yi y cay cay cay*, que corresponderían a gritos y carcajadas, respectivamente. Sin embargo, aunque los personajes mitológicos chilotes son extraordinarios o poderosos para los isleños, no son sobrenaturales y se les puede enfrentar apropiadamente. Por ello, cuando el coó y el tog-tog llegan en las noches a graznar a la arboleda familiar, se les persigue con insultos y tizones con fuego, toda vez que nada bueno traen con sus guturales cantos nocturnos.

Dado que existe dimorfismo sexual inverso (el macho es un 20% más pequeño que la hembra), que las vocalizaciones de la hembra poseen una tonalidad más aguda, en conjunto con el potente y amplio repertorio vocal de la especie, un observador no entrenado podría concluir que se trata de dos especies diferentes (coó y tog-tog). Sin embargo, el dueto siniestro sólo correspondería a una pareja

de coós o concones que recorre su ámbito de hogar reafirmando su dominio territorial ante otras parejas o intrusos mediante vocalizaciones. Si bien durante invierno son casi silentes, a partir de primavera el número de disputas territoriales nocturnas entre parejas vecinas se incrementa gradualmente, alcanzando su máximo durante otoño. La duración de estos eventos es variable, entre 15 a 45 minutos, periodo durante el cual los ejemplares involucrados emiten fuertes y diferentes vocalizaciones y, en ocasiones, se persiguen unos a otros entre el follaje (Martínez, 1995). Estas confrontaciones sólo culminan después que una de las parejas se aleja del territorio en disputa. Aunque estos desafíos pudieren en apariencia percibirse como violentos, no se ha detectado que los interactuantes se agredan físicamente, probablemente porque usualmente los combates entre estas rapaces son más bien de carácter ritual.

Otra variante chilota de las tenebrosas conductas atribuidas al coó es descrita por Quintana (1987): "En obscuras y tempestuosas noches el coó avanza en vuelos verticales u oblicuos, hasta la solitaria casa de campo o de algún pequeño villorrio; se acerca a la ventana, débilmente iluminada por la tenue luz de una vela, o de un titilante mechero; agita sus alas y golpea con ellas los vidrios; por instantes se detiene, atrayendo la atención del enfermo que yace postrado en su humilde lecho, y la de sus familiares, que aterrados clavan la vista en la ventana, pues saben que esa siniestra figura anuncia a través de sus ojos movedizos y chispeantes el dictamen de la brujería, es decir el fatal y próximo desenlace de la convalecencia del enfermo". Este no es un comportamiento extraño en concones. En zonas rurales, es usual instalar fuentes de luz en las cercanías de las ventanas para iluminar el exterior. En ocasiones, la luminosidad atrae innumerables insectos nocturnos, especialmente polillas (*Noctuidae*) y escarabajos, que a su vez atraen predadores como murciélagos y, eventualmente, concones. Dado que murciélagos e insectos son consumidos por concones, especialmente durante primavera y verano (Martínez 1993), esta inusual conducta de aproximación e incluso contacto con ventanales sólo corresponde a un evento de alimentación oportunista.

Sin embargo, la siniestra fama del concón trasciende fronteras. Según Fernández (2002), para la etnia tehuelche de la República Argentina el pájaro más temido es el chonchón, al que se considera rey cruel de los seres alados, porque los convoca para elegir el mejor, destruirlo y comerlo. Los más "informados" entre los tehuelches afirman que se trata de un brujo o bruja que ha separado la cabeza del cuerpo y ha hecho crecer desmesuradamente sus orejas como las alas para volar a las "salamancas" (cuevas de los brujos) y participar de las orgías y maleficios. La creencia popular cuenta que si este pájaro nocturno o cabeza voladora ríe: habrá muerte cercana, y si canta: se producirá un casamiento. Además solían ir hacia la ruca de algún enfermo para sobrevolarla, y si éste se quedaba solo, entraban por cualquier rendija para chuparle la sangre y matarlo. Durante la ausencia de la cabeza el cuerpo del brujo debía quedarse de espaldas, o de otro modo no podría reunírsele a la vuelta. Tal contingencia podía ser aprovechada por los enemigos del brujo para vengarse. Sin embargo, es tanto el temor que suscita el chonchón que siempre se intenta ahuyentarlo con rezos, las extrañas doce palabras redobladas, o conjuros de todo tipo.

29. Aves de los humedales costeros de la zona de Concepción y alrededores

Birds of coastal wetlands of Concepción and adjacent areas

ANGÉLICA GONZÁLEZ Y PEDRO VICTORIANO

Abstract

We characterize the species composition, richness, diversity and abundance of aquatic bird communities of 11 wetlands of Concepción-Talcahuano-San Pedro de la Paz, based on monthly samplings conducted between the winter 2001 and autumn 2002. We also described and related the relationships between habitat structure of eight of these wetlands waterbird assemblages. We recorded 62 aquatic bird species belonging to 18 families. Wetlands with high species richness were Roquant-Andalién (51 species), lagoon Huachipato (30), and lagoon Price (26), whereas lagoon Redonda and Lo Méndez presented only nine species each, and lagoon Lo Custodio only two. These systems vary in sizes, shapes and vegetation. In this respect, richness and abundances (both at the species and guild level) reached higher values in wetlands with longer shorelines and structurally more heterogeneous.

Introducción

La diversidad bioclimática de Chile genera una gran variedad de ambientes acuáticos. Los lagos y lagunas de la zona central se caracterizan por ser altamente productivas, de escasa profundidad, con vegetación ribereña alta casi en todo su perímetro y abundante vegetación sumergida (Riveros *et al.*, 1981). Esta vegetación sirve de alimento básico y sustrato de nidificación para varias familias de aves acuáticas, como por ejemplo Anatidae, Rallidae y Podicipedidae (Riveros *et al.*, 1981). En la actualidad, muchos humedales están siendo drenados y reemplazados por zonas agrícolas y urbanas, sin que exista conocimiento suficiente para evaluar adecuadamente su impacto sobre los hábitats y la biodiversidad. Específicamente, la región del Biobío (VIII Región) presenta alrededor de 17 humedales de gran tamaño y otros 30 de menor superficie. Dentro de esta zona, las intercomunas Concepción-Talcahuano-San Pedro presentan más de una decena de humedales insertos en el radio urbano. Por ejemplo, los cuerpos lénticos (lagos, lagunas, pantanos, embalses) naturales laguna Redonda, laguna Grande y Chica de San Pedro, lagunas Lo Galindo (Foto 97, Cuadernillo 4), Lo Méndez, Lo Custodio, Lo Pineda, Las Tres Pascualas, Verde, La Posada y Price, embalses como laguna Huachipato, y humedales costeros como los de Roquant-Andalién (Fig. 1). El objetivo de este trabajo es caracterizar la avifauna de estos sistemas acuáticos de importancia regional.

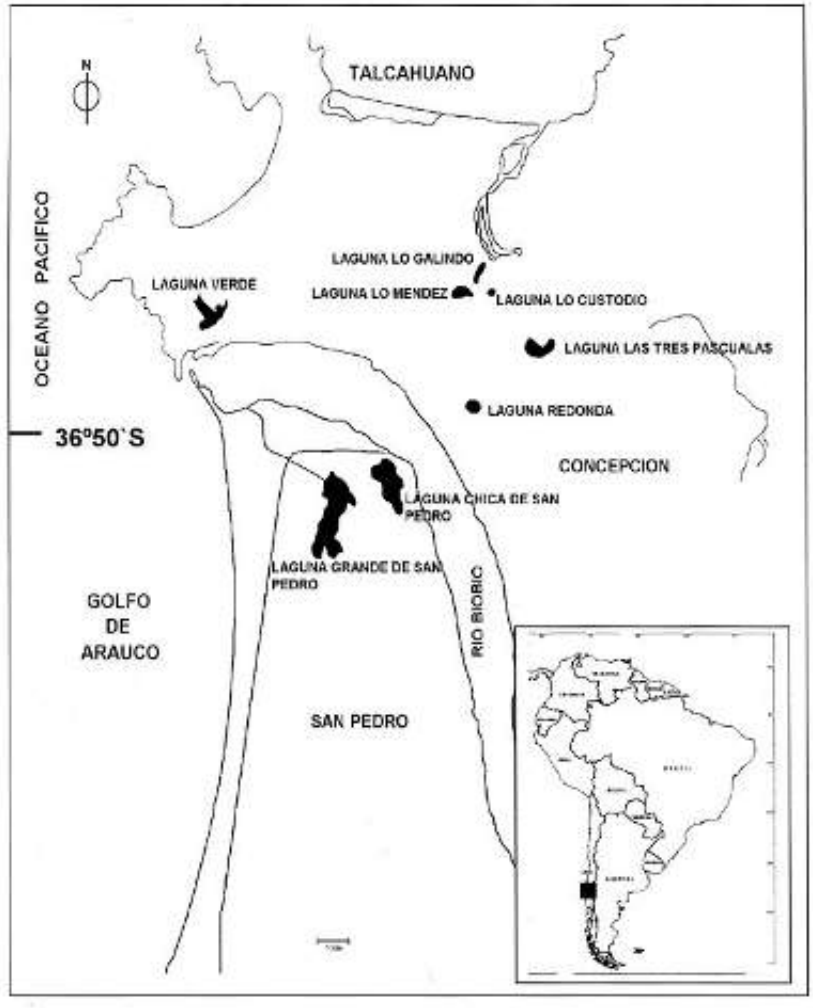


Figura 1. Área de estudio mostrando ocho de los humedales de las intercomunas de Concepción-Talcahuano-San Pedro, VIII Región, Chile.

29.1. Caracterización de los humedales costeros en el radio urbano de las intercomunas Concepción-Talcahuano-San Pedro

Las intercomunas Concepción-Talcahuano-San Pedro son únicas en Chile por su riqueza de lagos y lagunas enclavadas dentro de su espacio urbano. Se distinguen dos sistemas de lagunas, uno al sur del río Biobío, conformado por las lagunas Chica y Grande de San Pedro, y otro al norte del Biobío, integrado por las lagunas Price, Redonda, Las Tres Pascualas, Lo Méndez, Lo Galindo, Lo Custodio y Pineda (Parra *et al.*, 1989). Laguna Verde se encuentra inserta en el Parque Botánico de la Universidad de Concepción, en el sector de la desembocadura del río Biobío. Este sistema es el que se ubica más distante del núcleo urbano.

Todos estos lagos tienen un origen fluvial (Ilabaca, 1980; Garayar, 1991). Los lagos ubicados al norte del río se originaron a partir de la depresión del antiguo cauce del Biobío, mientras que las lagunas Grande y Chica de San Pedro se originaron por el represamiento de dos subcuencas debido al depósito de arenas del mismo río (Parra *et al.*, 1989). Ambos sistemas presentan una mezcla de vegetación acuática emergente y espacios de agua abiertos. El tamaño de las lagunas oscila entre los 3 km^2 y 2.018 km^2.

El origen geomorfológico de la marisma Roquant, ubicada en el sector norte de la ciudad de Concepción, se vincula a los episodios finales de la actual configuración del delta del río Biobío. El retroceso del mar y la alta sedimentación formó la llanura de Concepción. Las crecidas posteriores de los ríos Biobío y Andalién dieron origen a terrazas de inundación, con lechos y canales de rebalses que, unidos a la poca pendiente del área, mar somero y frentes de ola dominantes, facilitaron la sedimentación configurando marismas litorales (Ilabaca, 1980).

Estos sistemas, de gran potencialidad recreativa en el pasado, contribuyeron activamente al esparcimiento e identidad de los habitantes de la ciudad, pero en la actualidad, debido a un creciente deterioro por acción antrópica, no cumplen con esta función. Además, sus valores ecológicos no son apreciados, siendo su problema principal la eutroficación (Parra *et al.*, 1989). Entre los ecosistemas más deteriorados se encuentran las lagunas Las Tres Pascualas, Lo Custodio, Lo Galindo y marisma de Roquant.

A partir de fotografías aéreas (escala 1:5.000) georreferenciadas y muestreos en terreno se analizó la estructura del hábitat de algunos de estos cuerpos de agua (Tabla 1). Se cuantificaron nueve variables del hábitat para cada sistema: área del lago, área del espejo de agua, cobertura vegetacional, heterogeneidad vegetacional (porcentaje de cobertura de cada tipo de vegetación acuática: emergentes, natantes y sumergidas), área del lago con profundidades <1 m , razón entre cobertura vegetal y área del espejo de agua, longitud de línea de costa, desarrollo de línea de costa y fluctuación del nivel de agua. Se estimó el grado de heterogeneidad de la vegetación acuática de cada lago mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener, usando el porcentaje de cobertura de cada tipo vegetacional. Se calculó también el índice de desarrollo de línea de costa para cada uno de los lagos (estimador de heterogeneidad estructural). Este indicador es proporcional a la razón entre el perímetro y el área libre de vegetación (Margalef, 1983). A partir de morfometrías existentes (Parra *et al.*, 1989; Cisternas *et al.*, 2000; Urrutia *et al.*, 2000), se estimó la superficie de cada lago con profundidades menores a un metro. Los niveles de fluctuación de las aguas entre invierno y verano se registraron mediante limnímetros colocados en un punto fijo en cada lago. Las características morfométricas y vegetacionales de los sistemas lacustres se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Características morfométricas y vegetacionales de 8 lagos del sistema de las intercomunas Concepción-Talcahuano-San Pedro. (i): invierno, (v): verano.

Variable	Laguna							
	Redonda	Las Tres Pascualas	Lo Méndez	Lo Galindo	Lo Custodio	Grande San Pedro	Chica San Pedro	Verde
Latitud (S)	36°48'	36°48'	36°47'	36°47'	36°48'	36°51'	36°51'	36°47'
Longitud (W)	73°04'	73°02'	73°03'	73°02'	73°02'	73°06'	73°05'	73°02'
Altura (msnm.)	11	13	14	14	12	4	5	10
Largo máximo (m)	208	431	351	494	80	2.500	1.900	340
Ancho máximo (m)	207	277	192	120	62	1.375	870	325
Longitud de línea de costa (m)	642,7	1.681	944,4	1.160	256,3	11.974	4.963,7	1.295 (v) 2.427 (i)
Área del lago (m^2)	29.275	77.642	44.880	40.313	3.420	2.018.344	519.231	126.806
Área del espejo de agua (m^2)	28.488	65.620	38.105	38.398	3.278	1.923.603	513.273	27.036 (v) 44.121 (i)
Desarrollo de línea de costa	1,07	1,85	1,36	1,67	1,26	2,43	1,95	2,22 (v) 6,01 (i)
Cobertura vegetacional (%)	2,70	17	15,3	5,77	2,4.2	7,89	1,88	67
Heterogeneidad vegetacional	0,93	1,08	1,36	0,61	0,25	1,57	1,36	0,777
Área del lago menor a un metro (m2)	6.655,7	15.200	10.171	8.094,9	1.450	313.781,7	33.758,2	103.064,3
Fluctuación del nivel de agua (m)	0,3	0,3	0,3	0,4	0,2	1,4	1,2	1
Razón cobertura vegetacional y área del espejo de agua	0,03	0,20	0,18	0,06	0,25	0,08	0,02	3,14 (v) 1,92 (i)

29.2. Caracterización de la avifauna de humedales

Esta zona está inserta en un área de transición biogeográfica, por lo que en sus sistemas acuáticos confluye un gran número de especies de aves, tanto acuáticas como ribereñas (Anexo 1).

Para describir la avifauna se realizaron conteos estacionales de aves acuáticas mediante recorridos periféricos y en puntos fijos en cada lago, entre las 7:00 y 12:00 y entre las 15:00 y 20:00 horas, utilizando binoculares (10 x 50). Se determinó la composición específica, riqueza de especies, y abundancias relativas respecto al total de individuos registrados en todos los lagos para cada estación. También se calculó la diversidad específica (H') de Shannon-Wiener (Krebs, 1999), tomando en cuenta el número de individuos de cada especie. Por último, la estructura de "gremios" del ensamble (*sensu* Root, 1967), fue determinada basándose en el uso de microhábitat (riveras, espejo de agua, pajonales, etc.) y el tipo de alimentación de cada especie. Para esto se realizaron observaciones de las zonas de los lagos utilizados por cada especie, y se analizó la literatura (Goodall *et al.*, 1946; Araya y Millie, 1995; Rottmann, 1995). Se calculó la diversidad de gremios mediante el índice de Shannon aplicado al número de especies en cada uno de los gremios definidos para cada humedal.

En estos sistemas se registró un total de 62 especies, pertenecientes a 18 familias y a los siguientes órdenes: Gruiformes (5), Ciconiiformes (5), Podicipediformes (4), Anseriformes (11), Pelecaniformes (2), Charadriiformes (22), Passeriformes (10), Falconiformes (1) y Strigiformes (2) (Anexo 1).

Los humedales que presentaron mayor cantidad de especies fueron marisma Roquant-Andalién (51), laguna Huachipato (30) y laguna Price (26), en tanto que los más pobres fueron lagunas Redonda y Lo Méndez, con nueve especies cada una y laguna Lo Custodio con sólo dos (Tabla 2). Con respecto a la composición específica, se registraron especies netamente acuáticas así como asociadas al pajonal. Las especies más comunes fueron *Tachuris rubrigastra*, *Gallinula melanops*, *Vanellus chilensis* y *Cistothorus platensis*, mientras que entre las raras se encontró *Ardea cocoi*, *Pardirallus sanguinolentus*, *Nycticorax nycticorax* y *Anas cyanoptera* (Tabla 3, véase nombres comunes en Anexo 1).

Los mayores valores de diversidad se obtuvieron en las lagunas Verde, Grande de San Pedro y Tres Pascualas, durante la mayoría de las estaciones del año (Fig. 2). La organización de gremios, en términos del tipo de alimentación y uso de microhábitat, mostró como más abundantes al gremio de los insectívoros de pajonal y carnívoros de aguas abiertas (Anexo 1). Con respecto a la diversidad de gremios, laguna Verde presentó mayor diversidad durante todos los períodos en estudio, seguido de laguna Las Tres Pascualas, durante otoño e invierno; laguna Chica de San Pedro en primavera y laguna Redonda en verano (Fig. 3).

Tabla 2. Composición específica de aves acuáticas en los humedales costeros de la región del Biobío, Chile.

Especie	Las Tres Pascualas	Chica de San Pedro	Lo Custodio	Lo Galindo	Grande de San Pedro	Lo Méndez	Redonda	Verde	Price	Huachipato	Roquant-Andalien
Podylimbus podiceps	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Podiceps occipitalis									x		x
Podiceps major					x			x	x		x
Rollandia rolland	x	x		x	x	x	x	x	x	x	
Pelecanus thagus											x
Phalacrocorax brasilianus	x	x		x	x	x	x	x	x		x
Ixobrychus involucris					x					x	
Ardea cocoi								x		x	
Casmerodius albus	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
Egretta thula		x	x		x		x	x	x	x	x
Nycticorax nycticorax				x	x				x	x	
Cygnus melanocorypha					x		x		x	x	x
Tachyeres patachonicus											x
Anas flavirostris								x	x	x	x
Anas sibilatrix								x		x	x
Anas georgica									x	x	x
Anas versicolor										x	
Anas cyanoptera					x					x	x
Anas platalea										x	x
Netta peposaca								x			x
Oxyura vittata										x	x
Heteronetta atricapilla										x	
Elanus leucurus											x
Pardirallus sanguinolentus		x		x	x			x	x	x	
Gallinulas melanops	x	x		x	x	x		x	x	x	x
Fulica armillata	x	x		x	x		x	x	x	x	x
Fulica leucoptera		x			x			x		x	
Fulica rufifrons					x				x	x	
Vanellus chilensis	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
Pluvialis squatarola											x

Continuación Tabla 2

Charadrius collaris											x
Charadrius falklandicus											x
Charadrius modestus											x
Haematopus ater											x
Himantopus mexicanus										x	x
Tringa flavipes										x	x
Tringa melanoleuca											x
Numenius phaeopus											x
Limosa haemastica											x
Arenaria interpres											x
Calidris alba											x
Gallinago paraguaiae											x
Stercorarius parasiticus											x
Larus dominicanus									x		x
Larus pipixcan											x
Larus maculipennis									x		x
Sterna hirundinacea											x
Sterna paradisaea											x
Sterna trudeaui											x
Rhynchops niger											x
Athene cunicularia									x		x
Asio flammeus											x
Cinclodes fuscus											x
Cinclodes patagonicus		x			x			x	x	x	
Phleocryptes melanops	x	x		x	x	x		x	x	x	x
Hymenops perspicillatus					x			x	x	x	x
Pseudocolopterix flaviventris									x		
Tachuris rubrigastra	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
Pygochelidon cyanoleuca									x		x
Hirundo rustica											x
Cistothorus platensis	x	x		x	x	x		x	x	x	x
Agelaius thilius		x		x	x			x		x	x
Total de especies	10	15	2	13	22	9	9	21	26	30	51

Tabla 3. Abundancia relativa (%) de aves acuáticas en 8 lagos de la costa de la región del Biobío, Chile.

Especie	Las Tres Pascualas	Chica de San Pedro	Lo Custodio	Lo Galindo	Grande de San Pedro	Lo Méndez	Redonda	Verde
R. rolland	6,9	2,3	0	0	1,7	1,3	11,8	1,74
P. major	0	0	0	0	0,6	0	0	1,10
P. podiceps	7,7	20,7	70	1,8	1,3	10,1	19,7	0
P. brasilianus	18,3	6,2	0	39,8	0,4	36,1	19,7	4,77
I. involucris	0	0	0	0	0	0	0	0
A. cocoi	0	0	0	0	0	0	0	0,92
C. albus	6,4	1,9	0	18,9	0,6	6,3	3	2,2
E. thula	0	0,3	30	0	0,1	0	2,4	1,2
N. nycticorax	0	0	0	0,4	0,1	0	0	0
C. melanocorypha	0	0	0	0	5,5	0	3,1	0
A. sibilatrix	0	0	0	0	0,2	0	0	2,75
A. georgica	0	0	0	0	0	0	0	7,89
A. cyanoptera	0	0	0	0	0,1	0	0	0
N. peposaca	0	0	0	0	0	0	0	4,22
P. sanguinolentus	0	0,8	0	0,9	0,8	0	0	1,38
G. melanops	22,5	11,5	0	16,7	2,4	10,8	0	5,32
F. armillata	8,1	25,1	0	3,6	53,2	0	29,9	11,47
F. leucoptera	0	8,9	0	0	7,6	0	0	6,61
F. rufifrons	0	0	0	0	11,5	0	0	0
V. chilensis	12,6	4,4	0	2,7	5,1	2,5	3,9	4,31
C. platensis	10,1	2,6	0	2,3	1,4	9,5	0	4,13
P. melanops	6,0	2,8	0	4,0	1,3	12,0	0	5,78
C. patagonicus	0	9,1	0	0	0,2	0	0	2,29
H. perspicillatus	0	0	0	0	0,6	0	0	5,05
T. rubrigastra	1,3	3,1	0	3,1	1,4	11,4	5,5	4,13
A. thilius	0	0,2	0	5,9	3,8	0	0	22,57

La similitud de la composición de especies de aves entre los lagos se determinó mediante un análisis de agrupamiento, utilizando el método disimilitud proporcional. El análisis mostró tres grupos significativos de lagos, con diferencias de 48% en su avifauna (Fig. 4). El primer grupo formado por cuatro humedales (lagunas Las Tres Pascualas, Lo Méndez, Lo Galindo, y Chica de San Pedro) comparten especies asociadas con vegetación emergente (*Phleocryptes melanops* y *Tachuris rubrigastra*) y con zonas de aguas abiertas (*Fulica armillata* y *Phalacrocorax brasilianus*). El segundo grupo, conformado por lagos de menor tamaño y menor heterogeneidad (lagunas Lo Custodio y Redonda), presentó un menor número de especies y entre éstas sólo las más frecuentes (*Casmerodius albus* y *Podylimbus podiceps*). En el tercer grupo (lagunas Grande de San Pedro y Verde) dominaron las especies de paseriformes de pajonal y anátidos.

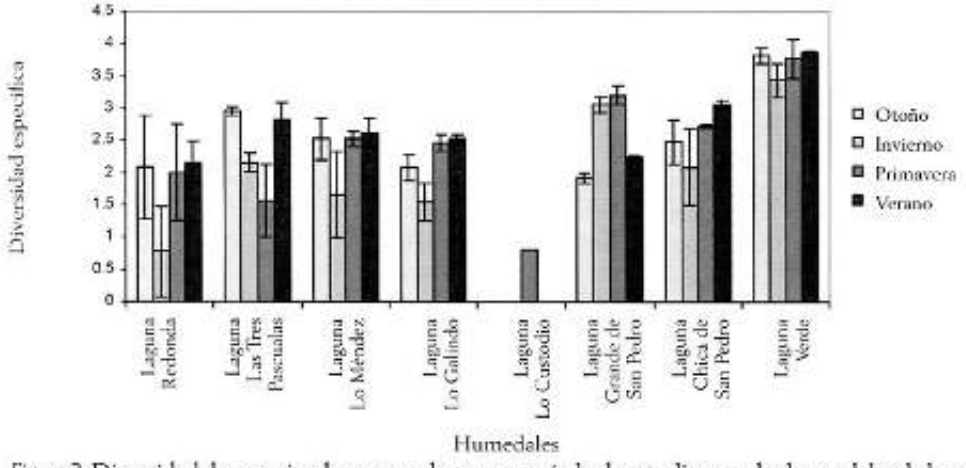


Figura 2. Diversidad de especies de aves por lago, por período de estudio en ocho humedales de la región del Biobío (VIII Región, Chile). Se muestran los promedios y desviaciones estándar para cada sitio.

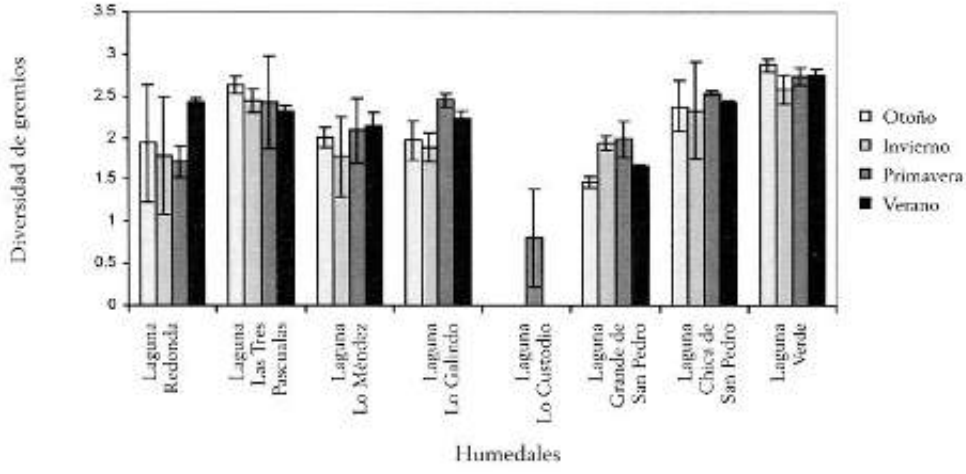


Figura 3. Diversidad (Índice de Shannon) de grupos funcionales de aves por lago y por período de estudio en ocho humedales de la región del Biobío (VIII Región, Chile). Se presentan los promedios y desviaciones estándar para cada sitio.

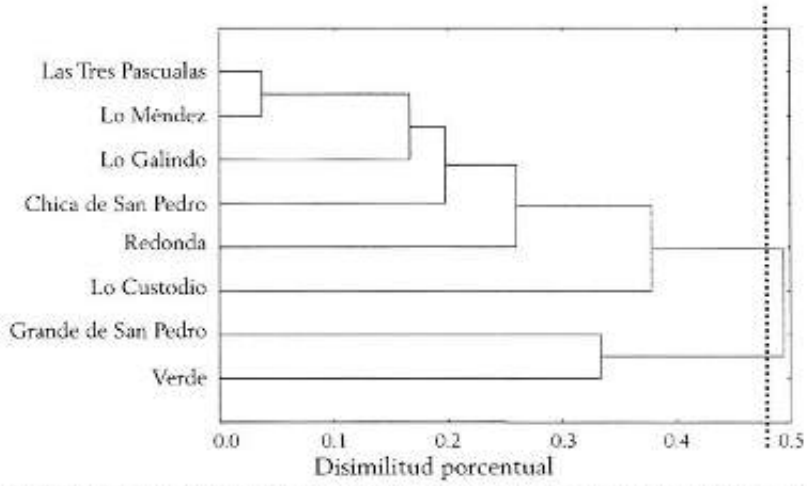


Figura 4. Dendrograma basado en la composición de especies de aves acuáticas (presencia-ausencia) en ocho humedales de las intercomunas Concepción-Talcahuano-San Pedro, VIII Región, Chile. La línea vertical indica el valor crítico de unión ($P< 0,05$), obtenido por análisis de *bootstrap* (Jaksic y Medel, 1990).

29.3. Relaciones entre la estructura del hábitat y las características de los ensambles de aves de humedales

Mediante análisis de regresión se exploró las relaciones entre las características del hábitat y la estructura de los ensambles de aves (Tabla 4). La riqueza específica y la abundancia de aves aumentan a medida que incrementa la longitud de línea de costa, el área del lago y el área del espejo de agua (Tabla 4). De estas variables, la longitud de línea de costa es la que presenta una mayor relación con estos dos parámetros comunitarios durante otoño e invierno, mientras que durante primavera y verano el área del lago es la característica más importante. De lo anterior se observa que la longitud de línea de costa tiene un mayor efecto sobre la riqueza total de aves que el área del lago, sugiriendo la existencia de una mayor cantidad de zonas de protección con cobertura de macrófitas emergentes (plantas vasculares flotantes) que pueden ser utilizadas por especies de las familias Rallidae, Ardeidae y Anatidae (Patterson, 1976). Diversos autores (*e.g.*, Evrard, 1975; Mack y Flake, 1980; Weller, 1990; Paszkowski y Tonn, 2000) plantean que humedales de mayor superficie presentan mayor número de microhábitats y, por ende, una mayor cantidad de especies. Igualmente, Ringelman y Longcore (1982), Brown *et al.* (1996), Froneman *et al.* (2001), y otros, plantean que la abundancia también sería regulada por el área total de los sistemas, porque mayor cantidad de zonas con vegetación acuática y más área de espejo de agua atraerían un mayor número de aves. Entre los indicadores de heterogeneidad estructural, el índice de desarrollo de línea de costa fue determinante para la abundancia de aves, sugiriéndose que en cuerpos de agua de igual área, la abundancia de aves será mayor en aquellos que presenten formas más irregulares (Flake *et al.*, 1977; Hudson, 1983; Fairbairn y Dinsmore, 2001). Otros autores (Nilsson y Nilsson, 1978; Kamisnki y Prince, 1984; Fairbairn y Disnmore, 2001) identifican a esta variable como uno de los mejores predictores de la riqueza específica.

La diversidad específica mostró una relación con el desarrollo de línea de costa en invierno, el área del lago y el área con <1 m de profundidad durante primavera y verano. La diversidad de gremios se relacionó con cuatro características distintas en cada estación, heterogeneidad vegetacional (otoño), longitud de línea de costa (invierno), área con <1 m de profundidad (primavera) y área total del lago (verano). La diversidad de gremios aumenta a medida que los lagos son más complejos estructuralmente, por lo que la heterogeneidad vegetacional juega un papel fundamental (Kaminski y Prince, 1981; Colwell y Dodd, 1994; Froneman, 2001). Tanto la riqueza de especies como la abundancia y la diversidad (específica, y de gremios) alcanzan valores más altos en sistemas de mayor superficie, con una mayor longitud de línea de costa y más heterogéneos estructuralmente.

Este trabajo contribuye al conocimiento de los humedales, tanto en lo que respecta a sus características estructurales, como de los ensambles de aves que los habitan. Estas variables son importantes al momento de determinar la calidad del hábitat y su relación con la estructura comunitaria, lo que podría ser aplicado para implementar nuevos métodos de conservación de aves acuáticas (Jiménez, 2000b).

Tabla 4. Modelos de regresión múltiple paso a paso (*stepwise*) para los distintos parámetros comunitarios estimados y variables de hábitat de cada lago. AREA: área del lago, LLC: longitud de línea de costa, COBVEG: cobertura vegetacional, FLUCT: nivel de fluctuación del agua, DLC: desarrollo de línea de costa, AREA1M: área del lago menor a un metro de profundidad. $P \leq 0,05^{*}$; $P \leq 0,01^{**}$

Parámetro comunitario	Modelo	R2	Valor de P
Otoño			
Riqueza de especies	-0,987 + 0,38 x AREA	0,665	0,014*
Abundancia	-2,653 + 0,848 x AREA	0,815	0,002**
Invierno			
Riqueza de especies	-1,60 + 0,701 x LLC	0,825	0,020*
	-1,78 + 0,719 x LLC + 0,007 x COBVEG	0,965	0,006**
Abundancia	1,175 + 1,898 x FLUCT	0,793	0,003**
Diversidad de especies	0,021 + 0,820 x DLC	0,738	0,006**
	-0,557 + 0,571 x DLC + 0,202 x LLC	0,891	0,045*
Diversidad de gremios	-0,324 + 0,42 x AREA1M	0,642	0,017*
Primavera			
Riqueza de especies	1,073 + 0,935 x FLUCT	0,728	0,007**
Abundancia	1,812 + 1,905 x FLUCT	0,834	0,002**
Diversidad de especies	0,494 + 0,508 x FLUCT	0,623	0,020*
Diversidad de gremios	-0,436 + 0,172 x AREA1M	0,547	0,036*
Verano			
Riqueza de especies	-1,065 + 0,399 x AREA	0,681	0,012*
Abundancia	2,064 + 2,376 x FLUCT	0,852	0,001**
Diversidad de especies	-0,422 + 0,188 x AREA1M	0,628	0,019*
Riqueza de especies total	-0,744 + 0,548 x LLC	0,761	0,005**

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de la Tesis de Magister en Ciencias Mención Zoología de la primera autora (Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción).

Anexo 1.

Lista de órdenes, familias, géneros y especies (nombre científico y común) de las aves presentes en los humedales de la costa de la región de Biobío, Chile

Familia	Especie	Tipo de alimentación*	Hábitat más utilizado	Nombre común
Podicipedidae	*Podylimbus podiceps*	C	Aguas abiertas	Picurio
	Podiceps occipitalis			Blanquillo
	Podiceps major	C	Aguas abiertas	Huala
	Rollandia rolland	C	Aguas abiertas	Pimpollo
Pelecanidae	*Pelecanus thagus*			Pelícano
Phalacrocoracidae	*Phalacrocorax brasilianus*	P	Aguas abiertas	Yeco
Ardeidae	*Ixobrychus involucris*	C	Pajonales	Huairavillo
	Ardea cocoi	P	Orillas	Garza cuca
	Casmerodius albus	C	Orillas	Garza grande
	Egretta thula	C	Orillas	Garza chica
	Nycticorax nycticorax	C	Pajonales	Huairavo
Anatidae	*Cygnus melanocorypha*	H	Aguas abiertas	Cisne de cuello negro
	Tachyeres patachonicus			Quetru volador
	Anas flavirostris			Pato jergón chico
	Anas sibilatrix	H	Aguas abiertas	Pato real
	Anas georgica	O	Aguas abiertas	Pato jergón grande
	Anas versicolor			Pato capuchino
	Anas cyanoptera	O	Aguas abiertas	Pato colorado
	Anas platalea			Pato cuchara
	Netta peposaca	O	Aguas abiertas	Pato negro
	Oxyura vittata			Pato rana de pico delgado
	Heteronetta atricapilla			Pato rinconero
Accipitridae	*Elanus leucurus*			Bailarín
Rallidae	*Pardirallus sanguinolentus*	O	Orillas	Pidén
	Gallinula melanops	O	Macrófitas flotantes	Taguita
	Fulica armillata	H	Aguas abiertas	Tagua
	Fulica leucoptera	H	Aguas abiertas	Tagua chica
	Fulica rufifrons	H	Pajonales	Tagua de frente roja
Charadriidae	*Vanellus chilensis*	O	Orillas	Queltehue
	Pluvialis squatarola			Chorlo ártico
	Charadrius collaris			Chorlo de collar
	Charadrius falklandicus			Chorlo de doble collar
	Charadrius modestus			Chorlo chileno
Haematopodidae	*Haematopus ater*			Pilpilén negro
Recurvirostridae	*Himantopus mexicanus*			Perrito
Scolopacidae	*Tringa flavipes*			Pitotoy chico
	Tringa melanoleuca			Pitotoy grande
	Numenius phaeopus			Zarapito

Continuación Anexo 1

	Limosa haemastica			Zarapito de pico recto
	Arenaria interpres			Playero vuelvepiedras
	Calidris alba			Playero blanco
	Gallinago paraguaiae			Becacina
Laridae	*Stercorarius parasiticus*			Salteador chico
	Larus dominicanus			Gaviota dominicana
	Larus pipixcan			Gaviota de Franklin
	Larus maculipennis			Gaviota cahuil
	Sterna hirundinacea			Gaviotín sudamericano
	Sterna paradisaea			Gaviotín ártico
	Sterna trudeaui			Gaviotín piquerito
	Rhynchops niger			Rayador
Strigidae	*Athene cunicularia*			Pequén
	Asio flammeus			Nuco
Furnariidae	*Cinclodes fuscus*			Churrete acanelado
	Cinclodes patagonicus	C	Pajonales	Churrete
	Phleocryptes melanops	I	Pajonales	Trabajador
Tyrannidae	*Hymenops perspicillatus*	I	Pajonales	Run-run
	Pseudocolopteryx flaviventris			Pájaro amarillo
	Tachuris rubrigastra		Pajonales	Siete colores
Hirundinidae	*Pygochelidon cyanoleuca*			Golondrina de dorso negro
	Hirundo rustica			Golondrina bermeja
Troglodytidae	*Cistothorus platensis*	I	Pajonales	Chercán de las vegas
Icteridae	*Agelaius thilius*	O	Pajonales	Trile

(*) Tipo de alimentación: C = carnívoro; P = piscívoro; H = herbívoro; O = omnívoro.

30. Distribución del cisne de cuello negro en Chile y su dependencia de hábitats acuáticos de la Cordillera de la Costa

Distribution of black necked swans in Chile and their dependence on aquatic habitats in the Coastal Range

ROBERTO P. SCHLATTER

Abstract

*Black-necked (BN) swans (*Cygnus melancoryphus*) have been monitored since 1985, from central Chile to Tierra del Fuego. Swan populations are distributed mainly in coastal lagoons and estuarine systems, as well as shallow marine coastal areas. Black-necked swans depend on the supply of freshwater, submerged vegetation (including marine algae) and grit for food. Swans reproduce in marshes, or sites with abundant natant vegetation, and >1 m of water depth. Monthly counts of BN swans in the Rio Cruces wetland (a Ramsar site), shows a regular increase in numbers in the past 25 years. However, swan population fluctuates seasonally, with a maximum in late summer and lows during winter, and also in correspondence with ENSO events. An important influx of non-breeders occurs during La Niña dry periods, and a drop in total population during El Niño events. These fluctuations coincide with major regional droughts, which force swan populations to migrate to more stable coastal wetlands, which are richer in food and nutrients. Consequently, the protection of these habitats, associated mainly with the Coastal Range, is especially relevant for the conservation of wetland birds.*

Introducción

El cisne de cuello negro (CCN, *Cygnus melancoryphus*) se distribuye en Chile desde Taltal, II Región (Villarroel, 2000) y valle del Huasco, III Región, hasta Tierra del Fuego (55° S), con presencia ocasional en el archipiélago de Juan Fernández y Antártica chilena (Goodall *et al.*, 1946; Araya y Millie, 1995; Schlatter *et al.*, 1991a; Olavarría *et al.*, 2001). Su distribución mundial se restringe al cono sur de América, donde existen humedales estables y las poblaciones se reproducen regularmente. En ciertas zonas húmedas moderadamente estables, la reproducción es esporádica, y en numerosos humedales inestables, la especie no se reproduce (Schlatter *et al.*, 2002). Las poblaciones de cisnes se comportan en forma nomádica, trasladándose entre humedales, funcionando como un sistema metapoblacional ("fuente-sumidero"), que abarca un área geográfica amplia y heterogénea (Schlatter *et al.*, 2002).

Postulamos que estos movimientos de intercambio poblacional y nomadismos de los cisnes en Chile se realizan fundamentalmente en la franja costera (Schlatter *et al.*, 2002). Para comprobar esto, hemos colectado datos de poblaciones de CCN en los sitios

en que se observan regularmente en el país. También, sobre la base de monitoreo de algunos humedales protegidos, hemos podido examinar la relación entre las dinámicas poblacionales de CCN y variables climáticas. De esta forma esperamos documentar el tipo de organización poblacional y dinámica geográfica de una especie que se estaría recuperando de su categoría de especie vulnerable (Schlatter *et al.*, 2002).

El presente trabajo se basa en datos de una revisión bibliográfica, del monitoreo de la población de cisnes en el humedal y sitio Ramsar "Carlos Anwandter" del río Cruces, Valdivia (Schlatter *et al.*, 1991a; Schlatter, 1998; Schlatter *et al.*, 2002); del monitoreo de poblaciones de esta especie en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Estado (SNASPE) realizado por la Corporación Nacional Forestal (CONAF) (Informes Técnicos de humedales como El Peral, Torca y Budi [Saavedra, 1994; CONAF - CONAMA, 1997]) a lo largo de Chile; de censos invernales y de verano de aves acuáticas (Schlatter, 1992; Espinosa, 2000); así como datos de ornitólogos regionales (González, 2002).

30.1. Distribución del cisne de cuello negro en la zona central-sur chilena

La distribución del CCN, desde la zona centro-norte a la región magallánica, se concentra claramente en humedales ubicados a lo largo de la franja costera (Tabla 1). A estos sitios deben agregarse registros recientes en las lagunas de Llolleo (33°34' S - 71° 6' W) (Brito y Haro, 2000), laguna Grande de San Pedro y laguna Redonda (ambas aproximadamente 36°50' S- 73°05' W, en el área de Talcahuano-Concepción-San Pedro; González, 2002) y ciénago de Name (35°43' S - 72°13' W, sitio 7, Tabla 1), 35 km al SE de Reloca (sitio 6, Tabla 1). En Name se contabilizaron recientemente un máximo de 100 cisnes que se reproducen regularmente (Seeger, comunicación personal).

De los 17 humedales indicados, al menos tres son estables (sitios 7, 10 y 11, Tabla 1), es decir, siempre poseen profundidad de agua adecuada, suficiente vegetación sumergida para alimento, pajonales para nidificación, poca o nula intervención humana, y corresponden a áreas protegidas gubernamentales o privadas (Schlatter *et al.*, 2002). Siete de los humedales fueron catalogados como moderadamente estables, aquellos que en algunos años cambian bruscamente sus niveles de agua, presencia irregular de vegetación sumergida y pajonales, e impacto humano moderado o estacional (sitios 2, 3, 4, 5, 8, 14 y 17, Tabla 1). Varios de estos humedales están actualmente protegidos. Los siete humedales restantes, catalogados como inestables, poseen niveles de agua irregulares, no presentan vegetación sumergida constante, ni pajonales estables, además de sufrir mayor impacto humano. Sólo tres de estos lugares cuentan con algún tipo de protección. De los 17 sitios (Tabla 1), 16 son costeros y se localizan en desembocaduras de ríos o lagunas costeras que, en general, poseen mayor productividad (algunas con influencia de salinidad) y carga erosiva por drenaje de sus cuencas que aportan nutrientes (Schlatter *et al.*, 1991a). En casos de humedales como El Budi, río Cruces, Maullín y algunos humedales de la isla de Chiloé, el sismo de 1960 produjo hundimientos de hasta 2 m (Illies, 1970), creando amplios bañados como los del actual sitio Ramsar en el río Cruces, Valdivia (Schlatter y Mancilla, 1998).

Tabla 1. Localización geográfica de los principales humedales costeros de Chile frecuentados por cisnes de cuello negro, ordenados de norte a sur, con particularidades del ambiente, tipo de protección, grado de estabilidad, número máximo de cisnes de cuello negro registrados y área aproximada del humedal. EST: estable, MOD EST: moderadamente estable, INEST: inestables. ? Indica duda o falta de información reciente.

Sitios	Ambiente	Estado de protección	Localización geográfica	Número máximo	Estabilidad	Tamaño (ha)
CENTRO-NORTE						
Punta Teatinos	estuario	No protegida	29°49'S - 71°15'W	> 4	INEST	< 1
El Peral	estuario	Santuario de la Naturaleza	33°30'S - 70°36'W	> 110	MOD EST	< 1
Complejo El Yali	estuario	Reserva Nacional, Sitio Ramsar	33°47'S - 71°23'W	> 1.470	MOD EST	> 100
Torca y Vichuquén	lagunas costeras	Reserva Nacional	34°46'S - 72°03'W	> 1.267	MOD EST	> 100
Lagunas Junquillar	lagunas en arenales costeros	Protección privada, caza prohibida	35°12'S - 72°20'W	> 33	MOD EST	> 400
Reloca	estuario	Protección privada, caza prohibida	35°38'S - 72°33'W	> 30	INEST	< 350
Ciénago Name	pantano	Protección privada, caza prohibida	35°43'S - 72°13'W	> 100	EST	> 200
Grande de San Pedro	laguna		36°51'S - 73°06'W	> 50	MOD EST	> 192
Redonda	laguna		36°48'S - 73°04'W	> 5	INEST	> 2,9
SUR						
Lago Budi	lago costero	Área Desarrollo Indígena, caza prohibida	38°53'S - 73°18'W	> 2.970	EST	> 1.000
Río Cruces	fluvial estuarino	Reserva Nacional, Santuario de la Naturaleza, Sitio Ramsar	39°35'S - 73°07'W	> 14.000	EST	> 1.000
Maullín	estuario	No protegida	41°36'S - 73°55'W	> 80	INEST	> 1.000
Chiloé interior	marino	No protegida	42°30'S - 73°55'W	> 5.000	INEST?	> 10.000
PATAGONIA						
Laguna San Rafael	marino	Parque Nacional	46°33'S - 73°55'W	> 500	MOD EST	> 1.000
Torres del Paine	lagos oligotróficos	Parque Nacional, Reserva de la Biosfera	51°03' - 72°55'W	> 90	INEST	>1.000
Seno Última Esperanza	marino	No protegida	51°44'S - 72°31'W	> 20.000	INEST	>20.000
Lago de los Cisnes	lago salobre	Reserva Nacional	53°13'S - 70°24'W	> 2.000	MOD EST?	>1.000

Afortunadamente, 11 de los 17 sitios cuentan con algún grado de protección oficial o privada (Tabla 1), aunque no siempre su tamaño es garantía para su conservación. Esto es especialmente evidente en la zona central y en el área Talcahuano-Concepción, donde los problemas derivan de falta de precipitaciones y presión antrópica. Creemos que el actual grado de conectividad geográfica entre humedales costeros permitiría a los cisnes movilizarse, en respuesta a la inestabilidad del ambiente, impacto humano o ante cambios climáticos regulares o irruptivos. La documentación de estos movimientos, a través de marcajes, es escasa, sólo hay datos para algunas poblaciones de CCN en la zona centro-sur chilena (véase Vilina *et al.*, 1997; Brito y Haro, 2000; Schlatter y CONAF, datos sin publicar). Aunque en Nueva Zelanda la distribución del cisne negro (*Cygnus atratus*) está fragmentada en una serie de poblaciones regionales, entre las cuales existe bajo intercambio poblacional (Williams, 1981), los CCN en Chile no parecen poseer subpoblaciones como unidades demográficas independientes (Esler, 2000). Pensamos que las poblaciones de CCN presentan intercambio poblacional, constituyendo una única población reproductiva (véase Harrison, 1991). Sólo un programa multinacional de anillamiento y marcaje, además de estudios genéticos, podrían evaluar esta hipótesis.

30.1.1. *Fluctuación numérica y sus causas*

Las poblaciones de CCN varían fuertemente en número entre invierno y verano, siguiendo las fluctuaciones del clima mediterráneo de Chile centro-sur (di Castri y Hajek, 1976). Así, en laguna Torca y río Cruces las poblaciones presentan un máximo en verano y mínimos durante el invierno (Schlatter *et al.*, 1991a; Schlatter, 1998; Schlatter *et al.*, 2002, Fig. 1). Esta tendencia se ha mantenido regularmente todos los años desde que se iniciaran los censos mensuales en ambos humedales en 1985. Estas alzas y bajas reflejan el arribo de individuos a fines de verano y su dispersión/emigración durante invierno. Postulamos que tan sólo la población reproductiva (que no superó al 13% de la población total durante la temporada 1987/88; Schlatter, 1998) se mantiene como carga poblacional mínima en humedales estables (Schlatter *et al.*, 2002). Los humedales inestables se tornan inadecuados durante el verano y la población, mayoritariamente no reproductora, inmaduros y juveniles, se desplazan a sitios más estables (Tabla 1 y Fig.1). Debido a que esta especie comienza su reproducción en julio (Schlatter *et al.*, 1991b; Schlatter, 1998), se producen probablemente interacciones territoriales en los ambientes más estables. El alza del nivel de los humedales en invierno hace que la captura de alimento de mayor calidad en zonas menos profundas sea más difícil (Corti, 1996; Corti y Schlatter, 2002). Estos factores contribuyen a la emigración de las aves no reproductoras a ambientes "sumideros", que como se ha dicho, son generalmente humedales más inestables (Schlatter *et al.*, 2002).

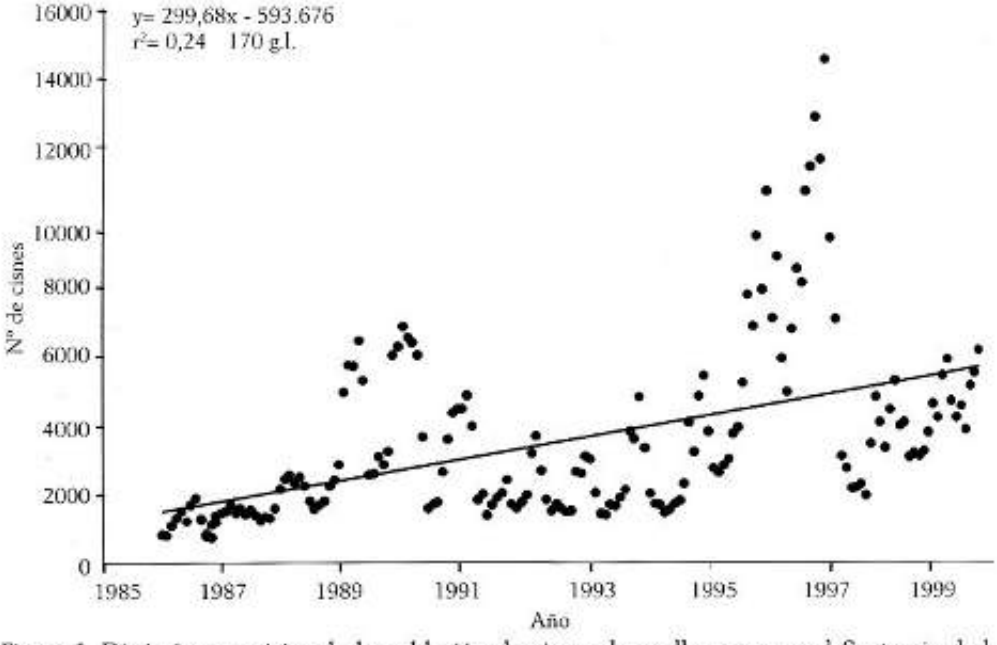


Figura 1. Dinámica numérica de la población de cisnes de cuello negro en el Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" en el río Cruces, Valdivia (39° S), X Región, Chile. Puntos representan censos mensuales. El modelo de regresión general representa la tendencia de incremento del número de cisnes locales desde 1985.

Humedales protegidos como el sitio Ramsar y Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" del río Cruces han documentado un incremento gradual de las poblaciones de cisnes en los últimos 25 años (Fig. 1). Fluctuaciones numéricas bruscas de poblaciones de CCN como las ocurridas en los años 1989-1991 y 1996-1997 coinciden con eventos El Niño Oscilación Sur (ENOS), en su fase de La Niña, es decir, años de precipitación bajo la media que afectan los niveles de agua de humedales inestables y moderadamente estables. Esto ha sido corroborado con CCN y Podicipediformes en la zona central (Silva y Vilina, 1999[1]; Vilina y Cofré, 2000), donde los impactos de La Niña son más drásticos. Es durante los años de sequía que CCN irrumpen en ambientes atípicos y poco productivos (bahías marinas, lagos oligotróficos y remansos de ríos), e incluso la península Antártica (Olavarría *et al.*, 2001). En estos períodos también se concentran en sitios húmedos estables como el río Cruces, produciendo alzas numéricas significativas (Schlatter *et al.*, 2002, Fig. 1). Durante ENOS, fase El Niño, se producen mayores precipitaciones y, consecuentemente, la recuperación de niveles de agua de los humedales menos estables. Este período estimula la dispersión de CCN a mayor número de humedales y, por tanto, se observan bajas en densidad en río Cruces

[1] Silva C. & Y. Vilina (1999). Effect of El Niño on abundance and reproduction of the black-necked swan (*Cygnus melanocorypha*) in central Chile. Proceedings of the Neotropical Waterfowl Symposium 13. VI Neotropical Ornithology Congress, Monterrey, México.

durante los años 1991-1995 y 1998-1999 (Schlatter *et al.*, 2002, Fig. 1). Este patrón de dispersión y nomadismo es similar al descrito para aves acuáticas en el continente australiano (Ford, 1989; Kingsford *et al.*, 1999).

30.2. Importancia de humedales a lo largo de la Cordillera de la Costa

Geográficamente, la cordillera costera está seccionada transversalmente por varias cuencas, profundamente disectadas, que permiten la formación de estuarios importantes, así como playas y plataformas de abrasión marina en donde existen lagos como el Lanalhue y el Lleu-Lleu (Mardones, en este volumen). Curiosamente, la cuenca de Andalién y Biobío, humedales como el de Ranquil-Tubul y lagos mencionados no cuentan con poblaciones importantes de CCN (González, 2002). Sin embargo, esa zona se caracteriza también por una fuerte intervención antrópica y grandes modificaciones del paisaje.

En el último siglo, la tala de bosques y matorrales en conjunto con prácticas agrícolas deficientes, han aumentado la erosión de suelos e incrementado el relleno de cuencas (Mardones, en este volumen). Esta degradación ha producido efectos negativos en las cuencas y estuarios. De acuerdo al Instituto de Recursos Naturales (IREN), aproximadamente el 75 % de los suelos fueron afectados por erosión hídrica moderada a severa en la región del Biobío (Mardones, en este volumen). Esas figuras no varían sustancialmente para las restantes cuencas, especialmente aquellas ubicadas hacia el norte. El aporte erosivo de suelos con nutrientes naturales y fertilizantes agrícolas de estas cuencas costeras ha eutroficado los cursos terminales de los ríos, que en muchos casos están colmatados y con características estacionales de deltas. Esta situación ha promovido la colonización de vegetación palustre, no sólo en estas cuencas que en muchos casos son inestables estacionalmente, sino también en lagunas costeras que hoy mantienen importantes poblaciones de aves acuáticas, incluyendo cisnes.

La riqueza de especies de aves acuáticas en Chile es menor que en las comunidades de la cuenca del Plata y se ha postulado que algunas especies de aves acuáticas, como el cisne, colonizaron históricamente en forma activa nuestro país desde centros geográficos como la cuenca del Plata (Schlatter *et al.*, 1983). De hecho, el incremento brusco de CCN durante fenómenos climáticos macrorregionales como ENOS, fase La Niña, con sequías del cono sur neotropical, provoca desplazamientos de cisnes, más que migraciones. Postulamos que el contingente de CCN que produce alzas significativas (Fig. 1) en épocas de sequías provienen de Argentina (especialmente humedales como laguna Llancanelo (35°40' S - 69°13' W) y laguna Blanca (39°02' S - 70°20' W) (Schlatter *et al.*, 2002). Lo mismo habría ocurrido con irrupciones registradas en zonas costeras de Puerto Natales (Vuilleumier, 1997). Una serie de especies de aves acuáticas llegadas accidentalmente a Chile han provenido probablemente de humedales argentinos, tales como el pato silbón de alas blancas (*Dendrocygna autumnalis*), el pato sirirí pampa (*Dendrocygna viduata*) (Ruiz, 1994), el pato silbón (*Dendrocygna bicolor*)

(Araya y Millie, 1995), además de la bandurria mora (*Theristicus caerulescens*), cigüeña de cabeza pelada (*Mycteria americana*), el pillo (*Euxenura maguari*), así como la espátula (*Ajaja ajaja*) (Araya y Millie, 1995), todas especies comunes de la cuenca del río la Plata. Muchas de estas especies, durante años La Niña, realizarían desplazamientos nomádicos, entre ellos, las bandadas de cisnes.

Es probable que por su capacidad de soportar temporalmente el agua salada, la topografía costera sea un importante referente geográfico para los desplazamientos de las aves de humedal, usando el litoral marino y estuarios como alternativas temporales para su dispersión y sobrevivencia. En tal sentido, la Cordillera de la Costa se perfila como un ambiente relevante y se espera que los humedales de este sector geográfico cuenten con adecuados planes de manejo para regular los impactos negativos por acumulación de sedimentos y desecamiento sucesional.

Agradecimientos

La información de censos mensuales del Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" del río Cruces, Valdivia, ha sido regularmente obtenida por los guardafaunas Luis Miranda, Roberto Rosas y Luis Thon. Las estadísticas han sido recopiladas para CONAF, Valdivia, por Marcia Villanueva. Mireya Briones revisó el texto e hizo correcciones apropiadas. Este trabajo se ha beneficiado de discusiones con el Dr. Paulo Corti y el trabajo de correctores anónimos.

31. Estrategia regional para la conservación del huillín (*Lontra provocax*) en Chile

*A regional approach to the conservation of the southern river otter (*Lontra provocax*) in Chile*

GONZALO MEDINA-VOGEL

Abstract

*The southern river otter (*Lontra provocax *Thomas), also known as nutria de río or huillín, is endemic to southern Chile and Argentina. It is the largest freshwater carnivore in Chile, and presently considered endangered.*

Because of its extensive home range, its need for riparian vegetation, its preference for first and second order rivers, communication between rivers, and its need for lakes or forested land between river heads, the southern river otter can be an indicator of the conservation status of watersheds and freshwater ecosystems in the temperate rainforest region.

The potential for conservation of the southern river otter will depend on the participation of the entire local community living in the vicinity of target rivers. Because of this need for community participation, the conservation of the southern river otter should follow a regional Action Plan. This plan should be based on scientific knowledge about the sites (streams, rivers, lakes) where habitat conservation and management options should be applied. In order to stop the decline of the otter, it is necessary to understand the human dimension of the problem and to monitor changes in the otter population.

Introducción

El huillín o nutria de río (*Lontra provocax*) (Foto 99, Cuadernillo 4) es un mustélido acuático, carnívoro, de cuerpo alargado, con una longitud de 1 a 1,2 m (Foster-Turley *et al.*, 1990). Se la considera en Peligro de Extinción en Chile (Glade, 1993) y Argentina y en el Libro Rojo de la UICN (Hilton-Taylor, 2000). El huillín es extremadamente dependiente de ríos, arroyos y riberas de lagos y costas marinas. En ambientes limnicos depreda casi exclusivamente sobre macrocrustáceos y es afectado por la eliminación de la vegetación de las riberas (Medina, 1997; 1998). Así, la población de huillín es mucho menor que la de otros carnívoros de similar tamaño, debido a la escasez de hábitats disponibles (Chehébar *et al.*, 1986; Mason y Macdonald 1986; Kruuk, 1995; Medina, 1997; 1998).

A pesar de que durante los últimos diez años a habido un mayor interés en el estudio y protección del huillín en Chile, aún desconocemos muchos aspectos de su biología y ecología. Las investigaciones más detalladas han sido realizadas

en pocas localidades y en escasos individuos (Lariviére, 1999; Sielfeld y Castilla, 1999), pero estos estudios sugieren que existen importantes diferencias en la ecología y comportamiento de esta especie a lo largo de su distribución. Aunque el conocimiento del huillín es todavía limitado, su conservación requiere medidas urgentes. Los conservacionistas y ecólogos responsables de las gestiones de conservación deben estar preparados para modificar las medidas en función de los nuevos conocimientos disponibles (Mason y Macdonald, 1986).

Existen aspectos de la ecología y el hábitat del huillín que pueden ser clave en el éxito de conservación de la especie (Tabla 1). El hábitat debe poseer refugios suficientes en las riberas de lagos y cursos de agua, además de secciones con pendientes, rocas o troncos que faciliten la construcción de madrigueras y descansaderos. Debido a su extenso ámbito de hogar, es necesario proteger ríos extensos o con varios afluentes y bosques inundados. Estos aspectos, además de una opinión pública informada y leyes adecuadas, constituyen la columna vertebral de un programa de conservación del huillín. Además, es importante destacar que conservar *in situ* una especie como el huillín, que ocupa extensos territorios, favorecería a otras especies y ecosistemas asociados (Dietz *et al.*, 1994).

El huillín constituye así una especie "paraguas", seleccionada como tal por el ecosistema que representa, la acelerada tasa de degradación de su hábitat, la urgencia de su conservación y, por último, su valor como especie carismática para la opinión pública (Dietz *et al.*, 1994). Este trabajo plantea la necesidad de una estrategia regional para la conservación del huillín, un enfoque que, debido a la ecología de la especie y su dependencia de ecosistemas ribereños, debe considerar medidas a una escala de paisaje.

Tabla 1. Lista de variables indicadoras del grado de conservación de un curso de agua dulce según los requerimientos de hábitat del huillín. Deben estimarse como porcentaje de la extensión total del curso de agua, o superficie de la hoya hidrográfica.

Variable
Indicadores positivos
Extensión de riberas cubiertas con una franja de vegetación nativa superior a 5 m de ancho
Extensión de riberas asociadas a bosques nativos no explotados
Extensión de riberas protegidas por cercos
Extensión de cursos del río cubierto por bosques inundados (hualve)
Distancia a los poblados más cercanos
Extensión de cursos de agua no canalizados o drenados
Extensión de cursos que se separan en más de un cauce principal
Extensión de sectores cubiertos con restos leñosos sumergidos
Extensión de sectores cubiertos con gravilla o piedras
Tamaño de áreas cubiertas con bosques nativos en la hoya hidrográfica
Distancia entre diferentes ríos conectados por ríos de tercer orden o lagos
Tamaño de explotaciones forestales en la hoya hidrográfica
Extensión de riberas con explotación forestal
Indicadores negativos
Extensión de riberas con explotaciones ganaderas y praderas mejoradas
Extensión de riberas sin protección con cercos

Continuación Tabla 1

Extensión de riberas erosionadas
Extensión de los tramos canalizados y dragados
Extensión de las obras de rectificación del curso de agua
Elevado número de puentes
Elevado número de tomas de agua para riego y uso industrial
Presencia de alambrados y represas en el curso
Número de puntos de contaminación
Densidad de ganado doméstico asociado a las riberas sin protección
Grado de la explotación del bosque nativo entre cabeceras de cursos de agua

31.1 Ecología del huillín

31.1.2. *Alimentación*

La dieta del huillín en ríos y arroyos de la Cordillera de la Costa (CC) en la IX Región, incluye crustáceos (*Aegla* sp. y *Samastacus spinifrom*), peces, como la lamprea austral (*Geotria australis*), anfibios y aves (Chehébar, 1985; Medina, 1997; 1998). Sin embargo, al igual que especies relacionadas, como *Aonyx capensis* y *Lutra maculicollis* en África, el huillín basaría su dieta en crustáceos, los cuales serían explotados continuamente, con cerca de 100% de éxito por buceo (Rowe-Rowe, 1977; Lejeune, 1990; Medina, 1997; 1998). Los hábitats límnicos del huillín son relativamente pobres en peces, pero más ricos en crustáceos. En ambientes andino-patagónicos de Argentina (sistemas de lagos y lagunas del Parque Nacional Nahuel Huapi), el huillín posee una alta dependencia alimenticia de los crustáceos *Aegla abtao* y *Samastacus spinifrons*. Estos crustáceos no tienen una distribución geográfica homogénea, estando presentes en algunas cuencas, pero ausentes en otras, coincidiendo su distribución con la del huillín (Chehébar, 1985; Chehébar *et al.*, 1986).

En Chile, la dieta del huillín en ríos y lagos andinos es menos diversa y coincide con sistemas acuáticos con amplias zonas de poca profundidad. Así, en el lago Panguipulli, que posee 23% de área con una profundidad menor a 30 m, la diversidad de la dieta (Índice de Shannon-Weaver) es de 0,8, en cambio en el lago Todos los Santos, con sólo 8% del área con una profundidad inferior a 30 m, la amplitud dietaria es sólo de 0,45. En los ríos adyacentes, como el Enco y Petrohué, el índice de diversidad es de 1,0 y 0,86, respectivamente (Medina, 1998).

Aunque es posible demostrar asociaciones entre atributos físicos de los cuerpos de agua (véase sección siguiente) con la presencia de nutrias, la abundancia de presas sería el elemento más importante (Kruuk *et al.*, 1993; 1998; Medina, 1997; White *et al.*, 2003). Sin embargo, aún desconocemos la biomasa (g/m^2) de crustáceos y peces que necesita una población estable de huillines.

31.1.3. *Hábitat*

Estudios recientes asocian la presencia del huillín a arroyos, ríos y lagos con abundante vegetación en las riberas, raíces, troncos y piedras sumergidas. Ambientes formados por los bosques inundados o hualves (Ramírez *et al.*, 1983) serían también apropiados para su supervivencia y reproducción. Tales estudios sugieren una ecuación compleja entre la presencia del huillín y componentes del hábitat, como el grado de cobertura de la vegetación, presencia de raíces en las riberas, morfología de las riberas, cantidad de restos leñosos sumergidos, concentración de piedras sumergidas y el grado de actividad humana. Al parecer el huillín es capaz de soportar cierto grado de actividad humana cuando la vegetación y morfología de las riberas le ofrecen una protección adecuada. Sin embargo, aunque exista una baja presencia humana, si las condiciones del hábitat no son adecuadas para sus principales presas, el huillín no ocupa estas áreas en forma permanente.

En secciones canalizadas del río Mahuidanche (Nueva Etruria, IX Región), en donde la vegetación es abundante y la actividad humana reducida, el huillín utiliza estas secciones más que aquellas en donde la vegetación ha sido despejada y la actividad ganadera es mayor. Aparentemente, la pendiente y distancia entre el agua y la parte superior vegetada de las riberas, estarían influyendo sobre la elección del curso de agua por el huillín. Así, la remoción de la vegetación tiene un mayor efecto sobre el comportamiento y uso del hábitat del huillín cuando las paredes de los cursos de agua son bajas, sin pendiente. Cuando las paredes del curso son altas y poseen pendiente, el huillín busca cavar allí sus descansaderos y madrigueras. Las madrigueras del huillín pueden estar al interior de grietas profundas en grandes rocas, entre raíces y rocas (ríos preandinos y andinos), o excavadas en las riberas con entradas sumergidas durante la época de las crecidas (ríos de la CC y Depresión Intermedia). También se encuentran bajo arbustos y raíces entre los brazos de ríos al interior de bosques inundados o hualves. Las madrigueras se han encontrado distantes hasta 50 m del cuerpo de agua (Medina, 1991).

Debido al aumento de los sedimentos orgánicos disueltos en los cursos de agua, es que la abundancia de restos leñosos, raíces y árboles en los bosques inundados o hualves constituyen el sustrato principal para el desarrollo de crustáceos no cavadores (Benke *et al.*, 1984; Smock *et al.*, 1985; Crook y Robertson, 1999).

31.1.4. *Densidad y capacidad de desplazamiento del huillín*

Existe escasa información acerca de la capacidad de desplazamiento del huillín (Larivière, 1999). En Argentina se han descrito movimientos de 5 o más km en un día, y se ha observado el traslado de un macho de 9,6 kg a unos 30 km de su lugar de liberación (C. Chehébar, comunicación personal). En Chile, registros de huellas realizados sobre 45 km de riberas del lago Panguipulli y 60 km de riberas del lago Todos los Santos comprobaron que algunos machos pueden llegar a trasladarse 5

km en un día. De acuerdo a estos registros, las riberas de ambos lagos fueron utilizadas mensualmente como vías de tránsito entre ríos afluentes y efluentes por siete individuos (incluyendo una hembra con dos crías) (Medina, datos no publicados). Resultados telemétricos preliminares de cinco hembras y dos machos adultos, con territorio permanente en ríos de la CC en Chile, han demostrado que ambos sexos son capaces de trasladarse distancias superiores a 10 km en sólo dos días, y de 5 km en unas pocas horas, determinando traslados de hasta 50 km en un mes, y un ámbito de hogar promedio superior a 15 km longitudinales de ríos.

Estos resultados apoyados con estudios de captura y recaptura durante las estaciones de verano-otoño del 2000 a 2003, sugieren que la densidades poblacionales de huillines estarían entre 0,1 a 0,3 individuos por kilómetro de ribera, y una relación de sexos cercana a 1:1 (160 trampas/noche en un total de 14 días). Las mayores densidades se encontraron en ríos de múltiples cauces, cubiertos o protegidos por hualves (Medina-Vogel, resultados preliminares). Estas densidades fueron inferiores a las observadas por Sielfeld (1992) en ambientes marinos, las cuales fueron de 0,71 a 0,75 huillines por km de costa. Para la nutria de América del Norte (*Lontra canadensis*) se ha descrito densidades poblacionales de 0,2 a 0,5 individuos por kilómetro. Sin embargo, en una cuenca montañosa de Idaho (Estados Unidos) se estimó una hembra reproductora cada 20 km, un macho adulto cada 53 km y un macho juvenil cada 14 km de ribera, lo que indica que las densidades poblacionales varían según edad, sexo y hábitat (Melquist y Dronkert, 1987). Igualmente, los ámbitos de hogar para *L. canadensis* varían entre 8 y 78 km lineales y desde 4 a 57 km^2 (Melquist y Dronkert, 1987). En Escocia, el área promedio utilizada por seis machos de *Lutra lutra* fue 35 km y por dos hembras fue 20 km lineales (Kruuk, 1995). Esto respalda la visión que actualmente el huillín en Chile sería una de las nutrias con ámbito de hogar más extenso y con densidad poblacional más baja.

En el caso del huillín la degradación de la vegetación de las riberas en ríos y arroyos canalizados con continua presencia humana influye negativamente en el comportamiento espacial y social del huillín (Medina-Vogel, resultados preliminares). Con estos antecedentes, se puede sugerir que el área mínima para una pareja de huillines es aproximadamente 25 km lineales de riberas de arroyos, ríos y lagos con abundante vegetación y reducida perturbación por animales o actividad humana. Dentro de estos 25 km, además de una pareja, es posible encontrar, en determinadas épocas, individuos juveniles sin territorio permanente.

31.1.5. *Reproducción*

Muy poco se sabe sobre parámetros reproductivos del huillín. En los ríos Queule y Mahuidanche en la IX Región, y los lagos Panguipulli y Todos los Santos en la X Región, se han registrado madres con hasta tres crías desde octubre a enero, hembras en celo desde enero a abril e individuos juveniles solitarios desde febrero a mayo (Medina-Vogel, observación personal).

31.1.6. *Relaciones interespecíficas, enfermedades y contaminación*

Mucho se especula sobre el papel del visón americano (*Mustela vison*) en la disminución del huillín en Argentina y Chile (Medina, 1997). En Chile y en Argentina aún no existe evidencia concreta de interferencia o depredación entre el huillín y el visón. Además, es importante mencionar que la disminución del huillín o su extirpación al norte del río Toltén o desde los ambientes lacustres y ríos de la X y IX Regiones se produjo antes de la introducción del visón (Medina, 1997). Sin embargo, la situación de simpatría entre el huillín y el visón en los ríos y lagos de la IX, X y XI Regiones de Chile necesita de estudios. Por ejemplo, Strachan y Jefferies (1996) demostraron una asociación negativa entre las abundancias de visón americano y la nutria euroasiática (*Lutra lutra*). Ellos concluyen que la razón más probable es la depredación del visón por parte de *L. lutra*.

Aún no existe información alguna sobre enfermedades infecciosas o parasitarias que pueden afectar al huillín. Igualmente, no existen datos de efectos negativos debidos a contaminación de ambientes acuáticos por pesticidas u otras sustancias utilizadas en la agricultura, las plantaciones forestales o la industria. Aunque las nutrias pueden ser afectadas por enfermedades infecciosas (*e.g.*, distemper, rabia), en Europa se conocen muy pocos casos (Simpson, 1998[1]; Loupal *et al.*, 2002). No obstante, en Europa y Perú, en cuerpos de peces y nutrias muertas, se han encontrado sustancias químicas o minerales nocivos de origen antropogénico (Gutleb *et al.*, 1993; Mason, 1993; Mason y O'Sullivan, 1993; Macdonald y Mason, 1994; Gutleb, 1994; Elmeros y Leonards, 1994).

31.1.7. *Disminución histórica del huillín*

Antes de 1880, el huillín se distribuía desde el río Cachapoal (34° S) hasta Aisén, utilizando las cuencas desde la cordillera de los Andes hasta la desembocadura de los ríos en el océano Pacífico. La disminución del huillín se relaciona con la colonización humana del sur de Chile después de 1860, la que se concentró en riberas de los ríos y lagos, las cuales fueron utilizadas para la agricultura, ganadería, transporte y comunicación (Toledo y Zapater, 1990). Esta colonización produjo la remoción de la vegetación desde las orillas de los cuerpos acuáticos y el drenaje de humedales. Un ejemplo documentado de deforestación y pérdida de hábitat para el huillín ocurrió en las riberas del lago Llanquihue después de 1889 (Toledo y Zapater, 1990). Este proceso debe haber generado una alta mortalidad y fracaso reproductivo como consecuencia de la dispersión de huillines a áreas menos adecuadas.

El asentamiento de habitantes en áreas que son parte de los cauces naturales de invierno de arroyos y ríos, la remoción de la vegetación de las riberas de los cursos de agua, la canalización y remoción de los sustratos leñosos y la construc-

[1] Simpson V.R. (1998). A post mortem study of otters (*Lutra lutra*) found dead in south west England. Swindom: Environmental Agency R. y D. Technical Report W 148.

ción de rutas han facilitado las inundaciones en las secciones bajas, por colapso de las capacidades de retención y drenaje (Medina-Vogel, observación personal), afectando negativamente los hábitats del huillín.

31.2. Conservación a escala regional

31.2.1. *La escala del problema*

Los ambientes de agua dulce en el mundo, en general, han sido protegidos sólo parcialmente, cuando están incluidos dentro de áreas terrestres protegidas, pero desafortunadamente esto no implica mantención de la integridad de la cuenca hidrológica o prevención de la introducción de especies exóticas (Saunders *et al.*, 2002). En Chile, el Sistema de Áreas Silvestres Protegidas del Estado no protege más del 3% de las poblaciones de huillín en ambientes límnicos y en Argentina toda la población se limita al Parque Nacional Nahuel Huapi y sur del Lanín (Medina y Chehébar, 2000[2]). Por lo tanto, la conservación debe ser planificada a escala regional, no es posible la protección de pequeños remanentes de hábitat repartidos azarosamente (Soulé y Terborgh, 1999).

Tres factores negativos deben ser atacados para fomentar la conservación del huillín: pérdida de hábitat, reducción paulatina del tamaño de los parches con aumento de su aislamiento, y efecto directo de las actividades humanas (Medina y Chehébar, 2000[3]; Medina[4], 2001).

Estudios en las cuencas de los ríos Allipén, Toltén, Queule y Lingue indican signos de presencia de huillines (fecas, huellas, madrigueras) en ríos tributarios o de primer y segundo orden, de promedio 0,5 a 5 m de profundidad y una longitud superior a 30 km (Medina-Voguel, observación personal). Las poblaciones de huillín se concentran en donde existe una mayor cantidad de este tipo de afluentes, como son los ríos Queule, Boroa, Mahuidanche, Donguil, Quinque, arroyos Huilío, Colico, Podenco, entre otros, comunicados entre sí a través de los ríos Toltén y Queule. Otra comunicación entre estos cursos de agua podría ser a través de los bosques en las cabeceras de los ríos o el litoral marino en la desembocadura de los ríos. Mantener y reforzar esta comunicación entre los cursos de agua implica la organización del territorio, es decir una planificación adecuada para el manejo de los cursos de agua y sus riberas en toda su extensión.

Por lo tanto, la conservación del huillín debe entenderse como la conservación de los cursos de ríos y la vegetación de las riberas. Así, una estrategia de conservación para el huillín debe comprender cinco enfoques.

[2] Medina G. & C. Chehébar (2000). Informe propuesta de estudio y análisis de antecedentes para la selección de áreas prioritarias para la conservación de poblaciones de huillín (*Lontra provocax* Thomas) en la ecorregión selva valdiviana. Agreement FC20, (WWF-USA). Universidad Austral de Chile, Valdivia.

[3] Op. cit.

[4] Medina L. (2001). Situación de drenaje en la IX Región, en sectores con obras de drenaje extraprediál ejecutadas (Botacura). En: Resúmenes seminario realidad y perspectivas de la habilitación de suelos mal drenados en el sur de Chile, IX y X regiones. Comisión Nacional de Riego, Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

1) Un enfoque "longitudinal" que define el río como un continuo desde su nacimiento hasta su desembocadura, y donde los aportes de materia orgánica ocurren en toda su extensión (Vannote *et al.*, 1980). Deben evitarse las barreras a la migración de peces e invertebrados debido a represas, o la reducción en el volumen de agua y capacidad de carga del ambiente producto de rectificación o canalización de los cursos. En este enfoque es esencial la protección de bosques y ambientes ribereños que influyen sobre el flujo de agua, especialmente en las áreas de nacimiento de ríos y arroyos.

2) Un enfoque "lateral", donde las riberas cumplan funciones de transporte de nutrientes y materia orgánica desde y hacia el río. Las riberas promueven el desarrollo de vegetación acuática, plancton, e invertebrados bentónicos, y moderan el efecto de la erosión natural de las riberas producto de las crecidas (Boon, 1992). Por último, las riberas son la barrera final o zona *buffer* para la influencia del impacto humano en las tierras vecinas a los cursos de agua (Saunders *et al.*, 2002).

3) Un enfoque "vertical" que incluya no sólo la hidrología del arroyo o río y los efectos químicos sobre el sustrato del fondo del curso de agua, sino también los organismos que viven en él, incluyendo la zona hiporreica y el lecho del río.

4) Un enfoque "temporal" que refleje la variación temporal en características de las cuencas (Petts, 1980; Boon, 1992). La consecuencia práctica de la dimensión temporal es que la conservación del hábitat del huillín debe ser planificada con una perspectiva de largo plazo, ya que las represas, procesos de deforestación en gran escala, y canalizaciones pueden tener efectos retardados sobre los sistemas acuáticos.

5) Un enfoque "conceptual", que defina metas, políticas y planes de manejo (Boon, 1992).

31.2.2. *Problema legal*

Desgraciadamente, el marco legal que podría favorecer la conservación del huillín se encuentra poco articulado y no existe experiencia pública para la implementación de regulaciones para un ordenamiento territorial a escala de regiones. Ello debido a que la responsabilidad del manejo, explotación y conservación de los arroyos, ríos, lagos y recursos hidrobiológicos depende al menos de diez instituciones estatales, además de las municipalidades. Los huillines son responsabilidad del Servicio Nacional de Pesca, la caza de especies silvestres es responsabilidad del Servicio Agrícola y Ganadero, el agua como recurso, de la Dirección General del Agua, la transformación y canalización de los cursos del Departamento de Obras Hidráulicas, los bosques de la Corporación Nacional Forestal, los caminos y obras viales como puentes y rutas laterales a los cursos de agua de Vialidad, la contaminación del agua del Servicio Nacional de Salud, municipalidades y

las gobernaciones marítimas, los estudios de impacto ambiental de la Comisión Nacional del Medio Ambiente. Otras instituciones como el Instituto de Investigaciones Agrarias y el Instituto de Desarrollo Agropecuario también participan mediante la promoción del drenaje y canalización de los cursos de agua, todas instituciones que incluirían al menos a cuatro ministerios (Salud, Obras Públicas, Agricultura y Defensa).

31.2.3. *Plan de acción*

Se propone entonces un Plan de Acción Nacional, con el fin de integrar a todos los actores involucrados en la conservación de esta especie (Fig. 1). En este plan se definen las áreas en donde se debe priorizar estrategias regionales. La estrategia regional (Fig. 2) se inserta en el Plan de Acción, a base de prospecciones periódicas de la distribución del huillín y monitoreos del hábitat al menos cada 10 años (Medina-Vogel, 2002). En otras partes del mundo, estas prospecciones se realizan entre 4-12 años (Reuther *et al.*, 2000).

La decisión sobre qué territorios priorizar debe hacerse de acuerdo a una escala de valores en donde el área, su importancia para el huillín, el estado de conservación de las zonas y los riesgos deben tomarse en cuenta a escala regional. Es necesario un mapeo de los ríos, lagos y litoral con o sin poblaciones de huillín, la longitud de los cursos de agua y tamaño de las cuencas, nexos con posibles corredores, incluyendo distancias entre cabeceras de ríos. También se debería considerar la ubicación de caminos y puentes, tamaño de la población humana, principales actividades económicas, extensión de las riberas con vegetación nativa, ubicación de centros o proyectos de desarrollo con potencial impacto en los cauces, ubicación o nexo con áreas silvestres protegidas privadas o públicas. Por último, debe estimarse la distribución de crustáceos que son alimento principal del huillín (Reuther *et al.*, 2000).

Figura 1. Plan de Acción para la conservación de *Lontra provocax* (huillín) en Chile (adaptado de Medina-Vogel, 2002).

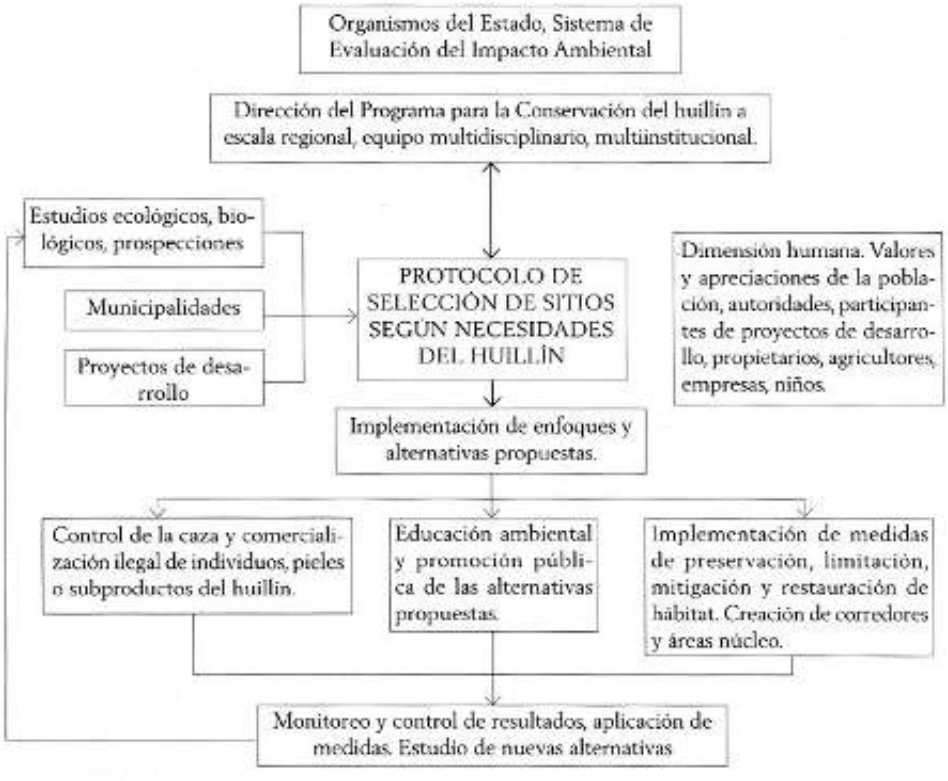


Figura 2. Estrategia regional sobre una cuenca determinada para la conservación de *Lontra provocax* (huillín) en Chile, adaptada de Medina-Vogel (2002).

31.2.4. *Protocolo rápido para selección de sitios*

Debido al avanzado estado de deterioro de los hábitats del huillín y de sus poblaciones, proponemos un protocolo rápido para la selección de sitios prioritarios para su conservación (Fig.3). Son prioritarios en este protocolo aquellos ríos y arroyos de primer y segundo orden, de una longitud superior a los 30 km, de no más de 2 a 5 m de profundidad, interconectados entre sí por ríos o arroyos de tercer orden o riberas de lagos. Estos cursos de agua deben presentar un buen estado de conservación (*e.g.*, alta biodiversidad, oferta abundante de crustáceos acuáticos y ausencia de represas o tomas de agua). Además, se debe favorecer aquellos sitios donde se minimicen los conflictos con privados.

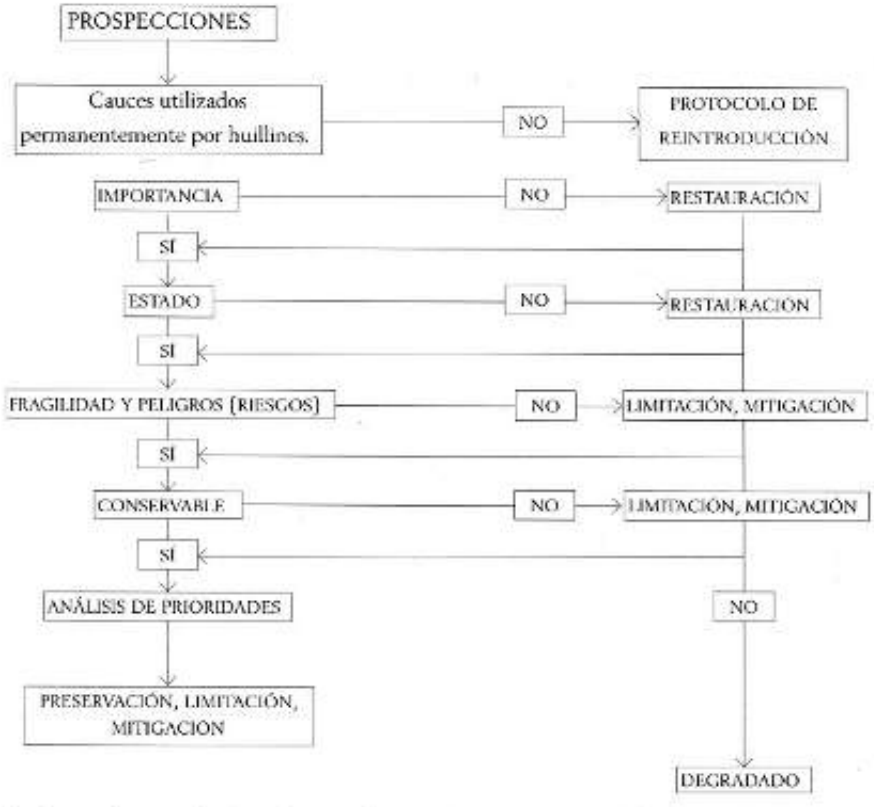


Figura 3. Protocolo rápido de selección de sitios para conservar el hábitat de *Lontra provocax* (huillin) en áreas utilizadas por la especie.

Agradecimientos

El autor agradece a la Sociedad Zoológica de Frankfurt, al Comité Nacional Pro Defensa de la Fauna y Flora (CODEFF), al Earthwatch Institute, a la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Austral de Chile, a Fred Braun y a la WWF-US, por el financiamiento y apoyo a las investigaciones y actividades de conservación citadas en este trabajo. Igualmente, agradezco a muchos voluntarios internacionales que han sacrificado su tiempo y dinero en pos de recuperar al huillín y su ecosistema. En especial, un agradecimiento a estudiantes y asistentes como Vera Kaufmann, Maximiliano Sepúlveda, René Monsalve, Vicente Gómez, e investigadores como José L. Bartheld, Silvia González y Ricardo Álvarez, quienes han pasado largos días de trabajo en terreno.

32. Cambios en el ensamble de micromamíferos durante la sucesión secundaria en un bosque costero de Valdivia, Chile

Successional changes of a small mammal assemblage in a coastal forest of Valdivia, Chile

ROBERTO MURÚA, LUZ GONZÁLEZ Y MIREYA BRIONES

Abstract

Coastal evergreen forests in south-central Chile are considered a world heritage due to their high biodiversity and endemism. An evergreen forest fragment of 120 ha in San Martin experimental forest has been protected since 1974 by the Institute of Ecology and Evolution, Universidad Austral de Chile, excluding logging and grazing practices from the property. This has allowed the successional recovery of degraded areas. Starting in 1979, the population of small mammals, as well as compositional and structural vegetation changes have been monitored in a 1.44 ha grid. In 1979, the grid was characterized by a dense herbaceous cover, with sparse shrub cover and remnant saplings of Nothofagus obliqua. *A 12 x 12 live trap arrangement with one trap per station, 10 m apart from each other, was superimposed to the grid. Monthly capture records (1979 to 2001), were standardized by trapping effort. Density, cover, and number of tree and shrub species, climbers and herbaceous plants, and foliage height were estimated for each trapping station. Successional changes in vegetation structure and floristic composition in the grid were correlated with changes in small mammal species richness and diversity, estimated by the Shannon Weaver index. Logistic regressions were used to test the effect of succession on mammalian assemblages. After 30 years of exclusion of cattle and other human activities, increases in tree, shrub, climber and herbaceous species richness and cover define an intermediate successional stage. In this area, the growth cycle of the bamboo* Chusquea valdiviensis *plays a key role, releasing or limiting space for colonization by other woody species, and providing favorable conditions for the establishment of shade-tolerant tree species. Foliage height density between 50-100 cm increased during succession, along with shrub cover. The small mammal assemblage was composed of 9 species, however it showed low diversity due to the dominance by two rodent species (*Abrothrix olivaceus, Oligoryzomys longicaudatus*) in all seral stages.* Loxodontomys micropus, *a specialist of open habitats disappeared, while species that require a dense vegetation cover above 50 cm (*Pearsonomys annectens, Irenomys tarsalis, Dromiciops gliroides*) increased.* Abrothrix longipilis *and* Geoxus valdivianus *maintained low and fluctuating numbers during successional development.*

Introducción

Los bosques siempreverdes costeros constituyen un patrimonio mundial a causa de su notable endemismo y diversidad biológica (Davis *et al.*, 1997; Olson y Dinerstein, 1998). Su diversidad de especies, formas de vida y complejidad estructural los hacen muy sensibles a cualquier intervención antrópica (Arroyo *et al.*, 1996c; Donoso *et al.*, 1999). La superficie cubierta por estos bosques ha disminuido aceleradamente en las últimas décadas a causa de la explotación humana. En la actualidad quedan escasos fragmentos de bosques costeros de antiguo crecimiento, lo que sumado a su gran fragilidad, hace imperativo aumentar su representación en el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado.

El bosque experimental San Martín (BESM) es un bosque siempreverde, cuya composición florística, fitosociología y estructura (Cárdenas, 1976; Álvarez, 1982; Mora, 1986; Briones, 2001), indican la existencia de dos asociaciones claramente diferenciadas: *Lapagerio-Aextoxiconetum-Rigodietum* (bosque de olivillo con gran representación del musgo *Rigodium implexum*) y *Temo-Myrceugenietum-exsucae* (bosque de galería, hualve, bosque de mirtáceas), siguiendo la nomenclatura de Oberdörfer (1960). El bosque siempreverde domina lugares más altos, mientras que el de Mirtáceas lo hace en depresiones cercanas al humedal del río Cruces. Si se aplica la tipificación de Donoso (1981), el bosque de San Martín se clasifica dentro del subtipo forestal siempreverde con intolerantes emergentes. Sin embargo, a diferencia de casi todos los otros bosques de este subtipo forestal (Donoso, 1995; Donoso *et al.*, 1999), la especie intolerante emergente preponderante en este caso es la especie decidua *Nothofagus obliqua* (roble) (Briones, 2001).

Este bosque fue explotado hace 40 años. Desde 1974, una parte (120 ha) se encuentra bajo la tuición del Instituto de Ecología y Evolución de la Universidad Austral de Chile, impidiéndose el ingreso de animales domésticos, la extracción de madera y leña. Esta situación ha permitido que zonas intervenidas inicien un proceso sucesional, mediante el cual la comunidad vegetal inicial es reemplazada en el tiempo (Kimmins y Mailly, 1997). El punto de partida de este proceso de sucesión fue un área semialterada en la que quedaron árboles en pie, con diferentes grados de degradación del suelo.

Para caracterizar el hábitat se reconocen dos niveles de análisis: uno extensivo que identifica factores ambientales generales, como el porcentaje de cobertura de plantas en diversos estados sucesionales (macrohábitat), y otro intensivo que se basa en la estructura específica de la vegetación que proporciona condiciones favorables para una determinada especie de micromamífero (microhábitat) (North y Reynolds, 1996).

Las comunidades animales y de microorganismos sufren cambios paralelos a las etapas sucesionales de las plantas. Cada etapa sucesional se define en términos de microclima, suelo, vegetación, fauna y características microbiológicas. Como la mayoría de los animales presentan microhábitats específicos, cada etapa sucesional se asocia con un grupo particular de ellos (Kimmins y Mailly, 1997). Algunas especies presentan rangos serales estrechos, mientras otras ocurren en todos las etapas.

Los micromamíferos responden a estructuras vegetacionales del microhábitat más que al macrohábitat. Esta situación fue descrita en tres especies de roedores en el BESM: *Oligoryzomys longicaudatus, Abrothrix olivaceus* y *Abrothrix longipilis* (Murúa y González, 1982; Murúa *et al.*, 1996; González *et al.*, 2000).

Se puede suponer que en un proceso de sucesión secundaria, los cambios del microhábitat ocurren a mayor velocidad que los extensivos, del paisaje o macrohábitat. La pregunta que se plantea es ¿cómo cambia el ensamble de micromamíferos en el tiempo y cuál es su correspondencia con los cambios en composición y estructura vegetacional durante la sucesión? Esta pregunta es interesante por la escasa información existente en la literatura y porque un mayor conocimiento de estos procesos en bosques siempreverdes es clave para un manejo futuro que tome en consideración la biodiversidad de los rodales. Se espera que los cambios en las estructuras vegetacionales que definen el microhábitat determinen cambios en la composición, riqueza de especies y diversidad de micromamíferos.

32.1. Métodos

El Bosque Experimental San Martín se ubica en 39°38' S - 73°07' W, en la base oriental de la Cordillera de la Costa, colindando con el humedal del río Cruces. El área es prácticamente plana, con algunas quebradas de poca profundidad, de laderas suaves y cubiertas de vegetación. La altura se mantiene en toda el área en 3 m sobre el nivel del mar (Briones, 2001). El clima es oceánico con influencias mediterráneas (di Castri y Hajek, 1976), presentando 1 a 2 meses de sequía estival y una precipitación anual que varía entre 1.440 y 3.000 mm, con promedios de 2.240 mm. El rango de temperaturas fluctúa entre una media mensual de 7,3° C en invierno y 17,5° C en verano (Dirección de Aeronáutica Civil, 1999). El área corresponde a un bosque siempreverde Valdiviano lluvioso, dominado por árboles perennifolios, un denso sotobosque y abundantes epífitas y musgos (Cárdenas, 1976; Murúa *et al.*, 1986; González y Donoso, 1999; Briones, 2001).

En este bosque se han estudiado las poblaciones de micromamíferos y los cambios vegetacionales desde 1979 a la fecha. Existen dos retículos de 1,44 ha, uno de ellos, llamado "bosque", se ubica en un sector dominado por especies arbóreas perennifolias de diámetros superiores a los 100 cm y más de 300 años de edad. Se destacan entre los emergentes del dosel a *N. obliqua* y *Eucryphia cordifolia*, junto a un estrato medio conformado por *Aextoxicon punctatum, Laurelia sempervirens, Laureliopsis philippiana* y *Podocarpus saligna*, y uno inferior integrado por *Drimys winteri, Gevuina avellana, Amomyrtus luma, Luma apiculata, Rhamnus diffusus* y *Rhaphithamnus spinosus*. El bambú *Chusquea valdiviensis* ocupa amplios sectores bajo claros del dosel, en donde la luminosidad es mayor, formando manchones de hasta 8 m de altura. Existe además gran cantidad de epífitas y el suelo del bosque está cubierto en 80% por el musgo *Rigodium implexum*. En sectores de más luz y suelo despejado, se encuentran las hierbas *Osmorhiza chilensis, Nertera granadensis, Uncinia* spp. y el helecho *Blechnum blechoides* (Erazo, 1984a; Briones, 2001).

El segundo retículo se denominó inicialmente "pradera" y correspondió a un sector originalmente afectado por varias alteraciones antrópicas. Aproximadamente la mitad del área se utilizó como pradera artificial para el pastoreo de animales hasta 1973, talándose el bosque hace más de 50 años. La otra mitad fue floreada en 1966. Cuando el Instituto de Ecología y Evolución se hizo cargo del bosque experimental, el retículo "pradera" se caracterizaba por una cubierta continua

de especies herbáceas introducidas, tales como *Holcus lanatus, Dactilis glomerata, Anthoxanthum odoratum, Bromus unioloides, Leptostigma arnottianum, Plantago lanceolata, Prunella vulgaris, Trifolium pratense, Taraxacum officinalis, Rumex* sp., *Paspalum dilatatum, Ranunculus repens* y *Cirsium vulgare*. Además, existían parches de *Ch. valdiviensis, Rubus contrictus, Rosa moschata, Greigia sphacelata* y abundantes renuevos de *N. obliqua* (Murúa y González, 1979).

Para este análisis del proceso sucesional se compararán los datos de composición vegetacional y abundancia de micromamíferos de los años inicial (1979) y final (2001) del retículo pradera sucesional. Con el fin de contrastar los cambios observados en este retículo con lo que ocurre en un bosque maduro no alterado, se utilizaron los datos del retículo de bosque.

La configuración espacial de los retículos fue de 12 x 12 trampas Sherman (diseñadas para captura de animales vivos), una por estación, separadas por 10 m. Los períodos de trampeo fueron mensuales con una duración variable en diferentes años, los que se homologaron con un índice de esfuerzo de captura, modificado según Caughley (1977) y Xia y Boonstra (1992). Este índice de densidad se basa en el esfuerzo de captura (número de animales capturados/número de trampas noche) y corrige la relación no lineal que existe entre la densidad y la probabilidad de captura.

Se estimó la diversidad de especies de micromamíferos de acuerdo al índice de Shannon-Weaver (Magurran, 1988; Índice de Shannon-Weaver: $H' = - \Sigma p_i \ln p_i$, en donde pi es la abundancia proporcional de la i-ésima especie). Se analizó la composición y abundancia de las principales especies de micromamíferos a lo largo del tiempo y sus fluctuaciones poblacionales.

En cada uno de los 144 puntos de captura se determinó en 1979 y 2001 las variables de microhábitat, tales como densidad de árboles y arbustos, número de especies de árboles, arbustos, epífitas y herbáceas, dentro de un radio de 10 m, tomando como centro la estación de captura. El porcentaje de cobertura de suelo se estimó visualmente, considerando la proyección de árboles y arbustos, especies herbáceas, ramas o troncos y hojarasca. Se determinó la densidad del follaje a 15, 30, 50 y 100 cm sobre el nivel del suelo mediante el método de MacArthur y MacArthur (1961).

Los cambios temporales en la vegetación del retículo se analizaron a través de análisis de componentes principales, el que representa cambios en los ensambles florísticos. Se utilizaron pruebas de Student para comparar las variables vegetacionales que caracterizan el microhábitat entre el año inicial y final del estudio.

Para determinar la asociación de los micromamíferos con las características del microhábitat se aplicaron análisis de regresión logística, método usado cuando las variables dependientes son de tipo dicotómico (Kleinbaun *et al.*, 1998), como es en este caso captura o no captura por trampa. Se usó el programa computacional STATISTICA (Statsoft, 1993) en todos los análisis.

32.2. Resultados

32.2.1. *Vegetación*

En el retículo de pradera sucesional en 1979 se encontró un total de 45 especies vegetales, 11 arbóreas, 6 arbustivas, 4 epífitas y 24 especies herbáceas. Por su parte, en 2001 se encontraron 72 especies, 21 arbóreas, 12 arbustivas, 10 epífitas y 29 herbáceas (Tabla 1). En el retículo de bosque no intervenido, muestreado en 2001, existían 38 especies, 13 arbóreas, 3 arbustivas, 8 epífitas y sólo 4 especies herbáceas y helechos.

Tabla 1. Frecuencia (%) de especies de plantas vasculares presentes en el retículo de pradera sucesional en 1979 (45 estaciones) y 2001 (144 estaciones) y en el retículo de bosque en 2001 (60 estaciones) en fundo San Martín, Universidad Austral de Chile, X Región, Chile.

Taxón	Pradera		Bosque
	1979	2001	2001
Árboles			
Nothofagus obliqua	84,4	98,6	45,0
Amomyrtus luma	31,1	16,7	75,0
Podocarpus saligna	17,8	16,0	65,0
Luma apiculata	13,3	77,1	48,3
Aextoxicon punctatum	13,3	48,6	76,7
Laurelia sempervirens	11,1	22,2	
Rhaphithamnus spinosus	8,9	21,5	38,3
Laureliopsis philippiana	6,7	20,8	81,7
Embothrium coccineum	4,4	36,1	
Drimys winteri	4,4	12,5	16,7
Eucryphia cordifolia	2,2	12,5	86,7
Gevuina avellana		36,8	6,7
Lomatia dentata		13,2	
Lomatia hirsuta		10,4	
*Malus pumila**		8,3	
Maytenus boaria		4,2	
Blepharocalyx cruckshanksii		3,5	3,3
Persea lingue		3,5	
Amomyrtus meli		1,4	75,0
Myrceugenia exsucca		1,4	5,0
Lomatia ferruginea		1,4	
Arbustos			
*Rubus constrictus**	91,1	52,8	
Chusquea valdiviensis	75,6	92,4	98,3
Aristotelia chilensis	13,3	21,5	
Greigia sphacelata	11,1	18,1	45,0
*Rosa moschata**	6,7	16,0	
Acrisione denticulata	2,2	1,4	
Rhamnus diffusus		7,6	50,0
Cotoneaster sp.*		2,1	
Solanum valdiviense		1,4	
Myoschilos oblonga		0,7	
Ovidia pillopillo		0,7	
Ugni molinae		0,7	
Epífitas y enredaderas			
Boquila trifoliolata	48,9	74,3	21,7
Cissus striata	40,0	75,0	65,0
Luzuriaga radicans	11,1	43,8	78,3
Lapageria rosea	8,9	50,7	51,7
Hydrangea serratifolia		6,9	6,7
Mitraria coccinea		6,3	43,3

Continuación Tabla 1

Tristerix corymbosus		3,5	
Muehlenbeckia hastulata		2,1	
Fascicularia bicolor		1,4	31,7
Sarmienta scandens		0,7	16,7
Hierbas y helechos			
*Dactilis glomerata**	91,1	40,3	
Leptostigma arnottianum	88,9	2,8	
*Plantago lanceolata**	86,7	27,1	
Uncinia phleoides	84,4	74,3	51,7
Paspalum dilatatum	82,2	32,6	
*Holcus lanatus**	82,2	26,4	
*Lotus uliginosus**	80,0	12,5	
*Prunella vulgaris**	62,2	13,9	
Blechnum blechnoides	55,6	55,6	28,3
Acaena ovalifolia	53,3	16,0	
*Taraxacum officinalis**	48,9	10,4	
Nertera granadensis	31,1	19,4	3,3
Rumex sp.*	22,2	7,6	
*Bromus unioloides**	17,8		
*Cirsium vulgare**	17,8		
*Anemona decapetala**	13,3	4,9	
*Anthoxantum odoratum**	11,1	15,3	
Osmorhiza chilensis	8,9	4,9	1,7
*Lolium multiflorus**	6,7	0,0	
Juncus procerus	4,4	0,7	
*Trifolium repens**	4,4		
*Ranunculus minutiflorus**	2,2	3,5	
Trifolium sp.*	2,2		
Alstroemeria aurea		11,1	
Dichondra repens		7,6	
Fragaria chiloensis		7,6	
*Hypochaeris radicata**		7,6	
*Leontodon taraxacoides**		5,6	
Uncinia ericacea		4,2	
*Digitalis purpurea**		3,5	
Phragmites australis		2,8	
*Trifolium pratense**		2,8	

* Especies introducidas.

Los análisis de componentes principales, usando las especies de plantas de mayor abundancia relativa (dos cuartiles superiores) en 1979 y 2001, en ambos retículos, muestran cambios sucesionales y diferencias con el bosque maduro (Fig. 1). En la pradera sucesional 1979, el eje principal de variación corresponde a luz y el segundo en importancia a la calidad del suelo (Fig. 1). Cabe recordar que en este retículo coexisten dos situaciones, una con una actividad ganadera prolongada y otra derivada de una explotación más reciente sin remoción total del bosque. Las

especies herbáceas subsisten en suelos de inferior calidad derivados del pastoreo (*Rumex* sp., *Acaena ovalifolia*, *C. vulgare*, *R. repens*, *B. unioloides*) y se agruparon en el cuadrante derecho inferior (Fig. 1a), en tanto que *Ch. valdiviensis*, *Boquila trifoliolata*, *P. saligna* y *A. luma* se ubican en el cuadrante superior izquierdo, asociados a suelos menos degradados y menor disponibilidad lumínica.

En el año 2001 (Fig. 1b), el área sucesional muestra una situación que caracterizamos como sucesional intermedia, en donde el eje principal refleja la disponibilidad de espacio abierto, dependiente en este caso de la abundancia del bambú *Ch. valdiviensis*. La cobertura del dosel pasa a ser el segundo factor de importancia, definiendo un conjunto de especies que pueden subsistir bajo la cobertura del bambú (epífitas en su mayoría, cuadrante superior izquierdo). Un segundo grupo de especies, en el cuadrante superior derecho, están asociadas con mayor cobertura arbórea y más espacio disponible en estratos inferiores, donde *Ch. valdiviensis* no está presente, por lo que se encuentra una gran cantidad de hierbas.

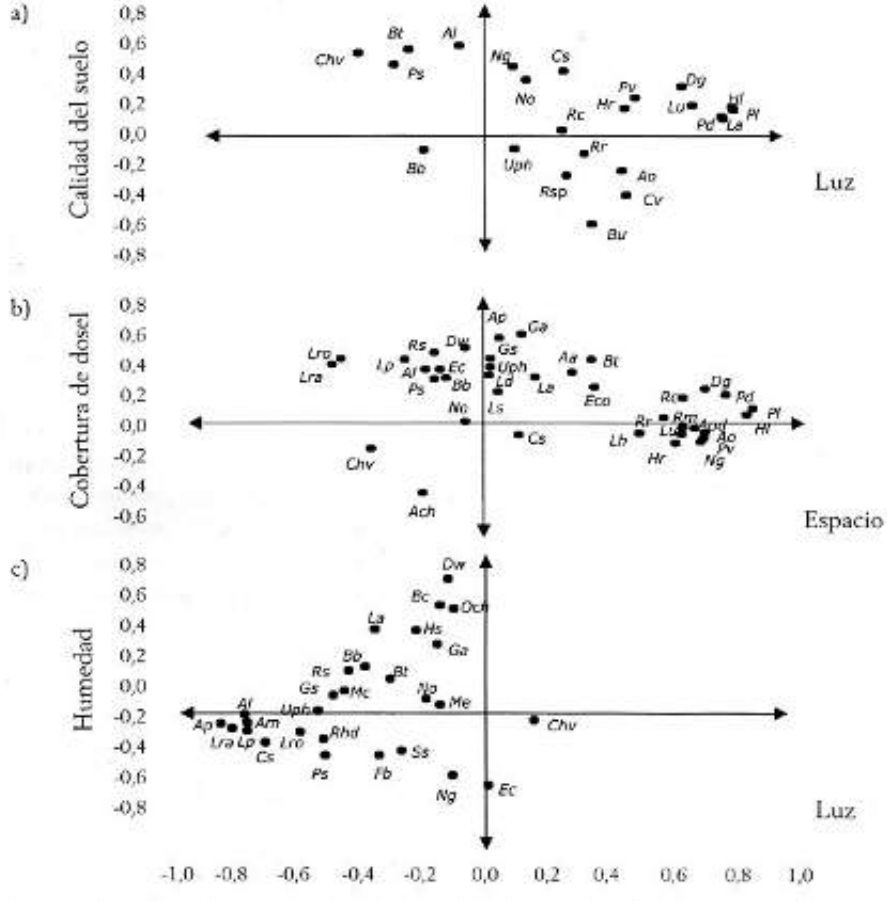


Figura 1. Componentes principales de variables de vegetación en pradera sucesional 1979 (a) luz explica 21% de la varianza, calidad del suelo 11%. 2001 (b) espacio explica 22% de la varianza, cobertura del dosel 7%, y bosque 2001 (c) luz explica 26% de la varianza, humedad 8%. Códigos de especies corresponden a iniciales del género y especie (Tabla 1).

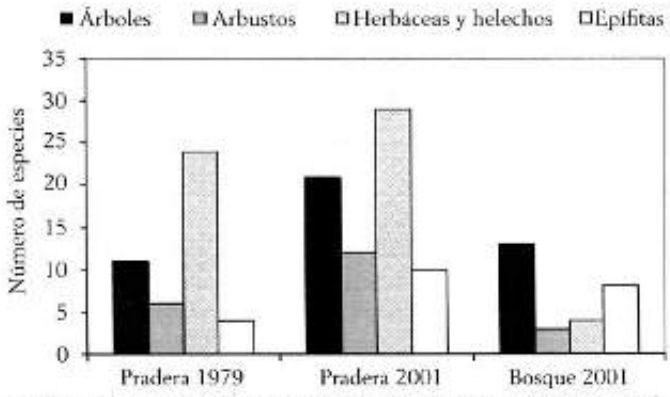


Figura 2. Número de especies vegetales presentes en retículos analizados en fundo San Martín, Universidad Austral de Chile, X Región, Chile.

En el caso del retículo de bosque no alterado (Fig. 1c), el eje principal correspondió a un gradiente de disponibilidad de luz, encontrándose *Ch. valdiviensis* y *E. cordifolia* en los sectores de claros del dosel con mayor luminosidad, y *A. punctatum, A. luma, Luzuriaga radicans* y *Laureliopsis philippiana* en el extremo opuesto de dicho eje, es decir bajo mayor cobertura del dosel. La humedad es el segundo factor en este análisis (Fig. 1), concentrándose en los sectores más húmedos (cuadrante superior izquierdo) las especies *D. winteri, Blephalocalyx cruckshanksii, L. apiculata* y *O. chilensis*.

Hubo un aumento predecible en el número de especies arbóreas y epífitas que componen la pradera sucesional entre 1979 y 2001, en tanto que el número total de especies herbáceas en el 2001 fue mayor que en 1979 (Fig. 2). La densidad de follaje, estimación de cobertura horizontal, fue menor en la pradera sucesional de 1979 con respecto al bosque y área sucesional en 2001 (Tabla 3). Sin embargo, al comparar la pradera sucesional en 2001 con el bosque de 2001, se observan diferencias significativas a los 15, 50 y 100 cm (Tabla 2). Los menores valores de densidad de follaje en el bosque maduro a 50 y 100 cm indican más espacios despejados, en tanto que el área sucesional es más cerrada porque existen más arbustos (*R. constrictus*, entre otros).

Tabla 2. Caratcterización de hábitat en puntos de muestreo de retículos de pradera sucesional en 1979 y 2001, y bosque en 2001, en fundo San Martín, Universidad Austral de Chile, X Región, Chile. Letras distintas indican diferencias significativas en prueba de Student.

Variable	Pradera		Bosque
	1979	2001	2001
Riqueza arbórea	1,93 (1,21)^c	5,09 (2,17)^a	3,47 (1,83)^b
Distancia al árbol más cercano (m)	-	2,41 (1,58)^b	4,74 (1,78)^a
Riqueza arbustiva	2,09 (1,04)^{ab}	2,25 (0,93)^a	1,93 (0,80)^b
Distancia al arbusto más cercano (m)	-	0,77 (0,35)^b	1,61 (1,65)^a
Riqueza herbácea	10,18 (2,94)^a	4,34 (4,57)^b	0,80 (0,84)^c
Riqueza epífita	1,11 (1,08)^a	2,57 (1,11)^a	3,02 (2,17)^a
Densidad de follaje a 15 cm (m)	2,43 (1,07)^a	1,52 (0,72)^b	1,27 (0,78)^c
Densidad de follaje a 30 cm (m)	4,07 (1,54)^a	1,55 (0,73)^b	1,69 (0,88)^b
Densidad de follaje a 50 cm (m)	6,11 (1,47)^a	1,63 (0,79)^c	1,93 (0,90)^b
Densidad de follaje a 100 cm (m)	7,10 (1,37)^a	2,18 (1,50)^c	3,41 (1,78)^b

Tabla 3. Variables de microhábitat que presentan mayor grado de asociación con micromamíferos en el retículo de pradera sucesional (1979-2001) y en bosque (2001) en fundo San Martín, Universidad Austral de Chile, X Región, Chile. *Abrothrix* (A) *olivaceus; Oligoryzomys* (O) *longicaudatus; Abrothrix* (A) *longipilis; Loxodontomys* (L) *micropus; Geoxus* (G) *valdivianus; Irenomys* (I) *tarsalis; Pearsonomys* (P) *annectens; Rattus* (R) *rattus*. Se muestran sólo asociaciones significativas ($p < 0,5$) o marginalmente significativas ($p < 0,1$).

Especie	Año	Reticulo	N	Variable	$\chi 2$	P
A. olivaceus	1979	Pradera	121	Densidad de follaje a 100 cm	2,93	0,09
	2001	Pradera	65	Cobertura de palos	4,96	0,03
	2001	Bosque	22	Distancia al arbusto más cercano	5,19	0,02
	2001	Bosque	22	Densidad de follaje a 30 cm	3,72	0,05
O. longicaudatus	1979	Pradera	93	Densidad de follaje a 100 cm	4,22	0,04
	2001	Pradera	54	Cobertura de hojarasca	3,03	0,08
	2001	Pradera	54	Distancia al árbol más cercano	2,99	0,08
	2001	Bosque	15	Número de especies epífitas	9,17	0,00
	2001	Bosque	15	Número de especies de arbustos	3,83	0,05
	2001	Bosque	15	Cobertura de arbustos	10,07	0,00
	2001	Bosque	15	Densidad de follaje a 50 cm	5,68	0,02
A. longipilis	1979	Pradera	13	Densidad de follaje a 100 cm	4,53	0,03
	2001	Pradera	7	Número de especies de arbustos	4,56	0,03
	2001	Pradera	7	Número de especies herbáceas	5,77	0,02
	2001	Pradera	7	Cobertura de hojarasca	6,87	0,01
	2001	Pradera	7	Cobertura de palos	6,78	0,01
	2001	Bosque	8	Cobertura de árboles	11,88	0,00
	2001	Bosque	8	Distancia al árbol más cercano	7,71	0,01
	2001	Bosque	8	Número de especies epífitas	11,73	0,00
	2001	Bosque	8	Número de especies de arbustos	8,65	0,00
	2001	Bosque	8	Densidad de follaje a 50 cm	7,93	0,00
	2001	Bosque	8	Densidad de follaje a 100 cm	6,65	0,01
G. valdivianus	2001	Pradera	1	Número de especies de árboles	3,63	0,06
	2001	Bosque	1	Número de especies epífitas	3,12	0,08
I tarsalis	2001	Pradera	1	Número de especies herbáceas	4,43	0,04
	2001	Pradera	1	Cobertura de arbustos	5,65	0,02
P. annectens	2001	Bosque	2	Número de especies herbáceas	3,28	0,07
	2001	Bosque	2	Densidad de follaje a 15 cm	2,95	0,09
R. rattus	2001	Bosque	2	Número de especies herbáceas	3,28	0,07

32.2.2. *Micromamíferos*

En los 20 años de colectas (1979-1999), con un esfuerzo de captura de 212.966 trampas/noches, se capturó un total de 3.291 *A. olivaceus*, 2.183 *O. longicaudatus*, 518 *A. longipilis*, 98 *Loxodontomys micropus*, 21 *Geoxus valdivianus*, 7 *Pearsonomys annectens*, 4 *Irenomys tarsalis*, 2 *Dromiciops gliroides* y 91 *Rattus rattus*, lo que representa un total de nueve especies en el ensamble de micromamíferos del BESM. Las especies dominantes en este ensamble son *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, quienes mantienen presencia constante e índices de densidad cercanos a uno a lo

largo del estudio, aumentando *O. longicaudatus* en 1994 y *A. olivaceus* entre 1994 y 1997 (Fig. 3), a causa de la enorme oferta de semillas tras la floración sincrónica de *Ch. valdiviensis*. Los pronunciados aumentos poblacionales registrados por esta causa se conocen popularmente como "ratadas". *Abrothrix longipilis* también está presente a lo largo de todo el proceso sucesional, aunque ha disminuido su abundancia desde 1994 (Fig. 3).

Otras especies también muestran variaciones demográficas a través del tiempo, como es el caso de *L. micropus* que decrece a partir del año 1988, con sólo apariciones esporádicas en los años siguientes. Las otras cuatro especies, *G. valdivianus*, *I. tarsalis*, *P. annectens* y *D. gliroides* se presentaron esporádicamente, disminuyendo levemente en el caso de *I. tarsalis*. Se destaca la aparición en 1994 de *R. rattus*, cuyo número aumentó gradualmente en los años sucesivos (Fig. 3).

La diversidad de los micromamíferos fue mayor en la pradera sucesional que en el bosque (Fig. 4). Esta mayor diversidad se mantuvo hasta el año 1988, fecha en que converge con el bosque. En el inicio de la sucesión, *L. micropus*, junto a otras especies esporádicas, contribuyeron a la diversidad del ensamble. En el bosque dominaron claramente dos especies, con participación de una tercera con menor número pero constante, lo que redujo la diversidad del ensamble. El año de la ratada se caracterizó por un incremento importante de la abundancia de individuos de las dos especies principales, asociado a una fuerte caída en la diversidad en ambos hábitat (bosque y pradera sucesional).

32.2.3. *Micromamíferos y su hábitat*

La Tabla 3 muestra la asociación de las variables de hábitat con las especies de micromamíferos en los dos retículos. En la pradera sucesional en 1979, los micromamíferos más abundantes (*O. longicaudatus*, *A. olivaceus*, *A. longipilis*) se asociaron positivamente a la densidad del follaje entre los 50 y los 100 cm. Este tipo de cobertura proporciona refugio a los micromamíferos durante esta fase de la sucesión secundaria. El micromamífero semifosorial *G. valdivianus* se asoció, aunque no significativamente (por el bajo número de individuos), a la presencia de árboles cercanos.

En el año 2001, en una fase intermedia de sucesión, cada especie presentó un grado de asociación a diferentes variables del hábitat (Tabla 3). Así, *A. olivaceus* se asoció significativamente a la presencia de ramas y troncos que forman enrejados que cubren el suelo, mientras que la abundancia de *O. longicaudatus* estaba relacionada, aunque débilmente, con la cantidad de hojarasca y presencia de árboles cercanos. *A. longipilis* es la especie que se asoció con mayor número de variables, en su mayoría condiciones que le proporcionan refugio en los tres estratos, herbáceo, arbustivo y arbóreo.

En el retículo bosque, las especies mostraron asociación con el estrato arbustivo, tanto *A. olivaceus* como *O. longicaudatus*. En cambio, *A. longipilis* se encontró en lugares con más cobertura del dosel y menor estrato arbustivo. Otra especie como *P. annectens* apareció en el retículo del bosque asociado a variables del estrato herbáceo, mientras que *G. valdivianus* mantuvo su asociación con la densidad de árboles.

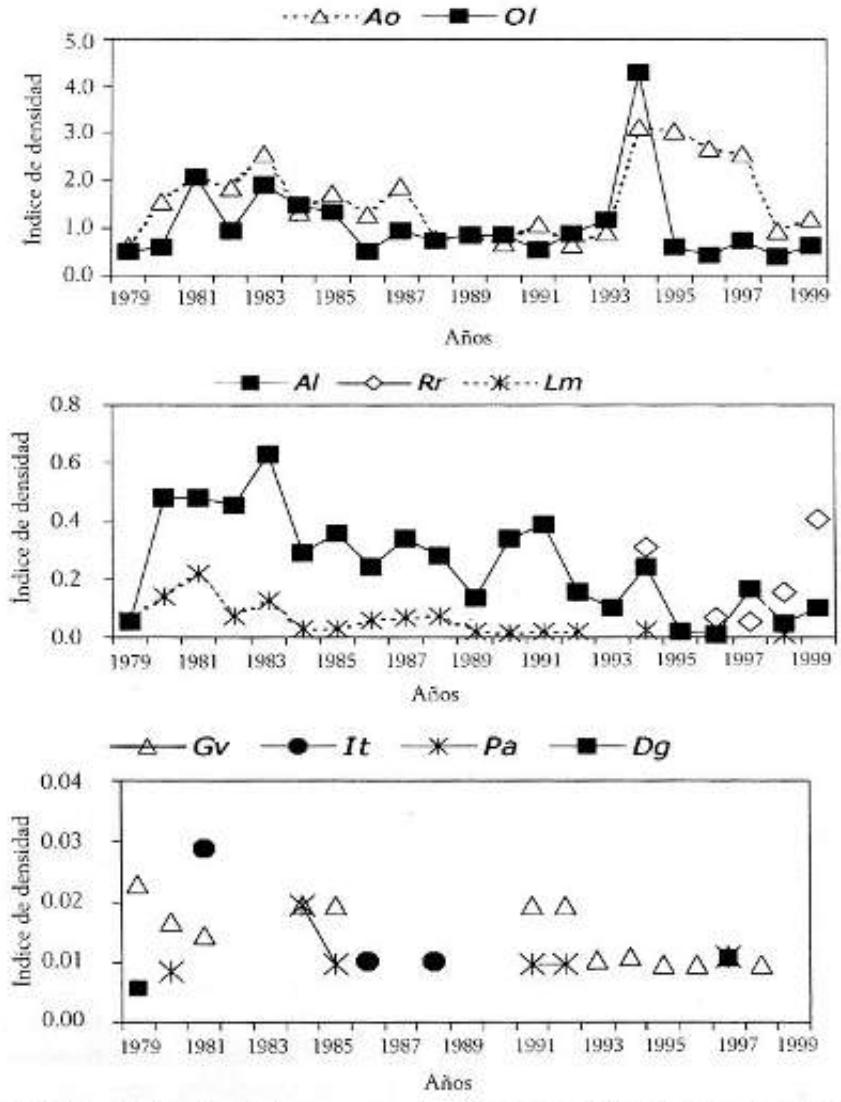


Figura 3. Índices de densidad de las nueve especies de micromamíferos detectadas entre 1979 y 1999 en el retículo de pradera sucesional en fundo San Martín, Universidad Austral de Chile, X Región, Chile. Abreviaturas corresponden a iniciales de los nombres científicos en la Tabla 1.

32.3. Discusión

La comunidad vegetal dominada por herbáceas y arbustos en las primeras etapas de la sucesión favorece a ciertos animales de hábito terrícola, herbívoros, granívoros, frugívoros o micófagos. Algunos especialistas de hábitat, asociados al subsuelo (semifosoriales), o al estrato arbustivo y arbóreo (arborícolas/escansoriales), son escasos o están ausentes. Los cambios sucesionales en el ensamble de micromamíferos, a partir de este ensamble inicial, responden a la desaparición y aparición de nuevas especies vegetales que cambian las características del hábitat.

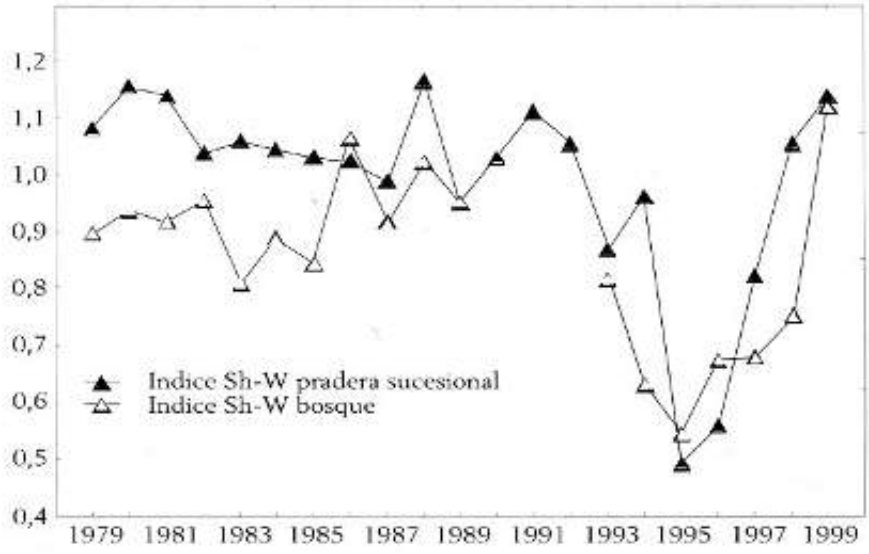


Figura 4. Índices de Shannon-Wienner para la diversidad de micromamíferos en bosque y pradera sucesional entre 1979 y 1999, analizadas en fundo San Martín, Universidad Austral de Chile, X Región, Chile.

32.3.1. *Vegetación*

Tanto en 1979 como en 2001 la especie arbórea más abundante en el área sucesional fue *N. obliqua*. De acuerdo a lo señalado por Veblen *et al.* (1980) y Veblen y Donoso (1987) esta especie regenera en grandes áreas abiertas, generalmente creadas por perturbaciones catastróficas. Sin embargo, en este caso *N. obliqua* regeneró exitosamente en un área abierta reducida, parcialmente alterada por la corta y extracción de madera y el uso ganadero. Veblen y Ashton (1978) indican que la dominancia de *Nothofagus* spp. representa etapas sucesionales derivadas de una larga historia de perturbaciones catastróficas. La alta frecuencia de perturbaciones impediría el reemplazo de *Nothofagus* por otras especies sombra-tolerantes. La sucesión en el bosque San Martín muestra algunas diferencias, debido a la relativamente temprana regeneración de especies sombra-tolerantes como *A. punctatum, L. philippiana, P. saligna, Persea lingue, L. sempervirens, A. luma* y *A. meli*. Esto nos lleva a sugerir que el bosque de San Martín sería un remanente del bosque siempreverde continuo que cubrió el valle central, hoy regionalmente casi extinto, donde la especie intolerante colonizadora fue *N. obliqua*.

En los 30 años transcurridos desde que se excluyeron animales domésticos de la pradera, los renovales de *N. obliqua* han crecido lo suficiente como para aportar protección a otras especies (facilitación, *sensu* Connell y Slatyer, 1977). Así, la vegetación del sitio en 2001 incluye una serie de especies del bosque adulto, como *G. avellana, Lomatia dentata, P. lingue, A. meli* y *Myrceugenia exsucca*, entre otras. Las especies sombra-tolerantes del bosque siempreverde, tales como *A. punctatum, L. philippiana, L. sempervirens* y *R. spinosus*, también han aumentado su presencia en el

área sucesional, favorecidas por la protección de los primeros colonizadores leñosos. Sin embargo, también están presentes en el sitio especies propias de sectores abiertos o bordes de bosque, como *L. hirsuta*, *L. ferruginea*, *M. boaria* y *Malus pumila* y han aumentado *Embothrium coccineum* y *Aristotelia chilensis* (Briones, 2001).

Con respecto a los arbustos, existe una gran disminución de la especie naturalizada zarzamora, *R. constrictus*, en 2001 con respecto a 1979. Esta especie requiere condiciones de gran luminosidad, por lo que su cobertura decrece con el aumento en densidad y cobertura de árboles (Montaldo, 1990). En 2001, la especie aún se encuentra en más de la mitad de las estaciones, lo que sugiere que este proceso toma varias décadas. Se documenta también el aumento de especies propias del interior del bosque, como es el caso de *G. sphacelata* (Bromeliaceae) y la colonización de nuevas especies arbustivas ausentes en 1979, como *R. diffusus* y *Ugni molinae*. El área también ha sido colonizada por especies arbustivas propias de lugares abiertos como *Solanum valdiviensis*, *Myoschilos oblonga* y *Ovidia pillopillo*, ausentes del retículo de bosque 2001.

Las epífitas del área sucesional son el grupo más similar en composición de especies al ensamble del bosque no intervenido, aunque en proporciones distintas. Dentro de un fragmento de bosque en un estado sucesional avanzado se espera encontrar menos *Boquila trifoliolata* y más *Luzuriaga radicans*, *Mitraria coccinea* y *Sarmienta scandens*. *Muehlenbeckia hastulata* es una epífita asociada a bordes y sectores muy despejados (Briones, 2001), que no aparece en el retículo de bosque.

En la pradera sucesional, las especies herbáceas alcanzan una gran riqueza específica, a diferencia del bosque. El número total de especies herbáceas fue mayor en el 2001 que el registrado en 1979, aunque el número promedio por estación fue menor, lo que indicaría una gran heterogeneidad espacial en la fase sucesional intermedia. Por otra parte, el ensamble de especies herbáceas ha cambiado en estos 22 años. Han desaparecido o disminuido especies indicadoras de alteración, como es el caso de malezas como *C. vulgare* y otras típicas de praderas pastoreadas, como *Lolium multiflorus*, *B. unioloides* y *Trifolium repens* (Matthei, 1995). En contraste, en el retículo de bosque sólo se encuentran *Uncinia phleoides*, *N. granadensis* y *O. chilensis*, posiblemente debido a la alta cobertura de *Chusquea*. La diversidad y composición de especies arbóreas, arbustivas, epífitas y herbáceas sugiere que en 22 años el área perturbada ha alcanzado un estado intermedio en la recuperación del bosque original.

La alta diversidad vegetacional observada en el área sucesional en el 2001 se explica por una situación de mosaico, con tres tipos principales de ambientes: sectores densamente cubiertos con *Chusquea*, sectores comparables a un bosque denso y áreas con abundante cubierta herbácea, *R. constrictus* e individuos de *N. obliqua* de tamaño mediano. Esta heterogeneidad espacial permitiría la coexistencia de un mayor número de especies (Picket, 1980), y sugiere que la máxima diversidad de especies ocurre antes de que las especies intolerantes sean reemplazadas por las tolerantes (véase Aravena *et al.*, 2002).

Cabe destacar que los análisis del 2001 fueron realizados seis años después del florecimiento y desecación de *Chusquea*, lo que ha determinado un periodo

de regeneración inicial vigorosa de esta especie. Esta situación es relevante en el proceso de la sucesión secundaria, ya que la colonización y establecimiento de especies son en gran medida dependientes del ciclo de vida de *Chusquea*, lo que a su vez puede afectar a las poblaciones de micromamíferos.

32.3.2. *Micromamíferos*

El ensamble de micromamíferos en el BESM está conformado por un grupo de especies (*A. olivaceus, O. longicaudatus* y *A. longipilis*) que son frecuentemente abundantes, con una amplia distribución, y que además representan el 90% del total de especies presentes en distintas formaciones vegetales de la costa, Depresión Intermedia y cordillera de los Andes en la región de Los Lagos (Cádiz, 2000). La especie más abundante regionalmente es *A. olivaceus*, en lugares cercanos a la costa o a bajas altitudes en la cordillera de los Andes, siendo ocasionalmente reemplazada por *O. longicaudatus* (Cádiz, 2000). Ambas especies están extensamente distribuidas, desde la III hasta la XI Región, en diferentes comunidades vegetales (Meserve *et al.*, 1999).

No llama la atención entonces que en el BESM sean las dos especies con mayor abundancia durante gran parte del año, tanto en el bosque como en la pradera sucesional. Ambas especies respondieron con aumentos poblacionales al florecimiento y fructificación de *Ch. valdiviensis* en 1994, agregándose el aumento *A. olivaceus* en los tres años siguientes (Murúa *et al.*, 1996; González *et al.*, 2000; Murúa y González, datos no publicados).

La dominancia de estas dos especies afectó directamente la diversidad del ensamble de micromamíferos en el bosque y área sucesional. La mayor diversidad encontrada en el área sucesional se explica por la presencia de especies como *L. micropus* y apariciones esporádicas de otras especies acompañantes (*G. valdivianus, I. tarsalis, P. annectens, D. gliroides*). La tercera especie en importancia en este ensamble fue *A. longipilis*. En el BESM su representación es baja y sus capturas han disminuido en los últimos años (Murúa *et al.*, 1987). Sin embargo, sus capturas son más importantes en otros ámbitos de la región valdiviana, particularmente en zonas precordilleranas andinas (Meserve *et al.*, 1999). De acuerdo a un estudio latitudinal, las poblaciones de esta especie están fuertemente asociadas a la densidad de árboles, lo que sugiere la preferencia por hábitats sombreados y húmedos en el sotobosque (Murúa *et al.*, 1996). Aunque el BESM presenta características de hábitat adecuadas para la especie, se encuentra casi a nivel del mar, por lo que la elevación parece ser un factor determinante de la composición del ensamble de micromamíferos (Meserve *et al.*, 1991). Además, las variaciones de precipitación asociadas a los eventos de El Niño y de La Niña, si bien no afectarían directamente las poblaciones de micromamíferos, tendrían efectos en las formaciones vegetales, particularmente en la producción de semillas de los árboles, que fluctúa notablemente en los últimos 15 años (Briones *et al.*, datos no publicados).

Por otra parte, la mayor radiación atmosférica como resultado del debilitamiento de la capa de ozono, predice un aumento de los procesos de evapo-

transpiración en los bosques, desencadenando una mayor desecación, situación que afectaría a numerosas especies tanto vegetales como animales. Una especie indicadora de este efecto podría ser *A. longipilis*, una de cuyas limitantes fisiológicas es la regulación del agua (Cortés, 1986; citado por Murúa *et al.*, 1996). El índice de densidad de esta especie en el BESM ha ido en franca declinación en años recientes. Además, en el BESM se colectó *Abrothrix sanborni* entre 1975 y 1989, en lugares diferentes a los retículos (Colección de Mamíferos del Instituto de Ecología y Evolución, Universidad Austral de Chile). Esta especie, que predomina en lugares de la precordillera andina, al igual que *A. longipilis*, no ha vuelto a ser registrada en el área.

Entre las especies del ensamble de la pradera sucesional en San Martín se encuentra *L. micropus*, una especie considerada frugívora/granívora (Meserve *et al.*, 1988; Murúa, 1996), asociada, aunque no significativamente, a la densidad del follaje en los primeros 50 cm en el censo de 1979. *Loxodontomys micropus* desapareció a partir de 1988, esto es 20 años después de la extracción de madera, tiempo suficiente para producir un cambio importante en las especies vegetales. La aparición de renovales de árboles y arbustos leñosos (*G. avellana, L. dentata, L. hirsuta, R. diffusus, U. molinae*) y mayor cobertura de *Ch. valdiviensis* reduce ostensiblemente la densidad del follaje herbáceo. Es posible que el pastoreo de ganado, que detiene el proceso de sucesión, manteniendo la pradera, favorezca la presencia de *L. micropus* en estas zonas abiertas.

Irenomys tarsalis es una especie arborícola que fue registrada en las zonas más cubiertas del área sucesional, con renovales de árboles y arbustos. También se registró otra especie arborícola, *D. gliroides*. La disposición de las trampas, restringidas al suelo, puede introducir un sesgo en contra de las capturas de estas dos especies arborícolas (Patterson *et al.*, 1989). Por ello, sus abundancias podrían ser subestimadas.

La presencia escasa en el área sucesional, aunque relativamente constante, de *G. valdivianus*, una especie semifosorial que necesita de un suelo profundo y rico en materia orgánica, es interesante. La perturbación causada por la corta y extracción de árboles puede mantener, en ocasiones, un capital de materia orgánica que favorece la recolonización de especies arbóreas (Kimmins y Meilly, 1997), que a su vez constituyen el microhábitat de *G. valdivianus*. En el área sucesional esta especie se asoció a los sectores cubiertos por árboles, tanto en 1979 como en 2001.

La presencia de *P. annectens*, junto a las especies que responden al aumento de cobertura de especies arbóreas y arbustivas y baja cobertura de especies herbáceas, concuerda con su abundancia en el bosque adulto. Dado que es, al igual que *G. valdivianus*, una especie semifosorial, también se vería favorecida por la mayor cantidad de materia orgánica en el suelo del bosque. No se conocen mayores antecedentes sobre la ecología de esta especie, que constituye un nuevo género y especie, recientemente descritas para la región (Patterson, 1992). El reciente hallazgo de esta especie en la costa, en la localidad de bahía San Pedro (40°54' S - 73°53' W) (Figueroa y Cádiz , datos no publicados), más al sur de los lugares tipo Mehuín (39°26' S - 73°10' W) y BESM, sugieren un rango de distribución que abarcaría los bosques siempreverdes costeros. Así, constituiría una especie endémica de estos ecosistemas boscosos.

En este análisis no se puede dejar de mencionar la expansión poblacional de *R. rattus*, especie cosmopolita, introducida, cuya presencia esporádica y en ciertas épocas del año (otoño-invierno) se ha constatado desde los años 80 en el BESM (Murúa *et al.*, datos no publicados). Sus números aumentan a partir de 1994, durante la semillación de *Ch. valdiviensis*. Se podría pensar que el denso sotobosque de renovales de especies arbóreas, arbustivas y herbáceas en la pradera sucesional después de 30 años, proporcionan condiciones de refugio de depredadores para este roedor. La información sobre la ecología de esta especie en hábitats silvestres es precaria y su aparición, cada vez más frecuente, hace necesario estudios que clarifiquen su relación con el ensamble de micromamíferos nativos en los ecosistemas boscosos.

32.4. Conclusiones

En este experimento natural se documenta la dinámica sucesional del bosque templado, tras una alteración antropogénica. *Nothofagus obliqua*, especie arbórea dominante, fue capaz de regenerar exitosamente en el retículo de pradera desde 1979 y 20 años después numerosas especies leñosas sombra-tolerantes han colonizado el área, bajo la protección del dosel de esta especie colonizadora. Sin embargo, es claro que el período estudiado es pequeño en relación con el ciclo de crecimiento del bosque, por lo que el rodal se encontraría en una etapa intermedia de la sucesión.

Chusquea valdiviensis juega un papel clave en esta sucesión, determinando la disponibilidad de espacio para el establecimiento de otras especies leñosas. De su cobertura y grado de desarrollo dependerá la composición de la comunidad vegetal en un tiempo determinado.

Este estudio de sucesión secundaria en el BESM demuestra que la exclusión completa del ganado facilita la regeneración del bosque, alcanzando en un período de 30 años una composición florística similar al bosque original.

El ensamble de pequeños mamíferos en estos hábitats sucesionales está compuesto por nueve especies, sin embargo el predominio de dos de ellas determina un bajo índice de diversidad. Esta situación podría modificarse mediante estudios especialmente diseñados para registrar especies del dosel y escansoriales. Es posible que los cambios en la composición del ensamble de micromamíferos sean producto de modificaciones a gran escala del paisaje (clima, fragmentación y aislamiento de las áreas de bosque remanentes), más un efecto de los cambios en el microhábitat del sitio. La presencia de *A. longipilis* ha ido disminuyendo con el tiempo, por lo que el ensamble podría llegar a ser dominado exclusivamente por *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, con la ocurrencia esporádica de otras especies acompañantes (*G. valdivianus, I. tarsalis, P. annectens, D. gliroides*). *Loxodontomys micropus* parece haber desaparecido definitivamente de este retículo, producto del cambio vegetacional.

Micromamíferos en fragmentos de bosque Maulino y plantaciones de pino aledañas

Small mammals in remnants of Maulino forest and adjacent Monterrey pine plantations

BÁRBARA SAAVEDRA Y JAVIER A. SIMONETTI

Abstract

The effect of Maulino forest fragmentation upon small mammals was analyzed. We surveyed small mammals in Los Queules National Reserve (NRLQ), the last large track of Maulino forest, in remnant forest fragments, and in Monterrey pine plantations. Species richness was highest in NRLQ, due to presence of rare species from Valdivian forests. Forest remnants and pine plantations showed lower species richness, but nonetheless they sustain important populations, which are relevant for regional conservation.

El bosque Maulino, localizado en la Cordillera de la Costa de la VII Región del Maule, Chile (35° 55' S-36° 20' S), ha sido intensamente fragmentado por la actividad humana (San Martín y Donoso, 1995). El paisaje costero de la región del Maule está dominado en la actualidad por grandes extensiones de plantaciones de *Pinus radiata*, donde aún persisten, inmersos, principalmente en quebradas, fragmentos del bosque Maulino nativo (Grez *et al.*, 1997; Ibarra-Vidal, en este volumen). Recientemente se ha comenzado a explorar las consecuencias de la transformación histórica del bosque nativo en el resto de la biota, encontrándose una variedad de respuestas, dependiendo del organismo analizado (*e.g.*, Estades *et al.*, 1999; Grez *et al.* y Bustamante *et al.*, en este volumen).

El efecto de la fragmentación *per se* sobre la diversidad y abundancia de micromamíferos chilenos ha sido evaluado sólo en el bosque Valdiviano. Kelt (2000) no encontró efecto del tamaño de los fragmentos sobre la riqueza y abundancia de los pequeños mamíferos. Muñoz y Murúa (1990), Muñoz-Pedreros *et al.* (1990) han observado la presencia de micromamíferos nativos en plantaciones de *P. radiata* en la VIII Región, encontrando que la riqueza de especies era mayor en remanentes de bosque que en las plantaciones aledañas. A pesar de que el bosque Maulino constituye en la actualidad uno de los sistemas de bosques más fragmentados en Chile (Grez *et al.*, 1997; Bustamante y Castor, 1998), el efecto que este proceso ha tenido sobre la fauna de micromamíferos es prácticamente desconocido (Saavedra, 2003). Presentamos aquí los resultados de censos de pequeños mamíferos realizados

en fragmentos remanentes de bosque Maulino de diferente superficie, así como de la matriz adyacente de *P. radiata*. Destacamos con este trabajo la importancia que tiene para la persistencia de los ensambles de micromamíferos la mantención de grandes fragmentos remanentes de esta formación nativa.

Durante 1999-2000 realizamos muestreos bimensuales de micromamíferos en la Reserva Nacional Los Queules (RNLQ, área 145 ha, 35° 59' S-72° 41'W, 540-570 m), y en dos pequeños fragmentos aledaños de bosque nativo (Fragmento 1, área 3 ha,35° 58' S-72° 42' W; Fragmento 3, área 6 ha, 35° 59' S-72° 41' W), así como en la matriz exótica de *Pinus radiata*, en un rodal plantado hace poco más de 20 años. La RNLQ protege una fracción del último remanente continuo de bosque maulino de 600 ha, que tiene a *Nothofagus glauca, Aextoxicon punctatum, Cryptocarya alba, Gevuina avellana* y *Persea lingue* como árboles dominantes (San Martín y Donoso, 1995; Arroyo *et al.*, en este volumen). Los muestreos se realizaron con grillas de trampas Sherman, a partir de las cuales se estimó la riqueza y abundancia de micromamíferos, registrando también atributos de su condición individual (para detalles véase Saavedra y Simonetti, 2000; 2001). En el Fragmento 1, la grilla de trampeo cubrió tanto el interior del fragmento como la matriz exterior, pero debido al flujo de animales detectado en su borde (Saavedra y Simonetti, datos no publicados), la grilla fue analizada como una sola unidad.

Capturamos un total de 446 individuos en todos los sitios, sobre un total de 8.746 trampas/noches (5,1% éxito captura total). Encontramos en todo el sistema de vegetación nativa e introducida seis múridos: *Abrothrix longipilis, Abrothrix olivaceus, Oligoryzomys longicaudatus, Irenomys tarsalis, Geoxus valdivianus*, y el roedor introducido *Rattus rattus*; un caviomorfo: *Octodon bridgesi* (Foto 98, Cuadernillo 4), un didelfido; *Thylamys elegans*, y un microbiotérido; *Dromiciops gliroides* (Tabla 1). A pesar de esta diversidad, sólo cuatro taxa: *A. longipilis, A. olivaceus, O. longicaudatus, T. elegans* dieron cuenta del 80% del total de capturas, fenómeno común en diversos bosques de Chile (*e.g.*, Meserve *et al.*, 1999, Murúa *et al.*, en este volumen).

La RNLQ presentó la mayor riqueza de especies de todos los tipos de vegetación analizados, incluyendo la matriz de *Pinus radiata*. Esta diferencia se debió a la presencia simultánea de *I. tarsalis, G. valdivianus, O. bridgesi* y *D. gliroides*, todos estos taxa característicos de bosques templados australes (Osgood, 1943). En particular *I. tarsalis, G. valdivianus*, y *D. gliroides* alcanzan en esta zona el límite norte de su distribución, el cual ha sido recientemente extendido en ca. 200 km (Saavedra y Simonetti, 2000; 2001). El Fragmento 1 presentó sólo la combinación *G. valdivianus* e *I. tarsalis*, mientras que el Fragmento 3 albergó simultáneamente a *I. tarsalis* y *O. bridgesi* (Tabla 1).

Tabla 1. Éxito de captura (EC), número total de capturas (TC) y número mínimo de individuos conocidos (NMV) para cada taxón de micromamífero capturado en la Reserva Nacional Los Queules (RNLQ), en pequeños fragmentos (Fragmento 1, área = 3 ha; Fragmento 3, área = 6 ha) remanentes de bosque nativo y en la matriz de plantaciones de *Pinus radiata* adyacente. Proporciones similares se indican con igual letra. nc: no capturado; ne: no estimado. ns $P > 0,05$; ** $P < 0,001$.

	RNLQ			Fragmento 3			Fragmento 1			Matriz *Pinus radiata*			
Taxón	EC	TC	NMV	EC	TC	NMV	EC	TC	NMV	EC	TC	NMV	X^2
Rodentia													
Muridae													
Abrothrix longipilis	2,14a	84	39	2,17ab	23	17	5,42b	99	59	5,27b	103	52	64,5**
A. olivaceus	0,59a	23	17	3,20b	34	23	4,27b	78	33	3,17b	62	34	95,1**
Oligoryzomys longicaudatus	1,92a	75	62	0,66b	7	7	0,87b	16	14	0,87b	17	12	20,2**
Irenomys tarsalis	0,15	6	4	0,09	1	1	0,05	1	1	nc	0	0	ne
Geoxus valdivianus	0,03	1	1	nc	0	0	0,11	2	1	nc	0	0	ne
Rattus rattus	0,59	23	ne	0,09	1	ne	0,55	10	ne	0,36	7	ne	5,1ns
Octodontidae													
Octodon bridgesi	0,03	1	1	1,32	14	12	nc	0	0	0,82	16	7	ne
Marsupialia													
Didelphidae													
Thylamys elegans	0,43a	17	9	4,52b	48	16	2,68b	49	18	0,82a	16	5	120,0**
Microbiotheriidae													
Dromiciops gliroides	0,03	1	1	nc	0	0	nc	0	0	nc	0	0	ne
Total capturas	5,91a	231	134	11,97b	127	76	13,97b	255	126	11,32b	221	110	115,7**
Total trampas	3.909	1.061	1.825	1.951									

Destaca asimismo la presencia de *D. gliroides* en la RNLQ, especie monotípica del orden Microbiotheridae, la cual nunca fue capturada fuera de esta área protegida. En contraste, a pesar de la enorme superficie que cubren las plantaciones de *P. radiata* en la zona, éstas constituyeron el hábitat con la menor riqueza específica de micromamíferos, albergando sólo seis especies (Tabla 1).

A pesar de que la riqueza específica se vio afectada negativamente por la fragmentación y el reemplazo de la vegetación nativa, no ocurrió lo mismo con la abundancia de micromamíferos. Se determinó que la abundancia local de micromamíferos fue mayor en los pequeños fragmentos remanentes de bosque maulino y en la plantación de *P. radiata* (Tabla 1) que en la RNLQ, aunque la respuesta de cada especie mostró patrones opuestos. Es así que *A. longipilis* y *A. olivaceus* mostraron mayores abundancias en fragmentos pequeños y matriz, mientras que *O. longicaudatus* alcanzó mayor abundancia en la RNLQ. *T. elegans*, por su parte, mostró mayor abundancia en los pequeños fragmentos de bosque, siendo igualmente abundante en la RNLQ y en la plantación de *P. radiata* (Tabla 1). El único roedor introducido, *R. rattus*, presentó igual número de capturas en todos los hábitats comparados. Los taxa numéricamente más escasos, incluyendo *G. valdivianus*, *D. gliroides*, o *I. tarsalis*, fueron más abundantes en la RNLQ (Tabla 1).

La proporción de hembras y de juveniles, así como la proporción de individuos reproductivos en cada "población", no varió entre hábitats para ninguna de las cuatro especies más abundantes (B. Saavedra, datos no publicados). Sin embargo, se observó cambios en el peso de especies comunes: *A. longipilis* no mostró diferencias entre hábitats ($F=0,57$; 30 g.l.; $P=0,64$; peso RNLQ 124,1 ± 7,3 g, N=15; peso plantación de *P. radiata* 120,5 ± 11,4 g, N=19). En cambio, *A. olivaceus* ($F=8,6$; 13 g.l.; $P=0,011$) alcanzó mayor peso en la matriz de *P. radiata* (99,3 ± 4,6 g, N=7) que en la RNLQ (87,3 ± 9,9 g, N=8).

La fragmentación del bosque Maulino, junto con el reemplazo de la vegetación nativa por plantaciones de *P. radiata*, afectó la composición y abundancia de los pequeños mamíferos. El bosque continuo alberga una fauna de pequeños mamíferos muy interesante, debido a la coexistencia de poblaciones relictas del bosque valdiviano como *D. gliroides*, *G. valdivianus*, *I. tarsalis*, junto a especies asociadas a bosques esclerófilos como *O. bridgesi*, constituyendo una combinación de especies que no se observa en ningún tipo de bosque en la actualidad (Reise y Venegas, 1987; Saavedra *et al.*, 2000; 2001). Esto se debe probablemente a que la costa de Chile central-sur fue ocupada por bosque Valdiviano durante las glaciaciones cuaternarias (Armesto *et al.*, 1995; Villagrán *et al.*, 1995; Villagrán y Armesto, en este volumen), albergando micromamíferos arbóreos como *I. tarsalis* o *D. gliroides* (Murúa, 1995). Las poblaciones de micromamíferos raros

que hoy habitan el bosque Maulino costero de la VII Región, constituirían probablemente los representantes más antiguos de la fauna del distrito Valdiviano (Saavedra y Simonetti, 2001). Más aún, estas poblaciones probablemente actuaron como fuentes de recolonización de poblaciones más sureñas y andinas luego del retiro de los glaciares. Hemos documentado que las especies raras de pequeños mamíferos se concentran hoy en el fragmento de bosque Maulino más extenso, mientras que las especies más comunes extienden su ocupación de hábitat a los fragmentos y plantaciones de *P. radiata*. El proceso de fragmentación parece haber tenido impacto notorio sobre la riqueza de micromamíferos del sistema, amenazando la persistencia de aquellas especies más raras. Esta situación confiere un elevado valor de conservación al reducto de bosque Maulino asociado a la RNLQ.

Las especies de micromamíferos más comunes en los bosques de la X Región de Los Lagos son *A. longipilis, A. olivaceus, O. longicaudatus* y *T. elegans* (Muñoz y Murúa 1989; Kelt, 2000). Éstas son también las especies más abundantes en las plantaciones de *P. radiata*. Este hábitat parece ser adecuado para ellas, como lo sugieren sus tamaños corporales. El efecto positivo o al menos neutro de la fragmentación sobre especies generalistas de hábitat se ha observado en sistemas fragmentados de otras latitudes (*e.g.*, Mahan *et al.*, 1998; Díaz *et al.*, 1999). En consecuencia, bajo ciertas condiciones de manejo, las plantaciones de *P. radiata* podrían constituir hábitats adecuados para este subconjunto de especies, puesto que ramas y arbustos del sotobosque pueden ser usados como refugio. Además, las plantaciones presentan niveles mayores o iguales que la RNLQ de algunos recursos tróficos para pequeños mamíferos, como insectos (Grez *et al.*, 2003), y/o menor presión de depredación (Muñoz y Murúa, 1990).

Nuestros resultados refuerzan la necesidad de conservación del último remanente de 600 ha de bosque Maulino, puesto que su persistencia resulta indispensable para la mantención de la riqueza de especies de pequeños mamíferos en este paisaje, sirviendo de refugio para varias especies raras, clasificadas en diversas categorías de conservación (Glade, 1993). Al mismo tiempo, la mantención de pequeños fragmentos (3-6 ha) de bosque Maulino, inmersos en la matriz de plantaciones de *P. radiata*, parece adecuada para la persistencia de especies comunes, las cuales son capaces de dispersarse a través de las plantaciones. Para estas especies, las plantaciones incrementan la conectividad entre fragmentos remanentes de bosque nativo.

Agradecimientos

Trabajo financiado por FONDECYT 2990120, 1981050, 1010852, y Beca PG/15/99 de la Universidad de Chile. Agradecemos a Forestal Millalemu S.A. y CONAF VII por las facilidades prestadas para trabajar en sus terrenos.

Diversidad trófica de aves rapaces y mamíferos carnívoros en la Cordillera de la Costa

Trophic diversity of avian and terrestrial predators in the Chilean Coastal Range

JAIME RAU, ANDRÉS MUÑOZ-PEDREROS Y DAVID R. MARTÍNEZ

Abstract

The trophic diversity of avian and terrestrial predators that regularly inhabit coastal forests of southern Chile, Athene cunicularia *(burrowing owl),* Tyto alba *(barn owl),* Pseudalopex griseus *(grey fox) and* Puma concolor *(puma), was compared. Trophic analysis allowed the detection of up to 14 vertebrate prey species, including* Dromiciops gliroides *(marsupial), an arboreal mammal, endemic to southern forest. Diet analysis is a quick and non-expensive tool for obtaining information on the diversity of small mammals in temperate forests.*

El conocimiento de la riqueza faunística de un ecosistema, o un paisaje, implica el empleo de diferentes protocolos de muestreo (*e.g.*, tipos de trampas para vertebrados o insectos) y escalas espaciales y temporales, dependiendo de los organismos de interés. En la mayoría de los casos estos procedimientos son costosos y consumidores de tiempo. Aquí proponemos que el estudio de las dietas de especies de depredadores vertebrados, sobre la base del simple análisis de egagrópilas, o regurgitados de aves rapaces, y de fecas o deyecciones de mamíferos carnívoros, puede ser una alternativa económica y rápida para la evaluación de la biodiversidad en una escala temporal y espacial amplia.

En este trabajo describimos la conducta trófica de dos especies de aves rapaces y dos mamíferos carnívoros que habitan las cadenas montañosas de la costa en la IX Región y norte de la X Región de Chile. Las rapaces son los Strigiformes *Athene cunicularia* (pequén) y *Tyto alba* (lechuza blanca). En el verano de 1989 colectamos bajo sus "perchas" (sitios de anidación y alimentación) 110 egagrópilas de pequenes y en el verano de 1981, 56 egagrópilas de lechuzas blancas (Rau *et al.*, 1985), en Loncoche (39°22' S) y Lastarria (39°04' S), respectivamente. Los dos mamíferos carnívoros son *Pseudalopex griseus* (zorro chilla) y *Puma concolor* (puma) (para ver antecedentes de abundancia de pumas en la Cordillera de la Costa, ver Recuadro). Durante los años 1985-1990 colectamos a lo largo de senderos, que atravesaban zonas boscosas y arbustivas, 186 fecas de zorros chillas (Martínez *et al.*, 1993), y durante el otoño de 1989 y las primaveras de los años 1988-1996, 15 fecas de pumas (Rau y Jiménez, 2002). Las áreas de estudio fueron el Bosque Experimental "San Martín" (39°38' S), Valdivia, y el Parque Nacional Nahuelbuta, Malleco (37°47' S).

Analizamos la diversidad trófica a nivel específico (Brower *et al.*, 1990), es decir los números de especies de organismos presa, calculando el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon (*i.e.*, índice de Hill, 1973). Además, analizamos las categorías tróficas globales, a nivel de clase y orden, las cuales consideramos un Indicador de la flexibilidad conductual de los depredadores para incluir en su dieta una amplia gama de presas. Con el fin de estimar similitud y sobreposición en el nicho trófico de estas especies, estimamos el índice de sobreposición de Horn (1966), estimado con el programa de Ludwig y Reynolds (1988).

En comparación con el pequén, la lechuza blanca presentó una mayor diversidad trófica, reflejada tanto en la composición de presas (que incluyó los micromamíferos *Abrothrix longipilis, A. olivaceus, Euneomys chinchilloides, Lxodontomys micropus, Mus musculus, Oligoryzomys longicaudatus, Phyllotis darwini*, y *Rattus rattus*), el número de presas por egagrópila (2,3) y el alto índice de diversidad trófica a nivel específico (4,9). El pequén, por su parte, presentó un menor número de especies de pequeños mamíferos presas (*A. longipilis, L. micropus, O. longicaudatus*, y *P. darwini*), representando un total de 0,2 presas por egagrópila, con un índice de diversidad trófica menor (2,4). Ambas rapaces presentaron baja similitud trófica (Indice de Horn= 0,28), debido a que el pequén consume preferentemente insectos (94,6% de un total de 553 presas consumidas), mientras que las lechuzas consumen preferentemente roedores (95,5% de un total de 133 presas consumidas). La dieta insectívora de los pequenes incluyó a representantes de cinco familias, destacando entre ellas los Coleópteros de la familia Lucanidae, género *Chiassognatus* sp. (ciervo volante), insecto de gran tamaño y que es una especie endémica de los bosques de *Nothofagus* del centro-sur de Chile y el suroeste de Argentina.

En comparación con el puma, el zorro chilla consumió una mayor diversidad de presas de micromamíferos, incluyendo *A. longipilis, A. olivaceus, Geoxus valdivianus, Irenomys tarsalis, L. micropus, O. longicaudatus, P. darwini, R. rattus, Dromiciops gliroides, Rhyncholestes raphanurus* y *Lepus capensis*. Además, se encontraron entre sus presas el ave *Enicognathus leptorynchus*; el reptil *Liolaemus pictus*; y el pez *Cyprinus carpio*. El número de presas por feca (2,0) y el índice de diversidad trófica específica (5,95) también fueron mayores que en el puma. Las presas del puma fueron los mamíferos nativos *Myocastor coypus, D. gliroides, Pudu pudu*, e introducidos: liebre europea (*Lepus capensis*); oveja (*Ovis aries*) y jabalí (*Sus scrofa*), además del cisne de cuello negro (*Cygnus melanochrypha*). El puma consumió un total de 1,1 presas por feca, con un índice de diversidad trófica de 5,01. Ambos mamíferos depredadores presentaron muy baja similitud trófica (0,078), debido a la preferencia que muestra el zorro gris por micromamíferos, mientras que el puma consume preferentemente artiodáctilos nativos o introducidos. Destaca en ambos depredadores el consumo del monito de monte, *Dromiciops gliroides*, una especie de marsupial arbóreo endémica de los bosques del centro-sur de Chile y Argentina (Hershkowitz, 1999), aparentemente difícil de ser capturada por los predadores.

El análisis de las dietas de dos especies de rapaces y dos carnívoros de la Cordillera de la Costa de Chile, los cuales poseen amplios requerimientos de hábitat y ámbito de hogar, no sólo posee valor para el conocimiento de las conductas tróficas de estas especies, sino que constituye una forma rápida y económica para obtener información indirecta sobre la biodiversidad de grupos de pequeños mamíferos del bosque, muchos de los cuales son poco conspicuos, o requieren un gran esfuerzo de muestreo para ser registrados. El estudio de egagrópilas y fecas de depredadores vertebrados es, en consecuencia, una herramienta poderosa para evaluar la diversidad de los potenciales organismos presa en los bosques templados.

Presencia y densidad de pumas (*Puma concolor*) en dos localidades de la Cordillera de la Costa del sur de Chile

Presence and density of pumas (Puma concolor) *in two localities of Coastal Range of southern Chile*

ANDRÉS MUÑOZ-PEDREROS Y JAIME RAU

Abstract

Using the techniques of olfactive stations we show that Pumas (Puma concolor) *are rare but present at two sites in the Coastal Range of the Lake District, Loncoche and fundo San Martín.*

El puma (*Puma concolor*) es considerado tradicionalmente un depredador que afectaría la ganadería ovina y caprina del sur de Chile, pese a que se han documentado sus preferencias por presas silvestres exóticas, tales como liebres (*Lepus europaeus*). Sus presas nativas están dominadas por artiodáctilos, pudú en el sur y guanacos en el extremo austral (véase Rau *et al.*, 1991; 1992; Quintana *et al.*, 2000; Rau y Jiménez, 2002).

Establecer la densidad relativa de pumas en una región permite detectar tendencias estacionales e interanuales de las poblaciones de este carnívoro, en un paisaje que está sufriendo grandes modificaciones por acción humana. Para lograr este objetivo usamos estaciones olfativas en dos localidades de la Cordillera de la Costa en el centro-sur de Chile: Loncoche y fundo San Martín (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1995; Rau datos no publicados). Loncoche se encuentra en la vertiente sur de la cordillera de Mitropulli, Cordillera de la Costa de la IX Región (39°18' S-73°05' W) y comprende agroecosistemas forestales destinados a cultivos, ganadería y reforestaciones con *Pinus radiata* (pino insigne). Remanentes de vegetación nativa permanecen en fondos de quebradas o en las laderas de exposición sur y oeste de estos cerros. Fundo San Martín es una estación de investigación localizada en los 39°38' S-73°07' W(Murúa, en este volumen).

La técnica de estaciones olfativas registra la visita de los animales a transectos conformados por estaciones constituidas por un círculo de tierra tamizada, en cuyo centro se dispone el atrayente olfativo. La presencia de los animales se verifica mediante la identificación de sus huellas (Acosta y Simonetti, 1999). Se utilizó como atrayente olfativo orina de lince norteamericano obtenida comercialmente (*bobcat urine*). Este compuesto es líquido y atrae a varias especies de carnívoros, entre ellos los pumas. El atrayente se presenta en una tableta de yeso, la cual, por ser porosa, permite una volatilización constante de las moléculas odoríferas. Como índice de visitas se utilizó la proporción de estaciones visitadas por uno o más pumas respecto del número total de estaciones operativas (Rau, 2000). Para obtener índices promedio de visitas, los datos originales se transformaron angularmente y las abundancias relativas anuales se compararon con la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Para diferenciar las huellas de los pumas jóvenes, de las posibles huellas de güiñas (*Oncifelis guigna*) y gatos domésticos (*Felis catus*), éstas se dibujaron y midieron directamente en terreno. Estos dibujos se confrontaron con una clave a partir de la morfometría de las patas delanteras y traseras de diferentes felinos chilenos (Acosta y Simonetti, 1999). Como

límite máximo para discriminar huellas de güiñas de las de pumas jóvenes se consideró un tamaño máximo (largo x ancho, mm) de 36 x 32. De estos trabajos, y de Muñoz-Pedreros *et al.* (1995), fue posible incluso discriminar entre diferentes individuos. Esta técnica se ha empleado con éxito para estudios sobre la preferencia de hábitat en güiñas (*Oncifelis guigna*) en la Cordillera de la Costa de Chile central (Acosta, 2001).

En Loncoche, el índice de visitas indicó valores estacionales mayores para primavera 1988 (0,60) y otoño 1989 (0,80) (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1995) que para las otras estaciones del año. En comparación con estimaciones de abundancia relativa para la misma especie y empleando la misma técnica, efectuadas en otras áreas del sur de Chile (J. Rau, datos no publicados), esta línea de estaciones de atracción olfativa en bosques costeros presentó una alta proporción de visitas (proporción promedio de visitas: 0,443, con rangos = 0,222 - 0,800). La mediana de abundancia de pumas en el transecto de Loncoche durante los años 1989 y 1990 fue similar (U de Mann-Whitney U=3; U' = 6; P > 0,10), lo cual sugiere una población relativamente constante en el tiempo, al menos para el periodo en que se realizó esta prospección.

Concluimos que los valores máximos de visitas de pumas a las estaciones son en verano-otoño y las mínimas en invierno-primavera (Tabla 1). Es interesante notar que Loncoche presentó una alta abundancia, con crías, en comparación con San Martín. Por otra parte, las estaciones de atracción olfativa mostraron ser una técnica eficiente para registrar actividad de pumas, y estimar sus densidades relativas en futuros programas de monitoreo.

Tabla 1. Visitas de pumas (*Puma concolor*) a estaciones olfativas en Loncoche (IX Región) y San Martín (X Región), sur de Chile.

Fecha	Visita/Estación olfativa	Comentarios
Loncoche		
Noviembre 1988 (Primavera)	3/10	10 estaciones de tierra 500 m
Febrero 1989 (Verano)	1/9	10 estaciones de tierra 500 m
Mayo 1989 (Otoño)	3/10	10 estaciones de tierra 500 m
Septiembre 1989 (Invierno)	3/10	10 estaciones de tierra 500 m
San Martín		
Octubre 1988 (Primavera)	0	7 estaciones de tierra 300 m
Noviembre 1988 (Primavera)	1/10	10 estaciones de tierra 300 m
Enero 1989 (Verano)	0	10 estaciones de tierra 300 m
Febrero 1989 (Verano)	1/10	10 estaciones de tierra 300 m
Marzo 1989 (Verano)	0	10 estaciones de tierra 300 m
Abril 1989 (Otoño)	0	7 estaciones artificiales 300 m
Julio 1989 (Invierno)	0	10 estaciones artificiales 1.000 m
Agosto 1989 (Invierno)	0	7 estaciones artificiales 500 m
Octubre 1989 (Primavera)	0	7 estaciones artificiales 300 m

Agradecimientos

El primer autor agradece a Cecilia Smith, por su gentil invitación. También a Sandra Claros, por su asistencia editorial y a mi hijo, Mateo Rau C., por su ayuda con el procesador de textos.

Monito del monte (*Dromiciops gliroides*), fósil viviente y único marsupial gondwánico del Orden Microbiotheria

Dromiciops gliroides, *living fossil and the only representative of the Gonduanan Order Microbiotheria*

JAIME E. JIMÉNEZ

Abstract

*Phylogenetically (*Dromiciops gliroides*) is the oldest marsupial in the world. It is restricted to native rainforest of southern South America, including Coastal Range forests of southern Chile. Available information on the natural history of this species is summarized here.*

El monito del monte (*Dromiciops gliroides*) (Foto 100, Cuadernillo 4), también conocido como chimaihuen o colo-colo, es uno de los cuatro marsupiales que habitan Chile (Mann, 1978). Es una especie virtualmente desconocida para la ciencia, a pesar que es bastante reconocido en la cultura popular campesina.

En Chile el monito del monte se distribuye entre Chiloé por el sur y Concepción por el norte, aunque se han registrado individuos hasta las cercanias de Talca. Habita exclusivamente los bosques nativos húmedos, tanto en la Cordillera de la Costa, la Depresión Intermedia, como en la cordillera de los Andes hasta los 1.100 m de altitud. En Argentina sólo habita los bosques lluviosos adyacentes a los Andes (Hershkovitz, 1999; Marshall, 1978). En la isla de Chiloé se reconoce una subespecie (*D. g. gliroides*) que es más oscura y presenta la cola más corta que la del continente (*D. g. australis*). Los animales de la cordillera de Nahuelbuta parecen ser de mayor tamaño que los de los Andes, especialmente por su peso y largo de la cola.

No existen estudios cuantitativos de las preferencias de hábitat, pero parece ser una especie bastante generalista, encontrándose en una diversidad de bosques, que incluye desde los diversos bosques costeros hasta los más pobres bosques de altura que alcanzan el nivel de las nieves, pero siempre con abundante sotobosque. Se ha encontrado en bosques dominados por araucaria, mirtáceas y diversas especies del género *Nothofagus* (Kelt y Martínez, 1989).

El monito del monte alcanza los 22 cm de longitud, de los cuales 11 corresponden a la cola. Al final del otoño, debido a la acumulación de grasa, los individuos son más pesados (31 g). Es el único marsupial chileno en que las hembras poseen una bolsa marsupial, donde se desarrollan 2 a 5 embriones, los que permanecen sujetos a los pezones. La bolsa también sirve para albergar y transportar a los juveniles mientras son pequeños. Al crecer, la hembra deja a las crías en el nido o las transporta en el lomo (Mann, 1978; Jiménez y Rageot, 1979; Hershkovitz, 1999; Marshall, 1978).

El nombre común se debe a una serie de adaptaciones morfológicas que les permiten habitar ambientes boscosos, a distancia del suelo. Posee una cola larga y prensil, la cual es usada como un quinto miembro para colgarse de las ramas. El dedo pulgar de las patas y manos se opone a los otros cuatro dígitos de manera si-

milar en estructura y funcionalidad al de los primates, y es usado para sujetarse de la vegetación, trepar y moverse sobre la corteza de troncos. Las uñas son reducidas, pero los lóbulos de los dedos son muy desarrollados de acuerdo a su vida arbórea (Hershkovitz, 1999).

El monito del monte presenta actividad exclusivamente nocturna, moviéndose con mucha agilidad y rapidez en el dosel y en el estrato intermedio del bosque (el tapetum de los ojos refleja de color amarillo la luz de una linterna). Los individuos pueden saltar horizontalmente hasta 60 cm. Presenta sentidos muy desarrollados, destacando la visión (posee ojos negros y redondos, desproporcionadamente grandes y aumentados en apariencia por las manchas negras perioculares), el tacto, el olfato y el oído (tiene bullas auditivas bien desarrolladas y las orejas, que son reducidas y cubiertas de pelo, se pueden plegar y orientar hacia las fuentes de ruido). Otra adaptación para vivir en los bosques lluviosos templados es la capacidad poco común de entrar en un periodo de hibernación o sueño profundo cuando escasea el alimento y durante el invierno. Para ello, se enrollan al interior del nido, formando una bolita. Minimizan la pérdida de energía bajando la temperatura corporal y disminuyendo notablemente los latidos cardiacos (230 a 30 pulsaciones/min) y la respiración (>200 a 0,5-0,005 respiros/min). La aislación térmica se favorece por el corto, pero fino y denso pelaje, de colores café por encima y blanquecino por abajo. La hibernación puede durar varios días, tiempo que se mantienen utilizando la grasa corporal que acumulan principalmente en la base de la cola durante el periodo cálido, en que mide hasta un cm de diámetro (Mann, 1978; Marshall, 1978).

El monito del monte se alimenta tanto de insectos como de frutos y huevos de aves. Son capaces de capturar insectos al vuelo y también alimentarse de larvas y pupas. Entre los frutos que consume se incluyen los del sauco del diablo (*Pseudopanax laetevirens*), copihue (*Lapageria rosea*), quilineja (*Luzuriaga radicans*), chaquihue (*Crinodendron hookerianum*) y quintral (*Tristerix corymbosus*). Es interesante notar que existe una relación mutualista exclusiva entre el monito del monte y el quintral. El marsupial se alimenta de los frutos del quintral y la planta se beneficia con la dispersión de sus frutos. Las semillas son defecadas viables y el paso por el tracto digestivo del monito del monte estimula su germinación. Este marsupial parece ser el único dispersor de la planta, una estrecha dependencia que podría estar operando desde hace más de 70 millones de años (Amico y Aizen, 2000). Se sospecha que el monito del monte también podría ser un eficiente depredador de nidos de aves y de aves en sus dormideros. Su pequeño tamaño le permite llegar hasta los extremos de las ramas, siendo asimismo capaz de introducirse en estrechas rendijas.

Se ha descrito que los monitos del monte son consumidos por concones (*Strix rufipes*), chillas (*Pseudalopex griseus*), culpeos (*P. culpaeus*) y zorros de Darwin (*P. fulvipes*). Es altamente probable que también formen parte de la dieta de güiñas (*Oncifelis guigna*), quiques (*Galictis cuja*) y chunchos (*Glaucidium nanum*).

Los únicos otros mamíferos arbóreos que comparten el hábitat tridimensional del sotobosque y estratos intermedios con el monito del monte son el ratón arbóreo (*Irenomys tarsalis*) y la güiña. También habitan el estrato más bajo del hábitat otro marsupial, la comadreja trompuda (*Rhyncholestes raphanurus*) y especies de roedores tales como la lauchita de cola larga (*Oligoryzomys longicaudatus*), ratoncito oliváceo (*Abrothrix olivaceus*) y lanoso (*A. longipilis*), ratón topo cordillerano (*Chelemys ma-*

cronyx), ratón topo valdiviano (*Geoxus valdivianus*), lauchón de pie chico (*Auliscomys micropus*) y ratón de Bridges (*Octodon bridgesi*) (Kelt y Martínez, 1989).

El monito del monte construye un nido único por su arquitectura y materiales. Este es redondo u ovoide, de unos 15 a 20 cm de diámetro, el material es principalmente hojas de quila (*Chusquea quila*) o coligüe (*C. coleu*), bien entretejidas, y forrado con musgos y material menor en el interior. Los nidos tienen una o dos entradas de 2 a 4 cm de diámetro, las que son tapadas cuando el animal se encuentra en su interior. La ubicación de los nidos depende de la estación del año. Durante la estación cálida se ubican con preferencia sobre arbustos o en enredaderas en el sotobosque, principalmente en lugares tupidos y cercanos al suelo hasta 5 m de altura. Cuando están entre las quilas se pueden confundir con los del colilarga, que tienen otra forma y son de mayor tamaño. Para pasar el invierno, el nido es hecho en cavidades de troncos de árboles añosos. Es allí cuando son usualmente encontrados por leñadores (Mann, 1978).

No obstante las peculiaridades de la historia natural de este pequeño mamífero del bosque, quizás su mayor atractivo lo constituye su estatus evolutivo: es el único representante viviente del Orden de marsupiales Microbiotheridos. El monito del monte constituye un fósil viviente monotípico de una línea filogenéticamente única y primitiva entre los mamíferos a nivel mundial. De hecho, es considerado el más primitivo de todos los marsupiales (Palma y Spotorno, 1999). Antiguamente durante el Cretácico, hace más de 70 millones de años, sus antepasados vivían en el continente Gondwana, en latitudes más australes que las actuales y poblaban los bosques de la Antártica, la cual no se encontraba cubierta de hielo. Por el norte, alcanzaban hasta lo que hoy es Bolivia. Las relaciones de parentesco evolutivo del monito del monte no son muy claras, pero indican que estaría más emparentado con algunos marsupiales australianos (como los Dasyuridos), que con los de América. Otra rareza de la especie la constituye su particular estructura cromosómica, debido a que las células somáticas de los machos carecen del cromosoma Y, teniendo sólo el cromosoma X, lo que le confiere un atributo de mosaico a su cariotipo (Palma y Spotorno, 1999).

Se desconocen más detalles en relación a su abundancia, demografía, reproducción o respuesta al impacto humano. Lo que no se discute es que el monito del monte es un representante endémico y típico de los bosques lluviosos australes y que requiere de ambientes con bosques nativos con escasa perturbación para sobrevivir. Debido a la extensa destrucción de su hábitat original, y al reemplazo del mismo por campos agrícolas y plantaciones forestales exóticas, gran parte de sus poblaciones han desaparecido, perdiéndose un componente único de la biodiversidad mundial. Sólo han sobrevivido poblaciones fragmentadas en la Depresión Intermedia (Smith-Ramírez, comunicación personal) y la Cordillera de la Costa, en tanto que poblaciones de mayor tamaño se encontrarían aledañas a la cordillera de los Andes.

RECUADRO 12

El enigmático zorro de Darwin

The mysterious Darwin's fox

JAIME E. JIMÉNEZ

Abstract

*Darwin's Fox (*Pseudalopex fulvipes*) is the only endemic mammal of the Chilean Coastal Range. It has been found only in the Nahuelbuta Range and on Chiloé Island. The entire population of this species is estimated in less than 580 individuals, and accordingly it is under a high risk of extinction.*

La historia natural del zorro de Darwin (*Pseudalopex fulvipes*), familia Canidae, conocido también como "zorro chilote", es quizás, una de las más singulares entre los mamíferos neotropicales y ciertamente entre los chilenos (véase Foto 101, Cuadernillo 4).

Este zorro fue colectado por primera vez por el mismo Charles Darwin en 1834, en el sur de la isla de Chiloé, quien acercándose por detrás le asestó un golpe con su martillo geológico, mientras el descuidado zorro permanecia ocupado observando las actividades de los marineros del *Beagle* que trabajaban en la playa (Darwin, 1962). El zorro que colectó Darwin es el individuo tipo de la especie (el primero conocido por la ciencia) y uno de los escasos (<5) individuos que existen en colecciones de museos (Medel *et al.*, 1990). Aún en la actualidad este zorro es poco temeroso del ser humano (Jiménez *et al.*, 1991), al punto que individuos silvestres pueden ser alimentados con la mano (Jiménez, 2000[1]). Se acerca con frecuencia a casas rurales en busca de comida y es perseguido por su fama de frecuentar los gallineros (Jiménez y McMahon, 2003). Su carácter poco precavido y osado ha facilitado su eliminación por parte de pobladores rurales o leñadores (Jiménez, observación personal).

A pesar de numerosas diferencias morfológicas con los demás zorros chilenos, hasta hace muy poco tiempo el zorro de Darwin no era considerado una especie legítima, y se le consideraba como una subespecie insular de la chilla (*P. griseus*), otro de los tres zorros chilenos y el más cercano en tamaño (Medel *et al.*, 1990). Hubo dos hechos que contribuyeron a legitimar al zorro de Darwin como especie. El primero de ellos fue el descubrimiento de una población continental viviendo en simpatria con la chilla. Recientemente, también se ha confirmado que el culpeo (*P. culpaeus*), el tercer zorro chileno y el de mayor tamaño, habita en la misma área, junto a la chilla y al zorro de Darwin (Jiménez y McMahon, 2003). Es generalmente aceptado en ecología y evolución que poblaciones diferentes que coexisten en un mismo lugar corresponden a especies diferentes que se encuentran aisladas reproductivamente.

La población continental de zorros de Darwin es pequeña y aislada en el Parque Nacional Nahuelbuta (Jiménez, 2000). Esta población se encuentra a unos 600 km

[1] Jiménez J.E. (2000). Viability of the endangered Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*): assessing ecological factors in the last mainland population and its ecology on the island population. Informe de avance (mayo 1999-agosto 2000) para el Lincoln Park Zoo Neotropic Fund, Chicago.

al norte de la isla de Chiloé y a la fecha no se conocen poblaciones entre ambos sitios (Medel *et al.*, 1990; Jiménez y McMahon, 2003). El Parque Nacional Nahuelbuta representa a una "isla" virtual de unos 64 km² de bosque nativo montano, rodeado por remanentes de bosque nativo, terrenos degradados, deforestados y extensos monocultivos de pino insigne y eucaliptus (Ibarra-Vidal en este volumen; Jiménez, 2000). Los zorros de Darwin continentales estarían restringidos sólo al fragmento de bosque nativo, por cuanto parecen no aventurarse a sitios abiertos o plantaciones de especies exóticas (McMahon *et al.*, 1999[2]). Curiosamente, los primeros registros de este zorro en Nahuelbuta datan de los años 60 y su presencia en el continente sólo fue conocida para la ciencia en 1990 (Medel *et al.*, 1990).

La segunda evidencia para considerar al zorro de Darwin como especie distinta a los demás zorros chilenos es genética, y se conoció recién en 1996 (Yahnke *et al.*, 1996). Este estudio de genética molecular concluyó que el zorro de Darwin y la chilla se separaron reproductivamente hace más de 250.000 años. El primero correspondería a un linea filogenética más primitiva y relicta, que habría tenido una distribución geográfica mucho más amplia que la actual en el sur de Chile. Además, se descartó que la pequeña población de zorros de Darwin de Nahuelbuta se hubiese generado a partir de individuos de Chiloé liberados en el área (Medel *et al.*, 1990). Los zorros continentales se habrían separado de los insulares hace unos 15.000 años atrás, es decir a fines de la última glaciación, principios del presente interglacial (Yahnke *et al.*, 1996).

El zorro de Darwin es uno de los pocos zorros que habita el interior de bosques (los zorros son en general especies de espacios abiertos). Además, a diferencia de la mayoría de sus congéneres, presenta colores inusualmente oscuros y tiene las patas relativamente cortas, características que parecen estar asociadas a la vida en el sotobosque denso y húmedo (Jiménez y McMahon, 2003). Asimismo, posee un tamaño corporal pequeño (2,5-3,5 kg), siendo el menor de los zorros chilenos.

La especie podría cumplir un rol ecológico clave al servir de dispersor de semillas de varias especies de árboles del bosque valdiviano (Medel *et al.*, 1990). Estudios recientes han demostrado que en ciertas épocas del año su dieta está constituida casi exclusivamente por frutos de Mirtáceas (*e.g.*, luma, *Amomyrtus luma*, y peta, *Myrceugenia planipes*), Bromeliáceas (*e.g.*, chupón, *Greigia sphacelata* y poe, *Fascicularia bicolor*), así como de varias otras especies (Jiménez y Rau, 1999[3]), encontrándose en las fecas semillas viables de estas plantas (Jiménez, datos no publicados). Se ha determinado que la población de Nahuelbuta no superaría los 80 individuos, presumiéndose que la isla de Chiloé albergaría cerca de 500 individuos de esta especie. Estos tamaños poblacionales indican que la población continental tendría un alto riesgo de extinción, tanto por factores demográficos o ecológicos, como enfermedades, depredación por pumas u otras especies de zorros (Jiménez, 2000). En cambio, los bosques nativos que aún persisten en Chiloé representarían el único hábitat capaz de mantener una población viable de la especie (Jiménez y McMahon, 2003). Estos factores han determinado que el zorro de Darwin sea considerado en Chile (Glade, 1993) y por la

[2] McMahon E, TK Fuller & WE Johnson (1999) Influencia de factores ecológicos en especies de zorros sudamericanos en simpatría. Informe bimestral (diciembre 1999) para SAG y CONAF.

[3] Jiménez JE & JR Rau (1999) Dieta del zorro de Darwin en Chiloé: variabilidad espacial y temporal. II Taller de Carnívoros, SAG, Coyhaique.

Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza como una especie en peligro crítico de extinción. Los machos son de mayor tamaño que las hembras, alcanzando 2,2 - 2,5 kg en el continente, en comparación a 2,9 - 3,3 kg en la isla de Chiloé (Jiménez y McMahon, 2003). Esta diferencia de peso corporal, 32% más pesados en la isla que en el continente, se contrapone a la "regla de la isla", que predice que los carnívoros serían más pequeños en hábitats insulares (Lomolino, 1985).

Estudios recientes de radiotelemetría indican que el ámbito de hogar, es decir el área en la cual los zorros realizan sus actividades, es de 162 ha para los machos y 148 ha para las hembras (Jiménez, datos no publicados). Existe alta sobreposición espacial (42-99%) entre individuos, tanto inter como intrasexual, lo que no es común en carnívoros, quienes usualmente son muy territoriales. Estimaciones de densidad en hábitats óptimos (bosques de Chiloé) indican que existirían 0,7-1,1 individuos/km^2 (Jiménez y McMahon, 2003).

El zorro de Darwin tiene actividad principalmente nocturna y crepuscular (Jiménez, datos no publicados). Su dieta es muy diversa (Jiménez y Rau, 1999; 2001[4]), debido a que los zorros presentan conductas alimentarias oportunistas, incluyendo como presas mamíferos medianos (como el pudú) y pequeños, aves del sotobosque, insectos, frutos, mariscos, algas marinas y carroña (Jaksic *et al.*, 1990; Jiménez *et al.*, 1991). En Nahuelbuta, además consume piñones de araucaria (Jiménez y McMahon, 2003).

El hábitat preferido de la especie es el bosque valdiviano maduro en Chiloé y los bosques mixtos de araucarias en Nahuelbuta, pero también frecuentan bosques secundarios, matorrales y claros del bosque (Jaksic *et al.*, 1991; Jiménez y McMahon, 2003). Se reproduce durante la primavera y verano, utilizando para ello madrigueras ubicadas en bosques antiguos (Jiménez, observación personal). En la isla de Chiloé es la especie depredadora de mayor tamaño, y sólo comparte el hábitat con quiques (*Galictis cuja*) y guiñas (*Oncifelis guigna*). En el continente en cambio, es un carnívoro relativamente pequeño comparado con los pumas (*Puma concolor*), culpeos y chillas.

El zorro de Darwin es una buena especie emblemática para la conservación de los bosques costeros del sur de Chile (Jiménez, 2000). Además de ser carismático y encontrarse en peligro, su alta dependencia del bosque nativo maduro y su requerimiento de grandes ámbitos de hogar, lo transforman en un buen candidato para ser utilizado como "especie paraguas", con el fin de definir áreas mínimas para la conservación de ecosistemas funcionales. Además, por ser un depredador tope de los bosques nativos y un frecuente dispersante de semillas, podría tratarse de una especie clave de estos ecosistemas australes.

[4] Jiménez J.E. & J.R. Rau (2001). Ecology of the endangered Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) in southern Chile. Congreso de Biología y Conservación de Cánidos, Oxford.

Pudú (*Pudu puda*): el ciervo más pequeño del mundo

Pudu puda, *the world's smallest deer*

JAIME E. JIMÉNEZ

Abstract

*The natural history of the pudú (*Pudu puda*), the smallest cervid in the world, is described. Its distribution range extends from Talca to Chiloé Island, inhabiting forests and shrublands. The major predator of this endangered species is the domestic dog. The pudú is particularly vulnerable in small forest fragments.*

El pudú (*Pudu puda*, Foto 102, Cuadernillo 4) es uno de los dos representantes del género *Pudu*. Su pariente *P. mephistopheles* habita los bosques de altura de Colombia, Ecuador y Perú, que son húmedos y fríos (Hershkovitz, 1982). Nuestro pudú, llamado también pudú del sur, se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1.700 m de altitud tanto en la Cordillera de la Costa como de los Andes, entre Talca y la isla de Chiloé, así como en los bosques adyacentes del suroeste de Argentina (Hershkovitz, 1982). Aún persisten poblaciones aisladas en el valle central de la x Región (MacNamara y Eldridge, 1987).

El pudú es el cérvido de menor tamaño del mundo (Wetterberg, 1972). Pesa entre 9 y 12 kg y mide entre 35 y 40 cm de altura en el lomo. Los machos poseen cuernos simples de unos 10 cm de longitud, que los cambian todos los años en julio (Hershkovitz, 1982). El pequeño tamaño corporal parece ser un carácter derivado, que habría evolucionado a partir de un cérvido más grande (Eisenberg, 1987). Tanto la morfología como la conducta del pudú serían caracteres convergentes con otros bóvidos y tragúlidos pequeños (especialmente del género *Cephalophus* y *Tragulus*) de África y (*Moshus*) de Asia, cérvidos (*Mazama*) y roedores caviomorfos (*Dasyprocta*, *Mioprocta* y *Agouti*) de América tropical, todos ellos habitantes de bosques densos (Eisenberg y McKay, 1974; MacNamara y Eldridge, 1987; Jiménez, datos no publicados). Estos caracteres, aparentemente relacionados con el escape a los depredadores, corresponden a una vida silenciosa en el sotobosque, coloración del pelaje oscura y críptica, pequeño tamaño, fenotipo robusto y patas cortas -las traseras más largas que las delanteras (para moverse fácilmente en el sotobosque)- y comunicación especialmente mediante olores (marcajes con glándulas, orina y fecas). No presentan dimorfismo sexual, son solitarios y monógamos, y por su pequeño tamaño, presentan una dieta selectiva altamente nutritiva (brotes y frutos), tienen camadas pequeñas y crías con manchas claras en el lomo (Eisenberg y McKay, 1974; Jiménez, datos no publicados).

Al igual que el zorro de Darwin (*Pseudalopex fulvipes*), la distribución de tamaños del pudú tampoco se ajusta a la predicción de la "regla de las islas" (Lomolino, 1985). Así, los animales del continente parecen tener menor tamaño que los de la isla de Chiloé (Osgood, 1943; Jiménez, observación personal). Como anécdota, en Chiloé he capturado un individuo macho que pesó más de 14 kg y tenía cuernos de más de 12 cm de largo.

El pudú es el único cérvido nativo que habita los bosques lluviosos templados del cono sur de Sudamérica (Wemmer, 1998). Prefiere los bosques con sotobosque denso y los bosques secundarios y matorrales de especies nativas (Eldridge *et al.*, 1987; Jiménez, 1995[1]). En matorrales de quila (*Chusquea* spp.) construye túneles por los cuales se puede desplazar rápidamente (Eldridge *et al.*, 1987). Se alimenta especialmente en los claros y bordes del bosque, pero raramente se expone en terrenos más abiertos (Eldridge *et al.*, 1987). Se conoce poco de las conductas del pudú (MacNamara y Eldridge, 1987). Los machos mantienen ámbitos de hogar que van de 10 a 20 ha, los que pueden ser ocupados por más de una hembra (Eldridge *et al.*, 1987). La presencia de individuos en estado silvestre se evidencia por las fecas en el suelo (parecidas a las de las ovejas) y por sus huellas en el barro (Jiménez, 1995). Los machos marcan los arbustos durante el celo. El pelo, que es característico de este mamífero (Hershkovitz, 1982), también denuncia su presencia al encontrarse adherido a las semillas de cardas (*Uncinia tenuis*, Jiménez, 1995).

Su alimentación es muy variada y consumen cerca del 60 al 80% de las plantas disponibles en su hábitat, incluyendo frutos, hojas de árboles y arbustos, hierbas, enredaderas y helechos (Vanoli, 1967; Eldridge *et al.*, 1987). Siempre comen pequeñas cantidades de cada recurso y son especialmente ávidos por los brotes terminales y flores. En general, evitan los pastos y gramíneas, incluyendo el coligüe (*Chusquea coleu*) o la quila (Eldridge *et al.*, 1987).

Es frecuente observar que durante la época del celo (especialmente entre abril y junio), en los claros y orillas de bosque, los machos rompen la corteza de los arbustos y árboles pequeños tanto con los cuernos como con los dientes, produciéndoles heridas entre 7 y 50 cm del suelo (Eldridge *et al.*, 1987). Además, los machos escarban el suelo y depositan fecas y orina, posiblemente para establecer presencia y demarcar un territorio (McNamara y Eldridge, 1987). Usualmente tienen una sola cría después de siete meses de gestación (Hershkovitz, 1982; MacNamara, 1983). Los adultos viven hasta 15 años. La principal actividad la realizan durante el crepúsculo y la noche, pero ocasionalmente se ven animales activos a plena luz del día (Jiménez, 1995).

Desde principios de siglo, el pudú ha tenido que compartir su hábitat con otros ciervos exóticos, tales como el ciervo rojo (*Cervus elaphus*), el corzo (*Capreolus capreolus*), y en ambientes cordilleranos con jabalíes (*Sus scrofa*, MacNamara, 1983; Ramilo, 1992[2]). Todas estos ungulados introducidos podrían desplazar al pudú, compitiendo por alimento y afectándolo por transmisión de parásitos, a los cuales el ciervo nativo no había estado expuesto antes (Eldridge *et al.*, 1987). Impactos negativos similares podría sufrir de parte del ganado doméstico (MacNamara, 1983). No obstante, estas hipótesis no han sido puestas a prueba. Sus enemigos naturales son pumas (*Puma concolor*) y las tres especies de zorro (*Pseudalopex* spp.) que habitan en el sur de Chile

[1] Jiménez J.E. (1995). Responses of pudús (*Pudu pudu*, Molina 1782) to human disturbances in Neotropical temperate rainforests. Informe final (enero-marzo 1995) para el Lincoln Park Zoo Scott Neotropic Fund, Chicago.

[2] Ramilo E. (1992). Monitoreo de la reintroducción de una población de pudú (*Pudu pudu*) criada en cautiverio. IV Congreso Mundial de Parques Nacionales y Áreas Protegidas, Caracas, Venezuela. Anales de Parques Nacionales.

(Eldridge *et al.*, 1987; Jiménez, 2000[3]; Rau y Jiménez, 2002). Desde la llegada de los españoles, los perros han pasado a ser el principal peligro para el pudú (Hershkovitz, 1982). Frente a un peligro, el pudú corre rápidamente por un corto trecho y se detiene inmóvil en la espesura. Al escapar emite un sonido que se parece a soplidos fuertes. Si el peligro persiste, no dudan en entrar al cuerpo de agua más cercano y nadar con cierta destreza (Osgood, 1943). Cuando no se les molesta, acostumbran a tolerar al ser humano y pueden abundar en lugares sin perros sueltos (Jiménez, datos no publicados). Su carne es consumida por habitantes rurales y también son muy apreciados como mascotas, por lo que son perseguidos (Hershkovitz 1982; Jiménez, observación personal).

A pesar del fragmentado conocimiento de su historia natural, sus poblaciones parecen estar disminuyendo rápidamente como resultado de la destrucción acelerada de los bosques nativos y la presencia de perros (Hershkovitz, 1982; Eldridge *et al.*, 1987). El pudú está protegido por la ley de caza, y es considerado como Vulnerable (Glade, 1993). Su caza ilegal es frecuente en toda su área de distribución. El conocimiento del pudú en su estado silvestre es difícil, debido a que vive en un ambiente cerrado, es solitario, pequeño, discreto y sigiloso, lo que constituye un real desafío para estudios ecológicos futuros.

[3] Jiménez J.E. (2000). Viability of the endangered Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*): assessing ecological factors in the last mainland population and its ecology on the Island population. Informe de Avance (mayo 1999-agosto 2000) para el Lincoln Park Zoo, Chicago, Illinois, EE.UU.

UNIDAD IV

Ecología y conservación

Ecología y conservación

Esta Unidad examina los principales problemas para la conservación de la biodiversidad en los ecosistemas de la Cordillera de la Costa (CC) de Chile centro-sur. Las contribuciones analizan fundamentalmente los efectos de la reducción y fragmentación de las áreas de bosques costeros, y el crecimiento de las áreas agroforestales, sobre una variedad de organismos como sujetos de estudio, incluyendo plantas, invertebrados, mamíferos y aves. Las contribuciones hacen generalmente propuestas concretas para mitigar los efectos de la reducción de la superficie de bosques y señalan posibles estrategias de conservación y manejo, considerando un mosaico de futuras áreas de conservación y de producción. Los estudios abarcan los siguientes tres temas principales:

1) Fragmentación y efectos de borde. Producto del uso del suelo, los paisajes muestran una reducción de las áreas de hábitats silvestres, que han pasado a constituir pequeños remanentes rodeados por una matriz agroforestal. El tamaño y la forma de estos reductos o fragmentos de bosques, humedales, pastizales nativos, etcétera, es de especial importancia, ya que de estas características, entre muchas otras, dependerá la sobrevivencia a largo y mediano plazo de la biota nativa. Alrededor de estos fragmentos de hábitats silvestres existe una zona llamada "de borde", que está en directo contacto con la matriz antropogénica. El efecto borde hace referencia a los impactos, muchas veces severos, que ocurren en el entorno del fragmento, relacionados con cambios microclimáticos, perturbación humana, depredadores introducidos, pesticidas, etc. La forma irregular de los pequeños fragmentos resulta en un incremento del área de borde o de exposición a la matriz, en comparación a grandes áreas de bosque continuo. Los hábitats fragmentados contendrían menos especies con requerimientos de hábitats de interior de bosque. La CC de Chile central, especialmente Maule y Biobio, contienen numerosos fragmentos de pequeño tamaño, con escasos fragmentos mayores a 100 ha. La región de Los Lagos, en cambio, posee mayor cantidad de bosques costeros, presentando al sur de Corral un extensa formación boscosa de más de 350.000 ha. En el norte de la isla de Chiloé, la fragmentación de bosques es reciente (menos de 100 años), existiendo aún flujo de organismos a través de corredores de vegetación. Las contribuciones de Acosta, Armesto *et al.*, Bustamante *et al.* y Grez *et al.*, discuten los efectos de la fragmentación de hábitats sobre la diversidad de plantas, insectos, aves y las poblaciones

del gato guiña. Vergara discute las consecuencias del efecto borde para la depredación sobre nidos de aves. Grez *et al.* examinan los efectos de la fragmentación sobre los coleópteros del sotobosque.

2) Plantaciones forestales exóticas y biodiversidad (Estades & Escobar). La reciente expansión de las plantaciones forestales de especies exóticas, pinos y eucaliptos, ha provocado el más notorio cambio de paisaje en la CC en el siglo 20. El trabajo de Estades & Escobar es no sólo pertinente sino que novedoso, ya que proyecta el futuro paisaje forestal en relación con las dinámicas poblacionales de las especies de animales y plantas nativas e introducidas. Este trabajo presume que *Pinus radiata*, la especie forestal más común, va a tener una gran influencia futura en los ecosistemas costeros, forzando una reordenación de las comunidades biológicas en relación a los ambientes originales.

3) Dos trabajos tratan sobre áreas protegidas y estrategias de conservación regional. Ibarra-Vidal *et al.* apuntan directamente a la conservación del bosque nativo en la CC en las dos regiones más sensiblemente afectadas por la fragmentación del hábitat y expansión de las plantaciones, las regiones del Maule y Biobío. Los autores exponen sus propuestas sobre el valor de la conservación formal, la adición de nuevas áreas protegidas y la necesidad de un programa de restauración para disminuir el enorme impacto de la transformación histórica del paisaje sobre la biodiversidad. Cavelier & Tecklin sintetizan una propuesta colectiva de un conjunto de expertos nacionales e internacionales, en colaboración con WWF, para optimizar la cobertura del sistema de áreas protegidas en la región de los bosques Valdivianos y paliar algunas de sus limitantes, previamente documentadas (*e. g.*, Armesto *et al.* 1998), como son la falta de áreas protegidas costeras y la ausencia de conectividad entre los ecosistemas costeros y andinos.

33. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras

Fragmentation and regeneration dynamics of the Maulino forest: present status and future prospects

RAMIRO O. BUSTAMANTE, JAVIER A. SIMONETTI, AUDREY A. GREZ Y JOSÉ SAN MARTÍN

Abstract

The fragmentation of native forests is one of the main threats to biodiversity. This chapter examines the effects of fragmentation on the regeneration dynamics of coastal Maulino forest in Reserva Nacional Los Queules (RNLQ, VII Región, Chile) and in small forest fragments in the same area. We conducted a comparative analysis of tree species richness and abundance, considering both adult and juvenile stages in RNLQ and small fragments. We used simulations to make inferences about the future dynamics of small fragments and continuous forest in RNLQ. Results indicate that small fragments of coastal Maulino forest present a greater diversity of native tree species than RNLQ. From this perspective, forest fragments should be considered valuable components of the landscape, which need to be protected. Furthermore, results suggest that successional dynamics in RNLQ differs significantly from vegetation changes of remnant forest patches. In RNLQ, the forest will become dominated by sclerophyllous tree species, whereas the dynamics of small fragments will be governed by colonization processes, resulting in a greater tree species richness, because of the coexistence of early and late successional tree species.

Introducción

Los bosques naturales del mundo han sufrido un proceso de deforestación sin precedentes en la última mitad del siglo XX. A nivel mundial, durante la década de los 90, la pérdida de bosques nativos alcanzó a 16 millones de ha por año. Esto representa la pérdida del 4% de los bosques nativos en la década entre 1990 y 2000 (FAO, 2002). Al mismo tiempo, las plantaciones forestales aumentaron en unos 3 millones de ha por año, estimándose que la mitad de este aumento proviene de la deforestación y conversión de bosques nativos (FAO, 2002). Además de la pérdida de superficie forestal, los bosques remanentes han sido intensamente fragmentados. La fragmentación de bosques nativos es la disrupción de un área continua de bosque en fragmentos más pequeños con distintos grados de aislamiento. Tanto la deforestación como la fragmentación del bosque nativo son fenómenos que ocurren a escala global y constituyen problemas ambientales apremiantes por su impacto sobre la biodiversidad (Myers, 1988; Groom y Schumaker, 1993; FAO, 2002).

La fragmentación de un bosque puede provocar cambios significativos en las condiciones abióticas y bióticas en los fragmentos remanentes en comparación con las que existían en el bosque continuo (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995). Por ejemplo, la luz, la humedad y temperatura del aire aumentan en los fragmentos, mientras que la humedad del suelo decrece significativamente (Kapos, 1989; Murcia, 1995). Estos cambios pueden afectar las condiciones para la regeneración de las plantas. Ambientes más secos, luminosos y calurosos, como los que prevalecen en los fragmentos más pequeños, pueden inhibir la germinación de semillas y crecimiento de plántulas de las especies de bosque (Chen *et al.*, 1992). Con ello, la fragmentación alteraría significativamente el reclutamiento arbóreo (Laurence *et al.*, 1998).

Entre sus efectos bióticos, la fragmentación puede reducir o cambiar la diversidad y abundancia de especies herbívoras, granívoras, polinizadoras y dispersoras de semillas, alterando la intensidad de las interacciones planta-animal (Aizen y Feinsinger, 1994a). Por ejemplo, una reducción en la abundancia de polinizadores puede acarrear una menor cantidad de flores fertilizadas y, con ello, una reducción en el éxito reproductivo de las plantas en los fragmentos (Aizen y Feinsinger, 1994a). Por otro lado, si el grado de aislamiento entre fragmentos es muy alto, el movimiento de organismos entre fragmentos puede verse limitado, disminuyendo el intercambio genético y la diversidad genética de las poblaciones de plantas y animales (Couvet, 2002). Esto implicará un incremento en las probabilidades de extinción (Goodman, 1987; Kareiva, 1987; Fahrig y Grez, 1997). Esta cascada de efectos bióticos puede alterar los procesos de regeneración arbórea y, junto a los cambios abióticos, podrían determinar cambios de largo plazo en composición y estructura de los fragmentos remanentes (Laurance *et al.*, 1997).

Existe evidencia creciente de que los fragmentos serán incapaces de mantener la estructura original de la vegetación arbórea (*e.g.*, Turner y Corlett , 1996; Tabarelli *et al.*, 1999). En general, no todas las especies que actualmente sobreviven en los fragmentos se estarían reproduciendo exitosamente y, además, los fragmentos podrían ser invadidos por nuevas especies (Brothers y Spingarn, 1992; Laurence *et al.*, 1998; Simonetti *et al.*, 2001; Becerra y Simonetti, datos sin publicar). De esta forma, la fragmentación del bosque nativo, generada principalmente por la actividad humana, conlleva cambios en todos los componentes de la biodiversidad, esto es, en su composición, estructura y funcionamiento (*sensu* Noss, 1990).

En la medida que la modificación antropogénica del paisaje aumente, la conservación de la biodiversidad dependerá progresivamente de la protección de áreas pequeñas y de la biota fuera de las áreas protegidas (Simonetti, 1998). En este escenario, los fragmentos de bosque remanentes son particularmente importantes (Turner y Corlett, 1996; Scheellas y Greenberg, 1996), debido a que una red de fragmentos pequeños debidamente interconectados podrían sostener la biodiversidad a escala del paisaje (*e.g.*, Acosta-Jamett *et al.*, 2003). Por ello, es relevante analizar la capacidad de regeneración de las especies arbóreas en los fragmentos de bosques, como una forma de evaluar sus perspectivas futuras y decidir las pautas de manejo recomendables para su conservación.

El bosque Maulino costero (*sensu* San Martín y Donoso, 1996; Foto 28, Cuadernillo 2) es un tipo de bosque templado, endémico de la zona central de Chile, ubicado

en la Cordillera de la Costa de la región del Maule (VII Región), Chile, distribuido entre los 35°- 37° S (Fig. 1). La especie dominante de este tipo de bosque es el hualo (*Nothofagus glauca*), el cual forma asociaciones mixtas con otros árboles como lingue (*Persea lingue*) y avellano (*Gevuina avellana*) en laderas mésicas y fondos de quebradas, y con roble (*N. obliqua*) y ruil (*N. alessandrii*), en hábitats más secos (San Martín y Donoso, 1996; Arroyo *et al.*, San Martín, en este volumen). El interior del bosque incluye, además, especies de enredaderas, como copihue (*Lapageria rosea*), y pequeños arbustos como corontillo (*Escallonia pulverulenta*). Es un bosque florística y fisionómicamente diverso, que incluye además otras formaciones menos extensas de carácter caducifolio y/o siempreverde, como por ejemplo: bosques de coihue (*N. dombeyi*), bosques de ñirre (*N. antarctica*), bosques de ruil (*N. alessandrii*), y algunos rodales de queule (*Gomortega keule*) (San Martín y Donoso, 1996; Donoso, 1975).

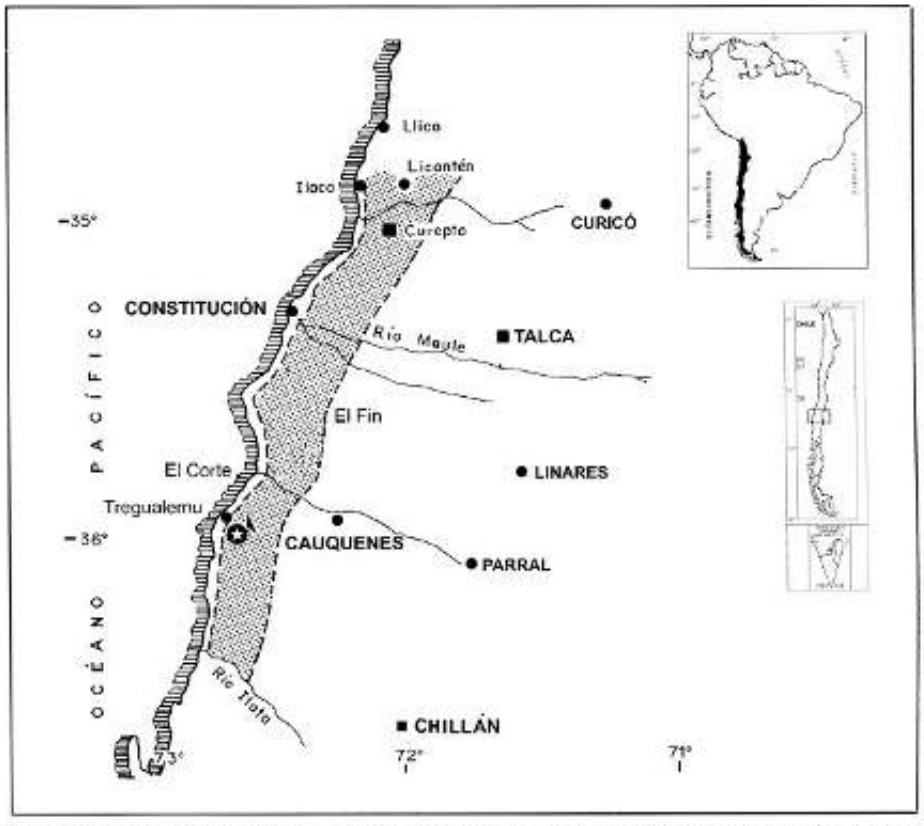


Figura 1. Ubicación geográfica del bosque Maulino costero (zonas achuradas) en la zona central de Chile y localización de la Reserva Nacional Los Queules (estrella).

A partir del siglo XIX, el área del bosque Maulino costero ha declinado progresivamente debido a las actividades antrópicas (Donoso y Lara, 1996). En las últimas décadas, grandes áreas de bosque nativo han sido convertidas en plantaciones comerciales de pinos (*Pinus radiata*) (Lara y Veblen, 1993). Cerca del 18% del bosque Maulino costero fue sustituido por plantaciones entre los años 1978 y 1987 (Lara y Veblen, 1993). El paisaje de esta región es un mosaico en donde pequeños fragmentos de bosque nativo persis-

ten inmersos en un "océano" de plantaciones de pinos (Bustamante y Castor, 1998). Actualmente, el bosque Maulino costero está protegido sólo en dos Áreas Silvestres Protegidas (ASP): Reserva Nacional Los Ruiles y Reserva Nacional Los Queules (RNLQ), que en conjunto abarcan unas 190 ha. En consecuencia, para desarrollar una estrategia de conservación regional será necesario proteger los fragmentos remanentes ubicados fuera de las ASP, usualmente de propiedad privada. En este capítulo examinamos los efectos de la fragmentación sobre la dinámica regeneracional del bosque Maulino costero, comparando atributos florísticos, estructurales y dinámicos de la vegetación entre fragmentos pequeños de bosque y el bosque protegido en la RNLQ (VII Región). Primero, comparamos la composición y estructura comunitaria entre árboles adultos y plántulas (individuos con altura menor a 50 cm) en los fragmentos y en la Reserva. Segundo, simulamos la dinámica sucesional de los fragmentos y el bosque de la RNLQ, utilizando un modelo markoviano (véase Recuadro). Para ello comparamos la estructura y composición del bosque actual con la estructura y composición proyectada para un bosque futuro. Finalmente, discutimos nuestros resultados en el marco de la conservación del bosque Maulino.

Prediciendo la dinámica del bosque mediante matrices markovianas

Una matriz markoviana es un modelo matemático que permite predecir el estado futuro de un sistema cualquiera al llegar a un equilibrio, o sea cuando su tasa de cambio es igual a cero. Esta matriz está constituida por probabilidades de transición, esto es, la probabilidad que un componente i del sistema sea reemplazado por un componente j (Facelli y Pickett, 1990). En el caso de un bosque, la predicción de la estructura futura se realiza multiplicando la matriz de probabilidades de transición por un vector de estado Vo, que representa la estructura del dosel actual del bosque. El vector V1 resultante representaría la estructura del bosque al tiempo t = 1. A partir de un cierto número de iteraciones, por ejemplo 100, la matriz predice un vector de abundancias estable, es decir, la estructura del bosque en el equilibrio. Esta estructura puede ser utilizada como un modelo nulo (o de referencia) contra el cual comparar la composición y abundancias observadas en el dosel del bosque actual (Veblen, 1985). La matriz markoviana contiene las probabilidades de transición de todas las especies que componen el bosque, definidas como la probabilidad de que una especie j (*e.g.*, estado plántula o juvenil) reemplace a una especie i (adulto en el dosel). Estas probabilidades se pueden estimar a partir de censos de plántulas que crecen bajo el dosel arbóreo, suponiendo que estas plántulas reemplazarán al árbol adulto cuando éste muera.

En nuestro estudio, las probabilidades de transición se estimaron a partir de la proporción relativa de plántulas de la especie j que crecían bajo el dosel de la especie i, simplemente dividiendo Nj por el total de plántulas observadas bajo el dosel de la especie i. De esta manera pudimos construir una matriz markoviana tanto para los fragmentos como para la Reserva. En el caso que una especie de árbol al estado adulto no tuviera plántulas bajo su dosel, supusimos una hipotética equidistribución de probabilidades de transición entre el total de plántulas observadas en el piso del bosque. El estado estacionario del bosque fue examinado luego de realizar 100 iteraciones (o multiplicaciones del vector Vo por la matriz de transición). No se realizaron correcciones por diferencias en longevidad entre las especies, ya que este parámetro es desconocido para las especies estudiadas.

33.1. Métodos

La Reserva Nacional Los Queules (RNLQ) está localizada en la VII Región, Chile (35°59' S - 72° 41' W, Fig. 1). Esta Reserva protege una extensión de 145 ha de bosque de hualo (*N. glauca*), inmerso en un parche continuo de bosque de 600 ha, rodeado por plantaciones de pino (*P. radiata*) y otros pequeños fragmentos de bosque de hualo. Trabajamos en el interior de la RNLQ, que en nuestro diseño consideramos un área de bosque continuo, y en cuatro fragmentos de bosque (2-4 ha de superficie) cercanos a la RNLQ. Para describir la composición y estructura del bosque, dispusimos 24 transectos (tres transectos por fragmento y 12 transectos en la RNLQ) de 50 m de largo y 2 m de ancho, cubriendo un total de 1.200 m^2. En el área de los transectos contamos todos los árboles adultos (DAP, diámetro a la altura del pecho, ≥ 10 cm). Bajo el dosel de cada adulto dispusimos un cuadrante de 1 m^2 y contamos e identificamos las plántulas arbóreas presentes (altura < 50 cm). En total, evaluamos 284 cuadrantes dentro de la Reserva y 229 cuadrantes en los fragmentos de bosque.

Para predecir la dinámica futura del bosque maulino utilizamos matrices markovianas (Facelli y Pickett, 1990). En breve, esta es una metodología que permite proyectar la estructura futura del bosque bajo una condición teórica de equilibrio estable, a partir de la estimación de probabilidades de reemplazo de cada árbol del dosel actual. Esta estimación supone que las semillas, plántulas o juveniles de las diferentes especies que crecen bajo los árboles adultos, son los mejores candidatos para reemplazarlos en el futuro (para mayores detalles véase Recuadro). Las matrices markovianas han sido usadas como herramientas para predecir el ciclo de regeneración del bosque (Veblen, 1985; Bustamante y Armesto, 1995). De hecho, esta aproximación metodológica puede ser en algunos casos la única manera de examinar la dinámica de largo plazo de un bosque, considerando que no es posible conocer el destino de cada árbol debido a su extrema longevidad (varios siglos). Una de las limitaciones de estos modelos es que las probabilidades de transición son invariantes en el tiempo y no son afectadas por factores bióticos o abióticos. Además, es necesario incluir correcciones debido a diferencias en longevidad entre las especies. No obstante, las matrices de Markov han sido particularmente útiles por su valor predictivo en el estudio de la dinámica forestal de largo plazo (Facelly y Pickett, 1990; Veblen, 1992).

33.2. Composición y estructura

A lo largo de los transectos, registramos un total de 513 árboles adultos (284 en la RNLQ y 229 en los fragmentos) y 776 plántulas (581 en la RNLQ y 195 en los fragmentos). Registramos 18 especies arbóreas en total (Tabla 1). La similitud florística, evaluada por el índice de Sorensen (S), entre la RNLQ y los fragmentos en su conjunto, considerando todas las especies de plántulas y adultos, fue de S = 0,8, un valor elevado, debido a que el índice varía entre 0 (máxima disimilitud) y 1 (similitud completa).

En la RNLQ encontramos un total de 12 especies de árboles, sumando adultos y plántulas. Todas las especies se encontraron en estado adulto, mientras que sólo ocho especies arbóreas presentaron plántulas (Tabla 1). En los fragmentos de bosque, encontramos 18 especies de árboles, sumando adultos y plántulas. En estado adulto encontramos 12 especies, mientras que se registraron plántulas de 14 especies arbóreas,

de las cuales sólo ocho estaban presentes en el dosel de los fragmentos. En la RNLQ, cuatro especies del dosel, corcolén (*Azara* sp.), arrayán rojo (*Luma apiculata*), laurel (*Laurelia sempervirens*) y boldo (*Peumus boldus*), no presentaron plántulas. Por otro lado, no encontramos plántulas de especies que no fueran parte del dosel de este bosque, lo cual sugiere que durante el periodo de estudio no se ha producido colonización de especies nativas o introducidas desde la matriz o desde los fragmentos adyacentes. En los transectos del interior de la RNLQ no encontramos plántulas ni adultos de pino, aunque otras observaciones indican que los pinos se encuentran en los bordes de la Reserva (Bustamante y Simonetti, datos no publicados).

En los fragmentos de bosque, cuatro especies del dosel no presentaron plántulas: laurel, hualo, pino y quillay (*Quillaja saponaria*) (Tabla 1). Ocho especies, en cambio, se encontraban presentes sólo como plántulas, como por ejemplo maqui (*Aristotelia chilensis*), olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y arrayán rojo (*L. apiculata*) (Tabla 1). De acuerdo a los censos, en el periodo de estudio algunas especies parecen tener problemas de regeneración (*e.g.*, laurel, hualo) y otras podrían estar colonizando los fragmentos. Estos datos sugieren posibles cambios futuros en composición y estructura de los fragmentos que exploraremos a continuación.

Tabla 1. Composición y abundancia de adultos y plántulas de árboles en la Reserva Nacional Los Queules (VII Región) y en cuatro fragmentos de bosque circundante (sumados). Se muestra el número de individuos adultos en un área de 1.200 m² y el número de plántulas presentes en 284 cuadrantes de 1 m² dentro de la Reserva y 228 cuadrantes de idéntica área en los fragmentos. Entre paréntesis las abundancias relativas de las especies expresadas en porcentaje.

Taxón	Reserva		Fragmentos	
	Adultos	Plántulas	Adultos	Plántulas
Aristotelia chilensis	0 (0)	0 (0)	0 (0)	37 (19)
Aextoxicon punctatum	96 (33,8)	65 (11,2)	0 (0)	11(5,6)
Azara sp.	2 (0,7)	0 (0)	1 (0,4)	8 (4,1)
Cryptocarya alba	54 (19)	460 (79,1)	7 (7,4)	54 (27,7)
Citronella mucronata	5 (1,8)	2 (0,3)	0 (0)	1 (0,5)
Gevuina avellana	39 (13,7)	14 (2,4)	29 (12,7)	11 (5,6)
Luma apiculata	1 (0,4)	0 (0)	0 (0)	14 (7,2)
Lithraea caustica	0 (0)	0 (0)	6 (2,6)	4 (2,1)
Lomatia dentata	9 (3,2)	3 (0,5)	0 (0)	1 (0,5)
Laurelia sempervirens	7 (2,5)	0 (0)	1 (0,4)	0 (0)
Maytenus boaria	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0,5)
Myrceugenia obtusa	0 (0)	0 (0)	4 (0,4)	24 (12,3)
Nothofagus glauca	25 (8,8)	16 (2,8)	58 (25,3)	0 (0)
Nothofagus obliqua	13 (4,6)	3 (0,5)	100 (43,7)	3 (1,5)
Peumus boldus	1 (0,4)	0 (0)	1 (0,4)	7 (3,6)
Persea lingue	25 (8,8)	17 (2,9)	6 (2,6)	19 (9,7)
*Pinus radiata**	0 (0)	0 (0)	5 (2,2)	0 (0)
Quillaja saponaria	0 (0)	0 (0)	1 (0,4)	0 (0)
Total	284	581	229	195
Número de especies	12	8	12	14

* especie arbórea introducida

33.3. Estructura futura del bosque

Una primera forma de examinar si un bosque tiene el potencial de mantener su actual composición de especies es correlacionar las abundancias de las plántulas (bosque futuro) con las abundancias de los adultos (bosque presente). Si las especies más abundantes en el dosel fueran también las más abundantes como plántulas, existe el potencial para mantener la estructura del bosque (Armesto y Figueroa, 1987; Bustamante y Armesto, 1995). En la RNLQ (Tabla 1) las especies del dosel son también las más abundantes como plántulas (correlación de Spearman, $r_S = 0,91$, $P << 0,001$), mientras que en los fragmentos de bosque no hubo correlación entre la abundancia de plántulas y árboles adultos ($r_S = -0,004$ $p = 0,98$). Por ejemplo, en los fragmentos, el roble es la especie más abundante en el dosel, sin embargo el sotobosque es dominado por plántulas de peumo (*Cryptocarya alba*). En consecuencia, la RNLQ podría mantener la composición del dosel en el largo plazo, mientras que los fragmentos de bosque podrían llegar a ser dominados por árboles de peumo.

Una segunda forma de evaluar posibles cambios en el dosel del bosque Maulino costero es simular su dinámica de largo plazo usando matrices markovianas. En la RNLQ las abundancias relativas actuales de especies arbóreas y las abundancias relativas proyectadas según el modelo se correlacionaron positivamente ($r_S = 0,94$, $p < 0,01$, Tabla 2). Este resultado apoyaría la sugerencia que el dosel del bosque mantendría su composición de especies en el largo plazo, en coherencia con la correlación positiva entre la abundancia de plántulas y adultos del bosque actual. Sin embargo, al analizar las predicciones a nivel de cada especie, el modelo predice una disminución significativa de algunas especies como el olivillo, un incremento significativo de otras, como el peumo (Tabla 2). Más importante aún, el modelo predice la eventual extinción de cinco especies: corcolén, laurel, piñol (*Lomatia dentata*), arrayán rojo y boldo (Tabla 2). Estos resultados sugieren cambios importantes en el dosel del bosque en la RNLQ, tanto en composición arbórea (disminución en el número de especies), como en estructura (cambios en las dominancias). No obstante, la RNLQ retendría su carácter de bosque Maulino costero, con presencia de elementos típicos, como el hualo y roble, aun cuando su abundancia relativa declinaría.

En los fragmentos de bosque, en tanto, las abundancias relativas del dosel actual no se correlacionaron con las predicciones futuras del modelo markoviano ($r_s = -0,18$, $P = 0,47$, Tabla 3). Es decir, los fragmentos no podrían mantener su composición específica y estructura en el largo plazo, lo cual es coherente con la ausencia de correlación entre la abundancia de plántulas y adultos en los censos. Sin embargo, el modelo predice, además, la incorporación al dosel de siete nuevas especies arbóreas, las cuales actualmente se encuentran sólo como plántulas (Tabla 1). Se destacan entre éstas el maqui, que alcanzaría 11,4%, el olivillo con 5,3% y arrayán rojo con 4,8% del dosel futuro según el modelo markoviano (Tabla 3). El modelo predice además la casi desaparición del hualo (desde 25,3% actual a 0,1%) y del roble (desde 43,5% a 0,4%) (Tabla 3). Ambas especies son actualmente las dominantes de fragmentos de bosque presentes en los alrededores de la RNLQ (Tabla 1).

Tabla 2. Predicción de la dinámica sucesional de largo plazo en el bosque de la Reserva Nacional Los Queules, VII Región, Chile. Se indican las abundancias relativas actuales en el dosel y las esperadas, de acuerdo con la matriz markoviana, después de 100 iteraciones.

Taxón	Estructura	
	Actual (%)	Proyectada (%)
Aextoxicon punctatum	33,8	6,1
Azara sp.	0,7	0
Citronella mucronata	1,8	1,8
Cryptocarya alba	9,0	86,3
Gevuina avellana	13,7	1,0
Kageneckia oblonga	0	0,8
Laurelia sempervirens	2,5	0
Lomatia dentata	3,2	0
Luma apiculata	0,4	0
Myrceugenia obtusa	0	0
Nothofagus glauca	8,8	1,8
Nothofagus obliqua	4,6	0,8
Peumus boldus	0,4	0
Persea lingue	8,8	1,5
Número de especies	12	8

Tabla 3. Predicción de la dinámica sucesional en cuatro fragmentos de bosque ubicados en los alrededores de la Reserva Nacional Los Queules, VII Región, Chile. Se indican las abundancias relativas actuales en el dosel y esperadas de acuerdo con la matriz markoviana después de 100 iteraciones.

Taxón	Estructura	
	Actual (%)	Proyectada (%)
Aristotelia chilensis	0	11,4
Aextoxicon punctatum	0	5,3
Azara sp.	0,4	1,9
Citronella mucronata	0	1,4
Cryptocarya alba	7,4	14,6
Gevuina avellana	12,7	2,8
Laurelia sempervirens	0,4	0,1
Lithraea caustica	2,6	1,7
Lomatia dentata	0	0,2
Luma apiculata	0	4,8
Maytenus boaria	0	0,1
Myrceugenia obtusa	0,4	37,4
Nothofagus glauca	25,3	0,1
Nothofagus obliqua	43,7	0,1
Peumus boldus	0,4	15,0
Persea lingue	2,6	2,6
Pinus radiata	2,2	0,1
Quillaja saponaria	0,4	0,3
Número de especies	12	18

33.4. Consecuencias

Nuestros análisis y simulaciones sugieren que las dinámicas sucesionales de los bosques de la RNLQ y de los fragmentos aledaños son diferentes. En la RNLQ la matriz de proyección markoviana predice reducciones significativas de la abundancia de al menos cuatro especies de árboles y un incremento significativo de la dominancia del peumo. Este incremento futuro sería consecuencia de la masiva producción de semillas de esta especie esclerófila (Simonetti *et al.*, datos no publicados) y de su abundante "banco" de plántulas tolerantes a la sombra. Sin embargo, no existen datos sobre la sobrevivencia de estas plántulas en el área. Actualmente estamos registrando la sobrevivencia de más de mil plántulas debidamente marcadas, información que nos permitirá determinar el potencial de establecimiento de esta especie en el largo plazo.

En los fragmentos de bosque, la composición de especies de plántulas sugiere que la composición del dosel cambiará en el futuro. Por ejemplo, seis especies bien representadas a nivel de plántulas, pero ausentes hoy del dosel de los fragmentos (Tabla 1), sugieren un activo proceso de colonización desde los hábitats circundantes. Este resultado coincide con la matriz markoviana, la cual predice un incremento desde 12 a 18 especies arbóreas, siendo maqui, arrayán (*Myrceugenia obtusa*) y peumo las especies que dominarían los fragmentos de bosque en el futuro próximo (Tabla 3), relegando a las especies actualmente dominantes, el hualo y el roble. Las tres especies que pasarían a ser dominantes comparten atributos biológicos que favorecen su dispersión a escala de paisaje: son dispersadas por aves y zorros, vectores cuyos movimientos no son afectados negativamente por la fragmentación del bosque y expansión de plantaciones (Acosta-Jamett y Simonetti, 2003; Vergara, 2001; Estades y Temple, 1999; Estades y Escobar, en este volumen).

Los cambios sucesionales al interior de la Reserva representarían "rearreglos" de las dominancias de las especies arbóreas actuales, en cambio en los fragmentos de bosque esta dinámica estaría gobernada más bien por la colonización de nuevas especies.

El caso del pino, cuyas plantaciones rodean tanto los fragmentos como la Reserva, merece un análisis especial. Esperábamos detectar un avance del proceso de colonización masivo hacia los bosques nativos, debido a que esta especie exótica es un invasor muy agresivo en otras zonas del mundo (Rejmánek, 1996). El pino regenera preferentemente en hábitats abiertos y/o perturbados (Richardson y Bond, 1991; Richardson *et al.*, 1994), con una masiva lluvia anual de semillas ("efecto de masa" *sensu* Richardson y Cowling, 1992). Sin embargo, los censos no corroboraron estas expectativas: sólo en los fragmentos pequeños se encontraron pinos como plántulas y adultos, lo cual sugiere fuertes restricciones bióticas o abióticas a su invasión. Es posible que la elevada concentración de roedores en los fragmentos de bosque (véase Saavedra y Simonetti, en este volumen) consuman las semillas de pino, tal como como ocurre con otras especies arbóreas nativas (Donoso *et al.*, 2003). Podría ser también que el denso sotobosque de los fragmentos restrinja los niveles de luz por debajo de los umbrales para estimular la germinación del pino. Actualmente estamos realizando ensayos de germinación y depredación de semillas que nos ayudarán a dilucidar la existencia de tales restricciones.

Uno de los resultados más interesantes es la constatación que los fragmentos, en su conjunto, contienen un mayor número de especies arbóreas que el bosque de mayor área de la RNLQ, aun cuando el área sumada de los cuatro fragmentos fue mucho menor que el área de la Reserva. Esto refuerza la idea que los fragmentos remanentes son valiosos para la conservación de la biodiversidad (Turner, Corlett y Grey, 1996). Esto se debería a la coexistencia en el dosel de especies arbóreas pertenecientes a diferentes estados sucesionales (Laurence *et al.*, 1998), por ejemplo, especies colonizadoras como el maqui, coexistiendo con especies sucesionales tardías sombra-tolerantes como el peumo, el olivillo y el hualo (San Martín y Donoso, 1996). Esto puede ser particularmente importante para especies con problemas de conservación, tales como el queule, el hualo y el laurel, pues en este mosaico de bosques fragmentados, las extinciones locales dentro de fragmentos pequeños pueden ser compensadas por colonización de especies desde fragmentos más grandes que aún sostienen poblaciones viables.

Una de las especies más importantes del bosque Maulino costero, el queule, especie endémica en Peligro de Extinción, no fue analizada en este estudio debido a que presentó una estructura espacial muy agregada, por lo que tiene una baja probabilidad de ser detectada en los censos. Hemos observado plántulas y adultos, tanto en la RNLQ como en los fragmentos adyacentes, los cuales producen semillas periódicamente. Son necesarios estudios más detallados para aclarar el destino de esta especie en el paisaje actual.

En este capítulo hemos examinado la dinámica del bosque Maulino costero a partir de atributos estructurales del bosque y modelos de sucesión. Es necesario avanzar hacia el conocimiento de los mecanismos que subyacen a estos patrones (Debinsky y Holt, 2000). De hecho, los factores que determinan cambios en las tasas de establecimiento de especies arbóreas en bosques fragmentados son poco conocidos (Laurence *et al.*, 1997; Debinski y Holt, 2000). Por ejemplo, aun cuando la fragmentación altera procesos relevantes para la reproducción de árboles, entre éstos la polinización y producción de semillas (Aizen y Feinsinger, 1994a), procesos postdispersión tales como germinación (Bruna, 1999) y herbivoría (Didham *et al.*, 1996), no han sido estudiados. En esta línea, estamos desarrollando actualmente una serie de estudios experimentales sobre interacciones biológicas en el bosque Maulino costero, tales como depredación de semillas (Donoso *et al.*, 2003), herbivoría sobre plántulas (Vega, 2001). Mediante estos experimentos esperamos aclarar los factores que controlan la regeneración de especies arbóreas y disponer de antecedentes para la conservación del bosque Maulino en el largo plazo.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo y permisos otorgados por CONAF (VII Región) y Sociedad Forestal Millalemu para trabajar en sus terrenos. Nuestro trabajo en ecología y conservación de bosques es financiado por FONDECYT, a través de sus proyectos 1981050 y 1010852.

34. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epigeos

The importance of small fragments of Maulino forest for the conservation of epigeic beetles

AUDREY A. GREZ

Abstract

The Maulino forest currently exists as a mosaic of small, remnant fragments surrounded by extensive Pinus radiata *plantations. As in other temperate forests of the world, fragmentation may negatively affect the diversity and abundance of the forest biota. Nevertheless, in the coastal Maulino forest, small fragments support a species-rich and abundant assemblage of native epigeic beetles. In January and October 2000, epigeous beetles were sampled in a continuous, protected forest of ca. 600 ha (Reserva Nacional Los Queules, RNLQ, plus adjacent privately-owned forests), and in three small fragments (2 to 3 ha) surrounded by plantations. A total of 917 beetle specimens, belonging to 26 families and 77 species, were collected, all of them native species. In spring, there was no significant difference in beetle abundance or species richness between fragments and continuous forest. But, in summer beetle assemblages were three times more numerous and twice more diverse in species in the small remnant fragments than in the continuous forest of RNLQ. After correcting for differences in population abundance, the difference in species richness between RNLQ and the fragments disappeared, but species richness was never as predicted by the theory in small fragments. Species accumulation curves indicate that small fragments contributed more to landscape species richness than RNLQ, with 32% to 47% of their species being absent from RNLQ. However, a similar proportion of species from RNLQ is not present in remnant fragments. These results highlight the need to incorporate small remnant fragments in the conservation design for coastal Maulino forest.*

Introducción

Los bosques templados del sur de Chile han sido intensamente destruidos y fragmentados a consecuencia de las actividades humanas. El bosque Maulino es uno de los tipos forestales más degradados, y actualmente existe como un mosaico de pequeños fragmentos de bosque aislados, rodeados por miles de hectáreas de plantaciones comerciales de *Pinus radiata* (pino radiata). El bosque Maulino (Foto 28, Cuadernillo 2) se encuentra protegido solamente en dos Reservas Nacionales, Los Ruiles (45 ha) y Los Queules (147 ha) (San Martín y Donoso, 1996; Grez *et al.*, 1998; Lubert y Becerra, 1998; Bustamante y Castor, 1998). Este bosque posee una gran proporción de biota endémica y, a la vez, es un centro de confluencia de la biota austral, en su límite norte, y de asociaciones más nortinas como el bosque esclerófilo (Saavedra y Simonetti, 2001; Grez *et al.*, 2003; Arroyo *et al.*, en este volumen).

La reducción del área de bosques, el aislamiento de los fragmentos remanentes y la cercanía de una extensa matriz antropogénica con estructura y composición florística diferente al bosque original pueden alterar la abundancia y diversidad de la biota. Generalmente, la abundancia y diversidad de organismos decrece con la reducción del tamaño de los fragmentos (Saunders *et al.*, 1991). Por ello, fragmentos pequeños de bosque son usualmente ignorados en los programas de conservación, enfatizando la necesidad de preservar grandes extensiones de hábitat, a pesar de que esto muchas veces es impracticable (Zuidema *et al.*, 1996). Sin embargo, algunos organismos menos sensibles al área del hábitat como los invertebrados, pueden mantener poblaciones viables en fragmentos de hábitat remanentes. Ocasionalmente, su abundancia y diversidad puede aumentar (Tscharntke *et al.*, 2002) debido a una menor depredación. Asimismo, aves o carnívoros, como *Oncifelis guigna* (guiña), pueden usar los fragmentos como fuentes de alimento o vías de tránsito entre hábitats utilizados para su reproducción, lo que asegura su sobrevivencia a escala de paisaje (Fisher y Lindenmayer, 2002; Simonetti y Acosta, 2002). Esto es aún más probable si la matriz de vegetación que rodea a los fragmentos no es una barrera infranqueable para la dispersión de estos organismos.

Los insectos en general tienen respuestas variables a la fragmentación de hábitats (para una revisión véase Didham, 1997). Algunos de ellos pueden disminuir su abundancia y riqueza de especies en fragmentos pequeños en relación con fragmentos más grandes de hábitat. Este es el caso de los insectos polinizadores nativos en el Chaco argentino (Aizen y Feinsinger, 1994b), los escarabajos descomponedores en la Amazonía brasileña y en bosques templados de Nueva York (Klein, 1989; Gibbs y Stanton, 2001), y los coleópteros de bosques relictos de Fray Jorge (Barbosa y Marquet, 2002). Otros grupos de insectos son favorecidos por la fragmentación, como ocurre con algunas especies de mariposas en bosques de Norteamérica, cuya abundancia y persistencia poblacional aumentan en bordes de bosques fragmentados (Roland, 1993). Las diferentes respuestas de los insectos, así como de otros organismos, a la fragmentación se explican por características de historia de vida de las especies, siendo aquellas especialistas de hábitats de interior de los fragmentos las más sensibles a la fragmentación (Magura *et al.*, 2001). En este trabajo se muestra que pequeños fragmentos de bosque Maulino poseen una fauna rica y abundante de coleópteros epigeos nativos, incluso más rica y abundante que la de algunos fragmentos de mayor tamaño, lo que subraya la necesidad de conservar los fragmentos pequeños, no sólo para la preservación de las poblaciones de estos insectos, sino también de otras poblaciones insectívoras.

34.1. Métodos

En enero y octubre del 2000, los coleópteros epigeos asociados a fragmentos de bosque Maulino fueron muestreados mediante trampas Barber. Éstas consisten en recipientes de plástico transparente de 10 cm de diámetro, que contienen agua y detergente y que se entierran a ras de suelo. Los insectos colectados en las trampas pueden luego ser identificados en laboratorio. Un total de 60 trampas fueron instaladas durante cuatro días y

noches en la Reserva Nacional Los Queules (RNLQ, 35°59'S - 72°41'W) y otras 60 en tres pequeños fragmentos de bosque Maulino cercanos. Las trampas fueron dispuestas en transectos lineales, separadas entre si al menos por 10 m, y ubicadas tanto en el interior como en los bordes del bosque en la RNLQ y los fragmentos pequeños.

La RNLQ, junto al bosque nativo que crece en los terrenos privados que la rodean, forman un área de bosque continuo de 600 ha, constituyendo uno de los reductos más grandes de bosque Maulino. Los fragmentos, ubicados fuera de la RNLQ, alcanzan 2 a 3 ha y son similares en su composición floristica, aunque con algunas diferencias respecto al bosque continuo ubicado dentro de la RNLQ (véase Bustamante *et al.*, en este volumen). La matriz antropogénica que rodea a estos fragmentos y la Reserva está constituida por plantaciones de pino de aproximadamente 20 años, cuyo manejo permite la presencia de un sotobosque con arbustos nativos tales como *Aristotelia chilensis* (maqui), *Cryptocarya alba* (peumo) y *Persea lingue* (lingue) (Donoso, 2000).

34.2. Resultados

34.2.1. *Abundancia y diversidad de coleópteros en fragmentos y bosque continuo*

En las trampas ubicadas en el bosque continuo y los fragmentos colectamos un total de 917 especimenes de coleópteros epigeos pertenecientes a 26 familias y 77 especies. Todas estas especies son nativas y se distribuyen principalmente en la zona centro-sur de Chile. Algunas de ellas están restringidas a la zona costera de la Séptima y Octava regiones del país (Moreno, 2001; Grez *et al.*, 2003).

Los análisis de varianza indican que los coleópteros fueron más abundantes en número en los fragmentos que en el bosque continuo (efecto fragmentación, $F_{(1,236)} = 26{,}2$; $P<0{,}001$), aun cuando las diferencias sólo fueron significativas en verano (efecto fragmentación*fecha, $F_{(1,236)} = 14{,}6$; $P<0{,}001$), época en que la abundancia de coleópteros en los fragmentos triplicó la observada en el bosque de la RNLQ (Tabla 1).

Al considerar las diferentes familias de coleópteros, las respuestas fueron variables. Las abundancias de Lucanidae, Curculionidae, Lathridiidae y Staphylinidae no fueron diferentes entre los fragmentos y bosque continuo. La familia Chrysomelidae fue predominante en el bosque continuo, particularmente en verano. Las familias Zopheridae, Anthicidae y Carabidae, en cambio, fueron más abundantes en los fragmentos (Fig. 1). Fue particularmente notoria la concentración de altas densidades de los carábidos *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz), *Cyanotarus andinus* (Germain) y *Mimodromites nigrotestaceus* (Solier) en los fragmentos de bosque, particularmente en verano. Este resultado es curioso, pues los carábidos son insectos depredadores, categoría trófica que junto a los parasitoides es considerada muy sensible a la fragmentación del hábitat (Gilbert *et al.*, 1998; Kruess y Tscharntke, 2000). Sin embargo, la respuesta de los carábidos a la fragmentación en el bosque Maulino es similar al chaparral

californiano y los bosques fragmentados de coníferas en Hungría y Ucrania, particularmente cuando se trata de carábidos generalistas de hábitat (Bolger *et al.*, 2000; Magura *et al.*, 2001).

La riqueza de especies/trampa fue mayor en los fragmentos que en el bosque continuo de la RNLQ (efecto fragmentación, $F_{(1,236)} = 15,8$; $P<0,001$). Sin embargo, estas diferencias fueron significativas sólo en verano, fecha en que el número de especies/trampa en los fragmentos duplicó la alcanzada en el bosque continuo (efecto fragmentación*fecha, $F_{(1,236)} = 12,2$; $P<0,001$; Tabla 1). El total de especies de coleópteros registrados también fue mayor en los fragmentos que en la RNLQ (Tabla 1). Como la abundancia de individuos colectados en los fragmentos fue mayor que en el bosque continuo, y como la riqueza de especies es altamente dependiente del número de individuos en una muestra, se decidió estimar mediante el método estadístico de "rarefacción" el número de especies esperadas en los fragmentos. Esta estimación se hizo considerando un tamaño de la muestra igual al número máximo de individuos colectados en el bosque continuo (i.e. N = 138 en verano y N = 141 en primavera). Así, mediante este método fue posible comparar la riqueza de especies de ambas comunidades, estandarizando a un tamaño de muestra común (Krebs, 1989). De acuerdo a este análisis, el número de especies esperado en los fragmentos fue similar al observado en el bosque continuo en primavera y verano (esperado versus observado: 29 versus 32 en verano y 28 versus 28 en primavera). Por lo tanto, la riqueza de especies de coleópteros epigeos no fue menor en los fragmentos pequeños que en el bosque continuo, tal como predice la teoría basada en los efectos del área.

Tabla 1. Abundancia de coleópteros epigeos (media ± 1 error estándar) y riqueza total de especies por trampa en el bosque continuo (RNLQ) y en fragmentos aledaños de bosque Maulino, en verano y primavera del 2000. Letras diferentes indican diferencias significativas luego de un análisis de varianza de dos vías ($P < 0,05$). *Riqueza estimada mediante el método de "acuchillamiento de datos".

	Verano		Primavera	
	RNLQ	Fragmentos	RNLQ	Fragmentos
Abundancia (individuos/trampa)	2,3 ± 0,3a	7,3 ± 0,9b	2,4 ± 0.3a	3,3 ± 0,4a
Riqueza de especies (absoluta)*	32 ± 0,1a	48 ± 0,1b	28± 0.1c	34± 0,1d
Riqueza de especies (N° de especies/trampa)	1,9 ± 0,2a	3,8 ± 0,3b	1,8 ± 0.2a	2,0 ± 0,2a

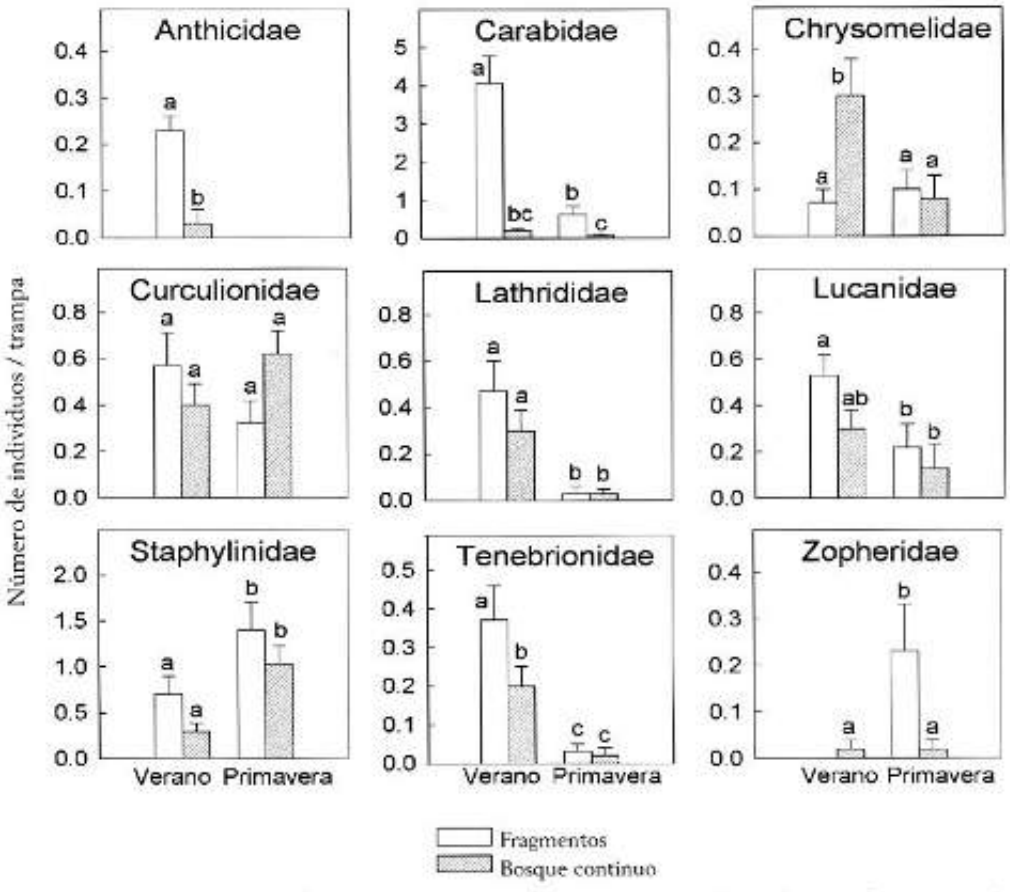


Figura 1. Abundancia de coleópteros epigeos en bosque continuo (RNLQ) y en fragmentos de bosque Maulino, en verano y primavera del 2000. Se indica el número promedio de individuos por trampa ± 1 error estándar. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas (Prueba de Tukey, $P < 0,05$).

34.2.2. *Riqueza de especies a escala de paisaje*

Para analizar la contribución de los pequeños fragmentos y del bosque de la RNLQ a la riqueza de especies en el paisaje, se construyeron dos curvas de acumulación de especies. Primero se construyó una curva incorporando inicialmente, de manera aleatoria, las trampas del fragmento más pequeño, seguidas por los fragmentos de áreas progresivamente más grandes, hasta llegar al bosque de la RNLQ. Seguidamente se construyó la misma curva empezando por las trampas del bosque de la RNLQ, seguidas por las trampas de los fragmentos en orden decreciente de tamaño (Fischer y Lindenmayer 2002; Tscharntke *et al.*, 2002; Fig. 2). Tanto en verano como primavera, el número de especies acumulado para un mismo número de trampas fue consistentemente mayor cuando las trampas de los fragmentos pequeños fueron incluidas primero (Fig. 2). Por lo tanto, a escala

del paisaje, el aporte de los fragmentos pequeños a la riqueza de especies es mayor que el aporte del bosque de la RNLQ.

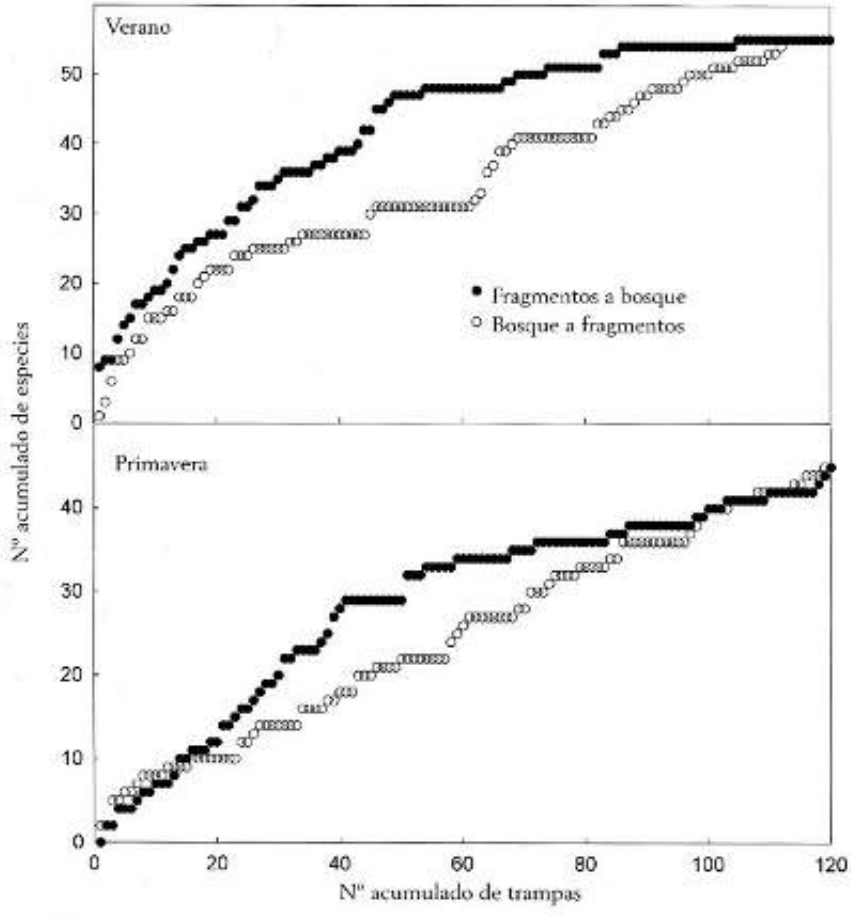


Figura 2. Número acumulado de especies de coleópteros epigeos versus el número acumulado de trampas en verano y primavera. Las curvas se construyeron adicionando las trampas aleatoriamente, comenzando desde las trampas del fragmento más pequeño hasta el bosque más grande (RNLQ), círculos llenos, y comenzando con las trampas del bosque de la RNLQ y siguiendo con las de los fragmentos de tamaño decreciente, círculos abiertos.

Por otra parte, cada uno de los tres fragmentos pequeños de bosque Maulino alojó una muestra aleatoria de las especies presentes en la RNLQ (prueba de anidamiento de Atmar y Patterson, 1995, verano: P[T<59,91°] = 0,99, primavera: P[T<40,17°] = 0,47). Esto es, la fauna de coleópteros encontrada en los fragmentos pequeños no es un subconjunto anidado de las especies presentes en el bosque continuo. En consecuencia, no bastaría con conservar sólo el fragmento de mayor tamaño (RNLQ y terrenos vecinos) para asegurar la conservación de todas las especies de coleópteros epigeos del bosque Maulino, pues este bosque no incluye muchas especies nativas presentes sólo en los fragmentos pequeños. De hecho, entre 32 y 47% de las especies presentes en los fragmentos no fueron registradas en la RNLQ.

El aumento de la abundancia y riqueza de especies de insectos en los fragmentos se explicaría por la invasión de especies generalistas de hábitat desde o a través de la matriz (Didham, 1997). En el bosque Maulino, la mayoría de las especies más abundantes de los fragmentos pequeños fueron generalistas de hábitat, es decir, especies que ocupaban tanto el bosque continuo como los fragmentos y la matriz de plantaciones de pino (*e.g., Rhyephenes humeralis* y *Stenus* sp.), o eran muy abundantes en la matriz de pino (*e.g., Anthicus melanurus, Namunaria angustata, Pycnosiphorus brevicollis* (Moreno, 2001). Estas especies de coleópteros son nativas, de manera tal que es poco probable pensar que ellas estén invadiendo los fragmentos desde la matriz de plantaciones; sino más bien, lo inverso, es decir, estarían colonizando la matriz de pino desde los remanentes de bosque nativo (Lewis, 1996). Es notable que en la matriz de plantaciones de pino se encontraron sólo dos especies de coleópteros introducidos, que fueron poco abundantes y no fueron colectadas en el bosque nativo (Grez *et al.*, 2003). Por lo tanto, la mayor abundancia y riqueza de especies de coleópteros en los fragmentos tampoco sería consecuencia de la invasión de especies exóticas desde la matriz, como ocurre, por ejemplo, en el Chaco Serrano argentino (Aizen y Feinsinger, 1994b). Otras especies muy abundantes en los pequeños fragmentos de bosque Maulino, como los carábidos *C. chilensis, C. andinus* y *M. nigrotestaceus,* estaban escasamente presentes en la matriz de pino y presentaron bajas abundancias en el bosque continuo, lo que sugiere que los fragmentos les ofrecerían condiciones de hábitat y recursos favorables para su establecimiento y sobrevivencia (Moreno, 2001; Grez *et al.*, 2003).

La mayor abundancia de coleópteros epígeos en los pequeños fragmentos de bosque no es un patrón aislado. El análisis del total de la fauna de insectos, incluyendo los coleópteros epigeos colectados en enero en los mismos muestreos, indicó que, en general, la entomofauna fue más abundante en los fragmentos (47,9 ± 4,5 individuos/trampa) que en el bosque continuo (media ± 1 error estándar: 26,7 ± 2,7 individuos/trampa). Familias tales como Blattidae y Tettigonidae, dentro de los Orthoptera, o Phoridae, dentro de los Diptera, parecen ser altamente favorecidas por la fragmentación (datos no publicados), lo que apoya la idea de una mayor oferta de recursos en los fragmentos.

Por otra parte, la mayor abundancia de coleópteros epigeos en los fragmentos también podría resultar de una menor mortalidad allí, producto de la ausencia de los depredadores de estos insectos. Sin embargo, en el bosque Maulino éste no parece ser el mecanismo. Las aves y los micromamíferos son más abundantes en los fragmentos, sobre todo las especies insectívoras (Saavedra, datos no publicados; Vergara, 2001). Entre las aves insectívoras, aquellas especies que forrajean preferentemente en el suelo y, por lo tanto, son potenciales depredadoras de los coleópteros epigeos son *Eugralla paradoxa* (churrín de la Mocha), *Pteroptochos tarnii* (hued-hued), *Scelorchilus rubecula* (chucao), *Scytalopus magellanicus* (churrín del sur), *Sylviorthorhynchus desmursii* (colilarga) y *Troglodytes aedon* (chercán), son más abundantes en los fragmentos que en el bosque de la RNLQ (Vergara, 2001). Entre los micromamíferos mayormente insectívoros, *Thylamys elegans* (yaca) fue también más abundante en los fragmentos y *Abrothrix longipilis* (ratón lanudo) fue más abundante en la matriz de plantaciones

e igualmente abundante en los fragmentos que en el bosque continuo (Saavedra y Simonetti, en este volumen). Por lo tanto, la mayor abundancia en los fragmentos de insectos en general y de coleópteros epigeos, en particular, no podría explicarse por una menor presión de depredación. Al contrario, es posible que la alta abundancia de insectos determine una mayor abundancia de depredadores en los fragmentos, tanto dentro del mismo ensamble de coleópteros (*e.g.*, carábidos) como en los ensambles de vertebrados (*e.g.*, roedores y aves).

34.3. Discusión

Los resultados de este estudio demuestran que efectivamente los fragmentos pequeños de bosque Maulino conservan una fauna abundante y diversa de coleópteros epigeos nativos. Esto, sumado a que otra fauna de invertebrados y vertebrados nativos también es abundante allí, subraya la importancia de estos fragmentos en los planes de conservación de los remanentes del bosque Maulino. Sin embargo, que el conjunto de fragmentos contenga una fauna más rica y abundante que el bosque continuo de la RNLQ, incluyendo muchas especies exclusivas de los fragmentos, no quiere decir que el bosque continuo sea prescindible. El bosque de la RNLQ incluye también una fauna propia. De hecho, entre 29% y 43% de especies de coleópteros epigeos presentes en la RNLQ no fueron encontradas en ninguno de los fragmentos. Además, este bosque posiblemente es un refugio para muchas otras especies más sensibles al área, como muchos vertebrados. Por ello, claramente los fragmentos por si solos son necesarios, pero no suficientes para la conservación de la fauna regional.

Considerando que el bosque Maulino está escasamente representado en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Estado (SNASPE), y que la mayor parte de él se encuentra actualmente acotado a fragmentos de unas pocas hectáreas, se hace más urgente la necesidad de proteger los pequeños fragmentos remanentes, por su posible carácter de reservorios de biota. En Chile, la conservación de la biota de la zona del Maule es particularmente urgente, no sólo porque esta es una zona de alto endemismo (véase Villagrán y Armesto; San Martín; Arroyo *et al.*, en este volumen), sino que también porque es centro de un reemplazo acelerado del bosque nativo (Smith-Ramírez *et al.*, Conclusiones en este volumen). La preservación de los fragmentos remanentes, en conjunto con las áreas ya designadas como Reservas, debe ser parte de la estrategia para preservar nuestra biodiversidad.

Agradecimientos

Agradezco a Paloma Moreno por su aporte a este trabajo. Este fue financiado por los proyectos FONDECYT 1981050 y 1010852.

35. Conservación de la güiña (*Oncifelis guigna*) en bosques fragmentados de la Cordillera de la Costa de Chile central

Conservation of Oncifelis guigna *(Felidae) in fragmented forests of the central Chilean Coastal Range*

GERARDO ACOSTA-JAMETT Y JAVIER A. SIMONETTI

Abstract

Central Chile is characterized by a mosaic of native forest fragments of different sizes immersed in an anthropogenic vegetation matrix. This landscape transformation may affect habitat availability for native carnivores, such as Oncifelis guigna *(Felidae). To determine the potential impact of forest fragmentation on this species, its use of different habitats was evaluated in Los Queules National Reserve (LQNR), in nearby fragments of native forest and in surrounding pine plantations (35°59' S - 72°41' W). Habitat use was assessed by the rate of animal visits to scent stations. Each station was characterized by its vegetation structure and composition, distance to the nearest native forest, ravines or road.* Oncifelis guigna *preferred habitats with dense shrub cover, distant from roads, and close to large patches of native forest. Based on this information, we developed a metapopulation model to infer the probability of extinction of* Oncifelis *populations in protected wildlife areas of the coastal range of central Chile. Metapopulations were classified depending on the size and isolation of remnant forest patches. It was predicted that the metapopulation of Nahuelbuta National Park and nearby forests is the only one viable in the long-term. The metapopulation of LQNR and Los Ruiles could only persist for a short to medium term. Nevertheless, both metapopulations depend on the persistence of remnant forest fragments located within private land owned by forestry companies. Consequently, the survival of* O. guigna *in the coastal range of central Chile will only be possible through a protection program for these forest fragments.*

Introducción

La pérdida, fragmentación y transformación de los hábitats silvestres constituyen en la actualidad las principales amenazas para la mantención de la diversidad biológica (Myer, 1994). En Chile central, los bosques han sido sometidos a una creciente y extensa deforestación y fragmentación, inicialmente debido a la apertura de terrenos para actividades agrícolas y posteriormente al reemplazo del bosque nativo por plantaciones forestales de especies exóticas (Donoso y Lara, 1996). Estas transformaciones han afectado a los vertebrados nativos, siendo Chile central el área con mayor cantidad de especies amenazadas del país (Simonetti, 1999).

La transformación del paisaje afecta especialmente a las poblaciones animales restringidas a hábitats de bosque nativo, disminuyendo el área disponible para mantener poblaciones viables. En particular, los carnívoros requieren grandes

extensiones de hábitat para obtener alimento y sus poblaciones se verán más afectados por la fragmentación y pérdida de su hábitat (Beier, 1993). Entre los carnívoros que habitan los bosques de Chile central está la güiña (*Oncifelis guigna*), felino endémico del centro-sur de Chile y Argentina. Esta especie se encuentra desde los 30° hasta los 46° S (Redford y Eisenberg, 1992; Muñoz-Pedreros y Yánez, 2000). Fue declarada "En Peligro de Extinción" en Chile (Glade, 1993; Miller *et al.*, 1983). Por su dependencia de hábitats de bosque nativo (Dunstone *et al.*, 2002a; Sanderson *et al.*, 2002), este felino podría ser afectado negativamente por la fragmentación y transformación del hábitat original en Chile central. En este trabajo se investiga esta hipótesis en la zona de la Reserva Nacional los Queules y se evalúa la probabilidad de persistencia de las poblaciones de güiña en áreas protegidas de Chile central mediante un modelo metapoblacional.

35.1. Métodos

Para determinar la supuesta preferencia de la güiña por hábitats de bosque nativo y estimar el efecto de la fragmentación sobre sus poblaciones, se realizó un estudio en la Reserva Nacional Los Queules (RNLQ) y en plantaciones de pino aledañas a ella (35°59' S - 72°41' W). En esta área se determinó el uso y selección de hábitat de este felino mediante el método de atracción de los animales a estaciones de visita olfativas (EVO), utilizando como atrayentes olfativos orina de carnívoros (Linhart y Knowlton, 1975). En estaciones hechas de tierra tamizada se determinó la presencia de huellas dejadas por los animales mediante claves de identificación para la zona (Acosta y Simonetti, 1999). Se ubicaron EVO en el bosque de la RNLQ (>150 ha), en plantaciones de pino y en fragmentos de bosque nativo (1-10 ha), separadas entre sí por 0,3 km, activándose en total 620 EVO/noche durante el año 2000. Además, se caracterizó la estructura y composición de la vegetación en 100 m^2 alrededor de cada EVO y se estimó sobre un mapa la distancia de cada estación al camino más cercano, al bosque nativo >50 ha más cercano, y a la quebrada más cercana.

35.2. Resultados y discusión

Oncifelis guigna visitó menos que lo esperado las Estaciones Olfativas en las plantaciones de pino (Fig. 1) y visitó las estaciones en bosque nativo según lo esperado por azar. Además, se encontró que prefirió coberturas arbustivas densas, lugares distantes de los caminos y que estuvieran cerca de grandes áreas de bosque continuo.

Esto sugiere una selectividad por parches de bosque nativo de gran extensión en lugar de plantaciones de pino, confirmando que esta especie sería un carnívoro especialista en hábitats de bosque nativo. Esta especialización podría explicarse por las características de este hábitat y por su disponibilidad de presas. En este sentido, un estudio reciente (Dunstone *et al.*, 2002b) describe a la güiña como consumidor de pequeños mamíferos terrestres y arbóreos como *Abrothrix olivaceus, Irenomys*

tarsalis y *Dromiciops gliroides*, y aves pequeñas como *Aphrastura spinicauda* y *Elaenia albiceps*, siendo estas últimas más abundantes en parches de bosque nativo (véase Estades y Temple, 1999). Respecto a los pequeños mamíferos, Saavedra y Simonetti (en este volumen) encontraron que la abundancia de roedores generalistas era mayor en fragmentos de bosque y plantaciones de pino que en la RNLQ. No obstante, roedores arbóreos, como los preferidos por la güiña, sólo estaban presentes en el bosque de la RNLQ. Por lo tanto, tal como se ha demostrado para las presas del lince ibérico (Palomares, 2001), la cobertura de vegetación podría ser indicadora de la mayor cantidad de presas disponibles para depredadores selectivos. En el caso de la güiña, la estructura del bosque nativo menos intervenido podría ser indicadora de la presencia de mamíferos arbóreos como *I. tarsalis* y *D. gliroides*. Se determinó que *O. guigna* prefería hábitats de bosques nativos con coberturas de sotobosque altas (ca. 70 %). En contraste, las plantaciones exhiben un sotobosque poco denso y baja densidad arbórea, debido a prácticas silvícolas (*i.e.*, raleo, roce) que podrían disminuir la disponibilidad de presas. Otro factor que determinaría la abundancia de la güiña es la presencia de parches de bosque nativo de gran extensión. Pese a lo anterior, este estudio encontró que *O. guigna* visitó estaciones en las plantaciones de pino, dependiendo de su cercanía a los parches de bosque nativo de mayor tamaño, al igual que lo encontrado para aves por Estades y Temple (1999).

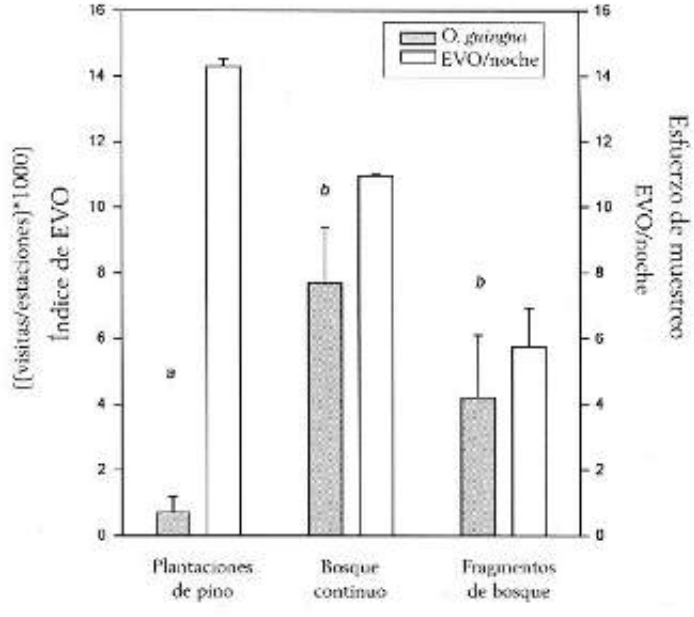


Figura 1. Selección de hábitat de güiña (*Oncifelis guigna*) en Reserva Nacional Los Queules (RNLQ) y sitios aledaños de la costa de la VII Región, Chile. Las barras achuradas muestran la presencia de güiña en distintos tipos de hábitat (plantaciones, fragmentos de bosque de 1-10 ha y bosque continuo de la RNLQ). Las barras blancas representan la intensidad del muestreo. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (modificado de Acosta-Jamett, 2001).

Con estos antecedentes Acosta - Lamett *et al.*, 2003, desarrollaron un modelo de viabilidad poblacional para la güiña, dependiendo del tamaño y grado de aislamiento de los bosques nativos remanentes en la zona costera comprendida entre los 35°30' S y 38° S (CONAF y CONAMA, 1997). Este modelo supone que este carnívoro utilizaría preferentemente los hábitats de bosques nativos, utilizando las plantaciones sólo para trasladarse entre los fragmentos de bosques nativos (véase Palomares, 2001).El tamaño poblacional de la güiña fue estimado multiplicando la densidad estimada por el tamaño de los parches de bosque nativo (Dunstone *et al.*, 2002a). Se delimitaron las metapoblaciones (*i.e.*, conjunto de poblaciones espacialmente aisladas de una misma especie, conectadas únicamente por la migración de unos pocos individuos entre ellas) que existirían en la zona dependiendo de las distancias entre los parches de bosque nativo y la capacidad migratoria de la güiña.

Según este modelo existirían en el área de estudio 11 metapoblaciones de güiña, de las cuales ocho estarían cercanas a la extinción o ya se encontrarían extintas. La única metapoblación viable en la actualidad correspondería a la conformada por las güiñas que habitan el Parque Nacional Nahuelbuta y los remanentes de bosque nativo de sus inmediaciones. De acuerdo a un escenario futuro para estas poblaciones, basado en la tasa de deforestación actual (1,5% anual: PAF, 1996), al desaparecer aquellos fragmentos de bosque nativo en tierras privadas aledañas al Parque Nacional (PN) Nahuelbuta, la metapoblación de este parque también podría extinguirse (Acosta, 2001; Simonetti y Acosta, 2002). Lo anterior se explicaría porque una de las estrategias actuales para conservar la biodiversidad es la creación de Áreas Silvestres Protegidas (ASP) que excluyen las actividades humanas (Simonetti, 1999). Sumado a esto, las ASP son escasas y frecuentemente de tamaño reducido. Para sobrevivir en el largo plazo, una población de güiñas requeriría de, a lo menos, 500 km^2 (Acosta, 2001). Sin embargo, en la zona central de Chile existe un bajo número de áreas silvestres protegidas (Simonetti, 1999) con una superficie promedio de 6.000 ha, ubicadas principalmente en la cordillera de los Andes (Muñoz *et al.*, 1996). Estas áreas son insuficientes por sí solas para mantener una población de carnívoros en el largo plazo (Mella, 1994; Simonetti y Mella, 1997; Acosta, 2001).

En la zona de estudio se encuentran cuatro áreas silvestres protegidas: PN Nahuelbuta (6.800 ha), la RN Los Queules (147 ha), la RN Los Ruiles (150 ha) y la recién creada RN Los Ruiles sector El Fin (20 ha). De acuerdo a nuestros resultados, ninguna de estas áreas podría mantener por sí sola una población viable de güiñas en el largo plazo (Acosta *et al.*, en prensa).

Sin embargo, las ASP no son islas, ya que se encuentran insertas en una matriz de actividades productivas, las cuales podrían permitir el intercambio de individuos entre poblaciones ubicadas en parches de bosque nativo cercanos, manteniendo así poblaciones de carnívoros en una dinámica metapoblacional (Gotelli, 1991). Esta dinámica metapoblacional se caracteriza por la existencia de subpoblaciones interconectadas por algunos individuos que se dispersan entre fragmentos, permitiendo la recolonización de parches de bosque nativo donde poblaciones locales han desaparecido (Fahrig y Merriam, 1985). De acuerdo a Acosta - Jamett *et al.* (2003), en ASP de gran tamaño, como por ejemplo Nahuelbuta, la población de güiñas no dependería sólo de lo que pase en su interior, sino también de las poblaciones exis-

tentes en sus alrededores (Simonetti y Acosta, 2002). Es decir, las metapoblaciones en tierras privadas y tierras protegidas se conectan a través de las tierras productivas, las cuales podrían actuar en algunos casos como corredores (Fig. 2)

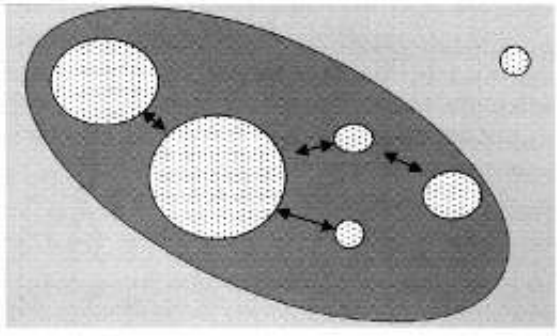


Figura 2. Esquema de un paisaje en que existen parches de bosque nativo, que podrían ser áreas protegidas públicas o privadas (en círculos), y áreas productivas que son manejadas para permitir su uso como "corredor" entre las anteriores por parte de animales (en gris oscuro). Estas áreas están insertas en una matriz de uso productivo tradicional (gris claro). En conjunto, estas áreas podrían mantener metapoblaciones de mamíferos (esto es, más de una población comunicadas entre sí por individuos dispersantes, indicado por las flechas) (adaptado de Simonetti y Acosta, 2002).

Para lograr una conservación más efectiva de los carnívoros y otras especies silvestres en la zona central de nuestro país, debemos destinar esfuerzos a propiciar una conectividad funcional entre las áreas protegidas del Estado, las áreas protegidas privadas y los parches de bosque original remanentes en terrenos privados a través de una matriz que sea más "favorable" para algunas especies de nuestra fauna más sensibles a los cambios del paisaje, como podría ser la güiña (Acosta, 2001; Simonetti y Acosta, 2002; Ibarra-Vidal *et al.*, en este volumen). En este sentido, una forma de manejar los sistemas productivos ubicados en las áreas rurales circundantes sería manteniendo una cierta cobertura arbustiva en el sotobosque de las plantaciones (Simonetti y Acosta, 2002). De esta forma, los animales podrían utilizar las plantaciones exóticas para dispersarse entre hábitats primarios como ocurre en el caso del lince ibérico en el matorral mediterráneo (Palomares, 2001), mejorando así la conectividad entre las metapoblaciones y aumentando su probabilidad de sobrevivencia en el tiempo (Fig. 2).

El fenómeno de extinción en la actualidad es multicausal, debido a que diversos factores afectan la supervivencia de las especies. Entre éstos la pérdida y fragmentación de hábitats aparece como uno de los más importantes (Caughley, 1994). Por lo tanto, es necesario avanzar en el conocimiento de la ecología de *O. guigna* en ambientes fragmentados. Estos antecedentes son necesarios para realizar manejo adecuado en ambientes intervenidos. Sólo mediante la cooperación público-privada podrán realizarse los estudios y actividades necesarias para evitar la extinción de este felino tan poco conocido.

Agradecimientos

Trabajo parcialmente financiado por FONDECYT 1981050 y 1010852.

36. Depredación de nidos en bordes de bosque en una Reserva Nacional de la Cordillera de la Costa de la región del Maule

Predation on bird nests in forest edges of a National Reserve of the Coastal Range of the Maule Region

PABLO M. VERGARA

Abstract

The fragmentation of forested landscapes and its associated edge effects, often result in greater predation on bird nests. The "Maulino" forest of central Chile has been greatly fragmented, and remnants are now surrounded by forestry plantations. An experimental assessment of the risks of nest predation was conducted in one of the few remnants of Maulino forest, Los Queules National Reserve, comparing edges and adjacent pine plantations. Results were compared with the distribution of birds in the landscape. Predation on artificial nests placed on the ground was high, both in pine plantations and in the edge of native forests, but decreased markedly inside the Reserve. This agrees with the lower abundance of small omnivorous mammals and raptors, the most likely nest predators, in the Reserve interior forest. In contrast, abundance of ground nesting birds decreased inside the Reserve. Therefore, the positive covariance between ground nesters and their potential predators may be explained by favorable habitat conditions associated with edges and pine plantations.

Introducción

El aislamiento y la relación entre el área y la longitud de los bordes de las Reservas Nacionales son factores que limitan severamente sus objetivos de conservación (Siegfried *et al.*, 1998). Específicamente, las pérdidas de biodiversidad en reservas pequeñas pueden aumentar por el "efecto borde" (Zuidema *et al.*, 1996), el cual se define como el cambio en las condiciones bióticas y abióticas del paisaje a raíz de un incremento en la densidad y perímetro de los bordes entre diferentes tipos de hábitat (Forman y Godron 1986; Morrison *et al.*, 1992). Este efecto reduce la efectividad de las reservas en la conservación de especies sensibles a las condiciones de hábitat de borde y dependientes del paisaje interior del bosque (Revilla *et al.*, 2001).

La depredación de nidos es una de las principales causas de mortalidad y, en última instancia, de la menor persistencia de las aves en un paisaje fragmentado (Ricklefs, 1969; Zanette, 2000). Los bordes antropogénicos usualmente incrementan la abundancia de animales depredadores de nidos, causando considerables pérdidas reproductivas para las aves (Róbinson y Róbinson, 2001; Fernández-Juricic *et al.*, 2001). Sin embargo, el incremento de la depredación de nidos debido a la fragmentación es un tema que actualmente genera controversias (Lahti, 2001).

Así, su efecto sobre el éxito de nidada varía dependiendo de una serie de factores como la cobertura boscosa regional, la composición de los ensambles de depredadores, el tipo de nido y los atributos de los hábitats involucrados (Martin, 1993; Söderström *et al.*, 1998; Lahti, 2001). Por otro lado, las aves podrían reconocer los bordes como áreas con mayor riesgo de depredación de nidos, evitándolos o concentrándose en otros lugares (Marini *et al.*,1995). La vegetación en los bordes de fragmentos podría ser estructuralmente diferente a la del interior de éstos (De Casenave *et al.*, 1995), influyendo en la selección del hábitat por las aves.

La Reserva Nacional Los Queules (35°59' S - 72° 1' W), RNLQ, es un fragmento de bosque Maulino remanente (147 ha son administradas por la Corporación Nacional Forestal, CONAF, de un total de 450 ha). En gran parte está conformada por bosque nativo poco alterado (Bustamante *et al.*, en este volumen), que enlaza a una serie de quebradas y áreas de protección de propiedad de la Forestal Millalemu y otros particulares. La RNLQ está inserta en una región donde la cobertura original de bosque nativo ha decrecido dramáticamente debido a la sustitución, primero por terrenos agrícolas, y actualmente por plantaciones exóticas de pino, *Pinus radiata* (Estades y Escobar, en este volumen).

Tanto en la Reserva como en los fragmentos de bosque nativo y las plantaciones de pino que la rodean se encuentran al menos 30 especies de aves, una de las cuales es endémica de la región del Maule (VII Región), el hued-hued castaño (*Pteroptochos castaneus*) y otra es introducida, la codorniz (*Callipepla californica*) (Vergara, 2001). Por otro lado, la abundancia de los potenciales depredadores de nidos es menor en el interior de la RNLQ que en los fragmentos de bosque nativo y plantaciones de pino circundantes. Según Saavedra y Simonetti (este volumen) y Vergara (2001), la abundancia de pequeños mamíferos omnívoros (cinco especies: dos marsupiales y tres roedores) y de aves rapaces (un Falconiforme y dos Strigiformes) disminuye significativamente en el interior del bosque de la RNLQ. Además, estos autores han encontrado que existe mayor abundancia de depredadores en fragmentos y quebradas con vegetación nativa que se encuentran adyacentes a plantaciones de pino. De esta manera, la distribución de las rapaces y los pequeños mamíferos afectaría el riesgo de depredación de nidos, dependiendo del hábitat de nidificación. Para mostrar que el riesgo de depredación de nidos aumenta en los bordes de la Reserva, se estudió experimentalmente la depredación sobre nidos artificiales ubicados en la RNLQ y en plantaciones circundantes y se analizó la relación entre el riesgo de mortalidad en nidos y la distribución de las aves en el paisaje.

36.1. Métodos

Para estimar el riesgo de depredación de nidos se construyeron nidos artificiales, cada uno con dos huevos de codorniz japonesa (*Coturnix japonica*), y se ubicaron dentro de 48 parcelas circulares de 60 m de radio ubicadas a distancias variables desde los bordes entre el bosque nativo y áreas adyacentes con plantaciones de pino. En cada parcela, dos nidos fueron puestos sobre ramas de árboles (0,7 - 2,5 m de altura) y seis nidos en cavidades construidas a nivel del suelo. Para estimar la abundancia de aves se establecieron

en cada parcela puntos de muestreo con radio fijo (50 m) (Reynolds *et al.*, 1980). Para determinar la relación entre la abundancia de aves y la depredación, se caracterizaron las especies de aves en tres grupos: 1. Especies que nidifican preferentemente a nivel del suelo, en cavidades o nidos abiertos (N=7 especies). 2. Especies facultativas, que anidan o podrían anidar a menos de 50 cm sobre el suelo (N=17)(esta categoría incluyó la primera). 3. Especies que nidifican preferentemente a más de medio metro de altura sobre el suelo (N=13) (especies en Anexo 1).

Es importante señalar que muchas especies anidaban a nivel del suelo, probablemente, en respuesta a la baja disponibilidad de estructuras aéreas (cavidades por ejemplo) y a la densa cobertura del sotobosque en los bordes de fragmentos y plantaciones. Los bordes bosque-plantación fueron definidos sobre un mapa del área, trazado previamente. Los límites de la Reserva fueron definidos más allá del área administrada por CONAF, incluyendo todo el sistema de parches de vegetación nativa interconectados. Así, se incluyó tanto los bordes entre el bosque de la RNLQ y las plantaciones de pino adyacentes, como bosques en quebradas conectadas a la Reserva y en contacto con las plantaciones de pino. Las parcelas en fragmentos aislados fueron excluidas del análisis. Las parcelas fueron establecidas de forma aleatoria en el paisaje (Fig. 1), separadas entre sí por un mínimo de 300 m.

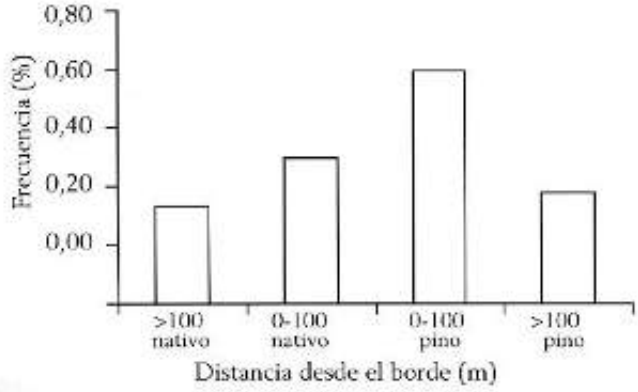


Figura 1. Distribución de las parcelas de muestreo y monitoreo de nidos con relación al borde. Valores del eje indican las distancias perpendiculares medidas desde el borde bosque-plantaciones hacia el interior de plantaciones de pino y desde el borde hacia el interior de la Reserva Nacional Los Queules (N = 48 parcelas). Distancias <100 m se consideraron borde (bosque nativo o plantación).

Las parcelas fueron agrupadas en clases de distancias mínimas (m), medidas desde el límite de la parcela hasta el borde entre el bosque nativo y las plantaciones de pino adyacentes. Se consideró como parcela de borde a la franja de vegetación (plantación o bosque nativo) delimitada por una distancia de <100 m desde el borde bosque-plantación (*sensu* Temple 1986). Se estimó la probabilidad de que un nido fuera depredado, a partir de la proporción de nidos depredados sobre el total por parcela.

Para establecer una relación entre vegetación y depredación de nidos se caracterizó la vegetación de cada parcela. La cobertura arbustiva aumentó fuertemente (de 37,9 ± 4,2 a 62,1 ± 5,4%) y la cobertura arbórea disminuyó (de 75,8 ± 7,3 a 50,1 ± 9,7%) desde el borde hacia el interior del bosque nativo. Sin embargo, no hubo diferencias en cobertura desde el borde hacia el interior de las plantaciones.

36.2. Resultados y discusión

En total se encontró que 149 (38%) de los nidos fueron depredados. Los nidos sobre el suelo sufrieron una depredación mayor que aquellos ubicados sobre los árboles (Fig. 2). Los nidos del suelo fueron depredados en 40 de las parcelas, en cambio sólo en 13 parcelas se registró depredación sobre nidos arbóreos. La depredación de nidos en el suelo fue menor en el interior de la Reserva, aumentando fuertemente en los bordes (tanto de la plantación de pinos como del bosque nativo), así como hacia el interior de las plantaciones de pino (Fig. 2) ($F_{3,44} = 3,78$; $P = 0,050$). Por otro lado, la depredación de los nidos arbóreos dentro de la Reserva no difirió de la depredación en los bordes o interior de las plantaciones de pino (Fig. 2) (Fisher $P > 0,267$).

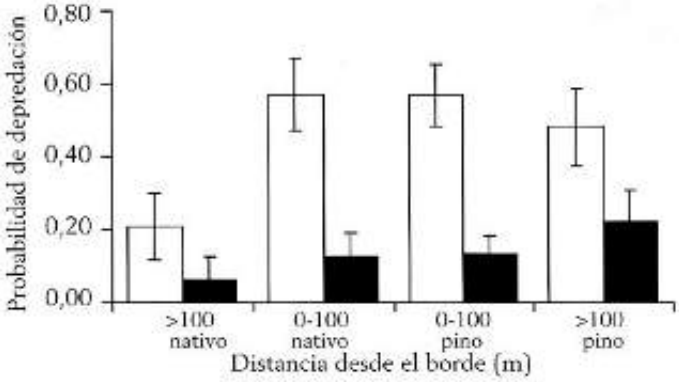


Figura 2. Probabilidad que un nido artificial sea depredado en relación a la distancia desde el borde bosque-plantación hacia el interior, tanto de la r n l q (bosque nativo) como de las plantaciones de pino adyacentes. Barras blancas (± 1 EE), representan nidos artificiales ubicados en el suelo y barras rellenas (± 1 EE), corresponden a nidos ubicados sobre árboles (N = 48 parcelas).

Se observaron cambios en la abundancia de las especies de aves en relación a la distancia desde el borde hacia el interior del bosque nativo o de las plantaciones de pino adyacentes (Fig. 3). La abundancia de especies que facultativa o preferentemente nidifican en el suelo fue similar en los bordes de las plantaciones de pino y del bosque de la r n l q. Sin embargo, la abundancia de aves nidificadoras en el suelo fue significativamente menor en el interior del bosque de la r n l q, en comparación con los bordes ($F_{3,44} = 4,68$; $P = 0,006$). De este modo, las diferencias en la probabilidad de depredación sobre nidos del suelo, así como en la abundancia de aves que nidifican preferentemente en el suelo, fueron dependientes de la distancia medida desde el borde hacia el interior de la Reserva o de las plantaciones adyacentes (manova $\lambda_{6,82} = 0,66$; $P < 0,006$).

La covariación inversa entre la depredación de nidos en el suelo y la abundancia de aves podría ser explicada en parte por las condiciones de hábitat de los bordes entre las plantaciones de pino y bosque nativo (Vergara, 2001). Una densa cobertura del sotobosque, compuesto mayoritariamente por renuevos de árboles que crecen desde tocones y por especies invasoras de rápido crecimiento, podría atraer tanto a las especies que establecen sus nidos en estos sectores, como a animales que podrían atacar sus nidos, como los pequeños mamíferos.

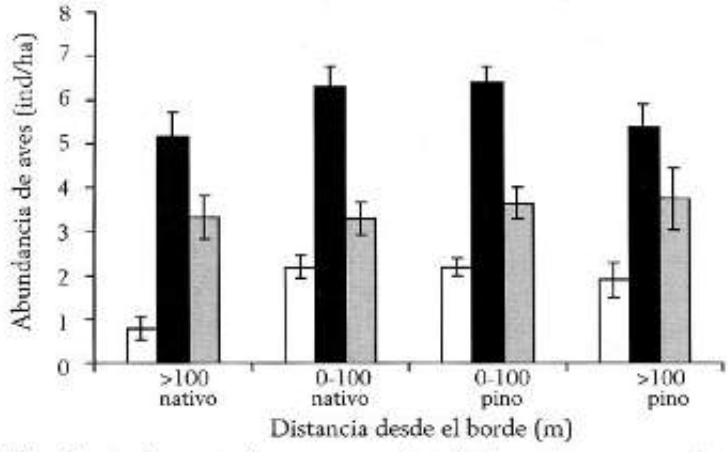


Figura 3. Abundancia, determinada por conteo de individuos, de tres grupos de aves con relación a la distancia al borde bosque-plantación. Barras blancas (± 1 EE) corresponden a especies que anidan preferentemente a nivel del suelo; barras negras (± 1 EE), especies que facultativamente ponen sus nidos en el suelo o próximos a éste; barras grises (± 1 EE), especies que nidifican predominantemente en altura (N = 48 parcelas).

La probabilidad de depredación de nidos de las aves en el borde Reserva-plantaciones podría estar controlada por dos factores principales: 1) una diferencia en las condiciones de hábitat, como la estructura de la vegetación, que se presenta como un denso sotobosque, con alta cobertura de ramas muertas, en los bordes y en el interior de las plantaciones; y 2) la alta densidad de caminos de explotación forestal y uso rural, por los cuales transitan animales introducidos como perros (*Canis familiaris*) y posiblemente ratas (*Rattus rattus*), ambas especies depredadoras de nidos (Vergara, 2001).

Las especies que debieran ser más vulnerables al efecto de bordes, como aquellas que anidan en el suelo, aparentemente no perciben el mayor riesgo de depredación en los bordes, juzgando por su mayor abundancia en el borde bosque-plantaciones. No obstante, este estudio experimental no entrega resultados sobre la interacción en la naturaleza, sino posibles tendencias en el espacio (Wilson *et al.*, 1998). En este sentido, sólo podemos estimar la medida en que el riesgo potencial que tiene un nido en el suelo de ser depredado depende del tipo de hábitat, suponiendo que otros factores que afectan la depredación son constantes a través del paisaje (por ejemplo el tipo de nido y su conspicuidad). Es importante destacar que la eliminación del bosque nativo ha generado fragmentos remanentes de bosque nativo de forma irregular, con "hendiduras" (Zipperer, 1993). Esto es, parches de tamaño variable con extensiones peninsulares, como quebradas y áreas protegidas interconectadas, que aumentan la proporción de los bordes y disminuyen las áreas de interior. Este patrón domina en muchas regiones forestales y agrícolas de Chile, al menos en regiones donde la cobertura de bosque nativo ha sido medianamente reducida. La configuración resultante favorecería en gran medida a las aves y a los depredadores de sus nidos que se movilizan usando estos conectores (Vergara, 2001).

Las áreas de interior de bosque dentro de la Reserva podrían favorecer a especies como las torcazas (*Columba araucana*) y, en alguna medida, a rapaces nocturnas como el concón (*Strix rufipes*), además de aves especialistas de troncos y ramas como el rayadito y el comesebo grande (*Aphrastura spinicauda* y *Pygarrhichas albogularis*, respectivamente). La abundancia de estas especies sería favorecida por una mayor cobertura del dosel y disponibilidad de cavidades en árboles (Vergara, 2001). Sin embargo, estas aves no serían particularmente vulnerables a los bordes, en la medida que establecen sus nidos en altura. Sólo una especie que nidifica en suelo, como el chucao (*Scelorchilus rubecula*), es susceptible al efecto perjudicial de los bordes. Esta especie alcanzaría su límite norte por la Cordillera de la Costa en la RNLQ. Los escasos ejemplares detectados en quebradas, dentro y aledañas a la Reserva, podrían constituir una población aislada de las establecidas más al sur. Finalmente, sería importante evaluar, en una escala regional, la efectividad de la RNLQ como un área de conservación de los ensambles de aves de bosque (Zanette y Jenkins, 2000). Una manera de llevar a cabo este análisis es comparándola con reservas de diferente tamaño y relación borde/área que estén localizadas en esta u otras regiones con diferentes coberturas de bosque nativo remanente.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por Fondecyt 1981050. Se agradece a conaf y Forestal Millalemu por los servicios prestados.

Anexo 1.

Especies de aves y altura sobre el suelo en que nidifican en la Reserva Nacional Los Queules, vii Región, Chile. Categorías son: 1. Nidifican preferentemente a nivel del suelo, en cavidades o nidos abiertos; 2. facultativas, que anidan o podrían anidar a < 0,5 m; 3. nidifican preferentemente a > 0,5 m.

Nombre Científico	Común	Categoría	Nombre Científico	Común	Categoría
Carduelis barbata	jilguero	3	*Callipepla californica*	codorniz	1 y 2
Curaeus curaeus	tordo	3	*Colaptes pitius*	pitio	2
Diuca diuca	diuca	3	*Columba araucana*	torcaza	2
Elaenia albiceps	fio-fio	3	*Engralla paradoxa*	churrín de la Mocha	1 y 2
Falco sparverius	cernícalo	3	*Glaucidium nanum*	chuncho	2
Milvago chimango	tiuque	3	*Leptasthenura aegithaloides*	tijeral	2
Patagonas gigas	picaflor gigante	3	*Nothoprocta perdicaria*	perdiz	1 y 2
Phryglus patagonicus	cometocino	3	*Picoides lignarius*	carpinterito	2
Pygarrhichas albogularis	comesebo grande	3	*Pteroptochos castaneus*	hued-hued castaño	1 y 2
Sephanoides sephaniodes	picaflor chico	3	*Scelorchilus rubecula*	chucao	1 y 2
Turdus falcklandii	zorzal	3	*Scytalopus magellanicus*	churrín	1 y 2
Xolmis pyrope	diucón	3	*Strix rufipes*	concón	2
Zonotrichia capensis	chincol	3	*Sylviorthorhynchus dernursii*	colilarga	1 y 2
Anairetes parulus	cachudito	2	*Tachycineta meyeni*	golondrina chilena	2
Aphrastura spinicauda	rayadito	2	*Troglodytes aedon*	chercán	2

37. Ecología del paisaje rural de la isla de Chiloé: diversidad de especies de aves en fragmentos de bosques nativos

Ecology of the countryside of Chiloé Island: avian species diversity in native forest fragments

JUAN J. ARMESTO, MARY F. WILLSON, IVÁN DÍAZ Y SHARON REID

Abstract

The conservation of biodiversity in the Chilean Coastal Range and the lowlands of south-central Chile will depend greatly on the semi-natural matrix that surrounds a small number of tiny and scattered parks and reserves. Knowledge of the ecology of organisms inhabiting the semi-natural matrix is a priority for assessing regional biodiversity and preventing future species losses. We examine here four predictions about the diversity and behavior of songbirds in small (<30 ha) remnant fragments of temperate forests in an agricultural landscape of northern Chiloé Island (42° S). We use as a comparative reference (pre-fragmentation forest) the bird assemblage inhabiting a large (>150 ha) patch of continuous forest in the same area. The following predictions were tested: (1) bird species diversity should decline in forest fragments, with respect to pre-fragmentation forest; (2) less mobile species should be most affected by habitat disruption; (3) "barriers" to bird movement should depend on the nature of the semi-natural matrix and species behavior; and (4) "connectivity" among fragments should increase the chances for bird conservation in the semi-natural matrix. Bird species richness and abundance in nine small (1-30 ha) forest fragments taken together did not differ greatly from species diversity in pre-fragmentation forests. Many species had similar relative abundances, although Elaenia albiceps *and* Turdus falklandii *were more common in fragmented forests. Less mobile understory species, particularly four Rhinocryptids with limited flying ranges, had lower relative abundances in forest fragments than in pre-fragmentation forest. Pastures are "barriers" preventing these species from crossing the semi-natural matrix. Finally, we show for another understory bird,* Sylviorthorhynchus desmursii, *that its mating probability decreased in fragments surrounded by pastures and increased in small (< 20 ha) fragments connected by corridors with dense shrub cover in the first vertical meter. Thus, shrub corridors, associated with riparian habitats, degraded forest, or fences, allow birds to move among fragments. The countryside of Chiloé Island supports high bird species diversity, but we cannot determine at this time whether there will be a decline in species richness in the near future.*

Introducción

La reducción y fragmentación de los hábitats silvestres es uno de los efectos más importantes del cambio global inducido por el impacto humano sobre el paisaje (Davies *et al.*, 2001; Vitousek *et al.*, 1997). Como consecuencia de este proceso, que se ha intensificado en décadas recientes, las especies de animales y plantas deberán sobrevivir en el futuro en un mosaico de hábitats silvestres remanentes, rodeados de extensos ambientes de origen antrópico (Sala *et al.*, 2000). Este es el caso de los bosques templados y tropicales, que han cedido terreno a vastas áreas de cultivos, praderas ganaderas, plantaciones forestales, carreteras y asentamientos humanos (Armesto *et al.*, 1996c; Laurance y Bierregaard, 1997). Así, grandes territorios boscosos que fueron continuos hace menos de un siglo han quedado reducidos a pequeños fragmentos de bosques dispersos en un paisaje no forestado, disgregando aquellas poblaciones de animales y plantas con baja capacidad de dispersión (*e.g.*, Sieving *et al.*, 1996; Bustamante y Castor, 1998).

La ecología del paisaje examina los patrones de distribución de las especies y procesos ecológicos en relación al mosaico de hábitats, de origen natural o antrópico, que caracterizan una región o territorio (Forman, 1997). El mosaico de hábitats puede incluir caminos, campos de cultivo, pampas, plantaciones, cercos arbolados, y fragmentos remanentes de la vegetación original, incluyendo reservas o áreas sometidas a diversas formas de manejo. Si nuestro interés se centra en un tipo particular de elemento del paisaje (*e.g.*, fragmentos de bosque nativo), el conjunto de hábitats no forestados constituyen la "matriz". La propuesta de este trabajo es que la probabilidad de sobrevivencia futura (o extinción) de una determinada especie en una región del planeta, depende en gran medida de su capacidad de persistir, es decir obtener alimento, sobrevivir y reproducirse, en paisajes dominados, en mayor o menor medida, por la actividad humana (Daily *et al.*, 2001; Vitousek *et al.*, 1997). Tomando como referencia las áreas silvestres protegidas, que tienen como principal finalidad la conservación, el ambiente antropogénico que las rodea se ha denominado también "matriz seminatural" (Feinsinger, 2001). Debido a que los sistemas de áreas protegidas a menudo presentan insuficiencias de representatividad y extensión (*e.g.*, Armesto *et al.*, 1992; 1998), la biodiversidad que puede sustentar la matriz seminatural es un buen indicador de las perspectivas de conservación de la biodiversidad regional. En este contexto, es necesario desarrollar modelos que integren la condición actual o futura del paisaje con el conocimiento de la biología de las especies, especialmente aquellas más escasas o susceptibles al cambio ambiental, con el fin de anticipar o mitigar pérdidas de biodiversidad.

Los mayores cambios en la superficie cubierta por bosques nativos en Chile se han producido durante la segunda mitad del siglo XIX y todo el siglo XX (Armesto *et al.*, 2001). Esta tendencia de pérdida regional de bosques es similar a la documentada a escala global y es paralela al aumento exponencial de la población humana en los últimos dos siglos. Esto sugiere que los principales motores del proceso de deforestación han sido la apertura de tierras para ocupación humana

y la extracción de recursos madereros. Los efectos humanos sobre los bosques nativos chilenos pueden ser agrupados en tres categorías: a) pérdida y fragmentación de hábitats forestados debido principalmente a la "limpieza" de terrenos para agricultura, praderas ganaderas y asentamientos humanos; b) sustitución a gran escala de bosques nativos, ricos en especies, por plantaciones forestales monoespecíficas de árboles introducidos (*e.g., Pinus radiata, Eucalyptus* spp.); y c) degradación paulatina de los bosques nativos remanentes debido al uso indiscriminado del fuego, tala selectiva, y extracción de leña (Armesto *et al.*, 1998; Lara *et al.*, 1996; Lara y Veblen, 1993; Armesto *et al.*, 2001). En este trabajo analizaremos el primer tipo de impacto humano sobre los ambientes forestales, es decir, la fragmentación y pérdida de bosques. Estos efectos han sido más intensos en los sectores más accesibles y de mayor interés productivo, es decir tierras de baja altitud y cordones montañosos costeros, donde además las áreas protegidas son escasas (Armesto *et al.*, 1998). Por esta razón nos parece relevante tratar este problema en un texto sobre la conservación de bosques costeros. Como caso de estudio, nos centraremos en las consecuencias de la fragmentación de bosques para los ensambles de aves en el sector norte de la isla de Chiloé.

Nuestro objetivo es evaluar algunas predicciones simples sobre cómo la diversidad de especies de aves, su capacidad de dispersión y éxito reproductivo serían afectadas por la fragmentación de los bosques nativos en el paisaje rural de la isla de Chiloé. Este análisis se basa en resultados de estudios ornitológicos que hemos realizado durante la última década (Willson *et al.*, 1994; Armesto *et al.*, 1996c; Smith-Ramírez y Armesto, 1998; Díaz *et al.*, datos no publicados) en un paisaje rural constituido fundamentalmente por un mosaico de praderas y fragmentos de bosques nativos. Aunque estos estudios han abarcado un área geográfica restringida, proponemos que pueden constituir un referente para examinar los efectos del cambio del paisaje sobre la biodiversidad en áreas rurales de tierras bajas del centro-sur de Chile. En términos aplicados, este trabajo provee antecedentes para evaluar las consecuencias ecológicas de distintos escenarios futuros de paisaje rural (*e.g.*, cambios en la superficie y conectividad de bosques nativos remanentes) (Willson *et al.*, en este volumen).

37.1. Predicciones

La fragmentación de los bosques tiene múltiples consecuencias para la biodiversidad regional (Fig. 1). En el caso de la avifauna, el área de los fragmentos boscosos remanentes se ha correlacionado positivamente con la diversidad de especies (Rozzi *et al.*, 1996a; Willson *et al.*, 1994), por lo que el crecimiento en extensión de la matriz no forestada en desmedro de las áreas de bosque conduciría, en el mediano plazo, a un empobrecimiento faunístico. Además, debido a la extensión de caminos y zonas abiertas, la matriz seminatural puede facilitar la dispersión y establecimiento de especies introducidas que, en algunos casos, pueden desplazar especies autóctonas que cumplen funciones ecológicas esenciales, tales como polinizadores nativos (Aizen y Feinsinger, 1994 a y b). Dependiendo del tipo de matriz antropogénica que rodea los fragmentos de bosque, los organismos

pueden tener mayor o menor capacidad para moverse de uno a otro, afectando el flujo genético entre las poblaciones segregadas (Primack, 1995). Entre las posibles barreras al movimiento de los organismos por la matriz seminatural se encuentran los caminos, cercos, canales, etc. Los cambios en el paisaje pueden estar asociados, además, con alteraciones de la estructura de los fragmentos de bosque, debido a mortalidad de árboles asociada a perturbaciones por viento o efectos de borde (Laurance *et al.*, 1998), así como por efecto de explotación maderera de los fragmentos más accesibles. Entre los componentes estructurales de los fragmentos que pueden cambiar por efecto de la mortalidad y tala selectiva está la densidad de grandes árboles emergentes, troncos muertos en pie, y la estructura de diámetros de troncos en el rodal (Carmona *et al.*, 2002). De esta manera, un conjunto de fragmentos de bosques, inicialmente multietáneos y de alta complejidad estructural, pueden tender en el tiempo a tener estructuras coetáneas más homogéneas dependiendo de las prácticas de manejo.

Sobre la base de los efectos ecológicos de la fragmentación (Fig. 1), es posible proponer un número de predicciones específicas para el caso de los ensambles de aves en bosques fragmentados. Estas predicciones serán evaluadas en este trabajo con datos de censos de aves en fragmentos de bosques nativos en el norte de la isla de Chiloé (Foto 47, Cuadernillo 2). Usaremos las aves como sujeto de estudio por su facilidad de observación y su asociación con hábitats forestados. No obstante, el diseño de un paisaje compatible con la conservación de la biodiversidad requiere examinar estas predicciones para un conjunto más amplio de organismos, con distintas capacidades de dispersión y requerimientos de hábitats.

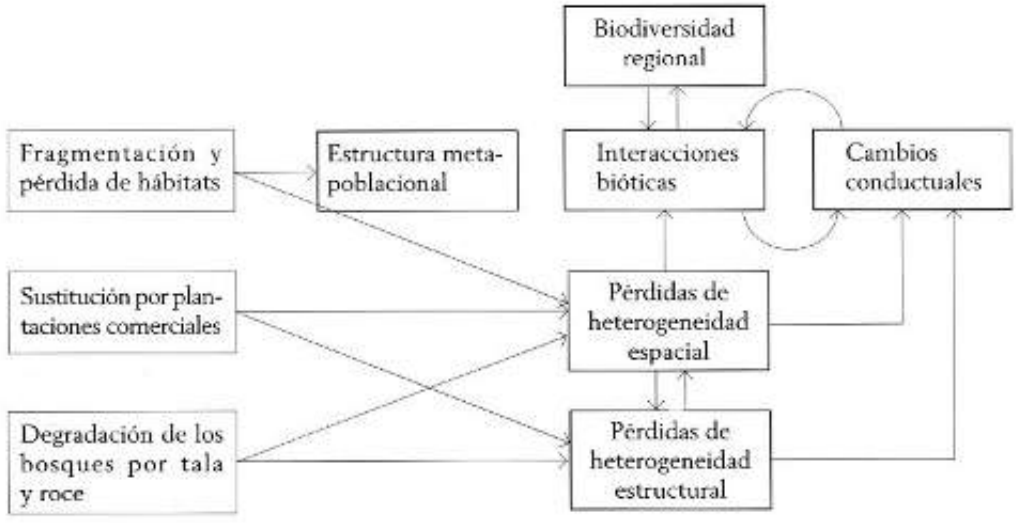


Figura 1. Principales tendencias de transformación del bosque nativo en Chile y sus consecuencias para la biodiversidad regional. En este trabajo se examinan predicciones relacionadas con efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat del bosque nativo.

Predicción 1.

Dependiendo del tiempo transcurrido desde el inicio del proceso de fragmentación, esperamos que el mosaico de pequeños fragmentos de bosques dispersos en una matriz no forestada (*e.g.*, pradera), se diferencie en composición y número de especies respecto a un área de bosque continuo equivalente. Estas diferencias serán mayores mientras mayor sea el tiempo desde el inicio de la fragmentación. En la práctica, deberíamos esperar un menor número de especies en el paisaje fragmentado, debido a que las especies menos abundantes y aquellas con menor capacidad de migrar entre fragmentos podrían desaparecer (González *et al.*, 1998). En contraste, las especies raras tendrían más probabilidad de persistir en el bosque continuo, donde su tamaño poblacional efectivo sería mayor. Por otra parte, especies que utilizan hábitats (*e.g.*, márgenes de bosques) o recursos (*e.g.*, cultivos) que aumentan en frecuencia o extensión en el paisaje antropogénico, podrían incrementar su número poblacional.

Predicción 2.

Las especies menos móviles del ensamble de organismos asociados a los fragmentos de bosque serán más afectadas por la disrupción de la continuidad del hábitat y tenderían a decrecer en abundancia y, eventualmente, desaparecer de los fragmentos más pequeños por falta de inmigración.

Predicción 3.

La magnitud en que la matriz seminatural que rodea los fragmentos de bosque actúa como "barrera", limitando el desplazamiento de organismos, depende de la "calidad" (estructura) de la matriz antropogénica y de las conductas de las especies.

Predicción 4.

Mayor "conectividad" del paisaje fragmentado, es decir la presencia de "corredores" de hábitat que pueden facilitar el movimiento de organismos a través de la matriz antropogénica, reduciría la probabilidad de extinción de las especies menos móviles aumentando el tamaño efectivo de la población.

37.2. Área de estudio y métodos

Los datos que usaremos para evaluar estas predicciones provienen de estudios realizados en la última década en la zona norte de la isla de Chiloé, en un sector rural de baja altitud (50-100 m), en los alrededores de la Estación Biológica "Senda Darwin" (Fig. 2). La región se caracteriza por un clima húmedo todo el año con un promedio de precipitación anual de 2.000 mm, y temperaturas moderadas (media máxima de 16° y media mínima 5° C). Actualmente, el mosaico de hábitats incluye extensos pastizales (30% del área), áreas de bosques secundarios degradados y numerosos fragmentos de bosques primarios. Bosques templados siempreverdes cubrían originalmente toda la superficie de la isla, de costa a costa (Darwin, 1860). La superficie boscosa en la región

declinó significativamente a partir de la segunda mitad del siglo XIX, aunque la mayor parte de los bosques fueron eliminados mediante el uso de tala y fuego durante el siglo XX (Willson y Armesto, 1996), creándose así el mosaico de hábitats que prevalece actualmente. La mayoría de los fragmentos tienen formas generalmente alargadas, siguiendo pequeños esteros, con una superficie que varía entre pequeños "parches" de <1 ha y grandes áreas >500 ha. Debido a que la mayor parte de las propiedades en la zona son medianas y pequeñas (<100 ha), 97% de los fragmentos de bosque remanentes presentan magnitudes <40 ha. Los fragmentos se encuentran frecuentemente aislados unos de otros por extensiones de 100-200 m de praderas artificiales, por caminos y casas. Este paisaje rural es característico de la Depresión Intermedia de la región de Los Lagos y de las tierras bajas (<150 m de altitud), que son dominadas por una ganadería extensiva, persistiendo fragmentos de bosques nativos dispersos.

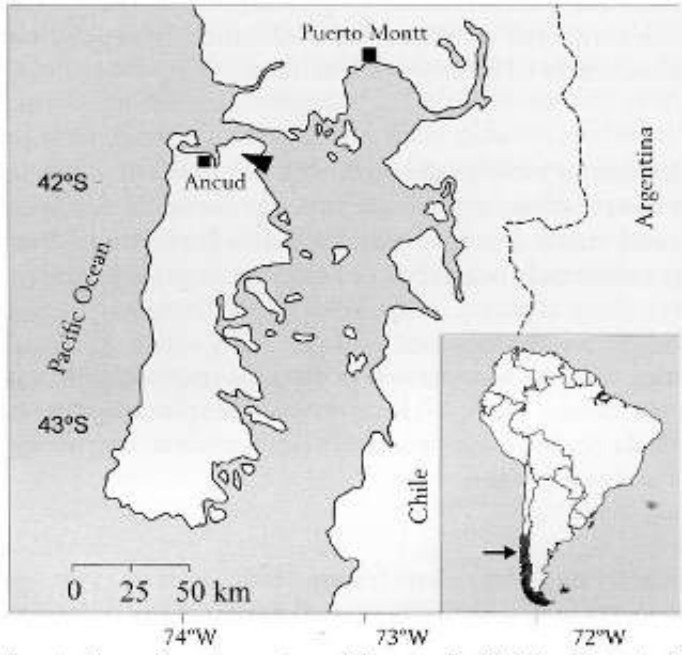


Figura 2. Área de estudio en el sector costero del norte de Chiloé y Estación Biológica "Senda Darwin" (flecha).

La avifauna regional fue registrada en los fragmentos de bosque mediante censos matinales (07-09:00 am) a lo largo de transectos de longitud variable, con estaciones fijas de observación y escucha separadas por intervalos de >75 m. En algunos fragmentos de bosques los censos se realizaron todos los meses del año, en otros solamente durante los meses de primavera y verano (Willson *et al.*, 1994). Para las comparaciones entre sitios, las distribuciones de abundancias que presentamos se refieren exclusivamente a los meses de la estación reproductiva (octubre a enero). Los censos abarcaron fundamentalmente nueve fragmentos de bosques de 1-30 ha (Willson *et al.*, 1994) y un fragmento de bosque continuo de más de 150 ha. Para propósitos comparativos, se consideró que la abundancia y diversidad de especies en el fragmento de más de 150 ha se aproximaba a la composición y estructura de la comunidad de aves prefragmentación. Todos los bosques

muestreados tenían una composición florística característica de los bosques valdiviano y nordpatagónico (Veblen *et al.*, 1983), con una estructura multietánea y multiestratificada, y con un estrato arbóreo emergente (>25 m) constituido por grandes individuos de coihue (*Nothofagus nitida*, Nothofagaceae) y ulmo (*Eucryphia cordifolia*, Eucryphiaceae). El dosel superior (20-25 m) estaba dominado por *Drimys winteri* (Winteraceae), *Laureliopsis philippiana* (Monimiaceae) y varias especies de Mirtáceas (*Amomyrtus meli*, *Luma apiculata*). Algunos fragmentos presentaban un dosel mixto, con coníferas como *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua* (Podocarpaceae). En todos los fragmentos de bosques se encontraron numerosas especies de enredaderas y epífitas vasculares (*e.g.*, especies de las familias Bignoniaceas, Gesneriáceas, Philesiaceas). El sotobosque estaba dominado por una densa cobertura de bambú (*Chusquea* sp.), especialmente en sectores bajo claros del dosel en donde la cobertura de bambú alcanzaba 100%. Los arbustos (*Berberis* spp., *Baccharis* spp.) estaban restringidos a los márgenes de los fragmentos.

Consideramos un total de 44 especies de aves asociadas a los bosques templados, es decir aves que nidifican y se alimentan preferentemente en este hábitat, incluyendo paseriformes, picaflores y carpinteros. Las especies de aves acuáticas y rapaces que ocasionalmente se observan en hábitats forestados fueron excluidas del análisis (Rozzi *et al.*, 1996b). Algunas especies de aves tienen importancia ecológica en estos bosques como partícipes de relaciones mutualistas de polinización (Smith-Ramirez, 1993) y dispersión de semillas (Armesto *et al.*, 1996b). Estas especies mutualistas serán tratadas separadamente en el caso de algunas de las predicciones analizadas.

Para comparar la diversidad total o de grupos específicos de aves en el paisaje fragmentado con la diversidad y abundancia de las especies en un bosque continuo usamos una representación gráfica basada en las curvas abundancia-diversidad (Feinsinger, 2001). Estas curvas presentan la abundancia relativa de cada especie (basada en frecuencia de observación o escucha en puntos de muestreo) en orden desde la más abundante a la más escasa en un determinado hábitat. En este estudio comparativo, representamos en un mismo gráfico las abundancias de las mismas especies de aves en un bosque continuo contra el paisaje fragmentado. En estas gráficas, las diferencias en abundancia de las especies entre sitios se expresan en la desviación respecto a la relación 1:1, y las diferencias en composición de especies y diversidad total entre los dos ambientes comparados (Fig. 3) son indicadas por la presencia de especies con abundancia cero (en cualquier eje). La ventaja de esta representación es que permite comparar en un mismo gráfico las diferencias en diversidad y abundancia de especies.

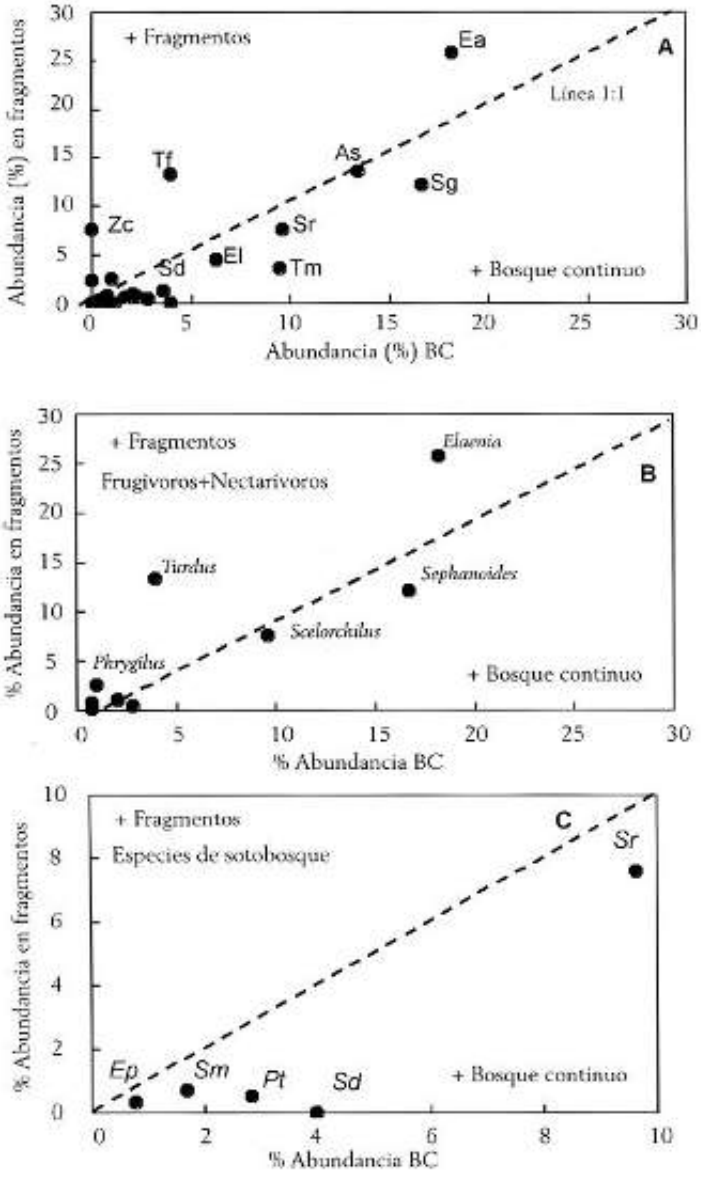


Figura 3. Diagramas de dispersión de las relaciones abundancia-diversidad de especies de aves en un conjunto de nueve fragmentos pequeños (1-30 ha) de bosques y en un gran parche de bosque continuo (>150 ha), tomado como referencia de la comunidad prefragmentación. Cada punto en el gráfico representa la abundancia relativa de una determinada especie en los fragmentos de bosque (eje Y) y en el bosque continuo (eje X). La línea representa una hipotética relación 1:1, en donde cada especie tiene la misma abundancia en los dos hábitat. (A) Todas las especies de aves, N = 44. (B) Aves frugivoras y nectarivoras solamente (categorías tróficas según Rozzi *et al.*, 1996b). (C) Aves del sotobosque solamente (abreviaturas corresponden al género y especie del Anexo 1).

37.3. Predicción 1: Composición de especies y distribución de abundancias en hábitats fragmentados

La comparación de las curvas abundancia-diversidad correspondientes a fragmentos de bosques <30 ha en una matriz seminatural de praderas con las de un parche de bosque continuo (>150 ha) en la misma región revela cambios relativamente menores en diversidad total y abundancia de especies de la avifauna de bosques (Fig. 3A). No existen especies de aves que estén presentes en el bosque continuo (BC), pero ausentes del paisaje de los fragmentos de bosques en la misma región, aunque hay una tendencia de las especies raras en BC (con abundancias <5%) a presentar una abundancia aún más baja en los fragmentos de bosques (Fig. 3A). Esta tendencia se expresa en que estas especies se ubican por debajo de la línea de abundancia equivalente 1:1. Tres especies se ubican claramente por encima de la línea 1:1 (Fig. 3A) debido a que alcanzan mayor abundancia en el paisaje de fragmentos de bosques, es el caso del fío-fío (*Elaenia albiceps*), el zorzal (*Turdus falklandii*) y el chincol (*Zonotrichia capensis*); esta última especie está ausente del área de bosque continuo de referencia. Es posible que estas especies sean favorecidas por el paisaje antropogénico, ya sea por una mayor disponibilidad de recursos o de hábitats de anidación. Sin embargo, a pesar de estas diferencias no se observan grandes alteraciones del orden de abundancia de las especies. La especies de aves más comunes en BC son también las más comunes en los fragmentos de bosques.

En relación con la primera predicción, no observamos en el área de estudio una pérdida de diversidad de especies de aves de bosques en el paisaje fragmentado. De hecho, algunas especies nuevas, típicas de ambientes antropogénicos, como el chincol se agregan al ensamble de aves de los fragmentos de bosques. Sin embargo, hubo cambios importantes en abundancia de las especies (Fig. 3A). Algunas de las especies aumentan, y las especies más escasas en BC tienden a reducir su abundancia en bosques fragmentados.

Examinando en particular las especies de aves frugívoras y nectarívoras (Rozzi *et al.*, 1996b), que participan en mutualismos de polinización y dispersión (Fig. 3B), no se observaron diferencias en diversidad entre bosques fragmentados y BC. La mayoría de las especies mutualistas se ubicaron alrededor de la línea 1:1, con excepción del zorzal y fío-fío; que fueron relativamente más abundantes en el ensamble de especies de los fragmentos, tal como ya fue mencionado. El chucao (*Scelorchilus rubecula*) y el picaflor (*Sephanoides sephaniodes*), en cambio, presentaron abundancias levemente menores en los fragmentos de bosque que en BC. Este resultado sugiere posibles tendencias de cambio de las poblaciones de aves causados por alteraciones antropogénicas del paisaje, aunque éstas deben ser corroboradas mediante censos poblacionales de largo plazo.

37.4. Predicción 2: Abundancia de especies menos móviles

Las especies de Rinocriptidos, chucao, huet-huet (*Pteroptochos tarnii*, Foto 94, Cuadernillo 4), churrín de la Mocha (*Scytalopus magellanicus*) y churrín (*Eugralla paradoxa*) se encuentran asociadas al sotobosque en los bosques templados del sur de Chile. Estas especies presentan limitada capacidad de vuelo y no se desplazan en las áreas abiertas, como praderas o caminos (Sieving *et al.*, 1996; Willson *et al.*, 1994; Willson *et al.*, en este volumen). Otra especie limitada al sotobosque es el colilarga (*Sylviorthorhynchus desmursii*), que aunque con mayor capacidad voladora que los Rinocriptidos, también se muestra reluctante a cruzar áreas abiertas >100 m (Díaz *et al.*, datos no publicados). Por esta razón, comparamos en forma separada las relaciones de abundancia de éstas en bosques fragmentados y BC (Fig. 3C). En este caso, todas las especies se ubicaron por debajo de la línea 1:1, es decir sus abundancias fueron menores en fragmentos de bosques en comparación al BC. Esta reducción de abundancia concuerda con la predicción que las especies de menor capacidad migratoria serían más afectadas por la fragmentación de los hábitats de bosque. Es posible que estos datos sugieran una tendencia poblacional de más largo plazo para las especies de sotobosque. Datos recientes indican que estas especies no son afectadas por mayor mortalidad en nidos en los paisajes fragmentados (Willson *et al.*, 2001), lo que sugiere que sus poblaciones decrecerían por una menor probabilidad de cruzamiento en fragmentos aislados por praderas (Díaz *et al.*, datos no publicados).

37.5. Predicción 3: Efecto barrera de las praderas

La familia Rhinocryptidae, incluye varias especies de aves endémicas de los bosques australes (Willson *et al.*; Díaz, en este volumen), el chucao, churrín de la mocha (*Eugralla paradoxa*), el churrín del sur (*Scytalopus magellanicus*) y el huet-huet (*Pteroptochos tarnii*). Los churrines son pequeños (<25 g) y difíciles de observar, mientras que el chucao (40 g) y el huet-huet (150 g) son aves más grandes y conspicuas. En Chiloé, todos ellos habitan el sotobosque denso de los fragmentos de bosques nativos, especialmente bajo matorrales de quila. Estas aves tienen limitado poder de vuelo, son muy territoriales y responden agresivamente al sonido de una grabación de su canto, generalmente avanzando hacia la fuente emisora (Sieving *et al.*, 1996). Mediante este método, Sieving, *et al.* (1996) comprobaron que ninguna de estas aves terrícolas salía de los márgenes de fragmentos de bosque hacia las praderas (Fig. 4), a pesar de ser estimulados mediante grabaciones de su canto. Sin embargo, más de un 80% de los individuos de las cuatro especies estimulados mediante grabaciones se adentraron en zonas adyacentes de matorral denso (80-100% de cobertura). Los individuos se desplazaron distancias >20 m en este hábitat sin problemas (Sieving *et al.*, 1996).

Este estudio demuestra que las praderas abiertas (sin cobertura para las aves) representan "barreras" importantes para el desplazamiento de estas aves terrícolas,

limitando su movimiento en la matriz seminatural. Este efecto no fue equivalente para todas las especies (Fig. 4). Mientras que <30% de los chucaos, huet-huet y churrín de la Mocha se aventuraron en áreas de matorral abierto, estos hábitats no limitaron el movimiento del churrín (Fig. 4). Esta diferencia está relacionada probablemente con diferencias conductuales (Sieving *et al.*, 1996). El churrín tiene la mayor distribución geográfica y ocupa mayor variedad de hábitats entre las cuatro especies estudiadas, no solamente anida en bosques densos, sino también en matorrales, márgenes de bosques, y pilas de detritus leñoso (Sieving *et al.*, 1996). Esta versatilidad lo haría menos sensible a la fragmentación del paisaje boscoso, en contraste con sus tres parientes cercanos.

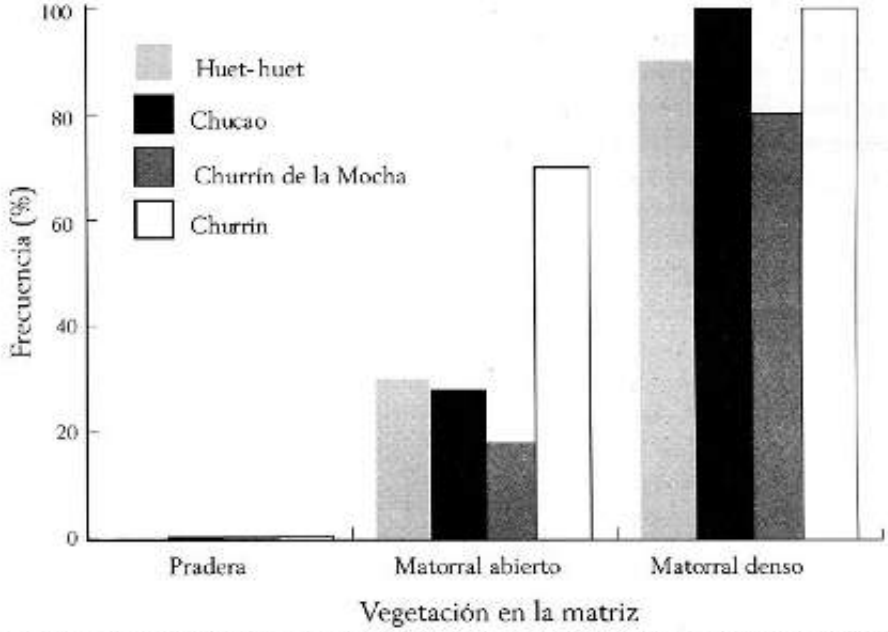


Figura 4. Porcentaje de individuos (n=129, todas las especies en conjunto) que salieron del fragmento de bosque y se adentraron en hábitats de pradera ganadera (sin cobertura arbustiva), en matorral arbustivo ralo, y en matorral arbustivo denso (80-100% cobertura). Datos de Sieving *et al.* (1996).

37.6. Predicción 4: Conectividad y tamaño poblacional efectivo

La "conectividad" de la matriz seminatural depende de la medida en que el ambiente antropogénico que rodea los fragmentos de bosque facilita o inhibe el desplazamiento de las especies de interés. La conectividad del paisaje en algunas zonas de Chile centro-sur disminuye en la medida en que las praderas aumentan en extensión y los fragmentos de bosque se reducen en área (Willson *et al.*, en este volumen), disminuyendo así el tamaño poblacional efectivo de las especies menos móviles.

Las praderas son también barreras para el desplazamiento del colilarga, otra pequeña ave territorial de limitada capacidad de vuelo que habita en el sotobosque de los bosques australes (Sieving *et al.*, 1996). Esta especie requiere de lugares

con cobertura densa en el sotobosque (<2 m de alto) para moverse (Díaz, *et al.*, en prensa). El tamaño efectivo de las poblaciones de colilarga y la capacidad de los individuos para encontrar pareja dependen del tipo de hábitat que rodea los fragmentos. En fragmentos pequeños (<20 ha) rodeados de pradera, las aves tienen menor posibilidad de apareamiento, debido a que no pueden moverse a otros fragmentos en busca de parejas. El 80% de los individuos carecía de parejas en fragmentos de bosque rodeados de pradera (Fig. 5), en contraste con bosques continuos (fragmento >100 ha) y fragmentos conectados entre sí por sectores de matorral denso (Fig. 5). En la práctica, el tamaño poblacional efectivo del colilarga en fragmentos conectados por hábitat de matorral es similar al de los fragmentos grandes debido a que la matriz no restringe el tránsito de individuos entre fragmentos. Resultados similares han sido obtenidos al analizar la probabilidad de apareamiento de los Rhinocriptidos en fragmentos de bosques de Chiloé (Sieving *et al.*, 2000). Para todas estas especies, la conectividad entre fragmentos de bosque es crítica para su reproducción y sobrevivencia.

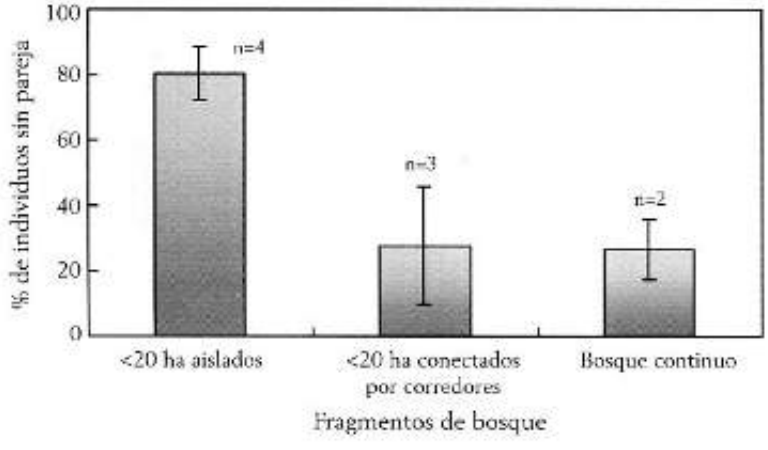


Figura 5. Porcentaje de individuos de colilarga (*Sylviorthorhynchus desmursii*) que permanecen sin pareja durante una estación reproductiva en: a) fragmentos de bosque pequeños (<20 ha), aislados (rodeados de pradera), b) fragmentos pequeños conectados por corredores de vegetación arbustiva densa, y c) en un gran parche de bosque continuo (>150 ha) en el norte de Chiloé (redibujado de Díaz *et al.*, datos no publicados).

37.7. Discusión y conclusiones

Un porcentaje significativo de la biodiversidad de aves (y otros grupos de plantas y animales) en la región templada de Chile habita en la matriz seminatural, es decir fuera de los ambientes protegidos al interior de Parques y Reservas (Armesto *et al.*, 1998). Esta situación es más notable en la Depresión Intermedia y en la Cordillera de la Costa, en donde las áreas protegidas son pequeñas y muy alejadas entre sí. En estos casos, la matriz seminatural (Feinsinger, 2001) tiene gran relevancia para la conservación de la biodiversidad y funciones ecosistémicas a escala regional.

En este trabajo evaluamos si la matriz seminatural del norte de la isla de Chiloé puede complementar la función de los parques en la conservación de la avifauna asociada a los bosques nativos. De acuerdo a nuestros censos, los fragmentos de bosques en el paisaje rural de Chiloé sustentan en conjunto una diversidad de aves equivalente a la que se encontraría en bosques continuos, tomando como referencia la composición de la avifauna en un fragmento >150 ha en la misma zona de estudio (Fig. 3). Es decir, la diversidad de aves en los fragmentos de bosque <30 ha, no es diferente a la de los bosques continuos. Este resultado, sin embargo, no quiere decir que estas especies de aves puedan mantener sus poblaciones indefinidamente en el mosaico de pequeños fragmentos de bosque. Aunque hemos constatado su presencia actual en el paisaje seminatural, no tenemos certidumbre sobre las tendencias poblacionales en el mediano y largo plazo. Si tomamos como referencia, nuevamente, el orden de abundancias de las aves en el BC (>150 ha), que representaría la comunidad prefragmentación, se podría deducir de los datos (Fig. 3) que algunas especies estarían aumentando y otras disminuyendo su abundancia en los fragmentos. En particular, los datos sugieren que especies como el fio-fio y el zorzal tienden a aumentar su abundancia relativa en bosques fragmentados, es decir serían favorecidas por la transformación del paisaje. Una especie, el chincol, sólo se encontró presente en los fragmentos de bosque (Fig. 3A). Aunque los datos no permiten una conclusión definitiva, es muy sugerente que sólo estos tres casos sugieren un posible aumento de la población en el ambiente fragmentado. Para las restantes especies, los datos sugieren que no habría diferencias, o que sus abundancias habrían decrecido en los fragmentos de bosques, especialmente en el caso de los Rhinocríptidos, donde existe evidencia experimental de su limitada capacidad de desplazarse entre fragmentos (Sieving *et al.*, 1996).

La situación debería ser aclarada mediante estudios poblacionales de largo plazo de las especies que presentan mayores diferencias entre los dos ambientes comparados. En la zona templada del hemisferio norte se ha documentado mediante censos poblacionales anuales que muchas especies de aves migratorias asociadas al bosque han declinado en abundancia durante las últimas décadas, posiblemente como consecuencia de la pérdida de hábitats, tanto en regiones templadas como tropicales (Wilcove, 1985). Otros efectos negativos sobre el tamaño poblacional de las aves han sido atribuidos a la depredación de nidos en los márgenes de los fragmentos de bosques (Robinson *et al.*, 1995; Wilcove, 1985). En bosques fragmentados del norte de Chiloé, la depredación es un factor de mortalidad importante para las especies con nidos abiertos ubicados en la vegetación de margen de bosque (*e.g.*, picaflor, fio-fio), pero no para especies que anidan en cavidades, como los Rhinocríptidos (Willson *et al.*, 2001). En consecuencia, para estas últimas, el aislamiento de las poblaciones parece ser el factor limitante para su persistencia en el paisaje rural.

Los datos que presentamos aquí sobre el colilarga (Fig. 5) y los resultados de varios años de estudio de éxito reproductivo en las especies de Rhinocríptidos (Sieving *et al.*, 2000), sugieren que la conectividad entre fragmentos de bosque mediante corredores de hábitat pueden reducir en gran medida las consecuencias

negativas de la fragmentación sobre el tamaño poblacional y la diversidad de aves (Willson *et al.*, en este volumen). Sieving *et al.* (2000) y Díaz *et al.* (en prensa) recomiendan que los corredores deberían tener 2-3 m de ancho mínimo y abundante vegetación arbustiva. Los pequeños fragmentos de bosque conectados por corredores podrían ser análogos a un bosque con una superficie equivalente a la suma de las pequeñas áreas conectadas. Los individuos que habitan los fragmentos conectados constituirían una "metapoblación" (Hanski y Gilpin, 1997).

Una conclusión destacada es la importancia que adquieren en paisajes fragmentados, como los que predominan en la Depresión Intermedia y en la Cordillera de la Costa, los ambientes de bajo valor productivo que pueden ser utilizados por las especies silvestres para trasladarse de un fragmento de bosque a otro. En esta categoría destacan ciertos elementos del paisaje, tales como corredores ribereños, áreas de matorral secundario y "cortinas" o cercos cortaviento con vegetación arbustiva acompañante (Willson *et al.*, en este volumen). Los bosques secundarios frecuentemente son degradados mediante uso de fuego, o transformados en plantaciones de especies exóticas. Por esta razón, destacamos aquí su importancia para la conservación regional de la biodiversidad. En amplias zonas de la Cordillera de la Costa dominadas por plantaciones forestales, los ambientes ribereños que mantienen vegetación nativa constituyen vías de tránsito y hábitat de residencia de aves que no habitan en las plantaciones (Estades y Temple, 1999).

Aunque la diversidad de especies en la matriz seminatural del norte de Chiloé no difiere significativamente de la diversidad estimada prefragmentación (Fig. 3), es importante notar que el proceso de fragmentación en Chiloé es más reciente que en regiones ubicadas más al norte en sectores costeros, o en la Depresión Intermedia. La extinción de especies en paisajes fragmentados es un proceso gradual (Tilman *et al.*, 1994), por lo que muchas áreas de Chile se encuentran en situación crítica (Bustamante y Castor, 1998), a menos que futuros planes públicos o privados consideren el diseño de un paisaje antropogénico "amigable" con la diversidad.

Agradecimientos

Nuestros estudios han sido financiados por Cátedra Presidencial en Ciencias (JJA), Proyecto Núcleo Milenio P99-103 FICM, por National Geographic Society, USA (MFW), y por FONDECYT-FONDAP 1501-0001. Esta es una contribución al programa de investigación de la Estación Biológica Senda Darwin, Chiloé.

Anexo 1.

Especies de aves presentes en bosques fragmentados (1-30 ha, Willson *et al.*, 1994) y en un fragmento de 150 ha (bosque prefragmentación, Díaz *et al.*, datos no publicados). Hábitos de alimentación: fr= frugívoro; pol= polinizador; i= insectívoro; g= granívoro; o= omnívoro.

Familia	Especie	Hábito alimentación	Bosque prefragmentación		Fragmentos	
			N	%	N	%
Fringillidae	*Phrygilus patagonicus*	fr/pol	8	1,0	2,14	3,0
Trochilidae	*Sephanoides sephaniodes*	pol	130	16,7	8,45	11,9
Columbidae	*Columba araucana*	fr	6	0,8	0,14	0,2
Muscicapidae	*Turdus falcklandii*	fr	31	4,0	10,03	14,2
Picidae	*Colaptes pitius*	i/fr	6	0,8	0,29	0,4
Rhinocryptidae	*Pteroptochos tarnii*	i/fr	22	2,8	0	0,0
Rhinocryptidae	*Scelorchilus rubecula*	i/fr	75	9,6	5,62	7,9
Tyrannidae	*Xolmis pyrope*	fr	6	0,8	0,69	1,0
Emberizidae	*Curaeus curaeus*	fr/pol	16	2,1	0,76	1,1
Tyrannidae	*Elaenia albiceps*	fr/pol	142	18,2	15,71	22,2
Fringillidae	*Sicalis luteiventris*	g	0	0	0	0
Psittacidae	*Enicognathus leptorhynchus*	g	49	6,3	3,78	5,3
Fringillidae	*Carduelis barbatus*	g	0	0,0	0,64	0,9
Furnariidae	*Aphrastura spinicauda*	i	105	13,5	10,08	14,2
Furnariidae	*Pygarrychas albogularis*	i	17	2,2	0,28	0,4
Furnariidae	*Sylviorthorhynchus desmursii*	i	31	4,0	0	0
Hirundinidae	*Tachycineta meyeni*	i	74	9,5	2,15	3,0
Picidae	*Campephilus magellanicus*	i	3	0,4	0,29	0,4
Picidae	*Picoides lignarius*	i	3	0,4	0	0,0
Rhinocryptidae	*Eugralla paradoxa*	i	6	0,8	0	0,0
Rhinocryptidae	*Scytalopus magellanicus*	i	13	1,7	0,29	0,4
Troglodytidae	*Troglodites aedon*	i	0	0,0	1,94	2,7
Tyrannidae	*Anairetes parulus*	i	28	3,6	1	1,4
Tyrannidae	*Colorhamphus parvirostris*	i	9	1,2	0	0
Emberizidae	*Zonotrichia capensis*	o	0	0,0	6,48	9,2
Total			780	100,0	70,76	100,0

N= Número. de individuos registrados en censos / %= Abundancia relativa

38. Los ecosistemas de las plantaciones de pino de la Cordillera de la Costa

Plantation ecosystems in the Coastal Range

CRISTIÁN F. ESTADES Y MARTÍN A. ESCOBAR

Abstract

Among the effects that humans have had on the ecosystems of the Chilean Coastal Range, the transformation of natural vegetation into exotic tree plantations is one of the most notorious. Between Valparaíso and the Lake District (33°-41° S) plantations of Monterrey pine cover over one million hectares, which makes this cover type one of the most extensive of this mountain range. The present chapter describes forestry plantations from an ecological perspective.

In addition to their compositional homogeneity (a single species, Pinus radiata, *constitutes the canopy and accounts for most of the biomass), pine plantations differ from the native vegetation in several important ecosystem attributes, such as, hydrologic control, disturbance regimes and organic matter balance, among others. These differences, in turn, translate into a major reorganization of the biotic communities that inhabit these exotic forests, in relation to the native environments. We use data on vascular plants, arthropods and birds in the coastal range of the Maule Region (VII Region) to contrast species distributional patterns in pine plantations versus native forests. Finally, we discuss the future of pine plantations in an evolutionary context. The large extent and permanency of this antropogenic ecosystem and its condition of marginal habitat for several native species suggest that strong selective pressures may significantly change the functional traits of the species that inhabit it.*

Introducción

El pino (*Pinus radiata*) es una especie originaria de California, Estados Unidos. Fue introducido en Chile en 1885 como una especie ornamental y durante la primera mitad del siglo xx su uso principal fue el control de dunas costeras (Toro y Gessel, 1999). En la década de 1960 comenzó a ser plantada masivamente con fines industriales y con la ayuda de diversos planes gubernamentales de incentivo a la forestación, llegó rápidamente a constituirse en la especie más plantada en Chile, cubriendo en 1998 una superficie aproximada de 1.600.000 hectáreas (INFOR, 1999), la mayor parte de esta área se encuentra en la Cordillera de la Costa (CC) del centro-sur del país (Clapp, 2001).

Aparte de los subsidios del Estado, la explosiva expansión de las plantaciones industriales de pino se debe en gran medida a una serie de atributos ecológicos

que han hecho a esta especie la conífera más plantada en el mundo (Clapp, 2001). *Pinus radiata* es una especie muy rústica. Su extenso sistema radicular le permite obtener agua desde una mayor profundidad, y por lo tanto soportar un mayor déficit hídrico que otras especies de raíces más superficiales (Hernández, 1998). Además, puede crecer en suelos con serias deficiencias nutricionales. Aunque la existencia de extensas superficies continuas de plantaciones representa un riesgo de propagación de plagas y enfermedades. *P. radiata* es considerada, a nivel mundial, una de las especies forestales más resistentes a problemas fitosanitarios (Burdon, 1992), por lo que en Chile prácticamente ninguna plaga ha causado daños de importancia económica (Clapp, 2001).

Además de su resistencia a condiciones ambientales desfavorables, la característica que ha hecho del pino la especie más plantada en Chile es su gran productividad, con incrementos volumétricos que pueden superar los 30 m^3/ha/año (Toro y Gessel, 1999), mientras que la mayoría de los bosques nativos presentan crecimientos entre 4 y 7,5 m^3/ha/año (Donoso y Lara, 1998). Aunque con un manejo adecuado algunos renovales de bosque nativo pueden alcanzar crecimientos de 11 a más de 30 m^3/ha/año, factores como el reducido mercado, la localización y estado de los bosques y un sinnúmero de otras variables hacen que, en general, el manejo de los bosques nativos sea menos rentable que el de plantaciones de pino (Clapp, 2001).

Debido a las características de la especie y del tipo de incentivos económicos utilizados por el Estado, la gran mayoría de las plantaciones de pino fueron establecidas en terrenos sin cobertura forestal y altamente degradados, producto de un uso agrícola intensivo de décadas o siglos. Sin embargo, una superficie no despreciable de bosques naturales han sido talados o quemados con el fin de convertir los terrenos en plantaciones. Lara y Veblen (1993) estiman que entre 10 y 20% de las plantaciones de pino han sido establecidas en reemplazo directo de bosques nativos.

Actualmente, las plantaciones de pino son uno de los componentes más importantes del paisaje de la CC de la zona centro-sur de Chile (33° - 40° S). Los cientos de miles de hectáreas cubiertas por una superficie uniforme de esta conífera exótica representan fisionómica y funcionalmente un cambio sustancial del paisaje de este macizo cordillerano, respecto al período anterior a 1950. Las consecuencias de este cambio para la conservación de la biodiversidad son signifcativas. El objetivo del presente capítulo es analizar las características de las plantaciones de pino desde un punto de vista ecológico. Los ecosistemas artificiales constituyen "experimentos" que indirectamente pueden entregar información acerca de cómo las actividades humanas pueden transformar la estructura y funciones de los ecosistemas naturales. En primer lugar, revisamos la información sobre la interacción de las plantaciones de pino con su medio físico y los principales aspectos funcionales de estos ecosistemas artificiales. En segundo lugar, analizamos los efectos de las plantaciones sobre la composición y estructura de las comunidades bióticas, utilizando principalmente información recolectada por nosotros en las cercanías de Constitución, región del Maule (VII Región). Finalmente, discutimos el futuro de las plantaciones de pino en un contexto evolutivo.

38.1. Las plantaciones de pino como ecosistema artificial

Debido a la gran rusticidad y valor comercial del pino radiata, esta especie ha sido plantada en prácticamente todo tipo de suelos. Un alto porcentaje de estos suelos, especialmente en la CC de la zona central, se encontraban severamente erosionados al momento de establecerse las plantaciones (Toro y Gessel, 1999; Clapp, 2001). La presencia de las plantaciones de pino puede reducir significativamente los niveles de erosión en comparación con usos alternativos de tipo agrícola. Francke (1993) cita niveles de pérdida de suelo en plantaciones de pino de entre 77 y 126 kg/ha/año mientras que los registros de erosión obtenidos en una viña o en cultivo de trigo de secano fueron, 6.415 y 3.173 kg/ha/año, respectivamente. Sin embargo, el hecho de que después de la explotación de las plantaciones el suelo permanece desnudo por 6 a 9 meses hace que se generen episodios erosivos que pueden ser significativos (Francke, 1993). Además, el uso de maquinaria pesada y las extensas redes de caminos de madereo que son inherentes a las plantaciones también contribuyen al aumento de las tasas de erosión, particularmente cuando no se realiza un manejo adecuado de las faenas (Mardones, en este volumen).

La hojarasca de las plantaciones de pinos tiene, en general, un menor contenido de cenizas (3-7%, promedio para plantaciones españolas; Velasco y Albareda, 1966) que el de bosques naturales de latifoliadas (superior a 9%, promedio para especies nativas españolas; Velasco y Albareda, 1966). Esto explica el carácter ácido de los productos resultantes de la mineralización de las sustancias orgánicas en los bosques de coníferas (Bocic, 1972; García, 1977). Comparando el pH del suelo de plantaciones de *P. radiata* con bosques naturales y praderas cultivadas, a profundidades de 0-15 y 15-30 cm, Bocic (1972) observó que los valores eran levemente más bajos en las plantaciones, aunque estas diferencias no eran estadísticamente significativas. El mismo autor detectó un efecto de la edad de la plantación sobre la acidez del suelo, la que aumentaba con el transcurso del tiempo, debido probablemente a la acumulación de acículas de pino en la composición del mantillo.

El carácter perennifolio del follaje de los pinos representa una diferencia funcional significativa de las plantaciones con respecto a muchos de los bosques naturales que éstas han reemplazado, especialmente en la región del Maule (VII Región), donde predominan especies de *Nothofagus* caducifolios. Por ejemplo, la producción de hojarasca en plantaciones de pino (3,7 a 4,1 ton/ha/año; Huber y Oyarzún, 1983) es aproximadamente la mitad que la producción en bosques caducifolios (*Nothofagus glauca*, 7,8 ton/ha/año; Puente, 1980), o mixtos (5,7 a 7,3 ton/ha/año; Becker, 1981) y es similar a la de algunos bosques siempreverdes (tipo forestal siempreverde 3,6 ton/ha/año; Donoso *et al.*, 1993; *Fitzroya cupressoides*, 3,3 ton/ha/año; Donoso, 1993a).

La hojarasca de pino se descompone con mayor rapidez que la hojarasca de otras especies usadas comercialmente, probablemente debido a su mayor contenido nutricional y su menor grado de esclerofilia (Lusk *et al.*, 2001). Estos autores encontraron que la tasa de descomposición de hojarasca de pino radiata fue mayor que la de hojarasca de dos especies nativas esclerófilas (*Peumus boldus* y *Cryptocarya alba*),

aunque menor que la especie caducifolia *Nothofagus obliqua*. Un resultado interesante de este mismo estudio es que todos los tipos de hojarasca se descompusieron más rápidamente dentro de la plantación de pino que dentro del bosque nativo. Lo anterior contrasta con las observaciones de Moore (1982) en una plantación en condiciones de suelo desfavorables (erosión de manto avanzada), quien determinó que el número de microorganismos por gramo de suelo en una plantación de pino era bajo, especialmente bacterias y actinomicetes. Los hongos estuvieron presentes en abundancias intermedias, lo que indica la existencia de condiciones propicias para el desarrollo de estos organismos, dependiendo del manejo de los predios. Por otro lado, Valdovinos (2001) determinó que en cursos de agua que drenan bosques y plantaciones, la tasa de descomposición de hojarasca por macroinvertebrados acuáticos fue mayor para *Nothofagus pumilio* que para *P. radiata*.

La presencia de follaje en las plantaciones durante todo el año también tiene un impacto sobre el ciclo hídrico. Mientras en renovales caducifolios de roble (*N. obliqua*) la intercepción de las precipitaciones por el follaje durante el invierno es mínima, en plantaciones de pino esta proporción varía menos a lo largo del año (Fuentes y Hernández, 1993). Así, estos autores observaron que durante un ciclo anual el monto de agua que efectivamente llegó al suelo fue mayor en el bosque de roble (83,5%) que en una plantación de pino sin manejo (70,8%), o que en una plantación manejada (80,2%). Por el contrario, bosques naturales predominantemente siempreverdes tienden a presentar niveles de pérdidas de agua por intercepción similares o incluso mayores que las plantaciones de pino (Huber y Iroumé, 2001).

Se ha determinado que la intensidad transpiratoria anual promedio para *P. radiata* es 182 lt/m^2 (Garcia, 1995; Muñoz, 1996), con un consumo anual promedio por árbol de 1.199 lt (Muñoz, 1996). La transpiración se incrementa desde la primavera alcanzando un máximo en verano, el que constituye entre 40,3 y 51,7% del consumo total. Hacia el otoño comienza a disminuir, alcanzando un mínimo en invierno, período que representa 7,1 a 15,9% del consumo total (Muñoz, 1996). Tanto los valores absolutos como el patrón de variación estacional fueron similares a los que presentaban especies siempreverdes nativas del sur de Chile (Oñate, 1984). En promedio la evapotranspiración y percolación en plantaciones de pino de la zona de Valdivia tienen valores aproximados de 40% y 60%, respectivamente (Appel, 1994; Hernández, 1998). Estos valores son similares a los determinados por Echeverría (1994) en un bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum*) en la región de Los Lagos.

En general, la pérdida de agua a la atmósfera es máxima en verano cuando, dependiendo de la localidad, algunas plantaciones evapotranspiran la totalidad de la precipitación registrada y parte de las reservas hídricas del suelo (Fehrmann, 1998). Así, durante el período estival las reservas de agua del suelo pueden reducirse considerablemente, llegando su consumo hasta los 250 cm de profundidad (Huber *et al.*, 1985; Appel 1994).

En relación a los bosques nativos, las plantaciones de pino tienden a ser más deficientes en la regulación del balance hídrico del ecosistema. Así, aunque la evapo-

transpiración de un renoval de roble durante el período estival (88,9%) fue mayor que el de una plantación de pino (sin manejo 72,0%, con manejo 66,2%; Fuentes y Hernández, 1993) esto no se tradujo en un menor contenido de humedad en el suelo, porque el bosque natural fue más eficiente en el uso del agua a través de una mejor redistribución de la precipitación total (Fuentes y Hernández, 1993).

El consumo total de agua por las plantaciones de pino es habitualmente mayor que el de los bosques caducifolios, ya que estos últimos tienen una baja evapotranspiración durante la época de receso vegetativo. En consecuencia, en las regiones de clima más mediterráneo, las cuencas dominadas por plantaciones pueden presentar disminuciones significativas de producción de agua en relación a la vegetación nativa (Lara *et al.*, 1996). Por otro lado, aunque los bosques nativos siempreverdes pueden tener niveles de evapotranspiración similares a las plantaciones de pino, los primeros tienden a regular de mejor manera los flujos de agua en las cuencas. Así, Otero *et al.* (1994) registraron caudales totales similares para cuencas dominadas por plantaciones de pino y cuencas dominadas por bosques predominantemente perennifolios en la zona de Valdivia. Sin embargo, los bosques naturales produjeron escorrentías hasta 28% mayores durante épocas de baja precipitación, mientras que las plantaciones produjeron los caudales instantáneos de mayor magnitud durante la época lluviosa. Además de generar un flujo más variable de agua a lo largo del año, las cuencas dominadas por plantaciones también produjeron una peor calidad de agua, presentando mayor concentración de sedimentos y mayor turbidez (Otero *et al.*, 1994).

Otra característica de las plantaciones de pino derivada de su condición siempreverde, es que la penetración de la radiación solar dentro de los bosques de *P. radiata* a lo largo del año depende casi exclusivamente del ángulo de elevación solar y la nubosidad (Huber *et al.*, 1989). Esto hace que la cantidad de luz disponible para la vegetación del sotobosque sea muy baja en invierno y primavera, a diferencia de lo que ocurre en bosques caducifolios de *Nothofagus* donde la pérdida de hojas del dosel compensa en alguna medida la reducción en radiación solar. Un factor que modula el ingreso de radiación al suelo de las plantaciones de pino es el tipo de manejo, a través de variables como la densidad inicial de plantación, la intensidad del raleo y la poda. Plantaciones de alta densidad y sin poda reciben escasa radiación y por lo tanto sustentan un sotobosque muy ralo, compuesto por unas pocas especies tolerantes a la sombra. Además, en plantaciones muy cerradas la presencia de hongos micorrízicos se ve disminuida (Oliva, 1983). Por el contrario, las plantaciones manejadas para la producción combinada de madera aserrada y celulosa son raleadas y podadas en varias ocasiones durante la rotación, lo que se traduce en un mayor ingreso de luz al suelo y, por lo tanto, en un sotobosque más desarrollado.

Por el origen y objetivo de las plantaciones de pino, la presencia humana es un factor fundamental integrado en el funcionamiento de estos ecosistemas, al igual que en la mayoría de los ecosistemas artificiales, como zonas agrícolas o urbanas. Una diferencia importante con los bosques nativos es el régimen de perturbaciones, que es dominado por las actividades propias del manejo, principalmente la cosecha.

Mientras la gran mayoría de los bosques nativos de la CC se regeneran en claros tras la caída de árboles individuales o pequeños grupos de éstos, que generan aperturas del dosel que varían entre 400 y 1.000 m^2 (Veblen, 1985; Armesto y Fuentes, 1988), las plantaciones de pino habitualmente son explotadas mediante tala rasa de superficies que pueden llegar a tener varias decenas de hectáreas de extensión. Esto último produce la gran homogeneidad espacial y coetaneidad característica de las plantaciones de pino. Además, la frecuencia de las perturbaciones en las plantaciones es mucho más alta (20-25 años) que en bosques nativos, por lo que este ecosistema artificial está siempre dominado por árboles jóvenes. Finalmente, otro aspecto fundamental que difiere significativamente entre las plantaciones y los bosques nativos es que en las primeras la perturbación implica no sólo la apertura del dosel, sino que también la remoción de gran parte de la biomasa aérea y en la mayoría de los casos, la quema del resto.

Como todo cultivo, las plantaciones de pino son ecosistemas exportadores de biomasa y nutrientes. Sin embargo, Francke (1980) observó que al comparar las concentraciones de nutrientes y otras características del suelo en dos plantaciones en la primera y segunda rotación (Curanilahue), no se registraron diferencias significativas. Más aún, las eventuales pérdidas de nutrientes pueden ser compensadas mediante fertilización artificial, aunque salvo algunos casos de plantaciones que crecen en suelos altamente degradados, las cantidades de fertilizantes usadas en las plantaciones de pino en Chile son todavía muy bajas para estándares forestales y significativamente más bajas que las usadas en cultivos agrícolas (Clapp, 2001).

Aparte de los fertilizantes, no son muchas más las sustancias importadas artificialmente a las plantaciones de pino. Debido a la baja incidencia de plagas y a razones técnicas y económicas, el uso de pesticidas en plantaciones de pino en Chile es muy infrecuente, privilegiándose el uso del control biológico (Clapp, 2001). Finalmente, las labores del manejo forestal y otras actividades asociadas pueden ser fuente de contaminación de diversos tipos, incluyendo el derrame de combustible y lubricantes, la producción de contaminantes generados por motores de maquinaria mayor, la producción de polvo y la contaminación acústica, entre otros. La contaminación biológica (*e.g.*, introducción de especies exóticas) es materia del siguiente punto.

38.2. Las comunidades biológicas en las plantaciones de pino

Los cambios de la biota local son las diferencias estructurales más evidentes entre los ecosistemas de bosques nativos y las plantaciones de pino, lo que probablemente tendrá consecuencias sobre la funcionalidad de estos ecosistemas artificiales. Junto con monopolizar el espacio de las especies arbóreas, los pinos y su manejo ejercen efectos selectivos sobre las comunidades biológicas locales, al modificar el hábitat para la gran mayoría de las especies.

A pesar de la extensa área de plantaciones de pino y su larga data en gran parte del país, el conocimiento de las comunidades biológicas asociadas a estos ecosistemas artificiales es todavía escaso. A continuación, analizamos el efecto de

las plantaciones de pino sobre las comunidades de plantas vasculares, artrópodos y aves, basándonos principalmente en información recolectada por nosotros en áreas de la CC en las cercanías de Constitución, región del Maule (VII Región). Uno de los objetivos de este análisis es determinar si las comunidades biológicas en las plantaciones de pino reflejan la selección de algunos componentes de la biota local original, o si existen elementos propios de las plantaciones de pino, independientes de la historia y contexto del sitio en que éstas se desarrollan.

38.2.1. *Plantas vasculares*

Durante la primavera de 1996 describimos la vegetación bajo el dosel en 85 parcelas de 50 m de radio en plantaciones de pino en la comuna de Constitución (Estades y Temple, 1999). Además, evaluamos la vegetación en 65 parcelas en bosques dominados por *N. glauca* (hualo) y *N. dombeyi* (coihue). La Fig. 1 muestra la ubicación de las 150 parcelas de muestreo en relación a los dos primeros ejes de componentes principales (83% de la varianza total), en función de la composición florística del sotobosque en cada punto, utilizando las 10 especies de plantas más abundantes en este estrato. Se puede observar que la composición del sotobosque en bosques de hualo y coihue tiende a divergir notoriamente entre sí, mientras que el sotobosque de las plantaciones de pino es más homogéneo. El sotobosque de las plantaciones se asemeja más a una comunidad de bosques nativos en estadios sucesionales tempranos, lo que concuerda con la condición de bosques jóvenes de las plantaciones. Cuatro (*Baccharis concava, Ugni molinae, Azara integrifolia y Lithrea caustica*) de las 10 especies más abundantes del sotobosque en las plantaciones son citadas por San Martín y Donoso (1996) como características del bosque Maulino perturbado.

Con el fin de determinar si la composición del sotobosque en las plantaciones está definida por características asociadas a éstas o por factores externos (*e.g.*, características del sitio), realizamos un análisis de regresión entre algunos atributos de la plantación y las características del sotobosque (Tabla 1). La variable que mejor explicó la variación en la riqueza de especies de plantas vasculares en el sotobosque (excluidas las gramíneas y *P. radiata*) fue la altitud, encontrándose más especies en lugares más bajos (Tabla 1). Además, la riqueza de especies se relacionó positivamente con el DAP de los pinos, pero negativamente con el área basal y número de árboles por hectárea (Tabla 1). Estos resultados indican que el mayor número de especies se encuentra en zonas donde existen pocos árboles de gran tamaño, generando un mosaico de claros y zonas de sombra densa, con gran diversidad de microhábitats. Esta condición se encuentra habitualmente en los bordes de algunas plantaciones, o en plantaciones ralas de pino producto de regeneración natural (C. Estades, observación personal), y es característica de bosques nativos de dosel heterogéneo.

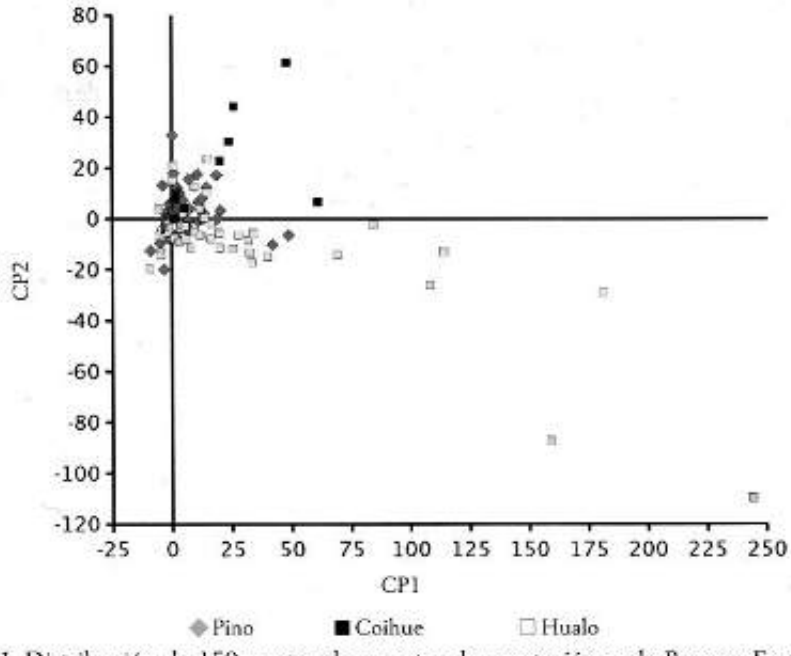


Figura 1. Distribución de 150 puntos de muestreo de vegetación en la Reserva Forestal Pantanillos de la Universidad de Chile, zona de Constitución, VII Región, en relación a los dos primeros componentes principales, considerando la abundancia de las 10 especies de plantas vasculares más comunes del sotobosque.

El grado de desarrollo del sotobosque se asoció positivamente con la altura total de las plantaciones (Tabla 1). Probablemente, esto se explica por el hecho de que la altura de los pinos se correlaciona con la edad del rodal y, por lo tanto, con el tiempo transcurrido desde la última perturbación (tala del dosel). Este resultado coincide con lo observado por Eguiguren (1995), quien encontró que la estratificación del sotobosque en plantaciones de pino en Arauco aumentaba con la altura de la plantación. Sin embargo, este autor concluyó que el desarrollo del sotobosque estuvo más influido por el tipo de intervención de las plantaciones que por su edad. En nuestra área de estudio, prácticamente todas las plantaciones son manejadas bajo un mismo régimen, que incluye entre dos y tres raleos y podas durante la rotación. Estades (1994) observó que en plantaciones sin raleo ni poda en la zona de Cañete (región del Biobío), el sotobosque se encontraba menos desarrollado que en bosques maduros, debido a la excesiva sombra producida por el dosel.

No encontramos relación entre las características de la plantación y la abundancia (volumen del follaje) de especies exóticas (Tabla 1). Esto puede deberse a que nuestro análisis no incluyó variables que parecen ser de importancia para la dispersión y colonización de especies exóticas, como son la cercanía a caminos y otros lugares de uso intensivo (C. Estades, observación personal). Aparentemente, las semillas de algunas especies invasoras, ampliamente distribuidas en la región, como *Teline monspessulana* y *Acacia dealbata*, entre otras, son transportadas en

el material de relleno que se utiliza en la construcción de caminos, el cual es habitualmente obtenido de ríos.

Tabla 1. Efecto de la altitud del sitio y de algunas características de plantaciones de pino (primera columna, variables 8 a 12) en la composición florística del sotobosque (variables 1 a 7) en la zona de Constitución, región del Maule. El cuerpo de la tabla muestra los coeficientes de correlación estadísticamente significativos entre variables: *P < 0,05; **P< 0,01; ***P < 0,001. Espacio vacío indica correlación no significativa.

	Especies[1]	Follaje[2]	Exóticas[3]	Trepadoras[4]	Esclerófila[5]	Maulino[6]	Húmedo[7]
Altitud	-0,42***				-0,49***	0,33**	
Altura[8]		0,22*					
GHA[9]	-0,22*				-0,22*	0,26*	
DAP[10]	0,28*			0,32**	0,32**		
NHA[11]	-0,36***			-0,25*	-0,25*		
Follaje[12]							0,24*

[1] Número de especies de plantas vasculares por parcela.
[2] Grado de desarrollo del follaje del sotobosque (m^3/ha).
[3] Abundancia de especies exóticas en el sotobosque (en unidades de volumen de follaje).
[4] Abundancia de especies trepadoras en el sotobosque (en unidades de volumen de follaje).
[5] Abundancia de especies características del bosque esclerófilo en el sotobosque (en unidades de volumen de follaje).
[6] Abundancia de especies características del bosque Maulino en el sotobosque (en unidades de volumen de follaje).
[7] Abundancia de especies características de zonas húmedas en el sotobosque (en unidades de volumen de follaje).
[8] Altura total de las copas de pino (m).
[9] Área basal de pino (m^2/ha).
[10] Diámetro promedio a la altura del pecho (cm).
[11] Número de árboles de pino por ha.
[12] Volumen total de follaje de pino (m^3/ha).

El análisis indicó que la abundancia de especies trepadoras se asoció positivamente con el diámetro de los árboles y negativamente con el número de árboles por hectárea (Tabla 1). Eguiguren (1995) observó un menor número de especies trepadoras en las plantaciones de pino en comparación con la vegetación nativa. La abundancia (volumen de follaje) de la vegetación de origen esclerófilo tuvo un comportamiento similar al de la riqueza total de especies, probablemente debido al hecho de que gran parte de la riqueza florística del bosque Maulino se debe a la coexistencia de elementos esclerófilos con elementos florísticos de los bosques de *Nothofagus*. Por su parte, las especies características del bosque Maulino tuvieron un comportamiento opuesto, concentrándose en sitios de mayor altitud y en bosques con alta área basal.

Finalmente, las especies propias de ambientes húmedos fueron más abundantes en parcelas donde las plantaciones de pino estaban más desarrolladas (más volumen de follaje, Tabla 1). Sin embargo, a pesar de que podría argumentarse que un mayor desarrollo de las copas puede crear un microclima favorable para

especies que requieren alta humedad, el patrón observado se debió probablemente a que las plantaciones tienen también mayor desarrollo en lugares húmedos.

Nuestros resultados coinciden con los de Ramírez *et al.* (1984b) y de Eguiguren (1995), quienes sugieren que la composición florística del sotobosque en las plantaciones de pino representa un subconjunto de la comunidad de plantas que caracteriza el ecosistema local original. Este grupo de plantas incluye preferentemente especies de estadios sucesionales tempranos de bosques nativos, es decir con buena capacidad de rebrote y regeneración. Ramírez *et al.* (1984b) especularon que el hecho de que el sotobosque de plantaciones de pino en Valdivia es muy similar a los matorrales que se generan cuando el bosque es perturbado puede deberse a que los pinos producen una condición de sequía en el suelo. Sin embargo, parece probable que la corta rotación (20-25 años) a la que son sometidas la gran mayoría de las plantaciones es por sí sola una razón suficiente para explicar la composición florística del sotobosque.

Los datos disponibles no sugieren la existencia de alguna asociación vegetal característica de las plantaciones de pino. Aunque la presencia de especies exóticas es importante en la mayoría de estos bosques (11,3% de las especies no gramíneas, este estudio; 15,4%; Ramírez *et al.*, 1984b; 18,6%; Eguiguren, 1995) un gran número de estas especies están también presentes en otros tipos de vegetación artificial o incluso han invadido una proporción importante de bosques naturales.

Aparte del impacto que tienen los pinos sobre la vegetación que crece bajo las plantaciones, la capacidad de dispersión de esta especie (tiene semillas aladas) hace que su efecto se extienda más allá del límite de las plantaciones. Así, muchos fragmentos de bosque nativo inmersos en plantaciones de pino han sido invadidos por pinos (Bustamante y Castor, 1998; Estades y Temple, 1999; Varela y Estades, datos no publicados). La tasa de crecimiento de los pinos hace que, en muchos casos, éstos rápidamente superen en altura a las especies nativas, con lo que en el mediano plazo podrían llegar a reemplazar a las especies dominantes del dosel. Estades y Temple (1999) argumentan que como producto de la invasión por pinos, los fragmentos de bosque nativo en la zona de Constitución (Región del Maule, VII Región) lentamente se están reduciendo de tamaño (sin embargo, véase Bustamante *et al.*, en este volumen).

38.2.2. *Artrópodos*

La mayor parte de la literatura sobre artrópodos en las plantaciones de pino se ha concentrado en las especies consideradas plaga para esta especie forestal (*e.g.*, Billings y Holsten, datos no publicados; Billings *et al.*, 1972; Ramírez, 1990; De Ferari y Ramírez, 1998). Dentro de los pocos estudios que han analizado la fauna de artrópodos en plantaciones de pino desde una perspectiva ecológica están los análisis de Sáiz y Salazar (1981) y Sáiz y Jerardino (1985) sobre dípteros y coleópteros en plantaciones de alta densidad en Valparaíso. Estas plantaciones contenían un menor número de especies que el matorral esclerófilo adyacente y esta diferencia

se hacía mayor cuando la plantación era más desarrollada. Martínez y Casanueva (1995) determinaron la presencia de tres especies de ácaros oribátidos en el suelo de plantaciones de pino, dos de las cuales no estaban presentes en bosques vecinos de *Araucaria araucana*, *A. araucana* - *Nothofagus pumilio*, y *Gomortega keule*. Sin embargo, es probable que este hecho refleje un desconocimiento general sobre la distribución de este tipo de fauna y su grado de asociación con la vegetación, tanto nativa como introducida (Covarrubias, 1986). Por otra parte, Moreno (2001) estudió la comunidad de coleópteros epigeos en remanentes de bosque Maulino y plantaciones de pino, sin encontrar diferencias significativas en abundancia o riqueza de especies entre ambos ambientes (véase Grez, en este volumen).

Como parte de un estudio para evaluar la oferta de alimento para aves insectívoras en la zona de Constitución, desde junio 1999 hemos muestreado la composición de la comunidad de artrópodos del follaje en tres tipos de bosque: coihue, hualo y plantación de pino, tanto en el sotobosque como en el dosel y en las estaciones de invierno, primavera y verano (Escobar y Estades, datos no publicados). El sistema de muestreo utilizado es una modificación del método del paraguas entomológico (Cooper y Whitmore, 1990).

Un dendrograma jerárquico (Fig. 2) agrupa las comunidades de artrópodos de los tres tipos de vegetación en función de las diferencias en su composición a nivel de órdenes, para una situación promedio, entre la primavera de 1999 y el verano e invierno de 2000. Se observa que las faunas de artrópodos del sotobosque y del dosel son parecidas entre sí tanto en los bosques de coihue como de hualo. Sin embargo, la composición de la fauna de artrópodos del sotobosque de plantaciones de pino es más similar a la comunidad del bosque de hualo que al dosel de pino. Lo anterior refleja el hecho de que el sotobosque de las plantaciones tiene todavía una composición florística similar a la del bosque de hualo degradado, que era la vegetación preexistente a la plantación.

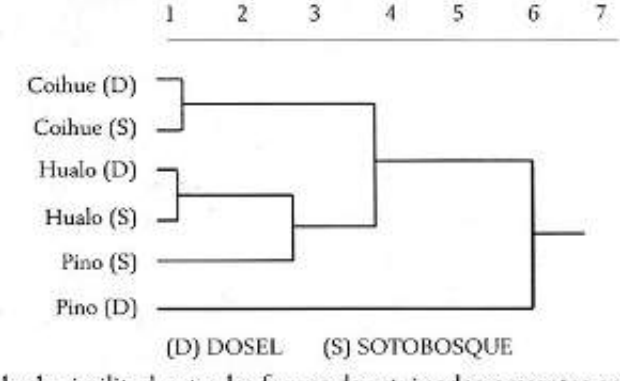


Figura 2. Grado de similitud entre las faunas de artrópodos presentes en el dosel y el follaje de bosques de hualo, coihue y plantaciones de pino. Reserva Forestal Pantanillos, Constitución, VII Región, Primavera 1999 a Invierno 2000.

Aunque en general todos los tipos de follaje muestreados presentaron representantes de la mayoría de los grupos de artrópodos, existieron diferencias importantes en las abundancias relativas de éstos. Así, por ejemplo, a lo largo del año el follaje de pino

presentó una densidad significativamente menor de arañas (Araneae) y hormigas (Formicidae) que otros tipos de sustrato, mientras que en primavera destacó la gran abundancia de chinitas (Coccinelidae) (Escobar y Estades, datos no publicados).

La riqueza de especies de artrópodos en el follaje del dosel de pino por unidad de muestreo (aproximadamente 2,5 m^3 de follaje) resultó menor que en los otros tipos de follaje (Fig. 3). Aunque parte de la explicación de este fenómeno puede tener que ver con la existencia de una menor cantidad de especies adaptadas a vivir del follaje de esta especie exótica; es probable que, en cierta medida, se deba también al hecho de que el follaje de los pinos es menos denso que el del promedio de las otras especies, con lo que en una misma unidad de volumen la cantidad efectiva de follaje muestreado es menor.

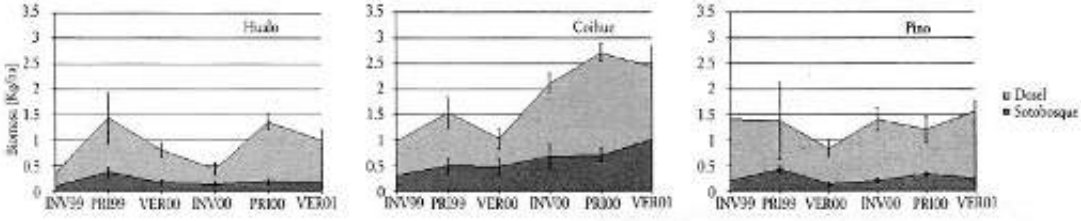


Figura 3. Número promedio (± 1 error estándar, EE) de especies de artrópodos colectadas por unidad muestral (2,5 m^3 de follaje) en distintos tipos de sustrato en bosques nativos y plantaciones de pino.

Si bien tanto la densidad como la diversidad de especies por unidad de volumen muestreado fue menor en pino radiata que en los otros tipos de follaje, el hecho de que los pinos presenten un desarrollo mayor que el promedio de los renovales de bosques nativos en el área hace que la abundancia total (biomasa) de artrópodos en las plantaciones sea comparable a la de éstos. La biomasa de artrópodos (kg peso seco/ha) en sotobosque y el dosel de las plantaciones de pino tuvo un valor medio prácticamente constante durante todo el período (Fig. 4), mientras que en el bosque de hualo hubo un descenso durante los inviernos debido a las pérdidas de follaje en el dosel. El bosque de coihue presentó un nivel promedio de biomasa mayor al de los otros tipos de bosque, pero con una diferencia importante entre años.

Nuestros resultados indican que las plantaciones analizadas contienen una fauna de artrópodos relativamente diversa, aunque menor que los bosques nativos. Un número importante de especies se asociaba principalmente al sotobosque de las plantaciones, aunque una proporción no despreciable utiliza el dosel de los pinos, llegando algunas especies a ser muy abundantes. En general, la composición de la fauna de artrópodos representa un subconjunto de la comunidad existente en la vegetación nativa circundante (Sáiz y Salazar, 1981; Sáiz y Jeradino, 1985; Escobar y Estades, datos no publicados). Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre con las plantas vasculares, la entomofauna de una gran proporción de las plantaciones de pino de la CC presenta algunos elementos exclusivos, como son

especies de insectos exóticos, algunos de los cuales han estado presentes por varias décadas en estos ambientes (Billings y Holsten, datos no publicados; Ramírez, 1990; De Ferari y Ramírez, 1998).

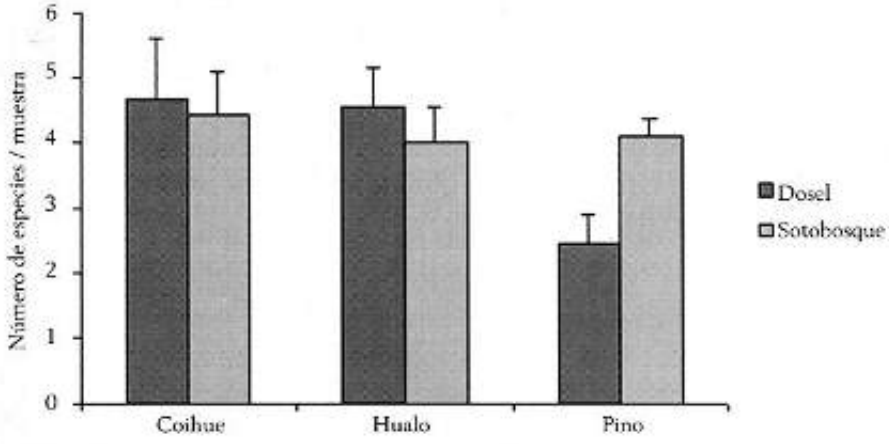


Figura 4. Biomasa promedio (± 1 error estándar, EE) de todos los artrópodos menores a 10 mm en el sotobosque (gris claro) y el dosel (gris oscuro) de bosques de hualo, coihue y plantaciones de pino.

38.2.3. *Aves*

Durante la primavera de 1996, estimamos la densidad de aves diurnas en plantaciones de pino de la zona de Constitución en 85 puntos de muestreo mediante el uso de estaciones puntuales de radio variable (para detalles de la metodología véase Estades y Temple, 1999). Al igual que en el caso de la vegetación, se observó un efecto negativo significativo de la altitud del sitio sobre la riqueza de especies de aves (Tabla 2). Una variable que resultó un buen predictor del número de especies de aves por punto fue la distancia desde el punto a la quebrada más cercana, existiendo más especies de aves en las cercanías de las quebradas con vegetación nativa (Tabla 2). El área basal (m^2/ha) también se asoció negativamente con la riqueza de especies, indicando que plantaciones ralas presentaron más especies de aves. La densidad total de aves presentó un patrón similar al de riqueza de especies en relación al efecto de la localización del punto de muestreo (Tabla 2). En cuanto a la estructura de la plantación, destacó el efecto positivo significativo del diámetro medio de los árboles sobre la densidad de aves, el que no se encontró en el caso de la riqueza de la avifauna.

Con el fin de determinar si las características de las plantaciones afectan de manera diferencial a distintos gremios de aves, analizamos por separado los insectívoros del tipo cazamoscas, las aves de dieta principalmente granívora y los rinocríptidos, los cuales son aves de dieta amplia, pero que forrajean exclusivamente en el suelo (Tabla 2). La abundancia de los cazamoscas no se vio afectada por la localización espacial de los puntos de muestreo, pero sí por el grado de desarrollo de la plantación y en particular del sotobosque, lo que está correlacionado con la abundancia y diversidad de artrópodos y con la presencia de sitios de nidificación (C. Estades,

datos no publicados). La abundancia de aves granívoras se asoció negativamente con la altitud del sitio, pero sin duda las variables que mejor predijeron la abundancia de estas especies fueron la altura y área basal del bosque, indicando que plantaciones jóvenes y de poca cobertura favorecen a estas aves. Aunque según nuestro conocimiento no existen estudios de la oferta de semillas en plantaciones de distinto grado de desarrollo, es razonable pensar que la cantidad de semillas en el suelo es mayor en los bosques jóvenes, ya que la floración y fructificación de las plantas del sotobosque se ve favorecida por la luz. Finalmente, los resultados obtenidos para el grupo de los rinocríptidos (Tabla 2) indican que estas aves se asocian con plantaciones en zonas bajas y cercanas a quebradas y donde el sotobosque es más desarrollado.

Tabla 2. Efectos de la altitud del sitio y de las características de plantaciones de pino radiata (columna 1, variables 6 a 10) sobre la composición de la avifauna (variables 1 a 5) en la zona de Constitución, región del Maule (modificado de Estades y Temple, 1999). El cuerpo de la tabla muestra los coeficientes de correlación estadísticamente significativos entre variables: *P < 0,05; **P< 0,01; ***P < 0,001.

	Riqueza[1]	Densidad[2]	Cazamoscas[3]	Granívoros[4]	Rinocríptidos[5]
Altitud	-0,46***	-0,41***		-0,21*	-0,38***
D. Quebrada[6]	-0,47***	-0,22*			-0,24*
Sotobosque[7]		0,22*	0,51***		0,23*
Altura[8]			0,31**	-0,32**	
GHA[9]	-0,22*			-0,32**	0,26*
DM[10]		0,41***	0,45***		0,45***

1 Número de especies registradas en ocho conteos de 5 minutos cada uno.
2 Logaritmo del número total de aves/ha.
3 Logaritmo de la suma de la densidad de los tiránidos *Pyrope pyrope, Elaenia albiceps* y *Anairetes parulus*.
4 Logaritmo de la densidad de aves granívoras.
5 Suma de la densidad de los rhinocriptidos *Eugralla paradoxa, Scytalopus fuscus* y *Pteroptochos castaneus*.
6 Distancia a la quebrada más cercana.
7 Volumen de follaje del sotobosque.
8 Altura total de las copas de pino (m).
9 Área basal de pino (m^2/ha).
10 Diámetro promedio a la altura del pecho (cm).

Una de las variables que restringen el uso de las plantaciones de pino por algunas especies de aves es la escasez de cavidades en las cuales éstas puedan nidificar. Por esta razón, la presencia de aves que nidifican en cavidades es, en general, menor en las plantaciones de pino que en los bosques nativos (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1996; Estades y Temple, 1999). Sin embargo, aunque la densidad de sitios de nidificación puede ser baja para muchas especies, un gran número de aves de bosque y matorral de la CC de la región del Maule nidifican en plantaciones de pino (Estades *et al.*, 1998; Estades 1999a; b; C. Estades, datos no publicados), e incluso algunas de ellas como el rayadito (*Aphrastura spinicauda*) pueden tener mayor éxito reproductivo en plantaciones que en bosques nativos, pro-

bablemente debido a una menor densidad de depredadores de nidos (Estades y Temple, datos no publicados).

Las distintas estrategias de manejo de las plantaciones afectan significativamente a la avifauna. Mientras en plantaciones densas, sin raleos ni poda, la diversidad y densidad de aves es mucho menor que en bosques nativos (Estades, 1994), en plantaciones manejadas a densidades bajas estas diferencias son menores (Estades y Temple, 1999). Además, durante el desarrollo de las plantaciones desde su establecimiento a su madurez la composición de la avifauna cambia de manera importante (Estades y Temple, 1999, Estades, datos no publicados).

Debido a la gran movilidad de las aves, las plantaciones de pino influyen en gran medida en la composición de la avifauna presente en los bosques nativos adyacentes, a través de la provisión de áreas de forrajeo para especies que nidifican en la vegetación nativa y la creación de una matriz "blanda" que facilita el movimiento de aves entre fragmentos de bosque (Estades y Temple, 1999). Estades y Temple (1999) argumentan que la presencia de plantaciones de pino entre fragmentos de bosque de hualo (*N. glauca*) reduce casi a cero el parasitismo de nidos por parte de mirlos (*Molothrus bonariensis*). Finalmente, la presencia de follaje durante todo el año, con una oferta de artrópodos relativamente constante, hace que muchas aves insectívoras que se reproducen en el bosque nativo de hoja caduca se desplacen hacia las plantaciones durante el invierno, forrajeando en bandadas mixtas (C. Estades, datos no publicados).

38.3. El futuro del ecosistema de las plantaciones de pino

Las plantaciones de *P. radiata* en Chile constituyen uno de los sistemas forestales industriales económicamente más exitosos del mundo (Clapp, 2001) y nada hace pensar que en el corto o mediano plazo la demanda mundial por madera de coníferas de rápido crecimiento vaya a disminuir significativamente. Por otro lado, incluso aunque las plantaciones de pino dejaran de ser comercialmente interesantes, debido a su gran capacidad de regeneración natural, su erradicación total es sumamente difícil (al menos con las técnicas existentes a la fecha). Esto permite suponer que las plantaciones de pino son un ecosistema artificial que dominará gran parte del paisaje de la CC de Chile por mucho tiempo. En consecuencia, su efecto modificador sobre las comunidades biológicas de su entorno seguirá operando por un tiempo que puede llegar a ser suficiente para promover cambios ecológicos y evolutivos relevantes en muchas poblaciones de plantas y animales nativos.

Desafortunadamente, no existen registros que permitan describir el cambio de las comunidades biológicas presentes en las plantaciones de pino desde la década de 1960, cuando éstas empezaron su proceso de expansión. Es muy factible que el apelativo de "desierto verde" que se da popularmente a las plantaciones de pino tenga su origen en las primeras plantaciones masivas establecidas en el país, las cuales probablemente presentaban un número muy reducido de especies acompañantes. Aunque es factible que la extinción local de especies en la región

de las plantaciones de pino sea un proceso aún en marcha, en la actualidad existe un número importante de especies animales y vegetales capaces de habitar las plantaciones. Al menos dos factores han influido en la existencia de este conjunto de especies: la evolución favorable de los esquemas de manejo y la adaptación creciente de las especies a estos nuevos ambientes.

Las primeras plantaciones de pino se establecieron a densidades muy altas (2.000 árboles/ha) y muchas de ellas no eran podadas, con lo que el paso de luz al interior del bosque y el desarrollo del sotobosque se reducían significativamente. En la década de 1980, el sistema de manejo comenzó a cambiar, reduciéndose de manera sustancial la densidad de árboles (ej. 1.250 árboles/ha) e incorporando varias podas sucesivas con el fin de producir madera libre de nudos (Lisboa, 1993). Esto ha generado un aumento sustancial en la diversidad y grado de desarrollo de la vegetación nativa e introducida en el sotobosque de las plantaciones. Es probable que esta tendencia se mantenga y que en el futuro las plantaciones sean aún menos densas que las actuales, como resultado de manejo para producción de madera remanufacturada (Morales, 2001).

El cambio que significó la destrucción del hábitat nativo de la mayoría de las especies de la CC y su reemplazo por plantaciones de pino impuso una notable presión de selección sobre las poblaciones sobrevivientes. Las especies de insectos nativos que se han transformado en defoliadores de pino (*e.g.*, Jerez y Arce, 1990; De Ferari y Ramírez, 1998), o las que se han transformado en parasitoides de insectos exóticos asociados a esta especie (Lanfranco *et al.*, 1994), representan ejemplos de cambios conductuales (y eventualmente genéticos) que les permiten colonizar un hábitat de gran extensión e, inicialmente, con escasos competidores. En el caso de las aves, la nidificación de concones (*Strix rufipes*) en el suelo de plantaciones de pino (Estades *et al.*, 1998), la incorporación de la polilla exótica *Rhyacionia buoliana* (llegada a Chile en 1985) a la dieta de varias especies de aves (Simeone *et al.*, 1997; Estades y Escobar, observación personal), o el uso de acículas de pino por los rayaditos (*A. spinicauda*) para construir sus nidos (C. Estades, observación personal) son ejemplos de adaptaciones conductuales en este nuevo hábitat.

Los cambios genéticos de poblaciones que permiten su adaptación a hábitats marginales se ven dificultados por la condición de "sumideros" (hábitats donde la mortalidad excede la natalidad y las poblaciones se mantienen por inmigración) que éstos suelen tener (Dias, 1996). En consecuencia, la reproducción es menor que la necesaria para que opere la selección natural, además que la población sumidero es constantemente invadida por alelos exitosos desde el hábitat de la población fuente. Sin embargo, en teoría al menos, podrían existir condiciones bajo las cuales la adaptación en hábitat marginales podría ocurrir (véase Holt, 1996; Kawecki, 2000; Ronce y Kirkpatrick, 2001). Si las condiciones de las plantaciones de pino fueran suficientes para sustentar una población local sin necesidad de subsidios demográficos, el proceso de adaptación sería favorecido principalmente por la gran área de estos nuevos ambientes. En este contexto, el hecho que algunas especies

tienden a adaptarse al tipo de ambiente que predomina en una región (Dias y Blondel, 1996) permite especular que muchas especies que han colonizado exitosamente las plantaciones podrían terminar por desadaptarse localmente a sus hábitats originales.

Probablemente transcurra bastante tiempo antes de que existan especies nativas con ecotipos propios de las plantaciones de pino, pero es muy probable que esto ocurra al menos para un subconjunto de las especies originarias de esta región. Lamentablemente, el escaso interés que despiertan los ambientes artificiales y en particular las plantaciones de pino en biólogos y ecólogos, dificulta la comprensión de este fenómeno ecológico y evolutivo. Con seguridad, las plantaciones de pino nos acompañarán por generaciones, por lo que es fundamental establecer un programa de investigación sobre estos ecosistemas que trascienda los aspectos netamente silvícolas. Este programa es básico para la planificación integrada del manejo a largo plazo de los bosques artificiales y su coexistencia con los ecosistemas nativos de la CC del centro-sur de Chile.

Agradecimientos

Nuestros estudios expuestos en este capítulo han contado con el apoyo de FONDECYT (proyectos 1990786 y 7990027), Association of Field Ornithologists, Zoological Society of Milwaukee County y la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile. Un número importante de personas han contribuido directa e indirectamente al desarrollo de este trabajo. Agradecemos a todos ellos y en particular a J.A. Tomasevic y M.A. Vukasovic. Los comentarios de J. Armesto y de un revisor anónimo contribuyeron de manera importante a mejorar este trabajo.

39. Propuestas de conservación de los bosques nativos en la cordillera costera del Maule y Biobío (VII y VIII Regiones)

The native forests of the coastal ranges of Maule and Biobio: a conservation proposal

HÉCTOR IBARRA-VIDAL, CÉSAR SEPÚLVEDA, DÁMASO SAAVEDRA Y EDISON MALDONADO

Abstract

We discuss legal and practical mechanisms that have been used to protect coastal native forests of the Maule (VII) and Biobio (VIII) regions. Small remnants of native forest are relevant for conservation because they are located in an area where native forests have been vastly destroyed. The area is remarkable for its examples of narrow endemism, as well as species included in diverse categories of threat. Actions at the local community level are necessary for forest conservation and management. A strategy for the restoration of coastal native forests with the participation of forestry and environmental sectors is proposed.

Introducción

En la actualidad Chile posee 14 millones 125 mil hectáreas en el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado (SNASPE). Esta cifra ha hecho suponer a algunos autores que existe una amplia base de áreas silvestres protegidas (*e.g.*, Susaeta, 1989), que algunas de ellas tienen ecosistemas "sobrerrepresentados" (*e.g.*, Núñez, 1994), o que basta cierto porcentaje protegido del territorio regional (*e.g.*, Ormazábal, 1985) para mantener la biodiversidad y los procesos ecosistémicos que la sustentan. Ninguna de tales percepciones se podría aplicar a nuestra área de trabajo: la Cordillera de la Costa de las regiones del Maule (VII) y del Biobío (VIII).

La complejidad de los ecosistemas costeros, la importancia de sus estrechos endemismos, su escasa superficie, su alto grado de deterioro histórico y fragmentación, hacen de esta área una de las más urgentes a conservar en el país (Schulmeyer, 1978; San Martín y Donoso, 1996; Armesto *et al.*, 1998; Smith-Ramírez, 2003). No obstante, para conservar muestras representativas de la biodiversidad de un área geográfica se debe disponer de ecosistemas viables y permanentes, objetivo que aquí es difícil de cumplir porque prácticamente no existen bosques nativos fiscales de tamaño significativo.

Tradicionalmente, para definir áreas de conservación consultaríamos a expertos y analizaríamos la literatura. Luego, mediante diversos criterios, estableceríamos prioridades. Este método lo utilizaron Ortiz *et al.* (1993), contribuyendo a la

propuesta del Libro Rojo de los Sitios Prioritarios de Chile (Muñoz *et al.* 1996). Lo mismo se hizo para establecer estados y prioridades de conservación de la flora y fauna (Glade, 1988; Benoit, 1989). Propuestas más recientes se han basado en exhaustivos trabajos de exploración botánica (Squeo *et al.* 2002; Smith-Ramírez *et al.*, este volumen).

No obstante, la situación en nuestra área de trabajo merece otro enfoque, pues ante la escasez de ecosistemas viables, es prioritario iniciar un proceso de restauración del bosque nativo. El bosque de la Cordillera de la Costa (CC) de las regiones del Maule y Biobío fue prácticamente destruido y no resulta útil establecer prioridades de conservación cuando se requiere proteger y/o restaurar todos los escasos remanentes. Ibarra-Vidal (1993) propuso una estrategia nacional de conservación del bosque, contexto en el cual adquirirían relevancia estos fragmentos. Armesto *et al.* (2002) también destacan la importancia para la conservación de las pequeñas áreas silvestres remanentes en paisajes antropogénicos (véase Grez; Saavedra y Simonetti, en este volumen).

Aquí proponemos que para conservar el bosque nativo de la CC de las regiones del Maule (VII) y del Biobío (VIII), es necesario primero restaurarlo. Para alcanzar un acuerdo de trabajo, los diversos actores públicos y privados deben llegar a un nivel de comprensión similar del problema de conservación. Las afirmaciones generales que se hacen sobre el estado del bosque nativo en Chile no necesariamente son aplicables a esta área.

Primero hacemos una revisión de las áreas boscosas con diversos grados de protección o de reconocimiento científico por su interés biológico o ecológico, y destacamos la importancia de estos fragmentos y las especies que los componen para la futura restauración del bosque. Se plantea la necesidad de trabajar a escala comunal incorporando a las autoridades y a los propietarios, ayudando a reforzar la identidad local con nuestro patrimonio natural. Considerando la importancia del sector forestal en el área de trabajo y las presiones de los grupos ambientalistas, percibimos como necesario que ambos sectores se unan activamente en la protección y restauración del bosque nativo. Por último, proponemos una estrategia de conservación y comentamos su factibilidad.

39.1. Esfuerzos para conservar los bosques nativos

Se han realizado diversos esfuerzos previos para conservar el bosque del área de trabajo. En esta sección discutimos ejemplos de gestión de conservación del bosque nativo, y los clasificamos en cuatro grupos –citados más abajo–, a partir de los cuales la factibilidad de conservar el bosque nativo en la zona parece incierta.

39.1.1. *Grupo A: Áreas Legalmente Protegidas*

Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado

En la CC del Maule y Biobio sólo existen Reservas Nacionales (RN) y Monumentos Naturales (MN), con un total de 941,7 ha protegidas, de las cuales sólo 192,7 (20,5 %) corresponden a alguna formación boscosa y las hectáreas restantes son formaciones arbustivas y pastizales (Tabla 1). En algunas de las Reservas hay problemas críticos de manejo (*e.g.*, invasión de pinos y otras especies exóticas en Reserva Nacional Los Ruiles). Todas las unidades requieren de ampliación porque su área es insuficiente para mantener la viabilidad de algunas poblaciones de vertebrados (Simonetti y Mella, 1997; Acosta y Simonetti, en este volumen).

Tabla 1. Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado en el bosque templado costero de las Regiones del Maule y del Biobio, Chile (CONAF, 2001). RN, Reserva Nacional.

Región	Unidad	Superficie total (ha)	Superficie con bosque nativo (ha)	Comuna	Provincia
VII	RN Federico Albert	145	0	Chanco	Cauquenes
	RN Los Ruiles	45,4	45,4	Empedrado/Cauquenes	Talca/Cauquenes
	RN Los Queules	147,3	147,3	Pelluhue	Cauquenes
	RN Laguna Torca	604	2	Vichuquén	Curicó
	Total	941,7	192,7		

La Reserva Nacional Federico Albert, creada en 1981, corresponde a 145 ha de árboles exóticos plantados hacia 1900 para el control de dunas (Villa, 1990). Sin embargo, el ambiente ha sido colonizado por plantas y animales nativos (Ibarra-Vidal, observación personal). Las Reservas Nacionales Los Ruiles (Villa, 1986) y Los Queules, creadas en 1982 y 1995, respectivamente, corresponden a pequeños fragmentos boscosos con presencia de ruil (*Nothofagus alessandrii*) y roble-queule (*N. obliqua-Gomortega keule*) (véase Bustamante *et al.*; Arroyo *et al.*, en este volumen).

La región del Biobío (VIII), como división político-administrativa, carece de áreas protegidas del Estado en la CC. Esta situación es grave, por cuanto en la cordillera de Nahuelbuta, considerada como una unidad biogeográfica (O'Brien, 1971; Artigas, 1975), existen endemismos importantes tanto en plantas como en anfibios e insectos (Ortiz e Ibarra-Vidal, Ruz, Cavieres *et al.*, este volumen).

La categoría de Monumento Natural se ha utilizado para designar áreas y especies protegidas. En la costa de la VII y VIII Región se han designado sólo especies en esta categoría. Cuatro árboles: araucaria (*Araucaria araucana*), declarada Monumento en 1974 y el queule, el ruil y el pitao (*Pitavia punctata*), declarados como tales en 1995. Exceptuando la araucaria, estas especies persisten en escasos y dispersos fragmentos de bosques nativos, a veces representados sólo por ejemplares

aislados en una extensa matriz forestal o agrícola de subsistencia. La designación de Monumento Natural para proteger unas pocas especies es insuficiente, pues no considera los ecosistemas –ya bastante deteriorados– y las tramas bióticas de los cuales estas especies dependen. Desde que estas especies fueron declaradas Monumento Natural, las empresas forestales han continuado la sustitución en fragmentos de bosque nativo con presencia de queule y sus hábitats son destruidos por talas o quemas. Es necesario que, además de designar Monumento Natural a una especie, se promueva la disposición a proteger su entorno mediante programas de información y educación. En consecuencia, el SNASPE tiene un impacto limitado en la conservación del bosque nativo en la costa de las regiones de Maule y Biobío, y es muy difícil extender su representación más allá de la actual.

Áreas Complementarias

Como Áreas Complementarias al SNASPE se consideran los Santuarios de la Naturaleza (SN), las Áreas de Protección (AP), los Lugares de Interés Científico y las Reservas Genéticas (Tabla 2) (CONAF - CONAMA 1997). De ellas, las dos primeras incluyen bosques, la tercera corresponde a protección del subsuelo (protección adicional importante cuando bajo los bosques existen recursos mineros), y la cuarta protege áreas de cultivo dulceacuícolas y marinas.

El AP Lago Vichuquén carece de bosque nativo, mientras que Robles del Maule, también citado como Sitio de Interés Botánico por Ormazábal (1988), es un cordón boscoso fragmentado por plantaciones de pino, restringido a quebradas y laderas cubiertas en su mayoría por poblaciones de *Nothofagus obliqua*, *N. glauca* y comunidades de Mirtáceas, además de *N. alessandrii*, *P. punctata* y *G. keule* (Benoit, 1989). También se han registrado poblaciones de *Nothofagus antarctica*, *Weinmannia trichosperma*, *Embothrium coccineum* y *Campsidium valdivianum* en su límite de distribución norte (Troncoso y San Martín, 1988; San Martín *et al.*, 1991[1]; Cunazza *et al.*, 1995; Sepúlveda, 1996, 2000).

La península de Hualpén, cuyos predios son de propiedad privada, fue declarada SN en 1976. Aunque se aspiró a proteger las aves del vecino humedal de Lenga (Quintana, 1993), incluyó toda la península, en la cual existían y existen actividades forestales y ganaderas. El SN incluyó un sector denominado Parque Pedro del Río Zañartu, antigua donación a la ciudad de Concepción, que hoy está a cargo de una Junta Administradora que preside el Gobernador provincial. Este Parque protege una pequeña laguna y el bosque nativo circundante que constituye una Reserva Botánica en comodato a la Universidad de Concepción. En general, existen en la península pequeños fragmentos de bosque costero en quebradas, los que aún se encuentran sometidos a pastoreo y extracción de leña. Estos fragmentos boscosos son importantes porque representan una vegetación particular a la costa de Concepción, que carece de especies de *Nothofagus* (Polyméris, 1995).

[1] San Martin J., V. Mourgues, A. Villa & C. Carreño (1991). Catastro actualizado de la distribución y estado de conservación de los bosques de ruil en VII Región. Informe Final Proyecto de Investigación y Desarrollo Forestal CHI/89/003, Talca.

El AP Santuario Cuna de Prat incluye la ladera boscosa sur del cerro Altos de Ninhue. Recientemente se elaboró un informe que reúne antecedentes para postular esta área a una categoría de conservación (Le Quesne *et al.*, 2002[2]). Hace unos 30 años existían en la ladera norte de este cerro bosques y matorrales nativos. Sin embargo, gran parte de ellos fueron sustituidos y hoy está plantado con pino.

Por último, se encuentra el AP Piedra del Águila ubicada hacia la vertiente marítima de la cordillera de Nahuelbuta (VIII Región), inmediatamente al oeste del Parque Nacional Nahuelbuta (IX Región). Su objetivo es preservar la belleza escénica en el entorno del Parque Nacional.

Tabla 2. Áreas Complementarias del Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Estado en el bosque nativo costero de las regiones del Maule (VII) y del Biobío (VIII), tomado de CONAF (1997) y Ortiz *et al.* (1993). AP, Área de Protección; SN, Santuario de la Naturaleza.

Región	Unidad	Superficie total (ha)	Superficie con bosque nativo (ha)	Comuna	Provincia
VII	AP Lago Vichuquén	42.549	0	Vichuquén	Curicó
	AP Robles del Maule	424	424	Chanco/Cauquenes	Cauquenes
VIII	SN Península de Hualpén	2.190	600	Talcahuano	Concepción
	AP Santuario Cuna de Prat	1.900	600	Ninhue	Ñuble
	AP Piedra del Águila	71	71	Cañete	Arauco
	Total	47.134	1.695		

Bosques de Protección (Decreto forestal)

De acuerdo al Decreto N° 4.363 de la Ley del Bosque de 1931, se prohíbe "la corta de árboles y arbustos nativos situados a menos de 400 metros sobre los manantiales que nazcan en los cerros y los situados a menos de 200 metros de sus orillas desde el punto en que la vertiente tenga su origen hasta aquél en que llegue al plano" y "la corta o explotación de árboles y arbustos situados en pendientes superiores a 45%...". Si los propietarios hubiesen seguido estas normas, hoy no sería tan dramática la situación del bosque nativo en el área de trabajo.

Los denominados "bosques de protección" representan áreas importantes para el resguardo de la biodiversidad en la costa de estas regiones. Algunas empresas forestales, tales como Celulosa Arauco y Constitución, y las empresas de la Compañía Manufacturera de Papeles y Cartones, por ejemplo (Fazio, 1997), tienen un alto porcentaje de su territorio con bosques de protección. En estos sitios se encuentran especies catalogadas En Peligro (Tabla 3), incluyendo varios Monumentos Naturales.

[2] Le Quesne C., E. Maldonado & H. Ibarra-Vidal (2002). Altos de Ninhue (Octava Región): antecedentes para su protección como Santuario de la Naturaleza. Informe Interno CONAF, región del Biobío-Exp. Ediciones al Conocimiento, Concepción.

Tabla 3. Localidades de interés por presentar especies catalogadas En Peligro en la zona costera de las regiones del Maule (VII Región) y del Biobío (VIII Región), Chile. Tomado de San Martín *et al.*1991; Sepúlveda, 1996; 2000; y Formas *et al.*, 1975.

Región	Localidad	Especies	Comuna	Provincia
VII	Catorce Vueltas	Ruil-Hualo	Curepto	Talca
	Quivolgo	Ruil-Hualo	Constitución	Talca
	La Montaña	Ruil-Hualo	Empedrado	Talca
	Vegas del Carmín	Queule	Chanco	Cauquenes
	El Manzano	Queule	Pelluhue	Cauquenes
	Paso de Mora	Queule, Pitao	Cauquenes	Cauquenes
	Tregualemu	Queule, Pitao	Pelluhue	Cauquenes
	Copiulemu	Queule	Pelluhue	Cauquenes
	Quebrada Honda	Pitao	Constitución	Talca
	Polhuin	Pitao	Chanco	Cauquenes
	Zona costera	Sapito vaquero	-	Curicó a Cauquenes
	Zona costera	Güiña	-	Curicó a Arauco
VIII	Cobquecura	Hualo	Cobquecura	Ñuble
	Quebrada Bellavista	Pitao	Tomé	Concepción
	Parque Hualpén	Pitao	Talcahuano	Concepción
	Colcura/Puente Los Mellizos	Pitao	Colcura	Concepción
	Estero Collén	Queule	Tomé	Concepción
	Agua de la Gloria	Queule	-	Concepción
	Copiulemu	Queule	-	Concepción
	Colcura/Puente Los Mellizos	Coralillo	-	Concepción
	Ramadillas	Sapo de Vanzolini	Arauco	Arauco
	Zona costera	Sapito vaquero	-	Ñuble a Arauco
	Zona costera	Cururo del Maule	-	Ñuble
	Zona costera	Güiña	-	Ñuble-Concepción-Arauco

39.1.2. *Grupo B: Áreas Protegidas Privadas*

Las áreas protegidas privadas creadas en el marco de la Ley N° 19.300 (Sepúlveda, 1998; García y Villarroel, 1998), tendrían carácter voluntario, supervisión de la Corporación Nacional Forestal y un compromiso de los propietarios por asegurar la protección de un ecosistema por un plazo mínimo. Se incluyen en este análisis algunas de las potenciales áreas protegidas privadas que existen en la CC de estas dos regiones (Tabla 4).

Tabla 4. Áreas Protegidas Privadas (APP) en el bosque templado costero de las regiones del Maule (VII Región) y del Biobío (VIII Región), Chile (CODEFF, 1999).

Región	Unidad	Superficie (ha)	Propietario	Comuna	Provincia
VII	Santa Elena, El Fin	28 (ruil)	Privada	Empedrado	Talca
	Parque Los Ruiles de Empedrado	s/i (ca. 100)	Bosques de Chile	Empedrado	Talca
	Parque Rio Reloca	4.000	Bosques de Chile	Chanco	Cauquenes
	Parque Los Hualos de Loanco	s/i (ca. 200)	Bosques de Chile	Empedrado	Talca
VIII	Parque Coyanmahuida	24	Forestal Celco	Florida	Concepción
	Parque Jorge Alessandri Rodríguez	3.000	Forestal Mininco	Coronel	Concepción
	Fundo Los Coigües	40	Privada	Penco	Concepción
	Predio s/n	3	Privada	Cañete	Arauco
	Predios (varios)	s/i	Forestal Bio-Bio	-	-

39.1.3. *Grupo C: Áreas boscosas con reconocimiento científico y público, sin protección legal*

Sitios Prioritarios para la conservación biológica

Los Sitios Prioritarios para la conservación representan un caso especial, ya que existe un reconocimiento científico nacional al respecto (Tabla 5). Muñoz *et al.* (1996) consideran la búsqueda de Sitios Prioritarios una tarea dinámica, a escala regional, por ser éste el ámbito geográfico y administrativo en que se realiza la gestión y manejo de las áreas protegidas.

Aunque estos Sitios están clasificados en diversos niveles de prioridad (I,II,III y IV), considerando la escasez de bosques en el área de trabajo, no distinguimos niveles en el marco de la estrategia para conservar bosques costeros (véase más adelante).

Uno de los Sitios Prioritarios de la costa, el cerro Cayumanque, fue propuesto como SN, debido a la importancia de su bosque nativo de olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y por constituir un fragmento continuo de gran tamaño relativo, aislado de otros bosques. En el caso de quebrada Caramávida, que corresponde a una parte del fundo Pino Huacho, propiedad de Forestal Tierra Chilena Ltda., está considerado por la empresa como Bosque de Alto Valor Ambiental y, como tal, ha sido protegido, al igual que la parte más alta de esta quebrada, que pertenece al Complejo Arauco. Robles del Maule, actualmente es un AP de 424 ha (Tabla 2).

Tabla 5. Sitios Prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile, cordillera de la Costa regiones del Maule (VII) y del Biobío (VIII) (Muñoz *et al.*, 1996). Sitios de Prioridad I, urgente; II, Importante; III, de interés; IV, de interés específico; s/i, sin información.

Región	Localidad	Superifice con bosque nativo (ha)	Prioridad	Propiedad	Comuna	Provincia
VII	El Junquillar	s/i	II	Privada	Chanco	Talca
	La Estrella, laguna el Ciénago y cerro Name	s/i	II	Privada	Cauquenes	Cauquenes
	Tregualemu	s/i	II	Privada	Pelluhue	Cauquenes
	Putú	s/i	IV	Privada		Talca
	Pantanillo-Las Cañas	s/i	IV	Privada	Empedrado	Talca
	Rio Reloca	s/i	IV	Privada	Chanco	Cauquenes
	Robles del Maule	s/i	I	Privada y Fiscal	Cauquenes	Cauquenes
VIII	Cerro Cayumanque	ca. 1.000	I	Privada	Ránquil/ Quillón	Ñuble
	Quebrada Caramávida	s/i	I	Privada	Los Álamos	Arauco
	Altos de Escuadrón	s/i	III	Privada	Coronel	Concepción
	Quebrada Estero Bellavista	s/i	IV	Privada	Tomé	Concepción
	Fundo Hualqui	s/i	IV	Privada	Hualqui	Concepción
	Cerca de Florida (bosques)	s/i	IV	Privada	Florida	Concepción
	Collico (bosques)	s/i	IV	Privada	Florida	Concepción
	San José de Colico	s/i	IV	Privada	Los Alamos	

Sitios de interés

Además, existe una serie de sitios no incluidos en ninguna de las categorías anteriores (Tabla 6). Algunos bosques de gran interés por su extensión y ubicación han sido reconocidos con posterioridad al trabajo de Muñoz *et al.* (1996), como fue el caso del bosque de Nonguén en la costa de Concepción (Ibarra-Vidal *et al.*, 1997[3]). Es posible que existan otros bosques valiosos que aún deben ser identificados.

El bosque de Nonguén, con sus 3.000 ha, tiene relevancia por ser un área continua de bosque nativo que, además, forma parte de una cabecera de cuenca de producción de agua potable. Esta propiedad fue entregada a la Corporación de Fomento de la Producción (CORFO), poco antes de la privatización de la empresa sanitaria de la Región (ESSBIO S.A.). CORFO está en proceso de traspasar este predio al Ministerio de Bienes Nacionales, quien lo traspasaría al Gobierno Regional del Biobío o al Fisco para crear una Reserva Nacional. Por otro lado, el fundo Escuadrón, de unas 230 ha, representa uno de los fragmentos más septentrionales de bosque valdiviano de la VIII Región.

[3] Ibarra-Vidal H., E. Jaque, J.C. Ortiz & R. Rodríguez (1997). Fundamentos para la creación de un Santuario de la Naturaleza en el fundo Valle Nonguén (provincia de Concepción, región del Biobío). Informe al Consejo de Monumentos Nacionales, Chile. CODEFF-Filial Concepción, Concepción.

También incluimos aquí sectores que por no presentar especies catalogadas En Peligro, no han sido considerados para su protección legal. Así, San Martín (1995) describe una pequeña quebrada en Cauquenes (35°59' S - 72°40' W), VII Región (Tabla 6), con la presencia más septentrional del voqui-naranjillo (*Pseudopanax valdiviensis*). Estas localidades requieren de identificación y difusión pública, destacando su aporte a la restauración futura del bosque nativo costero.

Tabla 6. Áreas de interés en el bosque templado costero en las regiones del Maule (VII Región) y del Biobío (VIII Región) que no se encuentran protegidas legalmente. Tomado de *Muñoz *et al.* 1996, **Ibarra-Vidal, observación personal, ***Ibarra-Vidal *et al.*, 1998 y ****Zeballos y Matthei, 1999.

Región	Localidad	Superficie bosque nativo (ha)	Propiedad	Comuna	Provincia
VII	Altos de Licantén*	s/i	Privada	Licantén	Curico
	Macal*	s/i	Privada	Curepto	Talca
	La Montaña, el Desprecio*	s/i	Privada	Empedrado	Talca
	Polhuin*	s/i	Privada	Chanco	Cauquenes
	Cuesta la Chepica*	s/i	Privada	Pencahue	Talca
	Quebrada Honda*	s/i	Privada	Constitución	Talca
	Pinares de Curanipe*	s/i	Privada	Pelluhue	Cauquenes
	Cauquenes*	s/i	Privada	Cauquenes	Cauquenes
VIII	Cerro Coiquén**	s/i	Privada	Quirihue	Ñuble
	Fundo Nonguén***	3.000	Fiscal	Chiguayante/Concepción	Concepción
	Fundo Escuadrón****	231	Privada	Coronel	Concepción

Localidades con especies del bosque en peligro de extinción

Existen una serie de localidades generalmente privadas que, aunque son fragmentos muy pequeños y aislados, son importantes porque mantienen ejemplares o pequeñas poblaciones de especies catalogadas En Peligro de Extinción (Tabla 3).

La mayoría de estas localidades se ubican en quebradas o laderas con fuerte pendiente, es decir, terrenos que fueron intensamente explotados y que hoy presentan renovales o bosques secundarios. Estas localidades contribuirían a mantener el rango distribucional de las especies y en el futuro servirían como fuente de semillas para eventuales reintroducciones o conservación *ex situ*. Un porcentaje importante de estos sitios están aislados, por lo que deberían ser restaurados y ampliados.

En este sentido, es necesaria la continuidad del Programa de Protección y Recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenazadas que conduce CONAF (Cabello, 1987). Tan importante como la protección de las localidades de procedencia de donde se recolectan semillas, es la protección de los sitios donde deberían ser plantadas con posterioridad. También es necesario definir el estado de las poblaciones de animales del bosque que se encuentren En Peligro, tales como los anfibios *Alsodes vanzolinii* y *Rhinoderma rufum*, cuyos registros son antiguos (Ortiz e Ibarra-Vidal,

en este volumen), y resolver el problema taxonómico de especies como el roedor *Spalacopus cyanus maulinus* (cururo del Maule) (Muñoz-Pedreros, 2000). El caso de la güiña (*Oncifelis guigna*) ha sido estudiado por Acosta *et al.* (en este volumen) en la VII Región y sería útil conocer su presencia y distribución en otros hábitats del Biobío, pues incluso se ha registrado un ejemplar en los fragmentos boscosos del SN península de Hualpén, el cual está rodeado de mar y áreas urbanizadas.

39.1.4. *Grupo D: Áreas boscosas por explorar*

Corresponde a fragmentos boscosos sin conocimiento sobre su relevancia en el contexto de la conservación biológica del bosque costero. Estas áreas se encuentran en propiedades privadas. Sin embargo, nuestra experiencia indica que estas áreas conservan ejemplares de especies de interés para la conservación, incluso especies de pequeños vertebrados aún no descritos para la ciencia (Ibarra-Vidal, observación personal). Entre ellas se cuentan, por ejemplo, la costa entre el río Itata y Cobquecura, el macizo norte de Nahuelbuta entre Coronel y Curanilahue, el cuerno de Arauco (comunas de Arauco y Lebu). Quienes recorremos con regularidad el área de trabajo, conocemos algunos de estos sitios, que están dentro del ámbito de distribución de especies catalogadas En Peligro. Muchas de estas áreas tienen una superficie mayor a los de los fragmentos citados en la Tabla 3.

39.2. La comuna: unidad de trabajo para conservar los bosques nativos

Nuestros vuelos de reconocimiento en la CC de las regiones del Maule y del Biobío nos indican que las áreas boscosas son reducidas y están ampliamente dispersas (*e.g.*, entre Quillón y Ninhue), es necesario identificarlas y darlas a conocer y promover su protección. Además, hemos constatado que existe preocupación de algunas autoridades comunales y propietarios por la conservación del bosque. Existe fuerte tendencia a la concentración de la propiedad en grandes empresas forestales, provocando serios problemas de desarraigo a escala comunal (Morales, 1989; Fazio, 1997).

Si bien las funciones comunales no se relacionan con la conservación biológica, existen algunos elementos para orientar el trabajo operativo a esta escala; primero, porque la información estadística del país está agregada a esta escala y, segundo, porque en algunas comunas existen grupos de investigación en instituciones de educación superior que pueden interactuar con autoridades comunales u organizaciones locales y aportar a la gestión ambiental. La presencia local de Universidades, Institutos Profesionales y Centros de Formación Técnica, con carreras en las áreas forestal y biológica, representa un potencial de estudiantes interesados en realizar sus tesis o prácticas profesionales en el área de trabajo (*e.g.*, Mena, 1996; para la comuna de Empedrado, VII Región; Polymeris, 1995; para el SN península de Hualpén, VIII Región).

De acuerdo a diversos antecedentes, muchas comunas de la zona han aumentado su superficie de plantaciones forestales, disminuyendo la población

rural. Fuentes (1994) planteaba que la migración rural-urbana ha permitido la recuperación de zonas boscosas en la Región Metropolitana. Sin embargo, en el área de trabajo, debido al aumento de las plantaciones forestales, el bosque nativo ha disminuido gravemente.

39.3. Una invitación a empresas y grupos ambientalistas

El bosque nativo de la CC de las regiones VII y VIII necesita urgentemente de planes de restauración para conservar la biodiversidad local. Las posiciones extremas o "fundamentalistas", tanto del sector empresarial como del ambientalista, no contribuyen a dicho objetivo.

Creemos, sin embargo, que a los propietarios y ejecutivos de las empresas forestales que utilizan una parte importante del área de trabajo en actividades productivas les cabe una gran responsabilidad en la protección de los fragmentos de bosque nativo remanentes, a pesar de que el lenguaje económico al que están habituados limita una aproximación efectiva a la problemática de conservación (Ibarra-Vidal, 1993). Raga y Sierralta (1995), por ejemplo, reducen la problemática de conservación a un problema económico dependiente de los tipos de incentivos para los propietarios. Tal planteamiento parece razonable, pero la realidad nos indica que son otras las motivaciones que han inducido a diversos actores privados a proteger áreas boscosas (véase Villarroel, 2001).

Algunos representantes del sector forestal han insistido en la división de bosques de preservación, de producción y de protección (Contesse, 1989; Morales, 1990; Hartwig, 1991; Raga y Sierralta, 1995), sin considerar que la visión moderna de la conservación supera esa antigua tricotomía. Hoy se comprende que para conservar no son suficientes las áreas protegidas, sino una acción decidida en las áreas dedicadas a la producción (Noble y Dirzo, 1997; Sepúlveda *et al.*, 1997). Creemos necesario, para incorporar la sustentabilidad al sector forestal (bosque y plantaciones), la construcción de un discurso basado en nuevos elementos de análisis (véase Cabello, 1996; Franklin y Armesto, 1996; Sanhueza, 1998; Ochoa *et al.*, 2001; Schlatter, 2001).

Los problemas de conservación biológica involucran procesos genético-evolutivos, ajenos a los objetivos y a la escala temporal en que se ha organizado la disciplina económica y el lenguaje habitual. Para cumplir objetivos de conservación del bosque nativo en el área de trabajo se requiere de un esfuerzo intelectual de mayor envergadura y una disposición y generosidad con las futuras generaciones de chilenos.

Así, las campañas ambientalistas en contra del sector forestal no constituyen una acción positiva ni propositiva en ese sentido. El sector forestal enfrenta exigencias ambientales cada vez mayores, por lo que deben preocuparse de la sustentabilidad de su actividad, contexto en el cual resulta fundamental la certificación (Otero y Maluenda, 1998). Por otro lado, algunas campañas publicitarias que impulsan las empresas forestales resultan intencionadamente desorientadoras. La campaña denominada "Bosques para Chile", por ejemplo,

ha sido denunciada como engañosa por científicos (véase Sociedad de Botánica de Chile, 2001[4]), e incluso por ingenieros forestales (Donoso, 2001). Esta campaña –de un alto costo monetario– contiene graves errores conceptuales (véase Ibarra-Vidal, 1993). Sin embargo, no cabe duda que tales errores han sido intencionados para provocar un impacto positivo desde la opinión pública hacia el sector maderero. La misma rigurosidad que exigimos a los grupos ambientalistas, se la exigimos también a los ejecutivos y empresarios forestales del país representados en la Corporación de la Madera (CORMA).

Una señal importante y más seria en este sentido ha sido la firma el 8 de enero del 2003 de un Convenio de Cooperación Ambiental entre la CONAMA-VIII Región y CORMA VIII Región y sus empresas forestales asociadas, "con el fin de crear canales de coordinación, cooperación para recuperar, conservar y preservar la biodiversidad regional, sumándose a un esfuerzo compartido por otros actores de nuestra sociedad".

39.4. Propuesta de una estrategia para conservar los bosques nativos costeros

La situación actual en el área de trabajo no nos permite asegurar la mantención de los procesos ecológicos y evolutivos. Debido a la importancia del actor humano en este proceso, se requiere de un programa de educación y capacitación –apoyado por investigación– para eliminar antiguas prácticas negativas y fomentar una nueva cultura forestal.

En la Figura 1 se representan las partes y las interrelaciones de la propuesta estratégica adaptada de Ibarra-Vidal (1993). Se resume la situación histórica, actual y aquella que proponemos construir en el área de trabajo. La investigación, educación y capacitación resultan clave para actuar en forma coordinada y retroalimentando la estrategia.

39.4.1. *Estrategia regional*

Dada la situación actual, nos preguntamos entonces: ¿cómo conservar aquello que, en la práctica, no puede cumplir el objetivo de "mantener los procesos ecológicos y evolutivos"? Nuestra estrategia se basa en que los fragmentos de bosques remanentes, independiente de su tamaño y deterioro, son el fundamento para restaurar y conservar los ecosistemas boscosos costeros. Si un bosque se considera deteriorado desde el punto de vista forestal (o económico), no significa que haya perdido su potencial para contribuir a la conservación biológica.

[4] Sociedad de Botánica de Chile (2001). Declaración Pública sobre campaña "Bosques para Chile". Octubre. http://www.udec.cl/~botanica/cartadenuncia.htm

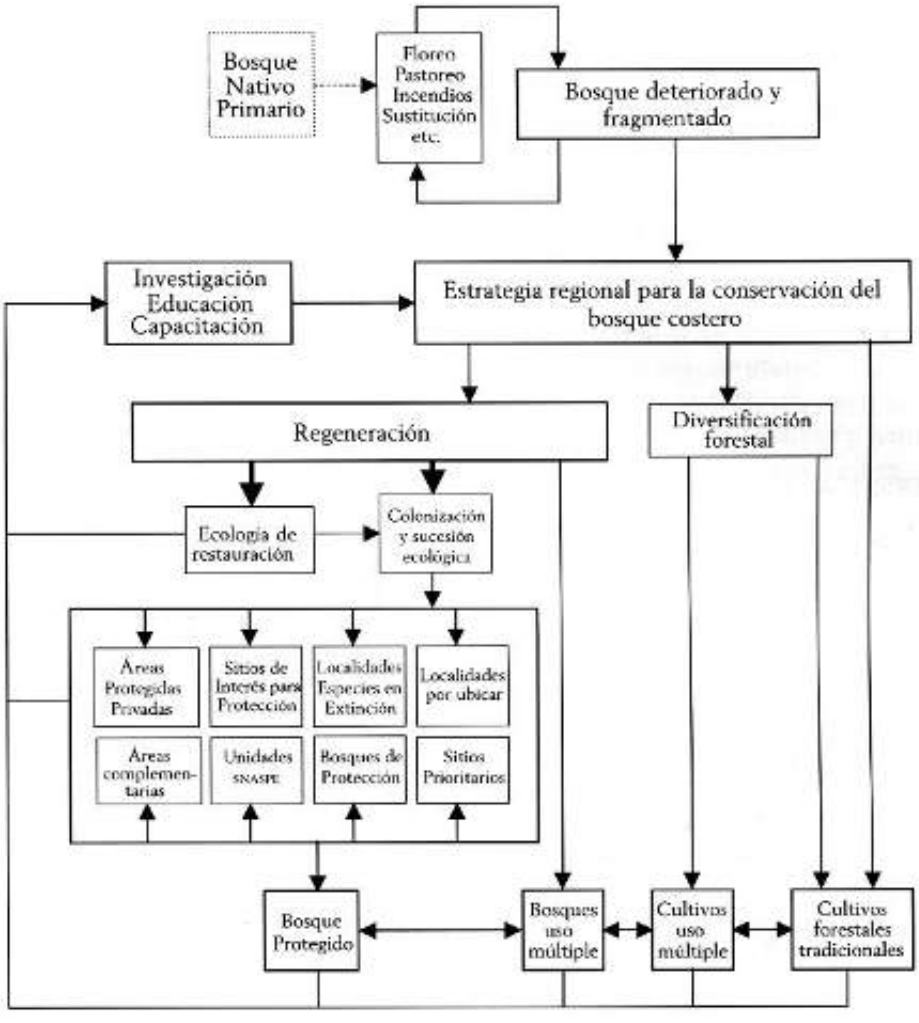


Figura 1: Marco histórico-estratégico para la restauración y conservación del bosque nativo costero en las regiones del Maule y del Biobío

Regeneración

La base operativa de la estrategia reside en la regeneración natural que ha permitido la persistencia de los fragmentos remanentes (Tablas 1 a 6). Se requiere potenciar este proceso en otros lugares. Vasta experiencia en el mundo indica que la recuperación de un ecosistema se inicia tan pronto como disminuyen las causas que lo afectan. En este sentido, el estudio de la colonización y sucesión ecológica del bosque costero puede contribuir a planificar su restauración, con una visión que proyecte nuestro trabajo y capacidad intelectual en el largo plazo.

Áreas o fragmentos de bosques

El bosque nativo futuro se regenerará y ampliará a partir de todos aquellos sectores que contienen fuentes de propágulos y fauna (Tablas 1 a 6). Así, proponemos la política general de proteger todos los bosques deteriorados, sus fragmentos y localidades de interés, pues su función dependerá de la estrategia regional planteada: son útiles tanto las extensiones boscosas continuas de Nonguén y Cayumanque, como los ejemplares aislados del Registro Nacional de Árboles Gigantes de CONAF (Anónimo, 1986). Por otro lado, a la Unidad de Control de CONAF que fiscaliza los planes de manejo, le cabe una gran responsabilidad para asegurar la mantención de los bosques de protección y su ampliación cuando sea necesario.

Diversificación forestal

Este marco estratégico conduciría en el mediano y largo plazo a cuatro grandes grupos de bosques:

a) Bosque Nativo Protegido. Uno de sus fines sería facilitar la regeneración natural y ampliación de áreas boscosas. Conduce al mejoramiento de las condiciones para el desarrollo de bosques nativos secundarios, que serían incorporados a las diversas categorías de áreas silvestres protegidas. Lara *et al.* (1996) proponen la creación de bosques comunales, provinciales y regionales como complemento al SNASPE. Sugerimos aquí la creación de "Áreas de Restauración" compuestas por conjuntos de fragmentos cercanos con el objetivo de restaurar la continuidad del bosque, tal como en los casos del cerro Coiquén y Altos de Ninhue en la costa de Ñuble (VIII), y en el cerro Cayumaque (VIII).

b) Bosque Nativo de Uso Múltiple. Todos aquellos bosques nativos provenientes de procesos de regeneración que, mediante un manejo silvicultural moderno, se destinen al uso múltiple, ya sea por parte de grandes empresas o de pequeños propietarios. De estos renovales se podrá producir madera de alto valor u otros subproductos y la situación esperada será un manejo imitando a la naturaleza (Schlatter, 2001). Las empresas forestales tienen aquí una función esencial. Existen renovales de *N. glauca* y *N. alessandrii*, ambas especies de interés forestal (CONAF, 1998), que son continuos con los bosques de protección.

c) Plantaciones forestales de uso múltiple. Basadas en árboles nativos y exóticos, ampliando el concepto de diversificación forestal. Sin embargo, a diferencia de las plantaciones tradicionales, se propone un cultivo hetero-etáneo, y/o mixto, en los que se puede asociar otros cultivos y subproductos (véase Gajardo *et al.*, 1989; Cabello, 1996; Sanhueza, 1998; Schlatter, 2001). Su dificultad radica en la exigencia de conocimiento básico y de preparación de profesionales.

d) Cultivos forestales tradicionales. La actividad forestal tradicional continuará en el área de trabajo. Sin embargo, a medida que nuestra economía se inserta en la actual globalización, aspiramos a modernizar la cultura forestal (Noble y Dirzo, 1997). En ese contexto, se propone la restauración de los fragmentos de bosque nativo que fueron sustituidos en quebradas. Estimamos que el cultivo forestal tenderá a considerar otras variables y existen claras señales en ese sentido, como es la certificación forestal (Otero y Maluenda, 1998) y la politica de diversificación forestal (Juacida y Benedetti, 1997; Sanhueza, 1998).

En el área de trabajo, las aproximaciones de conservación de grano grueso (ecosistemas) son tan válidas como las de grano fino (especies), conclusión inevitable cuando se analizan situaciones tan graves como las indicadas. Schwartz (1999) plantea que se deben aprovechar todas las escalas espaciales y Simonetti y Armesto (1991) enfatizan la necesidad de investigación para la toma de decisiones.

PERSPECTIVAS

No parece ser una condición necesaria, en el área de trabajo, la aplicación de los instrumentos económicos que sugieren Raga y Sierralta (1995) para proteger el bosque nativo. Las acciones planteadas están ocurriendo sin ellos: por ejemplo, los fragmentos boscosos protegidos, como la RN Los Queules, fue entregado en comodato a CONAF por Forestal Millalemu; el Sector Empedrado de la RN Los Ruiles fue donado por un particular; los bosques de Cayumanque y Altos de Ninhue han sido protegidos por sus propietarios; se han realizado algunas tesis de postgrado; CONAMA y CORMA-Región del Biobio firmaron un Convenio de Cooperación Ambiental; entre otros.

Al igual que Fuentes (1994), no proponemos recrear el bosque original, pues el grado de intervención ha sido extenso e intenso. Pero el bosque nativo secundario actual y el que se logre incrementar durante las próximas décadas, envejecerá y retornará a una dinámica "natural". Habrá así, en 50 ó 70 años, un paisaje en mosaico con bosques y plantaciones que enriquecerán la calidad de vida de los chilenos y las empresas forestales podrán dar fe de su compromiso con la sustentabilidad. Después de unos 450 años de destrucción, 70 años no es mucho tiempo en la historia de Chile.

Agradecimientos

A Aníbal Pauchard por la lectura crítica al manuscrito y sus comentarios, al igual que el de los revisores anónimos, quienes ayudaron esclarecer su contenido. A los Sres. Alexis Villa Suazo, Carlos Carreño Quintero y Leonardo Cáceres Rencoret, de la Unidad de Patrimonio Silvestre CONAF Región del Maule, y a Patricia Faúndez, de CONAMA-VIII Región, por su valioso aporte de información.

40. Conservación de la Cordillera de la Costa: un desafío urgente en la ecorregión valdiviana

Conservation of the Coastal Range: an urgent challenge for the Valdivian eco-region

JAIME CAVELIER Y DAVID TECKLIN

Abstract

Temperate rain forests of southern South America have been selected by the World Wildlife Fund (WWF) as one of the 200 most important eco-regions in the world, in terms of biodiversity, endemism and degree of threat. It has been estimated that 45% of the Pre-Columbian forest cover has been lost.

Within this eco-region, remnant forests of the Coastal Range have been identified as a conservation priority. Despite the fact that they host a large fraction of the unique biodiversity of the region, coastal forests are subjected to strong anthropogenic pressures due to the conversion of native forests to forestry plantations, extraction of firewood and woodchips, and road construction. The main constraints for conservation plans are the small number and reduced extent of public reserves, nearly complete private tenure of the land, and lack of regulation of land use. The main opportunities are the recent attention by Chilean government agencies to the protection of coastal forests and the growing interest in private conservation.

The Conservation Vision for the Valdivian coastal forests, developed by WWF together with local and international experts, is to set up a complex of reserves with the following elements: 1) nuclear areas of public and private reserves in the north, center and south of the region, 2) buffer areas between the nuclear reserves, 3) a habitat corridor between the Andes and the Coastal Range, and 4) multipurpose zones for the development of economic activities compatible with the ecological values of the area.

Introducción

A pesar de su reducido territorio, los bosques templados lluviosos de Chile y el suroeste de Argentina son uno de los ejemplos más impresionantes de diversidad de hábitats y especies endémicas del planeta. Constituyen la segunda área más extensa de bosques templados lluviosos del mundo (después del noroeste Pacífico de los Estados Unidos y Canadá) y son destacables a nivel mundial (Armesto *et al.*, 1996) por su alta biomasa (incluyendo madera viva y muerta), su alta proporción de especies y géneros endémicos, la persistencia de grandes extensiones de bosque y gradientes altitudinales relativamente intactos, y grandes lagos oligotróficos (Soto y Campos, 1996).

La ecorregión valdiviana (EV) abarca desde Maule (VII Región, 35° S), hasta Aysén (XI Región, 48° S), incluyendo áreas en la ladera oriental de los Andes en Argentina. El Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) destaca esta área dentro del sistema de clasificación conocido como Global 200[1] (Dinerstein *et al.*, 1995). El Global 200 es la estrategia más exhaustiva propuesta hasta la fecha para la conservación de la biodiversidad mundial, según la opinión de destacados conservacionistas como E.O. Wilson.

La inclusión de la EV entre las zonas prioritarias para la estrategia mundial de WWF coincide además con otros esquemas que identifican el total, o partes de esta región, como prioritarias, basándose en la distinción de *Hotspots*, o zonas de gran valor biológico (Myers *et al.*, 2000), áreas de endemismo de aves de acuerdo a Birdlife Internacional (Stattersfield *et al.*, 1998), Centros de Diversidad de Plantas de IUCN-WWF (Arroyo y Hoffmann, 1997) y Bosques de Frontera del Mundo, según el World Resources Institute (Bryant *et al.*, 1997; Neira *et al.* 2002).

En este trabajo realizamos una revisión del estado de conservación del área costera de la EV y de las principales amenazas y oportunidades para proteger la biodiversidad regional, y proponemos una visión de un paisaje de conservación, basado en consultas a expertos locales e internacionales por parte de WWF.

40.1. Estado de conservación de la ecorregión valdiviana

Previo a la llegada de los españoles a Chile, la EV estaba cubierta por bosques, con presencia de humedales y lagos (Fig. 1). La cobertura de bosques era continua desde la Cordillera de la Costa (CC) hasta los Andes, a lo largo de un gradiente de precipitaciones que decrecía hacia el norte y hacia la vertiente andina oriental.

A través de una primera evaluación de los cambios en la cobertura boscosa de la ecorregión, mediante la comparación de mapas de cobertura de vegetación actual (CONAF-CONAMA, 1997) e histórica (INTA *et al.*, 1999), se estimó que se ha perdido aproximadamente 40% de la cobertura boscosa original (Figura 1, Cuadernillo 4), sin considerar cambios en estructura y composición de los bosques remanentes. La distribución de la cobertura actual es muy desigual. Mientras 57% del total de bosques nativos aún permanece en pie en la parte sur (denominada "Bosque Costero Valdiviano", correspondiente a partes de las regiones X y XI), sólo queda el 25% del bosque original en la parte norte (denominada "Bosque Costero Maulino-Nahuelbutense" y correspondiente a las regiones VII a la IX).

[1] El "Global 200" es una lista de las ecorregiones biológicamente más sobresalientes en el planeta. Su selección se hizo a partir de la lista de todas las ecorregiones del mundo (800+). En este proceso de selección se usaron criterios como la representatividad, es decir la necesidad de representar en las diferentes regiones biogeográficas (*e.g.*, neotrópico, paleotrópico, neártico). En esta lista es donde la red de organizaciones que conforman la WWF han acordado concentrar sus esfuerzos de conservación.

El análisis de la ecorregión, coordinado por el WWF, con participación de más de 100 expertos locales en Chile y Argentina, identificó 11 subregiones y un conjunto de 69 "áreas prioritarias para la conservación" de la biodiversidad. Dos subregiones en la CC requieren medidas más urgentes de conservación, debido a su baja representación en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Estado (SNASPE), el alto porcentaje de pérdida histórica de vegetación nativa, importancia biológica, y niveles comparativos de amenaza (WWF *et al.*, en preparación). Estas dos subregiones, "Bosque Costero Maulino-Nahuelbutense" en el norte y "Bosque Costero Valdiviano" en el sur, contienen un total de 18 áreas prioritarias (Figura 2, Cuadernillo 4), incorporando los "sitios prioritarios" definidos previamente por CONAF (Muñoz *et al.*, 1996).

40.1.1. *Presiones y amenazas*

En el análisis y visión de biodiversidad para la ecorregión Valdiviana, se evaluaron cinco tipos principales de amenazas: sustitución de bosque nativo por plantaciones, explotación forestal para madera y astillas, extracción de leña, incendios y sobrepastoreo (Figura 3, Cuadernillo 4, Anexo 1). Dado que no existe información completa respecto de las tendencias actuales y distribución geográfica de estas amenazas, se construyeron modelos espaciales usando Sistemas de Información Geográfica (Figura 3, Cuadernillo 4). Un modelo sintético que suma las distintas amenazas muestra que las áreas prioritarias en la CC están bajo una amenaza alta o muy alta (Figura 3, Cuadernillo 4). Las ecuaciones correspondientes a cada nivel de amenaza están incluidas en el Anexo 1.

SUSTITUCIÓN DE BOSQUE NATIVO POR PLANTACIONES

En las últimas décadas, una de las causas más importantes de la pérdida de bosques nativos en la ecorregión ha sido la conversión (o "sustitución") de bosques por plantaciones de especies introducidas (Lara *et al.*, 1996). Desde la década de los setenta, el sector forestal chileno, basado principalmente en la producción de celulosa, ha impulsado, con el apoyo de subsidios estatales, la expansión de plantaciones de pino Monterrey (*Pinus radiata*) y eucaliptos (*Eucalyptus globulus* y *E. nitens*). Estas plantaciones aportan el 90% del ingreso económico de la industria maderera en Chile (INFOR, 1999).

Cerca del 90% de las plantaciones se concentraron en la porción norte de la EV. Ello ha determinado que casi toda la extensión remanente del uso agrícola, del tipo forestal roble-hualo (*Nothofagus glauca*), en conjunto con los bosques esclerófilos en las regiones VII y VIII, hayan sido transformados en plantaciones (Donoso, 1995; Arnold, 1998, San Martín, en este volumen). En 1990, 81% de las pérdidas de bosques nativos en la VIII Región y 41% en la X Región correspondieron a sustitución (CONAF-CONAMA, 1997). Actualmente, se estima que las plantaciones forestales cubren un total de 1.543.290 ha, o 67,3 % del área original de bosques nativos en toda la EV (CONAF-CONAMA, 1997).

Explotación forestal

Gran parte de las operaciones forestales en Chile aplican prácticas de manejo con bajos estándares ambientales, contribuyendo a la degradación y destrucción de los bosques nativos. CONAF ha estimado, por ejemplo, que sólo 20% de las operaciones forestales se realizan con planes de manejo autorizados (Emanueli, 1996), pudiendo en algunos casos alcanzar sólo a 5% del total (Lara *et al.*, 1996). Los planes de manejo, sin embargo, no garantizan la protección de los bosques (J.A. Ramírez, comunicación personal). Los impactos directos e indirectos de las operaciones forestales a escala pequeña y mediana constituyen una presión acumulativa sobre el bosque nativo remanente que generalmente se subestima en los análisis de cambios en cobertura boscosa.

Esta problemática se refleja, por ejemplo, en la explotación del alerce (*Fitzroya cupressoides*, Foto 48, Cuadernillo 2). La utilización de esta especie ha sido y sigue siendo una amenaza significativa para la conservación de los bosques en la CC, particularmente en la provincia de Llanquihue. A pesar de que la tala de árboles vivos fue prohibida (DL 490, 1973), y que su comercio internacional está vedado por la Convención sobre Comercio Internacional de Especies en Peligro (CITES), la madera muerta o caída puede ser cosechada legalmente en Chile. Así, la supuesta solución ha acrecentado el problema, pues la protección parcial de la madera de alerce, junto a la interpretación de la Ley por parte de autoridades, ha creado un incentivo perverso para matar los árboles, por ejemplo, mediante quema de bosques, para luego solicitar "planes de extracción" de alerce muerto (Díaz *et al.*, 1988[2]).

La producción de tejuelas y tablones a partir de árboles de alerce muertos es una de las fuentes de ingresos para las comunidades indígenas mapuche-huilliches aisladas en sectores costeros de la provincia de Osorno (Smith-Ramírez, 1996). Una adecuada regulación del uso de alerce requiere sensibilidad a esta situación. Sin embargo, en los últimos años, a pesar de la escasa fiscalización en áreas remotas, se han documentado explotaciones masivas de árboles vivos, particularmente en las comunas de Fresia y Los Muermos. Estas operaciones comerciales delictivas constituyen una amenaza para el futuro del alerce, que es muy distinta en tipo y escala al uso histórico comunitario.

Extracción de leña

La leña es una fuente importante de energía para calefacción y cocina de la población rural y urbana en la EV, donde el 60% de la madera es convertida en leña (INFOR, 1994; 1997; 1999; Lara *et al.*, 1996). La leña es la fuente principal de combustible doméstico, siendo usada también en edificios comerciales, públicos e industrias.

[2] Díaz S., O. Larraín, A. Lara, C. Echeverría (1998). Investigación de cortas ilegales y comercialización de alerce (*Fitzroya cupressoides*) y ciprés de las Guaitecas (*Pilgerondendron uviferum*). Informe Técnico. Policy Development and Implementation for Forests in Chile and Argentina. Universidad Austral de Chile-WWF, Valdivia.

La extracción de leña es una actividad económica informal, que se realiza en forma descentralizada, en cientos de pequeños frentes dispersos en las fronteras agrícolas, con escasa aplicación de planes de manejo o prácticas silviculturales. Estas características hacen que sea difícil estimar su impacto sobre los bosques a escala regional y local. En la isla de Chiloé, la escala de la extracción de leña se refleja en que la mayoría de las actividades, incluida la construcción de carreteras, está impulsada por la demanda de leña.

Uso del fuego

Históricamente, el fuego ha causado grandes pérdidas de bosques nativos en la EV. Numerosas erupciones volcánicas, con documentación histórica, causaron incendios forestales en zonas limitadas de los Andes (Veblen y Ashton, 1978), especialmente en bosques de araucaria y ciprés de la cordillera. Asimismo, los bosques de *Nothofagus* de la vertiente andina oriental han estado expuestos a fuego inducido por tormentas eléctricas (Veblen *et al.*, 1996a). Esta dinámica de incendios naturales está asociada a períodos de sequía estival (Kitzberger *et al.*, 1997).

Sin embargo, la intensificación de los incendios antropogénicos, a la llegada de los europeos, produjo una disminución significativa de los bosques regionales (Laclau, 1997). Más de 400.000 ha de bosques fueron quemadas en 1853, durante la colonización de la región de los Lagos. En total se estima que 11 millones de ha de bosque fueron quemadas como resultado de la ocupación de la tierra y de la expansión de la frontera agrícola (Haltenhoff, 1993). Los fuegos antropogénicos continuaron durante el siglo XX con un total de 5 millones de ha quemadas en las regiones XI y XII (Haltenhoff, 1993). Veranos particularmente secos aún ponen en riesgo al bosque nativo, como lo indican las 20.000 ha de bosque que fueron quemados intencional o accidentalmente en el verano del año 2002.

40.1.2. *Limitaciones para la conservación*

Falta de áreas protegidas

La mayor concentración de biodiversidad (especies de plantas leñosas y vertebrados) en formaciones húmedas de Chile, incluyendo endemismos con estrechos rangos de distribución, se concentra en la porción más septentrional de la EV, asociada a la CC (37°- 41° S, Villagrán, 1995; Arroyo *et al.*, 1996b; Armesto *et al.*, 1998). Este patrón es contrario a la distribución latitudinal de áreas de protección en Chile. En consecuencia, las áreas que contienen la más alta biodiversidad en la EV están fuera del SNASPE (Armesto *et al.*, 1992; 1998). Ello se refleja en que <0,6% de la CC norte y <1,5% de la CC sur se encuentran en áreas protegidas públicas o privadas (Smith-Ramírez, 2004).

Falta de ordenamiento territorial e incentivos

Desafortunadamente, planes o regulaciones para el uso del territorio de la CC están actualmente restringidos a algunas zonas urbanas. Esta falta de planificación rural ha conducido a que áreas con bosques nativos de alto valor de conservación se transformen lentamente en plantaciones de especies exóticas y que se adelanten obras de infraestructura en lugares inadecuados. Además existe una carencia de incentivos para estimular a actores privados para privilegiar la mantención y manejo del bosque nativo por sobre otros usos.

Tenencia de la tierra

La mayor parte de la tierra en la CC está en manos privadas (Figura 4, Cuadernillo 4). En las regiones VII a X, la dominancia de empresas forestales sobre la propiedad es notable, aunque este patrón es heterogéneo. En la CC entre las regiones VII y IX, las empresas forestales son claramente mayoritarias, pero la tenencia de la tierra en la CC valdiviana es más compleja, existiendo seis tipos de propiedad (Tabla 1). Los terrenos estatales incluyen pequeñas áreas protegidas (*e.g.*, Monumento Natural Alerce Costero, Reserva Nacional Valdivia, Parque Nacional (PN) Nahuelbuta), administradas por CONAF, otros terrenos fiscales, y retazos de grandes fundos fiscales, cuya situación jurídica es ambigua. Otras áreas de propiedad fiscal están en proceso de ser entregadas a comunidades indígenas. Importantes áreas de bosques nativos en la costa norte y sur se encuentran en "colonias" campesinas, la mayoría de las cuales datan de la reforma agraria. Esto incluye una amplia franja aledaña al PN Nahuelbuta en la comuna de Angol y en la denominada "Cordillera de Carahue" en el sector de Trovolhue. La X Región incluye remanentes de colonias en la comuna de San José de la Mariquina. Más al sur, las comunas de Maullín, Los Muermos y Fresia concentran importantes comunidades campesinas vinculadas a la explotación del alerce.

La posibilidad de aumentar la cobertura protegida de bosques en la zona costera está limitada por la compleja tenencia de la tierra, así como la confluencia de otras demandas sociales.

Tabla 1. Tenencia de la tierra en la Cordillera de la Costa, X Región (Chile), datos de Corcuera *et al.* (2003)

Tipo de propiedad	Área (ha)
Áreas protegidas públicas y privadas	49.935
Tierras del Estado (no protegidas)	14.852
Pequeños y medianos propietarios privados	358.124
Grandes propietarios privados	353.947
Tierras predominantemente con influencia indígena	177.611
Tierras en proceso de intensiva subdivisión	86.305

40.1.3. *Oportunidades*

Reconocimiento social y oficial del área

En la última década, el reconocimiento de la importancia de la biodiversidad de la CC ha aumentado progresivamente, gracias a la difusión de una serie de trabajos científicos, nuevas políticas gubernamentales y la participación de la sociedad civil, incluidas las comunidades locales. Un importante y temprano reconocimiento de la necesidad de establecer nuevas áreas protegidas en la CC se encuentra en el libro de Armesto *et al.* (1996) y Muñoz *et al.* (1996). Más recientemente, cada oficina regional de la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA) entre la VII y X Región ha centrado atención en la necesidad de protección de ecosistemas costeros en sus respectivas estrategias regionales. El Gobierno de Chile, por medio de distintos ministerios y servicios públicos, ha suscrito acuerdos y declaraciones de principios, respecto a la necesidad de avanzar en la conservación de la CC, especialmente en la creación de nuevas áreas protegidas. Ejemplos de estos son la "Declaración y Acuerdo para la Protección de los Bosques Costeros" suscritos por CONAF Nacional, Intendencia Regional y servicios públicos de la X Región, con la WWF y otras instituciones locales de conservación (abril 3 del 2002), y el acuerdo entre varios ministerios y la Coalición para la Conservación de la CC (5 de enero de 2003). Esta última asociación cuenta con participación de más de una docena de organizaciones sociales, indígenas y ambientales, y es un hito en términos de atención pública a esta zona del país.

Conservación privada

A diferencia de otros países del continente, en Chile existe un contexto favorable para la conservación privada de tierras. La propiedad privada no sólo cuenta con protección constitucional, sino también existe un sistema establecido y relativamente eficiente para defender los derechos de propiedad. En la subregión maulino-nahuelbutense, la existencia de importantes fragmentos de bosque nativo dentro de los terrenos de empresas forestales, las convierte en actores con un fuerte potencial de combinar su actividad rentable con la conservación de la biodiversidad (Ibarra-Vidal *et al.*, en este volumen). En la subregión valdiviana, la existencia de más de 350.000 ha de bosque nativo en grandes propiedades, actualmente sin usos económicos rentables, representa una oportunidad para motivar a los propietarios a través de opciones e instrumentos de conservación.

Conservación indígena

Mientras la definición de las tierras indígenas es inherentemente controversial y su ámbito es sujeto de debate y conflictos sociales, existe un conjunto de "áreas núcleo" de tenencia indígena, con importancia para la conservación en la CC.

Estas áreas pueden ser clasificadas en dos grandes grupos: las comunidades mapuche-huilliche y las mapuche-lafquenche. La identificación de "áreas núcleo" indígena sirve sólo para el propósito de mostrar la importante relación que existe en varias zonas entre la ocupación indígena y los bosques nativos, sin perjuicio de la existencia de otros títulos, revindicaciones u ocupaciones[3].

Aproximadamente 100.000 ha de la CC en la provincia de Osorno, entre caleta Milagro (al sur del río Bueno) en el norte y bahía San Pedro hacia el sur, están ocupadas por diez comunidades indígenas asentadas en la ladera occidental de la CC, en una de las pocas zonas de cobertura boscosa continua. La ocupación ha generado un mosaico ecológico con tres situaciones: a) pequeños claros de uso agropecuario (casi todos <30 ha) en la cercanía de las casas, generalmente aledañas a los ríos principales, b) alerzales que han sido reducidos a renovales jóvenes con muchos árboles muertos en pie y en el suelo y c) bosque siempreverde con escasa intervención (Smith-Ramírez, 1996). Los sistemas de producción huilliche de la zona basados en la explotación del alerce y la agricultura y ganadería de subsistencia, tienen impacto limitado sobre el bosque siempreverde (Smith-Ramírez, 1996). Las comunidades huilliches de Chanquín y Huentemó, ubicadas en la cordillera de Piuchué, al norte del lago Cucao en la isla grande de Chiloé, ocupan aproximadamente 4.000 ha de bosque nordpatagónico y turberas. Las condiciones de este bosque es de menor explotación, menos senderos de acceso y menor población que en las comunidades huilliches de más al norte. En ambos casos, el estado de conservación del bosque, los conocimientos locales de las comunidades y el interés por parte de asociaciones indígenas en generar actividades económicas compatibles con la conservación del bosque nativo son una oportunidad importante para planificar un manejo sustentable.

En la provincia de Osorno un conjunto de comunidades mapuche-huilliches ubicadas entre bahía Mansa y bahía San Pedro se han organizado para establecer los primeros "parques indígenas" del país, con una superficie de más de 1.000 ha y 8 km de borde costero. Esta iniciativa de la Asociación Mapu Lahual busca desarrollar opciones económicas como el ecoturismo en la zona. Los Parques Mapu Lahual y actividades asociadas ofrecen un prometedor ejemplo de uso y conservación.

Otro caso, involucrando superficies mucho menores, son las tierras mapuche-lafquenches de las provincias de Valdivia, Malleco y Arauco. En Arauco, las comunidades se concentran en el área de las grandes lagunas costeras Lleu-Lleu y Lanalhue, actualmente designadas como Área de Desarrollo Indígena. Al sur de esta zona, existen tierras indígenas contiguas cerca del río Moncul, en la provincia de Malleco. La situación de "minifundio" y la historia de intenso uso agrícola de estas tierras ha reducido el bosque nativo a pequeños fragmentos. Finalmente, en la provincia de Valdivia, entre el pueblo de Mehuín y la playa de Chan-Chan, existe un conjunto de comunidades lafquenches, cuya ocupación está muy ligada al litoral. En esta área persisten importantes fragmentos de bosque en quebradas y altos de la CC.

[3] La intención aquí no es intervenir en el debate de larga data acerca de la definición y delimitación geográfica de las tierras y territorios mapuches, un tema que sobrepasa este artículo. Más bien es entender el aporte de las grandes áreas de propiedad indígena a la conservación de los bosques de la región.

40.2. Una visión de conservación para la Cordillera de la Costa

La visión de conservación para la CC desarrollada por WWF, en conjunto con expertos locales e internacionales, consiste en establecer un complejo de reservas y áreas de manejo, que incluyan todas las especies y hábitats nativos de la región, sin perjudicar las necesidades económicas y culturales locales. Este complejo estaría compuesto de los siguientes elementos:

1) Áreas núcleo de reservas públicas y privadas, que protejan ejemplos de la diversidad biológica de la CC (Fig. 5, Cuadernillo 4), en donde los impactos de las actividades humanas sean mínimos. De acuerdo con un análisis de wwf, estas áreas núcleo de reservas deben cubrir al menos 25.000 ha. Este tamaño mínimo deriva de estimaciones de ámbito de hogar de especies focales en la ecorregión (*e.g.*, pájaro carpintero cabeza roja, concón, y el gato güiña; wwf *et al.*, en preparación). En el bosque costero valdiviano por lo menos dos áreas podrían constituir núcleos para la conservación (Fig. 5, Cuadernillo 4). En el bosque costero maulino-nahuelbutense el establecimiento de áreas núcleo es un objetivo de largo plazo y puede ser factible sólo en los alrededores del PN Nahuelbuta.

2) Áreas de "amortiguamiento" o uso sustentable de baja intensidad que rodeen las reservas principales, resguardando las principales características y funciones del bosque. Las actividades compatibles con la conservación podrán incluir ecoturismo, manejo del bosque para servicios ambientales y varios productos maderables y no maderables.

3) Un corredor que asegure migraciones y flujos genéticos entre poblaciones costeras y andinas. En la x Región existen varias cuencas orientadas en dirección este-oeste, conectando la CC con los Andes. Estas cuencas son unidades naturales y están siendo analizadas para posibles proyectos de restauración ecológica. Otras cuencas con alto potencial para la conectividad entre los dos sistemas montañosos, son las de los ríos de la ix Región, Queule, Mahuidanche y Huilio (Medina, véase este volumen).

4) Áreas de matriz, o zonas multipropósito donde se desarrollen actividades que satisfagan las necesidades económicas de las comunidades locales. Estas actividades deberían incluir, idealmente, programas agroforestales, agricultura orgánica y extracción de maderas certificadas (i.e., fsc).

Anexo 1.

Ecuaciones usadas en el modelo de amenazas a los bosques de la Cordillera de la Costa, ecorregión valdiviana, Chile.

El modelo de amenazas para los bosques de la ecorregión valdiviana fue creado considerando en conjunto las siguientes amenazas: conversión de bosques nativos a plantaciones, extracción de maderas, producción de leña, fuegos antropogénicos y pastoreo. Para cada una de éstas, los modelos se crearon sobre la base de la tendencia de diferentes actividades humanas e industrias relevantes. Las ecuaciones ilustran la forma cómo se ponderaron las diferentes variables asociadas a cada amenaza. Para una explicación completa de este modelo, se debe consultar la Visión de Biodiversidad de la Ecorregión Valdiviana (WWF).

Sustitución de bosque nativo por plantaciones. Riesgo= Acceso por carretera (distancia al camino principal: hasta 1 km = 1; 1-5 km = 5; 5-10 km = 10; 10-20 km = 20; más de 20 km = 0. Distancia a camino secundario: hasta 1 km = 1; 1-5 km = 5; 5-10 km = 10; más de 10 km = 0) + Proximidad a plantaciones existentes (hasta 1 km = 1; 1-5 km = 5; 5-10 km = 10; 10-15 km = 15; más de 15 km = 0) + Capacidad instalada de las plantas de madera y su radio de influencia (hasta 2,7 m^3/ha = 1; 2,8-7,7 = 2; 7,8-3,7 = 3; 13,8-20,8 = 4) + Aptitud del tipo de vegetación para la conversión (tipos apropiados = 1, otros = 0), + Estado de protección (áreas protegidas = 0, otras áreas = 1).

Explotación forestal para maderas. Riesgo de extracción de maderas = capacidad de procesamiento de maderas y radio de suministros, 5 categorías (m^3/ha): hasta 11,7 = 1; 11,8-29,5 = 2; 29,6-45,8 = 3; y 45,9-57,0 = 4) + Acceso a caminos (hasta un km de la carretera = 2; 1-5 km = 2; más de 5 km = 0) + Aptitud forestal de vegetación (vegetación con potencial = 1, sin potencial = 0).

Explotación forestal para leña. Riesgo de extracción de maderas para leña = Aptitud vegetación para leña (bosques con potencial = 1, sin potencial = 0) + Acceso por carretera (distancia de menos de 5 km a la carretera = 1; más de 5 km = 0) + Área de consumo de leña (centros poblados dentro de un radio de 100 km = 1, otra distancia = 0) + Áreas alto riesgo (área noroccidente de Talca, zonas próximas a carreteras de la precordillera entre Chillán y Los Ángeles, porción Carahue de la cordillera de Nahuelbuta, zona de precordillera al oriente de Temuco-Curacautín, Melipeuco, y Currarehue, precordillera al oriente de Puerto Montt, todas las áreas cercanas a la Cordillera de la Costa en la X Región - Estaquilla, San Juan de la Costa, Corral y Mariquina, y la isla de Chiloé a lo largo de caminos de penetración al suroccidente de Chonchi).

Fuegos antropogénicos. Riesgo de fuego = distancia a carreteras (menos de 1 km vecino a carreteras primarias y secundarias = 1, a mayor distancia = 0) + Distancia a ciudades (<2 km = 1; > 2 km = 0) + Elevación y tipos de vegetación (1 (bajo) a 3 (alto) dependiendo de la susceptibilidad a las quemas).

Pastoreo. Riesgo de pastoreo = Elevación y vegetación (para cada zona altitudinal 0 (baja susceptibilidad) y 3 (alta susceptibilidad)) + Estatus de protección (protección estricta (parques nacionales = 0), reservas con uso restringido por parte de humanos = 1; áreas con poca implementación o fuera de áreas protegidas = 2.

Conclusiones

41. Estado del conocimiento y conservación de los ecosistemas de la Cordillera de la Costa: síntesis y perspectivas

Current knowledge and conservation status of Coastal Range ecosystems: synthesis and prospects

CECILIA SMITH-RAMÍREZ, JUAN J. ARMESTO Y BÁRBARA SAAVEDRA

Abstract

Coastal Range forests of south-central Chile harbor a high proportion of the terrestrial biota of southern South America. In this area there are also critical aquatic habitats for migrant birds, and especially native fish, which are disappearing from Andean rivers. An important fraction of plant, vertebrate and invertabrate species are predominantly or entirely restricted to coastal mountains, but in many cases it is not possible to establish the level of endemism because of limited knowledge and lack of exploration. Documented cases of endemism include species of amphibians, vascular plants, fresh-water invertebrates and insects. The area is also relevant because of the presence of the northernmost populations of Valdivian rainforest species, and historical remnants from preglacial communities. Unfortunately, Coastal Range ecosystems are protected in few tiny and scattered reserves. This book provides the foundation for a major planning and restoration effort, focusing on remnant wildlife refuges, and including local participation and education programs, to preserve the biological and cultural heritage represented by this globally valuable ecoregion.

41.1. Biodiversidad y endemismo

Los ecosistemas de la Cordillera de la Costa (CC) del centro-sur de Chile son producto de una historia singular, que ha dejado su impronta en la rica y particular biota que en ella habita. Como se documenta en este volumen, su clima moderado por la influencia oceánica, así como sus diferencias en altitud y topografía, la destacan como un sistema ecológico heterogéneo, en que se desarrollan gran diversidad de especies y tipos de vegetación. Considerando la antigua data de su sustrato geológico y evidencias limitadas de efectos glaciales, es razonable pensar que los cordones montañosos costeros del Chile centro-sur conservan los eslabones más antiguos de la historia de las biotas del sur de Sudamérica. Lo documentan la presencia de especies y comunidades únicas y restringidas a este macizo cordillerano, sobrevivientes de grandes vicisitudes climáticas que afectaron nuestro territorio desde fines del Terciario (Villagrán *et al.*, 1998; Villagrán y Armesto en este volumen).

Algunas áreas de la CC concentran una alta riqueza en especies. Así por ejemplo, en la CC de la región de Los Lagos se encuentran representados cerca del

70% de las especies de musgos reconocidos hasta hoy en la región (Larraín, en este volumen). Sólo la CC de la región del Maule, por su parte, contiene el 62% de las especies arbóreas de la zona mediterránea de Chile, que abarca entre los 30° y 38° S (Arroyo *et al.*, en este volumen). La gran concentración de especies de plantas en la zona costera se repite también en la región del Biobío, donde la CC y sus faldeos albergan el 51% de la riqueza regional de plantas vasculares (Cavieres *et al.*, en este volumen). Estos datos son representativos de la situación de otros grupos de organismos. Por ejemplo, la cordillera de Nahuelbuta alberga 33% de toda la batracofauna de nuestro país (Ortiz e Ibarra-Vidal, en este volumen), siendo varias de estas especies exclusivas de ese sector. Sin duda estas cifras son reveladoras, pero incompletas debido a que extensas zonas de la CC permanecen aún escasamente exploradas (*e.g.*, remanentes de bosques de la IX Región, sur de la isla de Chiloé) y el conocimiento de muchos grupos de organismos es aún limitado (especialmente hongos, invertebrados, y criptógamas, en particular, líquenes y hepáticas).

A pesar del limitado conocimiento de la biodiversidad, sabemos que entre las especies totalmente o en gran medida restringidas al macizo cordillerano costero se encuentran dos especies de Cléridos (Solervicens, en este volumen), más de 300 especies de Dípteros (González y Coscarrón, en este volumen), al menos una especie de Hymenóptero (Ruz y Vivallo, en este volumen), al menos siete especies del género *Aegla* (Jara, este volumen), siete especies de batracios (Ortiz e Ibarra-Vidal, Méndez *et al.*, en este volumen) y al menos diez especies de plantas vasculares (Cavieres *et al.*; Smith-Ramírez *et al.*, este volumen), entre otras. Villagrán y Armesto (en este volumen) destacan la presencia en la CC de Valdivia y Chiloé de especies restringidas de helechos y musgos, representantes de antiguas estirpes relacionadas con la flora de las islas del archipiélago de Juan Fernández. En otros grupos de plantas y animales, como criptógamas y gran parte de los invertebrados, no es posible establecer la exclusividad o endemismo de la región costera, debido al escaso conocimiento o falta de colectas en otras áreas con las cuales se pueda comparar. En aves, aunque la CC alberga aparentemente la misma composición de especies que otras regiones del país, la presencia de numerosas lagunas costeras ha posibilitado la colonización de estos hábitats por un rico ensamble de aves acuáticas y fitoplacton (González y Victoriano; Parra *et al.*, en este volumen). Por otra parte, los ríos de la CC sur, son el actual refugio para varias especies de pequeños peces nativos, en un ambiente donde la depredación por salmonídeos es reducida en comparación con la mayoría de las cuencas andinas (Soto y Arismendi, en este volumen).

La biodiversidad de los sistemas ecológicos de la CC se refleja no sólo a nivel de especies, sino también en otros niveles de la jerarquía biológica como son los niveles poblacional y ecosistémico. Para un elevado número de especies de plantas y animales asociadas a los bosques templados, la CC, especialmente la región del Maule y de la cordillera de Nahuelbuta, alberga las poblaciones más septentrionales, correspondientes a su límite norte de distribución (San Martín; Arroyo *et al.*; Saavedra y Simonetti, en este volumen), otorgando un valor adicional a los

sistemas biológicos que estas especies constituyen. En este ámbito, también se refleja el limitado conocimiento de la diversidad regional, ya que recientes exploraciones en la CC han documentado extensiones del límite de distribución de varias especies de plantas y animales (San Martín; Saavedra y Simonetti; Méndez *et al.*, en este volumen), así como nuevas especies de plantas (Cavieres *et al.*, en este volumen), insectos (Camousseight, en este volumen), anfibios (Crump y Veloso, Méndez *et al.*, en este volumen) y moluscos (Valdovinos, en este volumen). Por otra parte, en cuanto a la biodiversidad de ecosistemas, en la CC están representadas una gran diversidad de asociaciones vegetales, por ejemplo, la costa de la región de Los Lagos alberga un total de 17 asociaciones vegetales nativas, muchas de ellas ausentes de áreas protegidas regionales (Ramírez y San Martín, en este volumen). Además, a través de su extensión latitudinal se encuentra una gran diversidad de ecosistemas de humedales, sistemas lacustres y fluviales, los cuales constituyen a su vez hábitat para numerosas especies de aves (Valdovinos *et al.*, en este volumen), peces (Habit y Victoriano; Soto y Arismendi, en este volumen), plantas (Parra *et al.*; Ramírez y San Martín; Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen), y moluscos (Valdovinos *et al.*, en este volumen). Estos ecosistemas acuáticos, ricos en especies exclusivas, se encuentran entre los más impactados por el proceso de deforestación y cambio de la cobertura de vegetación.

En conclusión, el patrimonio biológico de la CC tiene un gran valor para Chile y también para la conservación de la biodiversidad en el cono sur. Su valor no está dado por números elevados de especies, que son similares o menores a otras regiones de Chile, como la zona semiárida o andina, sino más bien por su carácter de refugio de la biota a través de un periodo, el Pleistoceno, de notable deterioro climático en el cono sur (enfriamiento a latitudes altas y formación de la diagonal árida). Las tendencias climáticas del Pleistoceno contrastan con el periodo previo, el Terciario, más cálido y húmedo que permitió el desarrollo de exuberantes bosques en el sur de América (Hinojosa, en este volumen). Los remanentes históricos de esta compleja biota prepleistocénica se encuentran hoy en restringidas poblaciones y comunidades en diversas zonas de la CC de Chile centro-sur. Son los protagonistas de procesos evolutivos y eventos biogeográficos que hemos sólo comenzado a investigar y comprender.

41.2. Estado de conservación y perspectivas

En la actualidad, los ecosistemas de la CC de Chile centro-sur y su singular flora y fauna se han convertido en diminutos fragmentos dispersos en un paisaje dominado por la presencia masiva de plantaciones forestales de especies exóticas (Estades y Escobar, en este volumen). El avance de las poblaciones humanas y la limpieza de terrenos (mediante fuego) para actividades agroganaderas han ido restringiendo cada vez más las áreas cubiertas de vegetación nativa. En conjunto con el desarrollo urbano en áreas de humedales y sistemas acuáticos (Hauenstein *et al.*; González y Victoriano, en este volumen), la escasa regulación de las actividades agroforestales

y la concentración de población urbana y rural en las áreas de mayor biodiversidad (Armesto *et al.*, 1998) constituyen las amenazas más serias para la persistencia de los antiguos ecosistemas de la CC y su legado biológico. Los efectos de la transformación a gran escala del paisaje costero son agravados por el escaso número de áreas protegidas en la franja costera del centro-sur de nuestro país (Tabla 1, Ibarra-Vidal *et al.*, en este volumen). Arroyo *et al.* y Cavieres *et al.* (en este volumen) ilustran la desprotección de la flora vascular, especialmente especies herbáceas, en las regiones de Maule y Biobío. La mayor parte de los Parques y Reservas protegen comunidades que se desarrollan sobre los 600 m (Armesto *et al.*, 1998), pero los ecosistemas biológicamente más diversos y complejos se encuentran en los terrenos bajos (Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen).

A través de análisis de fotos satelitales se ha determinado que para el período 1975 al 2000 la tasa anual de desaparición del bosque nativo costero en las regiones de Maule y Biobío varió entre 1,1 y 2,7% (C. Echeverría, comunicación personal). Las pérdidas, sin embargo, estuvieron concentradas en algunas comunas, especialmente a causa de la sustitución de bosques nativos degradados por plantaciones forestales de especies exóticas (Lara *et al.*, 2002). Lara y Veblen (1993) estiman que entre 10 y 20% de las plantaciones de pino en Chile han sido establecidas en reemplazo de bosques nativos.

A pesar de la gran deforestación y fragmentación del bosque remanente (Bustamante *et al.*, en este volumen), permanecen en la CC extensiones de tamaño variable de bosques nativos, los que se distribuyen en toda su extensión (Tabla 1). La región de Los Lagos contiene la fracción de bosque costero templado continuo más extensa, con más de un millón de ha (Cavelier y Tecklin, en este volumen), considerando tanto la porción continental como la insular (Tabla 1). La conservación de esta área sería de gran importancia por su tamaño y también porque abarca todos los niveles altitudinales. En contraste, destaca la exigua presencia de remanentes de bosques nativos, más o menos degradados, entre 35° y 39° S (Cavelier y Tecklin, en este volumen), especialmente en zonas bajas. Ibarra-Vidal *et al.* (en este volumen) proponen una estrategia para la conservación y restauración de la vegetación nativa remanente, aplicable a estas áreas sujetas a una larga historia de deforestación.

Actualmente, una causa importante de degradación de los escasos remanentes de bosque nativo en muchas áreas costeras es la corta de leña. Si bien no conocemos exactamente cifras para el bosque costero, los datos de corta de leña en términos volumétricos corresponden a 84% de la madera nativa cosechada al año en el país (8 millones de m^3) (Lara *et al.*, 2002). Este agente de degradación paulatina de los fragmentos de bosque puede tener consecuencias importantes, a través de cambios en la estructura de los bosques que afectan la biodiversidad. Díaz, Vergara, Willson *et al.* y Armesto *et al.* (en este volumen) discuten efectos del aumento de las áreas de borde en paisajes fragmentados y de los cambios estructurales del bosque sobre la diversidad de especies de la avifauna. La solución de este problema es compleja, ya que se requiere la conjunción de elementos económicos, sociales, culturales e incluso formas de construcción, para hacer un uso más eficiente de los combustibles a nivel industrial y hogareño.

Debido a la avanzada deforestación, actualmente existen sólo dos áreas boscosas en la CC que pueden albergar especies de vertebrados que tienen requerimientos de amplio rango de hogar. El bosque siempreverde valdiviano, al sur de la ciudad de Valdivia y el bosque siempreverde de Chiloé (Smith-Ramírez, 2004). En la situación actual, el resto de las áreas protegidas de la CC, que se encuentran en gran medida desvinculadas entre sí y aisladas de otras áreas de bosque costero o andino, serían insuficientes para prevenir futuras extinciones locales. Entre las especies cuyo estado de conservación estaría gravemente amenazado por esta situación se encuentran: el concon *Strix rufipes* (Foto 94, Cuadernillo 4), ya que 50 individuos de *S. rufipes*, requieren alrededor de 25.000 ha de bosque primario (Martínez, en este volumen); los carpinteros cabeza roja *Campephilus magellanicus*, ya que 50 individuos requieren alrededor de 30.000 ha de bosque, incluyendo parches de bosque antiguo, para reproducirse (WWF, datos no publicados); el gato silvestre, *Oncifelis guigna*, ya que 50 individuos requieren alrededor de 8.000 ha de hábitat de bosque interconectado (Acosta-Jamett y Simonetti, en este volumen); y la nutria de río *Lontra provocax*, que requiere de más de 25 km lineales de río con vegetación ribereña original para sobrevivir (Medina, este volumen). Estos son unos pocos ejemplos, referidos a especies para las que contamos con información sobre requerimientos de hábitat. En el caso de las especies mencionadas, las pérdidas de biodiversidad son las más probables y llamativas, pero muchas otras especies de bosque pueden verse afectadas por la fragmentación y aislamiento de sus hábitats, particularmente las de distribución más restringida y aquellas con menor capacidad de dispersión (Willson; Vergara; Armesto *et al.*, en este volumen).

Una de las áreas protegidas actuales que más amerita ampliación es el pequeño Parque Nacional de Nahuelbuta (Tabla 1, Ibarra-Vidal *et al.*, en este volumen), ubicado en la zona más alta de la cordillera del mismo nombre. Este Parque se encuentra actualmente rodeado de plantaciones forestales de especies exóticas, las que pueden ser ocupadas como hábitat de paso por algunas especies nativas, pero normalmente no como residencia. La ampliación de las áreas protegidas a través de la incorporación de fragmentos adicionales de pequeño tamaño de bosque nativo remanente, asociados frecuentemente a quebradas, sumado a un activo plan de reforestación con especies nativas, o simplemente regeneración natural, para interconectar dichos fragmentos, podrían disminuir en parte las tasas de extinción esperadas para la biota regional (Grez; Bustamante *et al.*; Acosta y Simonetti, Ibarra-Vidal *et al.*, en este volumen, Smith-Ramírez, 2004)

Contrariamente a la visión tradicional, que opone la conservación al desarrollo, las consecuencias de la puesta en marcha de planes efectivos de conservación de la biota nativa en la CC de Chile centro-sur podrían tener consecuencias directas y positivas sobre el desarrollo regional y la calidad de vida de sus habitantes. Debido a que las principales actividades productivas de esta extensa zona son de tipo agroforestal, son por ende fuertemente dependientes de la mantención de procesos ecológicos que resguardan el suelo, de los ciclos de nutrientes y los flujos hidrológicos y de su sustentabilidad en el tiempo (Franklin, 1995). Todos

estos procesos se verían beneficiados por la conservación de la biodiversidad en todos sus niveles jerárquicos, desde las poblaciones a los ecosistemas (Rozzi *et al.*, 1994), mediante un diseño de paisaje que permita interconectar los bosques nativos remanentes (Smith-Ramírez, 2004), especialmente a través de la mantención de franjas de vegetación nativa en torno a los sistemas fluviales y acuáticos. Esta franjas pueden ser diseñadas de forma de facilitar la dispersión de una parte importante de la biota (véase un ejemplo para aves en Willson, en este volumen; Sieving *et al.*, 2000). En el mediano plazo, este cambio en las formas de uso del suelo contribuirá a limitar el proceso de homogeneización a gran escala del paisaje, favoreciendo la sobrevivencia del antiguo legado biológico de la CC, patrimonio del cual los chilenos somos responsables. Al mismo tiempo, un paisaje bioculturalmente más diverso (Rozzi *et al.*, 2000) mejorará las perspectivas de crecimiento del ecoturismo rural y de intereses especiales en zonas actualmente empobrecidas.

Bibliografía

ABI-SALEH B, M BARBERO, I NAHAL & P QUEZEL (1976) "Les séries forestières de végétation au Liban. Essai d'interprétation schématique". *Bulletin de la Société botanique de France* 123: 541-560.

ABRAHAM EM, K GARLEFF, H LIEBRICHT, AC REGAIRAZ, F SCHÄBITZ, FA SQUEO, H STINGL & C VILLAGRÁN (2000) "Geomorphology and paleoecology of the arid diagonal in southern South America". *Zeitschrift für Angewandte Geologie* SH1: 55-61.

ACOSTA G (2001) Efecto de la fragmentación de hábitat sobre la conservación de *Oncifelis guigna* y *Pseudalopex culpaeus* en Chile central. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. http://www.cybertesis.cl/

ACOSTA G & SIMONETTI JA (1999) "Guía de huellas de once especies de mamíferos del bosque templado chileno". *Boletín del Museo de Historia Natural*, Chile 48: 19-27.

ACOSTA-JAMETT GA & SIMONETTI JA (2003) "Effect of forest fragmentation on habitat selection of *Oncifelis guigna* and *Pseudalopex culpaeus* in central Chile". *Biodiversity and Conservation*: en prensa.

ACOSTA-JAMETT G, JA SIMONETTI, RO BUSTAMANTE & N DUNSTONE (2003) "Conservation of *Oncifelis guigna* in fragmented forests of central Chile: a metapopulation approach". *Mastozoología Neotropical*: en prensa.

ACUÑA R, G NECUL & N SANCHIS (1983) *Anatomía y osteología de Micropogonias manni budiensis*. Seminario Título Profesor de Ciencias Naturales y Biología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Temuco.

AEBISCHER NJ, AD EVANS, PV GRICE & JA VICKERY (eds) (2000) *Ecology and conservation of lowland farmland birds*. Proceedings 1999 British Ornithology Union Spring Conference, British Ornithologists' Union, Tring.

AGUIRRE L, F HERVÉ & F GODOY (1972) "Distribution of metamorphic facies in Chile. An outline". *Kristalinikum* 9: 7-19.

AIZEN MA & C EZCURRA (1998) "High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance". *Ecología Austral* 8: 217-236.

AIZEN MA & P FEINSINGER (1994a) "Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest", Argentina. *Ecology* 75: 330-351.

AIZEN M & P FEINSINGER (1994b) "Habitat fragmentation, native insect pollinators and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano' ". *Ecological Applications* 4: 378-392.

ALBERDI M & C RAMÍREZ (1967) "Estudios de la zonación superior del litoral de Mehuín (Valdivia, Chile) en base a valores osmóticos". *Phyton* 24: 77-83.

ALBERDI M, C RAMÍREZ & I. STEUBING (1978) "La familia Hymenophyllaceae (Pteridophyta) en el fundo San Martín, Valdivia, Chile. II. Resistencia al desecamiento y sobrevivencia en comunidades antropogénicas". *Medio Ambiente* 3: 3-13.

ALLNUTT TR, AC NEWTON, A LARA, A PREMOLI, JJ ARMESTO, R VERGARA & M GARDNER (1999) "Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (alerce), a threatened South American conifer". *Molecular Ecology* 8: 975-987.

ALMEYDA E & F SÁEZ (1958) *Recopilación de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos*. Ministerio de Agricultura, Dirección General de Producción Agraria y Pesquera, Santiago.

ÁLVAREZ F (1988) *Uso, manejo y desarrollo de la hoya hidrográfica del Biobío*. Programa Regional de Manejo de Cuencas. Tomo II. Editorial Universidad de Concepción, Concepción.

ÁLVAREZ M (1982) *Análisis de la estructura y dinámica de los bosques vírgenes y alterados en el fundo San Martín*. Tesis Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

AMICO G & MA AIZEN (2000) "Mistletoe seed dispersal by a marsupial". *Nature* 408: 929-930.

AMIGO J & C RAMÍREZ (1998a) "A bioclimatic classification of Chile: woodland communities in the temperate zone". *Plant Ecology* 136: 9-26.

AMIGO J & C RAMÍREZ (1998b) "Bibliographia phytosociologica et scientiae vegetationis Chile" (1983-1994). *Excerpta Botanica* B 32: 31-68.

AMIGO J, C RAMÍREZ & A RUDLOFF (2000a) "Por *Blechnum corralense* Espinosa: no doblarán las campanas". *Chile Forestal* 25: 30-33.

AMIGO J, J SAN MARTÍN & L GARCÍA (2000b) "Estudio fitosociológico de los bosques de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser del Centro-Sur de Chile". *Phytocenologia* 30: 193-221.

ANDERSON C & R ROZZI (2000) "Bird assemblages in the southernmost forest of the world: methodological variations for determining species composition". *Anales del Instituto de la Patagonia*, Chile 2000: 89-100.

ANGULO AO (1971) "Los Nemestrinidos de Chile (Diptera: Nemestrinidae)". *Gayana Zoología* 19: 1-164

Anónimo (1986) "Parte registro nacional de árboles gigantes". *Chile Forestal* 132: 21.

Anónimo (1996) "¿Quién trajo el pino radiata a Chile?" *Lignum* 22: 42-45.

AÑAZCO N, M MORAGA & C RAMÍREZ (1981) "Distribución de las comunidades pratenses antropogénicas en un gradiente de inclinación en Valdivia, Chile". *Agro Sur* 9: 14-27.

APPEL E (1994) Efectos de la densidad de rodales de *Pinus radiata* (D. Don) sobre los componentes del balance hídrico, Valdivia, Décima Región. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

ARAVENA JC (1991) *Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé continental e insular*. Tesis Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

ARAVENA JC, CA PÉREZ, M CARMONA & JJ ARMESTO (2002) "Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence of forest fragments in northern Chiloé Island, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 339-360.

ARAYA B & G MILLIE (1995) *Guía de campo de las aves de Chile*. 5ª Edición. Editorial Universitaria, Santiago.

ARAYA B, M BERNAL, RP SCHLATTER & M SALLABERRY (1995) *Lista patrón de las aves chilenas*. Editorial Universitaria, Santiago.

ARCHANGELSKY S (1965) "Tafofloras Paleozoicas y Eomesozoicas de Argentina". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 10: 247-291.

ARCHANGELSKY S (1970) *Fundamentos de Paleobotánica*. "Serie técnica y didáctica N° 10", Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata.

ARCTANDER P & J FJELDSÅ (1994) "Andean tapaculos of the genus *Scytalopus* (Aves, Rhinocryptidae): a study of speciation using DNA secuence data". En: Loeschke V, J Tomiuk & SK Jain (eds) *Conservation genetics*: 205-225. Birkhäuser Verlag, Basel.

ARDILES R (1977) *Contribución al estudio del bosque nativo perennifolio de la Cordillera de la Costa, en tres niveles altitudinales*. Tesis Ingeniero Forestal, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

ARENAS J (1978) "Análisis de la alimentación de *Salmo gairdneri irideus* Richardson en el lago Riñihue y río San Pedro, Chile". *Medio Ambiente* 3: 50-58.

ARTIGAS J (1975) "Introducción al estudio por computación de las áreas zoogeográficas de Chile continental basado en la distribución de 903 especies de animales terrestres". *Gayana Miscelánea* 4: 1-25.

ARMESTO JJ & J FIGUEROA (1987) "Stand structure and dynamics in the rain forests of Chiloé Archipielago". *Journal of Biogeography* 14: 367-376.

ARMESTO JJ & ER FUENTES (1988) "Tree species regeneration in a mid-elevation temperate forest in Isla Chiloé, Chile". *Vegetatio* 74:151-159.

ARMESTO JJ & R ROZZI (1989) "Seed dispersal syndromes in the rain forests of Chiloé: evidence of the importance of biotic dispersal in a temperate rainforest". *Journal of Biography* 16: 219-226.

ARMESTO JJ, C SMITH-RAMÍREZ, P LEÓN & MTK ARROYO (1992) "Biodiversidad y conservación del bosque templado de Chile". *Ambiente y Desarrollo* 8: 19-24.

ARMESTO JJ, PE VIDIELLA & JR GUTIÉRREZ (1993) "Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile. Plant estrategies in a fluctuating enviroment". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-122.

ARMESTO JJ, P LEÓN-LOBOS & MTK ARROYO (1996a) "Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 23-28. Editorial Universitaria, Universidad de Chile, Santiago.

ARMESTO JJ, C SMITH-RAMÍREZ & C SABAG (1996b) "The importance of plant-bird mutualism in the temperate rainforest of southern South America". En: Lawford RG, PB Alaback & E Fuentes (eds) *High latitude rain forests and associated ecosystems of the West Coast of the Americas: climate, hydrology, ecology and conservation*: 248-265. Springer-Verlag, Berlin.

ARMESTO JJ, C VILLAGRÁN & MTK ARROYO (eds) (1996c) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.

ARMESTO JJ, JC ARAVENA, C VILLAGRÁN, C PÉREZ & GG PARKER (1996d) "Bosques templados de la Cordillera de la Costa". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 199-213. Editorial Universitaria, Santiago.

ARMESTO JJ, R ROZZI, C SMITH-RAMÍREZ & MTK ARROYO (1998) "Conservation targets in South American temperate forests". *Science* 282: 1271-1272.

ARMESTO JJ, R ROZZI & J CASPERSEN (2001) "Temperate forests of North and South America". En: Chapin FS, OE Sala & E Huber-Sannwald (eds) *Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century*: 223-249. Springer, New York.

ARMESTO JJ, C PAPIC & P PLISKOFF (2002) "Relevancia de las pequeñas áreas silvestres para la conservación de la biodiversidad en el bosque nativo". *Ambiente y Desarrollo* XVIII: 44-50.

ARNOLD FE (1998) *Sustitución de bosque nativo en Chile. Destrucción de un valioso patrimonio natural*. Comité Pro Defensa de la Fauna y Flora, CODEFF, Santiago.

ARRATIA G (1983) "Preferencias de hábitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae)". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18: 217-237.

ARRATIA G (1987) "Description of the primitive familiy Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications". *Bonner Zoologische Monographien* 24: 5-120.

ARRATIA G (1997) "Brazilian and Austral fresh-water fish faunas of South America. A contrast. Proceedings of Symposium on Biodiversity and Sistematics in Tropical Ecosystem". En: Ulrich H (ed) *Tropical Biodiversity and Systematics*: 179-186. Proceedings of the international Symposium on Biodiversity and Sistematics in Tropical Ecosystems. Museum Alexander Koenig, Bonn.

ARRATIA G & S MENU-MARQUE (1981) "Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography". *Zoologische Anzeiger, Jena* 207: 88-111.

ARRATIA G, G ROJAS & A CHANG (1981) "Géneros de peces de aguas continentales de Chile". *Publicaciones Ocasionales Museo Nacional Historia Natural*, Chile 34: 3-108.

ARRETZ VP & D ARACENA (1975) *Utilización de* Megachile rotundata *(Fab.) en la polinización de la alfalfa*. Boletín Técnico, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile 40: 15-37.

ARRETZ VP & RP MACFARLANE (1986) "The introduction of *Bombus ruderatus* to Chile for red clover pollination". *Bee World* 67: 15-22.

ARRONDO O, E MOREL, D GANUZA, F HERVÉ, M PARADA & W MUEHLEBACH (1988) "La Formación Panguipulli y su contenido

paleofloristico". *Anales del V Congreso Geológico Chileno*. Departamento de Geología y Geofísica, Universidad de Chile. Tomo I: c137-c145.

ARROYO MTK & L CAVIERES (1997) "The mediterranean-type climate flora of central Chile - What do we know and how can we assure its protection?" *Noticiero de Biología* 5: 48-56.

ARROYO MTK & A HOFFMANN (1997) "Temperate rain forest of Chile". En: Davis SD, V Heywood, O Herrera-MacBride, J Villa-Lobos & AC Hamilton (eds) *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. Vol. 3: The Americas: 542-548S. IUCN Publication Unit, Cambridge.

ARROYO MTK, R PRIMACK & J ARMESTO (1982) "Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile". I. "Pollination mechanisms and altitudinal variation". *American Journal of Botany* 69:82-97.

ARROYO MTK, J AMESTO & R PRIMACK (1983) "Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica". *Revista Chilena de Historia Natural* 56:159-180.

ARROYO MTK, L CAVIERES, C MARTICORENA & M MUÑOZ (1995) "Convergence in the mediterranean floras of central Chile and California: insights from comparative biogeography". En: Arroyo MTK, M Fox & P Zedler (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*: 43-88. Springer-Verlag, New York.

ARROYO MTK, L CAVIERES, A PEÑALOZA, M RIVEROS & AM FAGGI (1996a) "Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica". En: Armesto JJ, MTK Arroyo & C Villagrán (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 71-99. Editorial Universitaria, Santiago.

ARROYO MTK, M RIVEROS, A PEÑALOZA, L CAVIERES & AM FAGGI (1996b) "History and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America". En: Lawford RG, P Alaback & ER Fuentes (eds) *High latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas*: 134-172. Springer-Verlag, Berlín.

ARROYO MTK, C CASTOR, C MARTICORENA, M MUÑOZ, L CAVIERES, O MATTHEI, F SQUEO, M GROSJEAN & R RODRÍGUEZ (1998) "The flora of Llullaillaco National Park located in the transitional winter-summer rainfall area of the northern Chilean Andes". *Gayana Botánica* 55: 93-110.

ARROYO MTK, R ROZZI, JA SIMONETTI, P MARQUET & M SALLABERRY (1999) "Central Chile". En: Mittermeier R, N Myers & CG Mittermeier (eds) *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecosystems*: 161-171. Cemex, México DF.

ARROYO MTK, O MATTHEI, C MARTICORENA, M MUÑOZ, F PÉREZ & AM HUMAÑA (2000) "The vascular plant flora of the Bellotos del Melado National Reserve, VII Region, Chile: A documented checklist". *Gayana Botánica* 57: 117-139.

ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI, M MUÑOZ & P PLISKOFF (2002) "Analysis of the contribution and efficiency of the Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 33°S in protecting the regional vascular flora (Metropolitan and V Regions of Chile)". *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 767-792.

ARTIGAS JN (1970) "Los Asílidos de Chile (Diptera: Asilidae)". *Gayana Zoología* 17: 1-472.

ARTIGAS J (1975) "Introducción al estudio por computación de las áreas zoogeográficas de Chile continental basado en la distribución de 903 especies de animales terrestres". *Gayana Miscelánea* 4 : 3-25.

ASCHWORTH AC & JW HOGANSON (1987) "Coleoptera bioassociations along an elevational gradient in the Lake Region of southern Chile, and comments of the postglacial development of the fauna". *Annual Review Entomological Society of America* 80: 865-895.

ASCHWORTH AC, V MARKGRAF & C VILLAGRÁN (1991) "Late Quaternary climatic history of the Chilean channels based on fossil pollen and beetle analysis, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain". *Journal of Quaternary Science* 6: 279-291.

ASKIN RA (1988) "The palynological record across the Cretaceous/Tertiary transition on Seymour Island, Antarctica". *Geological*

Society of America Memoir 169: 155-162.

ASKINS RA (2000) *Restoring North America's birds: lessons from landscape ecology*. Yale University Press, New Haven.

ATMAR W & BD PATTERSON (1995) *The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices*. AICS Research, Inc. University Park, NM and The Field Museum Chicago, Illinois.

AUBOIN J, E AUDEBAUD, J DEBELMAS, O DOLLFUS, J DRESCH, B FAUCHER, M MATTAUER, F MEGARD, J PAREDES, E SABOY, R THIELE & J VICENTE (1973) "Quelques problèmes géologiques et géomorphologiques de la Cordillère des Andes". *Revue de Géographie Physique et de Géologie Dynamique* XV: 207-216.

AXELROD D, MTK ARROYO & P RAVEN (1991) "Historical development of the temperate vegetation in the Americas". *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 413-466.

AZPELICUETA M, A ALMIRÓN, A LÓPEZ-CAZORLA & J CASCIOTTA (1996) "Geographical distribution of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Pisces, Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia". *Biogeographica* 72: 157-160.

BAEZA CM (1997) *Texto guia para la identificación de la flora vascular de la Provincia de Concepción*. Ediciones de la Universidad de Concepción, Concepción.

BAEZA CM, C MARTICORENA & R RODRÍGUEZ (1997) *Texto guia para la identificación de la flora vascular de la Provincia de Concepción*. Vicerrectoria Académica, Dirección de Docencia, Universidad de Concepción.

BAEZA M, E BARRERA, J FLORES, C RAMÍREZ & R RODRÍGUEZ (1998) "Categorías de conservación de Pteridophyta nativas de Chile". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 47: 23-46.

BAEZA C, C MARTICORENA & R RODRÍGUEZ (1999) "Catálogo de la flora vascular del Monumento Natural Contulmo, Chile". *Gayana Botánica* 56: 125-135.

BAGNOULS F & H GAUSSEN (1957) "Les climats biologiques et leur classification". *Annales de Géographie* 355: 193-220.

BAHAMONDE N & MT LOPEZ (1961) "Estudios biológicos en la población de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de El Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura)". *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 7: 19-58.

BAHAMONDE N & MT LÓPEZ (1963) "Decápodos de aguas continentales en Chile". *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 10: 123-149.

BAHAMONDE N, A CARVACHO, C JARA, M LÓPEZ, F PONCE, M RETAMAL & E RUDOLPH (1998) "Categorías de conservación de decápodos nativos de aguas continentales de Chile". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 47: 91-100.

BAILEY IW & EW SINNOT (1916) "The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves". *American Journal of Botany* 3: 24-39.

BALMFORD A & A LONG (1994) "Avian endemism and forest loss". *Nature* 372: 623-624.

BARBOSA FA, C BICUDO & VL DE MORAES-HUSZAR (1995) "Phytoplankton studies in Brazil: Community structure and diversity". En: Tundisi JG, CE Bicudo y T Matsumura-Tundisi (eds) *Limnology in Brazil*: 19-36. ABC/SBL, Rio de Janeiro.

BARBOSA O & P MARQUET (2002) "Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile". *Oecologia* 132: 296-306.

BARBOUR M (2001) Book Reviews. RIVAS-MARTÍNEZ S, D SÁNCHEZ-MATA & M COSTA (1999) "North American boreal and western temperate forest vegetation". *Journal of Vegetation Science* 12: 593-594.

BARONI-URBANI C & MW BUSER (1976) "Similarity of binary data". *Systematic Zoologist* 25: 251-259.

BARRERA E (1994) "Global environmental changes preceding the Cretaceous-Tertiary boundary: early-late Maastrichtian transition". *Geology* 22: 877-880.

BARRIO A (1967) "*Batrachyla antartica* n. sp. (Anura, Leptodactylidae). Descripción y estudio comparativo con la especie genotipica *Batrachyla leptopus* Bell". *Physis* 27: 101-109.

BARRIO A (1970) "*Insuetophrynus acarpicus*, un nuevo leptodactilido finisterno sudamericano" (Amphibia-Anura). *Physis* 30: 331-341.

BARRY R & R CHORLEY (1998) *Atmosphere weather and climate*. Routledge, London.

BASULTO S (2003) *El largo viaje de los salmones. Una crónica olvidada. Propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile*. Maval, Santiago.

BECERRA P & G CRUZ (2000) "Diversidad vegetacional de la Reserva Nacional Malalcahuello, IX Región de Chile". *Bosque* 21: 47-68.

BECKER J (1981) *Estudio de producción de litter en bosques latifoliados del sur de Chile*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

BEIER P (1993) "Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars". *Conservation Biology* 7: 94-108.

BENKE AC, TC VAN ARSDALL JR & DM GILLESPIE (1984) "Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history". *Ecological Monographs* 54: 25-63.

BENNETT KD, SG HABERLE & SH LUMLEY (2000) "The Last Glacial-Holocene Transition in Southern Chile". *Science* 290: 325-328.

BENOIT I (ed) (1989) *Libro Rojo de la Flora Terrestre de Chile*. CONAF, Santiago.

BERGER E, H FIGUEROA & C RAMÍREZ (1986) "Diferenciación morfológica entre asociaciones vegetales primitivas y secundarias en la Décima Región de Chile". *II Encuentro Científico Sobre el Medio Ambiente CIPMA, Talca, Versiones Abreviadas* 1: 71-75.

BERRY E (1925) "A Miocene flora from Patagonia". John Hopkins University 4: 183-233. Studies in Geology, Baltimore.

BERRY E (1928) "Tertiary fossil plants from the Argentine Republic". Proceedings US National Museum 73: 1-27.

BERRY EW (1938) "Tertiary flora from the Río Pichileufú, Argentina". *Geological Society of America, Special Paper* 12: 1-149.

BIESE WA (1948) "Revisión de los moluscos terrestres y de agua dulce provistos de concha de Chile. III Parte. Familias Ancylidae y Physidae". *Boletín de Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 24: 2-25.

BILLINGS RF, E H. HOLSTEN & A EGLITIS (1972) "Insects associated with *Pinus radiata* D. Don in Chile". *Turrialba* 22: 105-108.

BIROT P (1970) "Esquisse comparative des différents types de modelés en roches cristallines dans la zone tempérée humide de l'Amérique du Sud". *Revue de Géographie Physique et de Géologie Dynamique* XII: 299-312.

BLAUSTEIN AR & DB WAKE (1995) "The puzzle of declining amphibian populations". *Scientific American* 272: 56-61.

BOCIC P (1972) *Variación físico-química de un suelo forestal en relación al tipo de cubierta vegetal*.Tesis, Escuela de Agronomía, Universidad de Concepción, Concepción.

BOLGER DT, AV SUÁREZ, KR CROOKS, SA MORRISON & TJ CASE (2000) "Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects". *Ecological Applications* 10: 1230-1248.

BOON PJ (1992) "Essential elements in the case for river conservation". En: Boon PJ, P Calow & GE Petts (eds) *River Conservation and Management*: 11-33. John Wiley and Sons, New York.

BOPP M & I CAPESIUS (1996) "New Aspects of Bryophyte taxonomy provided by a molecular approach". *Botanica Acta* 109: 368-372.

BORDE J (1966) *Les Andes de Santiago et leur avant-pays. Étude de Géomorphologie*. Thèse de Doctorat. Union Française d'Impression, Bordeaux.

BÖHNING-GAESE K, B HALBE, N LEMOINE & R OBERRATH (2000) "Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds". *Evolutionary Ecology Research* 2: 823-839.

BRAKO L & JL ZARRUCHI (1993) *Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis.

BREURE ASH (1979) "Systematics, phylogeny and zoogeography of Bulimulinae". *Zoologische Verhandelingen*, Leiden 168: 1-215.

BRIONES M (2001) *Determinación de efecto de borde especie-específico en un gradiente vegetacional hualve-bosque siempreverde en San Martín (X Región, Chile)*. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

BRITISH MUSEUM OF NATURAL HISTORY (1929-1937) Varios Autores y en fasciculos: *Diptera of Patagonia and South Chile*. British Museum Natural History, London.

BRITO JL & R HARO (2000) "Cisnes de cuello negro (*Cygnus melanocorypha*) con anillos en las lagunas de Llolleo, San Antonio". *Boletín Chileno de Ornitología* 7: 35.

BROTHERS DJ (1975) "Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera with especial reference to the Mutillidae". *The University of Kansas Science Bulletin* 50: 483-648.

BROTHERS TS & A SPINGARN (1992) "Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forest". *Conservation Biology* 6: 91-100.

BROWER JE, JH ZAR & C VON ENDE (1990) *Field and laboratory methods for general ecology*. Brown Publishers, Dubuque.

BROWN BV (2000) "Flies, Gnats, and Mosquitoes". En: Levin SA (ed) *Encyclopedia of Biodiversity* Vol 2. Academic Press, London.

BROWN D, W HUBERT & S ANDERSON (1996) "Beaver ponds create wetland habitat for birds in mountains of Southeastern Wyoming". *Wetlands* 16: 127-133.

BRUGUIÈRE JG (1789) *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. Tome premier*. Panckoucke, Paris.

BRUNA E (1999) "Seed germination in rainforest fragments". *Nature* 402: 139.

BRYANT D, D NIELSEN & L TANGLEY (1997) *Last frontier forests: ecosystems and economies on the edge*. World Resources Institute, Washington DC.

BUENO AAP & G BOND-BUCKUP (2000 "Dinámica populacional de *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Aeglidae)". *Revista Brasileira de Zoologia* 17: 43-49.

BURDON RD (1992) *Introduced forest trees in New Zealand: 12. Radiata Pine (Pinus radiata D. Don)*. Forest Research Institute, Rotorua.

BURNS JW (1972) "The distribution and life history of South American freshwater crabs (*Aegla*) and their role in trout streams and lakes". *Transactions of the American Fisheries Society* 101: 595-607.

BUSSE K (1971) "Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con observaciones sobre su ecología y comportamiento (Amphibia, Leptodactylidae)". *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 15: 5-64.

BUSTAMANTE R (1986) *Planificación del manejo y desarrollo del Parque Nacional Fray Jorge*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

BUSTAMANTE RO & JJ ARMESTO (1995) "Regeneration dynamics in canopy gaps of a montane forest of Chiloé island, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 393-398.

BUSTAMANTE RO & C CASTOR (1998) "The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruil (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile". *Biodiversity and Conservation* 7: 1607-1626.

BUSTAMANTE RO & AA GREZ (1995) "Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos". *Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.

BUSTAMANTE RO, P LEÓN & R SERRANO (1994) *La fragmentación del bosque de ruil (Nothofagus alessandrii): patrones y consecuencias*. Seminario Medio Ambiente, Biodiversidad y Actividades Productivas. Instituto Forestal, CONAF, CORFO y Universidad de Chile, Santiago: 119-122.

CABELLO A (1987) *Proyecto de protección y recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenezadas de extinción (Partes I y II)*. Documento Técnico 21 y 22. CONAF, Santiago.

CABELLO J (1996) "Silvicultura cercana a la naturaleza: calidad más que cantidad". *Chile Forestal* 237: 15-17.

CABRERA AL (1937) "Revisión del género *Chaetanthera* (Compositae)". *Revista Museo La Plata Sección Botánica* 1: 87-210.

CÁDIZ R (2000) *Estudio de la seroprevalencia de hantavirus en reservorios silvestres en distintos hábitat de la X Región y análisis de su comportamiento temporal en poblaciones de roedores del Fundo Experimental San Martín*. Tesis Medicina Veterinaria, Facultad de Medicina, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

CALEY M & D SCHLUTER (1997) "The relationship between local and regional diversity". *Ecology* 78: 70-80.

CAMOUSSEIGHT A (1995) "Phasmatodea". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 230-232. CONICYT, Santiago.

CAMOUSSEIGHT A & I BUSTAMANTE (1991) "Descripción de los huevos de los fásmidos (Phasmatodea: Pseudophasmatidae) de Chile". *Revista Chilena de Entomología* 19: 39-43.

CAMPOS H (1970) "Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile". *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 162: 3-9.

CAMPOS H (1973) "Lista de peces de aguas continentales de Chile". *Noticiero Mensual Museo Nacional Historia Natural, Chile* 17: 3-14.

CAMPOS H (1974) "Population studies of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Osteichthyes: Galaxiidae) in Chile with reference to the number of vertebrae". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 9: 55-76.

CAMPOS H (1982) "Sistemática del género *Cheirodon* (Pisces: Characidae) en Chile con descripción de una nueva especie. Análisis de multivarianza". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 17: 129-162

CAMPOS H (1984) "Limnological study of Araucanian lakes (Chile)". *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 1319-1327.

CAMPOS H (1985) "Distribution of the fishes in the Andean rivers in the South of Chile". *Archives Hydrobiology* 104: 169-191.

CAMPOS H & C MORENO (1985) "Asociaciones de peces en estuarios chilenos, Pacífico Sur Americano". En: Yánez-Arancibia A (ed) *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: towards an ecosystem integration*: 407-414. UNAM Press, México.

CAMPOS H, W STEFFEN, C ROMÁN, L ZÚÑIGA & G AGÜERO (1983) "Limnological studies in lake Villarrica: morphometric, physical, chemical, planktonical factors and primary productivity". *Archives für Hidrobiologie* 65: 371-406.

CAMPOS H, J ARENAS, C JARA, T GONSER & R PRINS (1984) "Macrozoobentos y fauna íctica de las aguas limnéticas de Chiloé y Aysén continentales (Chile)". *Medio Ambiente* 7: 52-64.

CAMPOS H, J ARENAS, W STEFFEN, G AGÜERO, L VILLALOBOS & G GONZÁLEZ (1985) "Investigación de la capacidad de carga para el cultivo de salmónidos en las principales hoyas hidrográficas del país. Antecedentes limnológicos hoya del lago Villarrica". *Informe técnico Instituto de Zoología*, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

CAMPOS H, VH RUIZ, JF GAVILÁN & F ALAY (1993a) "Peces del rio Biobio". *Serie Publicaciones de Divulgación* EULA 5: 100.

CAMPOS H, F ALAY, VH RUIZ & JF GAVILÁN (1993b) "Antecedentes biológicos de la fauna íctica presente en la hoya hidrográfica del rio Biobio". En: Parra O & F Faranda (eds) *Seminario Limnología y Evaluación de Impacto Ambiental*: 70 - 72. Centro EULA-Chile, Concepción.

CAMPOS H, G DAZAROLA, B DYER, L FUENTES, JF GAVILÁN, L HUAQUÍN, G MARTÍNEZ, R MELÉNDEZ, G PEQUEÑO, F PONCE, VH RUIZ, W SIEFELD, D SOTO, R VEGA & I VILA (1998) "Categorías de Conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 47: 101-122.

CAPELLA J (1992) *Nicho trófico de* Basilichthys australis *en presencia de* Oncorhynchus mikyss: *un experimento de campo en Peñaflor (Chile)*. Tesis Magister Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

CÁRDENAS R (1976) *Flora y vegetación del fundo "San Martín", Valdivia, Chile*. Tesis Licenciatura en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

CÁRDENAS R (1997) *El libro de la mitología. Historias, leyendas y creencias mágicas obtenidas de la tradición oral*. Segunda Edición. Editorial Ateli, Punta Arenas.

CARMAGNANI M (1973) *Les mécanismes de la vie économique dans une société coloniale: le Chili*, 1680-1830. S.E.V.P.E.N., París.

CARMONA MR, JC ARAVENA,C PÉREZ & JJ ARMESTO (2002) "Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile". *Forest Ecology and Management* 164: 265-275.

CARNEY HJ (1998) *Biodiversity, conservation and global change: an algal perspective*. Anais

IV Congresso Latino-Americano, II Reuniao Ibero-Americana, VII Reuniao Brasileira de Ficologia. Sociedade Ficológica da América Latina e Caribe II. Vol. I: 31-42.

CASASSA I (1986) Estudio demográfico y florístico de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. en Chile Central. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

CASTILLEJO J (1996) "Las babosas como plaga en la agricultura. Clave de identificación y mapas de distribución". *Revista Real Academia Galega de Ciencias* 15: 93-142.

DI CASTRI F (1968) "Esquisse ecologique du Chili. Biologie de L'Amerique Australe". *Centre National de la Recherche Scientifique, Paris* 4 :1-52.

DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago.

CASTRO C (1985) "Reseña del estado actual de conocimiento de las dunas litorales en Chile". *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 28: 13-32.

CAUGHLEY C (1977) *Analysis of vertebrate populations*. John Wiley & Sons, Chichester.

CAUGHLEY GA (1994) "Directions in conservation biology". *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.

CAVIEDES C (1972) "Geomorfología del Cuaternario del valle del Aconcagua, Chile central". *Cuadernos de Geografía Freiburg* 11: 1-153.

CAVIERES LM, A MIHOC, C MARTICORENA, O MATTHEI & FA SQUEO (2001) "Determinación de áreas prioritarias de conservación: análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en la flora de la IV Región de Coquimbo". En: Squeo FA, G Arancio & JR Gutiérrez (eds) *Libro rojo de la flora nativa y de los sitios prioritarios para su conservación: Región de Coquimbo*: 159-170. Ediciones Universidad de La Serena, Santiago.

CEI JM (1962) *Batracios de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago.

CEI JM (1980) "Amphibians from Argentine". *Monografie Monitore Italiane* 2: 1-609.

CENTELLA C, V JEREZ, U GONZÁLEZ & M BITTNER (2003) "Especialización en el uso de hospederos de *Dictyneis asperatus* (Blanchard 1851) en un fragmento de vegetación esclerófila-higrófila en la península de Hualpén, Chile (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)". *Revista Chilena de Historia Natural*: en prensa.

CEPEDA J, C ZULETA & R OSORIO (2000) *Región de Coquimbo: biodiversidad y ecosistemas terrestres*. Ediciones Universidad de La Serena, Santiago.

CERECEDA P (1989) "La distribución de la niebla en Chile". *Revista de Geografía Norte Grande* 16: 43-49.

CERECEDA P & R SCHEMENAUER (1991) "The occurrence of fog in Chile". *Journal of Applied Meteorology* 30: 1097-1105.

CHARRIER R (1979) "El Triásico de Chile y regiones adyacentes de Argentina: una reconstrucción paleogeográfica y paleoclimática". *Comunicaciones, Santiago* 26: 1-47.

CHASE MW, S ZMARZTY, D LLEDÓ, KJ WURDACK, SA SWENSEN & MF FAY (2002) "When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid rbcL DNA sequences". *Kew Bulletin* 57: 141-181.

CHEHÉBAR C (1985) "A survey of the southern river otter *Lutra provocax* Thomas in Nahuel Huapi National Park, Argentina". *Biological Conservation* 32: 299-307.

CHEHÉBAR C, A GALLUR, G GIANNICO, M GOTTELLI & YORIO PA (1986) "A survey of the Southern river otter *Lutra provocax* in Lanin, Puelo and Los Alerces National Parks, Argentina and an evaluation of its conservation status". *Biological Conservation* 38: 293-304.

CHEN J, JF FRANKLIN & TA SPIES (1992) "Vegetation responses to edge environment in old-growth forest". *Ecological Applications* 2: 387-396.

CHEVROLAT A (1876) "Mémoire sur la famille des Clérites". *Malteste et Cie, Paris*.

CHIAPPA E, R BASCUÑÁN & S RODRÍGUEZ (2000) "Nidificación, conducta de machos de *Centris (Wagenknechtia) rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae) y comparación con otras especies chilenas del género". *Acta Entomológica Chilena* 24: 19-28.

CHURCHER PB & JH LAWTON (1987) "Predation by domestic cats in an English village". *Journal of Zoology* 212: 439-455.

CISTERNAS M, L TORRES, R URRUTIA, A ARANEDA & O PARRA (2000) "Comparación ambiental, mediante registros sedimentarios, entre las condiciones prehispánicas y actuales de un sistema lacustre". *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 151-162.

CLAPP RA (2001) "Tree farming and forest conservation in Chile: do replacement forests leave any originals behind?" *Society and Natural Resources* 14: 341-356.

CLARK R (1986) *Aves de Tierra del Fuego y Cabo de Hornos*. Guía de campo LOLA, Buenos Aires.

CLIFFORD HT & W STEPHENSON (1975) *An introduction to numerical classification*. Academic Press, New York.

CLYMO RS & PM HAYWARD (1982) "The Ecology of *Sphagnum*". En: Smith AJE (ed) *Bryophyte ecology*: 229-289. Chapman and Hall, New York.

CODEFF (1999) *Las áreas silvestres protegidas privadas en Chile. Una herramienta para la conservación*. CODEFF, Santiago.

CODY ML (1971) "Chilean bird distribution". *Ecology* 51: 456-464.

COLBY P, GR SPANGLER, DA HURLEY & AM MCCOMBIE (1972) "Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes". *Journal Fisheries Research Bd Canada* 29: 975-983.

COLWELL MA & SH DOUDD (1994) "Waterbird communities and habitat relationships in coastal pastures of northern California". *Conservation Biology* 9: 827-834.

CONAF (1985) *Análisis de las categorías de conservación existentes en Chile*. Departamento Técnico. CONAF, Santiago.

CONAF (1998) *Experiencia silvicultural del bosque nativo de Chile*. Proyecto Manejo sustentable del bosque nativo. CONAF-GTZ, Santiago.

CONAF (1999) "Datos de censos de cisne de cuello negro para laguna El Peral y laguna Torca, Santiago, Chile". *Reportes Técnicos* CONAF, Santiago.

CONAF-CONAMA-BIRF (1997) *Catastro y evaluación de los recursos vegetacionales nativos de Chile*. Informe Nacional con Variables Ambientales. CONAMA, Santiago.

CONAMA (1997) *Ley de Bases del Medio Ambiente*: Ley 19.300 aprueba Ley de Bases Generales del Medio Ambiente. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Santiago.

CONGDON B (1995) "Unidirectional gene flow and maintenance of genetic diversity in mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Teleostei: Poecilidae)". *Copeia* 1: 162-172.

CONNEL JH & RO SLATYER (1977) "Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization". *American Naturalist* 111: 661-696.

CONTESSE D (1989) *El desarrollo forestal chileno, una realidad sustentable*. Lamas y Compañía, Santiago.

CONTRERAS M (1991) *Análisis estadístico de la vegetación del islote Rupanco (Osorno, Chile)*. Tesis Estadístico, Escuela de Estadística, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

CONTRERAS D & C RAMÍREZ (1986) "Evolución del paisaje vegetacional en la Décima Región de Chile". *II Encuentro Científico Sobre Medio Ambiente* CIPMA, *Talca, Versiones Abreviadas* 1: 96-100.

COOPER RJ & RC WHITMORE (1990) "Arthropod sampling methods in ornithology". *Studies in Avian Biology* 19: 29-37.

CORBET SA (1997) "Role of pollinators in species preservation, conservation, ecosystem stability and genetic diversity". Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination. Richards KW (ed) *Acta Horticulturae* ISHS 437: 219-229.

CORBET SA, IH WILLIAMS & JL OSBORNE (1991) "Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community". *Bee World* 72: 47-59.

CORFO (1995) *Potencialidad de las aguas interiores en la zona sur de la provincia de Arauco (comunas de Cañete a Tirúa): lagos Lanalhue y Lleulleu*. Fondos Estudios e Investigaciones CORFO, Santiago.

CORNELIUS C, COFRÉ H & MARQUET PA (2000) "Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile". *Conservation Biology* 14: 534-543.

CORTÉS R & N HICHINS (1969) *Los Taquínidos de Chile: distribución geográfica y huéspedes conocidos*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago.

CORTI P (1996) *Conducta de alimentación y capacidad de forrajeo del cisne de cuello negro (Cygnus melanocorypha, Molina, 1782) en humedales de Valdivia*. Tesis Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

CORTI P & RP SCHLATTER (2002) "Feeding ecology of the black-necked swan Cygnus melancoryphus in two wetlands of southern Chile". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 9-14.

CORVALÁN J (1976) "El Triásico y el Jurásico de Vichuquén-Tilicura y de Hualañé, provincia de Curicó. Implicaciones paleogeográficas". *Actas I Congreso Geológico Chileno* A137-A154.

COSCARÓN S & CL COSCARÓN (1995a) "Distribution of Neotropical Simuliidae (Insecta, Diptera) and its areas of endemism". *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* XIX: 717-732.

COSCARÓN S & MC COSCARÓN (1995b) "Neotropical Athericidae II. Revision of genus *Dasyomma* Macquart 1840 (Diptera: Athericidae)". *Acta Entomológica Chilena* 19: 75-98.

COSCARÓN S & CR GONZÁLEZ (1991) "Tabanidae de Chile: lista de especies y clave para los géneros conocidos de Chile (Diptera: Tabanidae)". *Acta Entomológica Chilena* 16: 125-150.

COSCARÓN S & CR GONZÁLEZ (2001) "Posición sistemática y redescripción de *Scaptia* (*Pseudomelpia*) *horrens* Enderlein, 1925 (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae)". *Acta Entomológica Chilena* 25: 31-39.

COSTA W (1997) "Phylogeny and classification of the Cyprinodontidae revisited (teleostei: Cypriniodontiformes): are Andean and Anatolian killifishes sister taxa?" *Journal of Comparative Biology* 2: 1-17.

COUVET D (2002) "Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations". *Conservation Biology* 16: 369-376.

COVARRUBIAS R (1986) "Estado actual de nuestros conocimientos sobre los ácaros Oribatida de Chile". *Acta Entomológica Chilena* 13: 167-175.

COWIE R (1995) "Variation in species diversity and shell shape in Hawaiian land snails: in situ speciation and ecological relationships". *Evolution* 49: 1191-1202.

COWIE R, GM NISHIDAG, Y BASSET & SM GON (1995) "Patterns of land snail distribution in a montane habitat on the island of Hawaii". *Malacologia* 36: 155-169.

COWLING RM, PW RUNDEL, BB LAMONT, MTK ARROYO Y M ARIANOUTSOU (1996) "Plant diversity in mediterranean-climate regions". *Trends in Ecology and Evolution* 11: 362-366.

COX M (1994) "Diapause in the Chrysomelidae". En: Jolivet PH, ML Cox & E Petitpierre (eds) *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*: 469-502. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

CRANE P R (1985) "Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms". *Annals of Missouri Botanical Garden* 72: 716-793.

CRISCI JV, MM CIGLIANO, JJ MORRONE & S ROIG-JUÑENT (1991) "Historical biogeography of southern South America". *Systematic Zoologist* 40: 152-171.

CROOK DA & A ROBERTSON (1999) "I. Relationships between riverine fish and woody debris: implications for lowland rivers". *Marine and Freshwater Research* 50: 941-953.

CROSBY MR, RE MAGILL, B ALLEN & S HE (1999) *A checklist of the mosses*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis.

CROWSON RA (1964) "A review of the classification of Cleroidea (Coleoptera), with descriptions of two new genera of Peltidae and several new larval types". *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 116: 275-327.

CRUMP ML (1996) "Parental care among the Amphibia. Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance". *Advances in the study of Behavior* 25: 109-144.

CUEVAS C & JR FORMAS (2001) "A new species of *Alsodes* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Central Chile". *Amphibia-Reptilia* 22: 187-198.

CUNAZZA C, V MOURGUES, A VILLA, A YAÑES & J TORRES (1995) "Plan de Manejo Reserva Nacional Los Ruiles". *Documento de Trabajo N° 211*. Programa de Patrimonio Silvestre CONAF, Talca.

CUNILL P (1971) "Chile meridional criollo: su geografía humana en 1700". *Cuadernos Geográficos del Sur* 1: 21-64.

DAILY GC, PR EHRLICH & GA SÁNCHEZ-AZOFEITA (2001) "Countryside biogeography: use of human-dominated landscape matrices by the avifauna of southern Costa Rica". *Ecological Applications* 11: 1-13.

DAPHNI A & A SCHMIDA (1996) "The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L.) (Apidae) at Mt. Carmel, Israel". *The Conservation of Bees* 15: 183-200.

DARWIN C (1845) *The Voyage of the Beagle*. Bantam Books, New York.

DARWIN C. (1859) *The Origin of Species*. Penguin Books, Oxford.

DARWIN C. (1860) "The voyage of the Beagle". En: Engle L (ed) *Natural History Library* 1962. Doubleday, Garden City, New York.

DARWIN CR (1962) *The voyage of the Beagle*. Doubleday, New York.

DAVIS SD, VH HEYWOOD, O HERRERA, J MACBRYDE, J VILLALOBOS, AC HAMILTON (1997) *Centers of plant diversity, a guide and strategy for their conservation*. IUCN Publications Unit, Cambridge.

DAVIES KF, C GASCON & CR MARGULES (2001) "Habitat fragmentation: consequences, management, and future research priorities". En: Soulé ME & GH Orians (eds) *Conservation biology. Research Priorities for the next decade*: 81-97. Island Press, Washington DC.

DAZAROLA G (1972) "Contribution a lètude de la faune ichtyologique de la region Valparaíso Aconcagua" (Chili). *Annales de Limnologie* 8: 87-100.

DE CASENAVE JL, JP PELOTTO & J PROTOMASTRO J (1995) "Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina". *Forest Ecology and Management* 72: 61-69.

DE FERARI L & O RAMÍREZ (1998) *Manual de detección y control de plagas y enfermeades presentes y potenciales en plantaciones de pino y eucalipto*. Controladora de Plagas Forestales SA, Concepción.

DE LA MAZA CL (2003) "Biodiversidad e impacto ambiental en un mundo globalizado". En: Figueroa E & JA Simonetti (eds) *Globalización y Biodiversidad*: 139-165. Editorial Universitaria, Santiago.

DE PINNA M (1998) "Phylogenetic relationships of neotropical siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses". En: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZM & Lucena CA (eds) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Part 3: Siluriformes*: 279-330. EDIPUCRS, Porto Alegre.

DE SANTO T, MF WILLSON & K SIEVING (2002) "Nesting success of Tapaculos (Family Rhinocryptidae) in South-temperate rainforests of Chile". *Condor* 104: 482-495.

DE SANTO TL, MF WILLSON, KE SIEVING & JJ ARMESTO (2003) "Nesting biology of tapaculos (Family Rhinocryptidae) in fragmented south-temperate rainforests of Chile". *Condor*: en prensa.

DEBINSKI DM & RD HOLT (2000) "A survey and overview of habitat fragmentation experiments". *Conservation Biology* 14: 342-355.

DEGUCHI H, 1991a. *A list of Moss Collection made during the Expeditions to Chile in 1981 and 1987* (1). Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser.B, 17(1), pp. 15-34.

DEGUCHI H, 1991b. *A list of Moss Collection made during the Expeditions to Chile in 1981 and 1987* (2). Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser.B, 17(2), pp. 67-83.

DELLACROCE N & C VALDOVINOS (1992) "Caracterización ambiental del área marina costera adyacente bajo la influencia de la cuenca hidrográfica del río Biobío, Chile central" (1989-1992). En: Dellacroce N (ed) *El río Biobío y el área marina adyacente, Chile central*: 85-164. Instituto de Ciencias del Medio Ambiente Marino, Universidad de Génova, Génova.

DELLAROSSA V & O PARRA (1985) *Estudio de la Laguna Grande de San Pedro y del Lago Lanalhue*. Informe final Red Nacional Mínima de Control de Lagos. Dirección General de Aguas, Santiago.

DELLAROSSA V, E UGARTE & O PARRA (1976) "Estudio limnológico de las lagunas Chica de San Pedro, La Posada y Lo Méndez - II. Aspectos cuantitativos del plancton invernal y su relación con algunas características físicas y químicas del ambiente". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 50: 87-101.

DENTON GH (1999) "Glacial and Vegetational History of the Southern Lake District of Chile". *Geografiska Annaler* 81A: 105-358.

DEWINTER AJ (1995) "Gastropod diversity in a rain forest in Gabon, West Africa". En: van Bruggen AC, S Wells & TCM Kemperman (eds) *Biodiversity and conservation of the Mollusca*: 223-231. Backhuys Publishers, Oegstgeest.

DIARIO OFICIAL DE LA REPÚBLICA DE CHILE (1995) *Declara Monumento Natural las especies forestales queule, pitao, belloto del sur, belloto del norte y ruil*. N° 13, 14 de Marzo, Santiago.

DIAS PC (1996) "Sources and sinks in population biology". *Trends in Ecology and Evolution* 11: 326-330.

DIAS PC & J BLONDEL (1996) "Local specialization and maladaptation in the Mediterranean blue tit (*Parus caeruleus*)". *Oecologia* 107: 79-86.

DIAZ I (1999) *Éxito reproductivo del Colilarga (Sylviorthorhynchus desmursii, Furnariidae) en bosques fragmentados de la isla de Chiloé*. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

DIAZ N & A VELOSO (1979) "Sistemática y evolución de los anfibios de Chile". *Archivos de Biología y Medicina Experimental* 12: 59-70.

DIAZ N, J VALENCIA & M SALLABERRY (1983) "Life history and phylogenetic relationships of *Insuetophrynus acarpicus*". *Copeia* 1983: 30-37.

DIDHAM RK (1997) "An overview of invertebrate responses to forest fragmentation". En: Watt AD, NE Stork & MD Hunter (eds) *Forest and insects*: 303-320. Chapman & Hall, Londres.

DIDHAM RK, J GHAZOUL, NE STORK & AJ DAVIS (1996) "Insects in fragmented forests: a functional approach". *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.

DIETZ JM, LA DIETZ & EY NAGAGATA (1994) "The effective use of flagship species for conservation of biodiversity: the example of lion tamarins in Brazil". En: Olney PJS, GM Mace & ATC Feistner (eds) *Creative conservation: interactive management of wild and captive animals*: 32-49. Chapman & Hall, London.

DILCHER DL (1973) "A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America". En: Graham A (ed) *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*: 39-59. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

DINERSTEIN E, DM OLSON, DJ GRAHAM, AL WEBSTER, SA PRIMM, MP BOOKBINDER & G LEDEC (1995) *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. The World Bank, Washington DC.

DINERSTEIN E, G POWELL, DM OLSON, E WIKRAMANAYAKE, R ABELL, C LOUCKS, E UNDERWOOD, T ALLNUTT, W WETTENGEL, TH RICKETTS, H STRAND, S O'CONNOR & N BURGESS (2001) *A workbook for conducting biological assessments and developing biodiversity visions for ecoregion-based conservation*. World Wildlife Fund, Washington DC.

DIRECCIÓN AERONÁUTICA CIVIL, CHILE (1999) *Boletín meteorológico* 1980-1999. Aeropuerto Pichoy, Valdivia.

DOHLEN H (1999) "*Gomortega keule Mol.* Eine Tertiärpflanze mit schwierigem Dasein in heutiger Zeit". *Palmengarten* 63: 46-52.

DOLPH GE & DL DILCHER (1979) "Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate". *Palaeontographica* 170: 151-172.

DONOSO C (1975) "Distribución ecológica de las especies de *Nothofagus* en la zona mesomórfica". Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales. *Boletín Técnico* 33: 1-21.

DONOSO C (1981) *Tipos forestales de los bosques nativos de Chile*. Documento de trabajo N° 38. Investigación y Desarrollo Forestal (CONAF, PNUD-FAO). Publicación FAO, Santiago.

DONOSO C (1982) "Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile". *Bosque* 4: 117-146.

DONOSO C (1983) "Modificaciones del paisaje forestal chileno a lo largo de la historia". *Primer Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente, La Serena Chile I*: 101-103.

DONOSO C (1990) "Los renovales de Chile". *Boletín Informativo Corporación Chilena de la Madera* 2: 1-15.

DONOSO C (1993a) "Producción de semilla y hojarasca en alerce (*Fitzroya cupressoides*) de la Cordillera de la Costa de Valdivia". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 53-64.

DONOSO C (1993b) *Bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, Santiago.

DONOSO C (1995) *Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria, Santiago.

DONOSO C (1998) "Bosques nativos de Chile: patrimonio de la Tierra". En: Hoffmann A, M Sierra, JP Orrego, G Badal & M Holzapfel (eds) *La tragedia del bosque chileno*: 83-99. Ocho Libros Editores, Santiago.

DONOSO C (2001) Bosques para Chile. *Chile Forestal* 288: 42.

DONOSO C & A CABELLO (1978) "Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas" *Ciencias Forestales* 1: 31-42.

DONOSO C & A LARA (1996) "Utilización de los bosques nativos de Chile: pasado, presente y futuro". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 367-387. Editorial Universitaria, Santiago.

DONOSO C & A LARA (1998) *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.

DONOSO C, R GREZ, B ESCOBAR & P REAL (1984) "Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde en un sector de Chiloé insular". *Bosque* 5: 82-104.

DONOSO C, M HERNÁNDEZ & C NAVARRO (1993) "Valores de producción de semillas y hojarasca de diferentes especies del tipo forestal siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia obtenidos durante un periodo de 10 años". *Bosque* 14: 65-84.

DONOSO C, P DONOSO, M GONZÁLEZ & V SANDOVAL (1999) "Los bosques siempreverdes". En: Donoso C & A Lara (eds) *Silvicultura de los bosques nativos*: 297-340. Editorial Universitaria, Santiago.

DONOSO D (2000) *Efecto de la fragmentación del bosque Maulino sobre la granivoría de semillas que difieren en tamaño*. Memoria de Título Medicina Veterinaria. Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago.

DONOSO DS, AA GREZ & JA SIMONETTI (2003) "Effect of forest fragmentation on the granivory of differently-sized seeds". *Biological Conservation* 115: 63-70.

DONOSO-BARROS R (1966) *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago.

DONOSO-BARROS R (1974) "Nuevos reptiles y anfibios de Chile". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 48: 217-229.

DORST J (1976) "Historical factors influencing the richness and diversity of the South American avifauna". *Proceedings 16th International Ornithological Congress, Canberra Australia* (1974): 17-35. Australian Academy of Science, Canberra.

DOUBINGER J (1972) "Evolution de la flore (pollen et spores) au Chili Central (Arauco), du Cretacé Supérieur au Miocéne". *Societé de Biogeographie* 427: 15-25.

DOUBINGER J (1975) "Etude palynologique de lignites tertiaires du bassin D'Arauco-Concepción (Chile)". *Revista Española de Micropaleontología* 3: 549-565.

DRESCH J (1973) "Géomorphologie des Andes chiliennes et argentines". *Revue de Géographie Physique et de Géologie Dynamique* XV: 177-192.

DUARTE W, R FEITO, C JARA, C MORENO & AE ORELLANA (1971) "Ictiofauna del sistema hidrográfico del río Maipo". *Boletín Museo Nacional Historia Natural, Chile* 32: 227-268.

DUELLMAN W & A VELOSO (1977) "Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographic model". *University of Kansas, Museum of Natural History Ocassional Papers* 64: 1-46.

DUNSTONE N, L DURBIN, I WYLLIE, R FREER, G ACOSTA, M MAZZOLLI & S ROSE (2002a) "Spatial organization, ranging behaviour and habitat utilization of the *Oncifelis guigna* in southern Chile. *Journal of Zoology* (London) 257: 1-11.

DUNSTONE N, R FREER, G ACOSTA-JAMETT, L DURBIN, I WYLLIE, M MAZZOLLI & D SCOTT (2002b) "Uso del hábitat, actividad y dieta de la guiña (*Oncifelis guigna*) en el Parque Nacional Laguna San Rafael, XI Región, Chile". *Boletín del Museo de Historia Natural, Chile* 51:147-158.

DYER B (2000a) "Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile". *Estudios Oceanológicos* (Chile) 19: 77-98.

DYER B (2000b) "Revisión sistemática de los pejerreyes de Chile (Teleostei, Atheriniformes)". *Estudios Oceanológicos* (Chile) 19: 99-127.

ECHEVERRÍA C (1994) *Estudio comparativo de los componentes del balance hídrico de un bosque de olivillo (*Aextoxicum punctatum*) y una pradera natural en el sur de Chile. Valdivia, X Región*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

EGUIGUREN F (1995) *Caracterización florística del sotobosque en plantaciones de* Pinus radiata *D. Don de la provincia de Arauco, VIII Región*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago.

EISENBERG JF (1987) "The evolutionary history of Cervidae with special reference to the South American radiation". En: Wemmer CM (ed) *Biology and management of the Cervidae*: 60-64. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

EISENBERG JF & GM MCKAY (1974) "Comparison of ungulate adaptations in the New World and Old World tropical forests with special reference to Ceylon and the rainforests of Central America". En: Geist V & F Walther (eds) *The behaviour of ungulates and its relation to management*: 585-602. IUCN Publications, n.s. 24, Morges.

ELDRIDGE WD, MM MACNAMARA & NV PACHECO (1987) "Activity patterns and habitat utilization of pudus (*Pudu pudu*) in south-central Chile". En: Wemmer CM (ed) *Biology and management of the Cervidae*: 352-370. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

ELGUETA M (1988) "Insectos epígeos de ambientes altomontanos en Chile central: algunas consideraciones biogeográficas con especial referencia a Tenebrionidae y Curculionidae (Coleoptera)". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 41: 125-144.

ELGUETA M (1995) "Coleoptera". En: Simonetti J, MTK Arroyo, A Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 246-252. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT, Santiago.

ELGUETA M & G ARRIAGADA (1989) "Estado actual del conocimiento de los Coleópteros de Chile (Insecta: Coleoptera)". *Revista Chilena de Entomología* 17: 5-60.

ELIZALDE R (1958) *La sobrevivencia de Chile: la conservación de los recursos naturales renovables*. Ministerio de Agricultura, Dirección General de Producción Agraria y Pesca, Santiago.

ELMEROS M & P LEONARDS (1994) "Aspects of PCBs levels in Danish otters (*Lutra lutra*) and notes on the levels in stone martens (*Martes foina*)". *IUCN Otter Specialist Group* 10: 34-40.

EMANUELI P (1996) *Bosque nativo, antecedentes estadísticos*, 1985-1994. CONAF, Santiago.

EMBERTON KC (1995a) "Land-snail community morphologies of the highest-diversity sites of Madagascar, North America, and New Zealand, with recommended alternatives to height-diameter plots". *Malacologia* 36: 43-66.

EMBERTON KC (1995b) "On the endangered biodiversity of Madagascan land snails". En: van Bruggen AC, S Wells & TCM Kemperman (eds) *Biodiversity and conservation of the Mollusca*: 69-89. Backhuys Publishers, Oegstgeest.

EMBERTON KC (1996) "Conservation priorities for forest floor invertebrates of the southeastern half of Madagascar: evidence from two land-snail clades". *Biodiversity and Conservation* 5: 729-741.

EMBERTON K, T PEARCE, P KASIWA, P TATTERSFIELD & Z HABIBU (1997) "High diversity and regional endemism in land snails of eastern Tanzania". *Biodiversity and Conservation* 6: 1123-1136.

ENDLICHER W (1985) *Geoökologische untersuchungen zur Landschaftsdegradation mit Künsterbergland von Concepción (Chile)*. Geowissenshaftlichen Fakultat der Universität Freiburg. Br. Als. Habilitationsschrift vorgelegt. Freiburg mi Breisgau.

ENGELHARDT H (1891) Über Tertiärpflanzen von Chile; abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 16: 629-692.

ERAZO S (1984a) *Estudio de la ornitocenosis en un rodal de Olivillo, Valdivia, Chile*. Tesis Magister. Universidad Austral de Chile, Valdivia.

ERAZO SP (1984b) "Análisis de censos de la avifauna realizados en un rodal boscoso de olivillo, Valdivia, Chile, X Región". *Revista Geográfica de Valparaíso* 15: 49-71.

ERAZO LS & C SEPÚLVEDA (1988) "Nuevas observaciones de avifauna en un rodal boscoso de olivillo (*Aextoxicon punctatum*), Valdivia-X Región, Chile". *Revista Geográfica de Valparaíso* 19: 67-75.

ERRÁZURIZ AM, P CERECEDA, JI GONZÁLEZ, M GONZÁLEZ, M HENRÍQUEZ & R RIOSECO (1998) *Manual de Geografía de Chile*. Editorial Andrés Bello, Santiago.

ERWIN TL (1982) "Tropical forest: their richness in Coleoptera and other arthropod species". *The Coleopterists Bulletin* 36: 74-75.

ESLER D (2000) "Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds". *Conservation Biology* 14: 366-372.

ESPINOZA M (1917) "Los alerzales de Piuché". *Boletín del Museo Nacional Historia Natural, Chile* 10: 36-93.

ESPINOSA M (1949) "Estudios botánicos". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 24: 70-79.

ESPINOSA L (2000) "Censo de aves acuáticas" 1999, Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 7: 39-47.

ESTADES CF (1994) "Impacto de la sustitución del bosque natural por plantaciones de *Pinus radiata* sobre una comunidad de aves en la Octava Región de Chile". *Boletín Chileno de Ornitología* 1: 8-14.

ESTADES CF (1999a) "Nidificación de aves en un rodal maduro de *Pinus radiata*". *Boletín Chileno de Ornitología* 6: 24-27.

ESTADES CF (1999b) "Selección de sitio de nidificación por diucones (*Xolmis pyrope*) en plantaciones jóvenes de pino". *Boletín Chileno de Ornitología* 6: 35-38.

ESTADES C & S TEMPLE (1999) "Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations". *Ecological Applications* 9: 573-585.

ESTADES CF, SA TEMPLE & AF GAJARDO (1998) "Unusual nesting of the rufous-legged owl?" *Journal of Raptor Research* 32:183.

ETISHAM-UL-HAQ M, TR ALLNUTT, C SMITH-RAMÍREZ, MF GARDNER, JJ ARMESTO & AC NEWTON (2001) "Patterns of genetic variation *in situ* and *ex situ* populations of the threatened chilean vine *Berberidopsis corallina*, detected using RAPD markers". *Annals of Botany* 87: 813-821.

ETHERIDGE R & E WILLIAMS (1985) "Notes on *Pristidactylus* (Squamata: Iguanidae)". *Breviora* 483: 1-18.

EVRARD J (1975) "Waterfowl use of dug ponds in Northwestern Wisconsin". *Wildlife Society Bulletin* 3: 13-18.

FACELLI JM & STA PICKETT (1990) "Markovian chains and the role of history in succession". *Trends in Ecology and Evolution* 5: 27-30.

FAHRIG L & AA GREZ (1996) "Population spatial structure and human-caused landscape changes". *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 5-13.

FAHRIG L & G MERRIAM (1985) "Habitat patch connectivity and population survival". *Ecology* 66: 1762-1768.

FAIRBAIRN S & J DINSMORE (2001) "Local and landscape-level influences of wetland bird communities of the praire pothole region of Iowa, USA". *Wetlands* 21: 41-47.

FAO (1985) *Datos agroclimatológicos para América Latina y el Caribe*. Colección FAO Producción y Protección Vegetal 24, Roma.

FAO (2002) "Global forests resource assessment". FAO *Forestry Papers* 140: 1-552.

FAZIO H (1997) *Mapa actual de la extrema riqueza en Chile*. Lom Ediciones, Santiago.

FEDUCCIA A & L OLSON (1982) "Morphological similarities between the Menurae and the Rhinocryptidae, relic passerine birds of the Southern hemisfere". *Smitsonian Contributions in Zoology* 366: 1-22.

FEHRMANN G (1998) *Balance hídrico en plantaciones de* Pinus radiata *(D. Don) en la zona de Collipulli, IX Región*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

FEINSINGER P (2001) *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press, Washington DC.

FERNÁNDEZ M (2002) *Lechuzas, mitos y realidades*. URL: http://orbita.starmedia.com/~faunapampeana/av/4lechuzas.html

FERNÁNDEZ-JURICIC E, R SANZ & A SALLENT (2001) "Frequency-dependent predation by birds at edges and interiors of woodland". *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 43-49.

FERRARIS F (1981) *Hoja los Ángeles-Angol, escala 1:250.000. N° 5. Mapas geológicos preliminares de Chile*. Instituto de Investigaciones Geológicas, Santiago.

FERRIÈRE G (1963) *Aspectos ecológicos del Parque Nacional Nahuelbuta*. Tesis Medicina Veterinaria, Facultad de Ciencias Pecuarias,

Escuela Medicina Veterinaria, Universidad de Chile, Santiago.

FIGUEROA R & C VALDOVINOS (1997) "Productividad de pastizales salinos del estuario Lenga (Chile): análisis de imágenes Landsat TM y experimentos *in situ*". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 52: 33-39.

FINNAMORE A & CD MICHENER (1993) "Superfamilia Apoidea". En: Goulet H & J Huber (eds) *Hymenoptera of the World, an identification guide to families*: 279-359. Center for land and biological resources research Otawa, Ontario.

FIORI A (1931) "Filliti terziarie della Patagonia, I. Fillite della riva meridionale del lago Nahuel Huapi". *Giornale di Geologia* 13: 41-68.

FIORI A (1939) "Filliti terziarie della Patagonia, II. Fillite del rio Ñirihuau". *Giornale di Geologia* 13: 1-27.

FIORI A (1940) "Filliti terziarie della Patagonia, III. Fillite del rio Cheuqueñiyen". *Giornale di Geologia* 14: 94-143.

FISCHER J & DB LINDENMAYER (2002) "Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southern Australia". *Biological Conservation* 106: 129-136.

FITZGERALD L & JC ORTIZ (1994) *Inclusion of the chilean species of Pristidactylus spp. Appendix II, Chile*. IUCN Species Survival Commission & TRAFFIC Network, Fort Lauderdale.

FJELDSÅ J & N KRABBE (1990) *Birds of the High Andes*. Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books, Svendborg.

FLAKE L, G PETERSON & W TUCKER (1977) "Habitat relationships of breeding waterfowl on stocks ponds in northwestern South Dakota". *Proceedings of South Dakota Academy of Science* 56: 135-151.

FOLKE C, CS HOLLING & C PERRINGS (1996) "Biological diversity, ecosystems, and the human scale". *Ecological Applications* 6: 1018-1024.

FORD LHA (1989) *Ecology of birds, an Australian perspective*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

FORMAN RTT (1997) *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.

FORMAN RTT & M GODRON (1986) *Landscape ecology*. John Wiley and Sons, New York.

FORMAS JR (1979a) "Los anfibios del bosque temperado del sur de Chile: una aproximación sobre su origen". *Archivos de Biología y Medicina Experimental* 12: 191-196.

FORMAS JR (1979b) "La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica". En: Duellman W (ed) *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Monograph 7: 341-369. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence.

FORMAS JR (1981a) "Adaptaciones larvarias de los anuros del bosque temperado austral de sudamérica". *Medio Ambiente* 5: 15-21.

FORMAS JR (1981b) "The identity of the frog Eupsophus vanzolinii from Ramadillas, Nahuelbuta Range, southern Chile". *Proceedings of the Biological Society of Washington* 93: 920-927.

FORMAS JR (1989a) "A new species of Eupsophus (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Chile". *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102: 568-576.

FORMAS JR (1989b) "Sinonimia e identidad de la rana austral chilena *Eupsophus vittatus* (Philippi, 1902) (Anura, Leptodactylidae)". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 60: 123-127.

FORMAS JR (1992) "The tadpole of *Eupsophus vertebralis*" (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 48: 115-119.

FORMAS JR (1995) "Anfibios". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 314-325. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT, Santiago.

FORMAS JR & MI VERA (1982a) "The status of two chilean frogs of the genus *Eupsophus* (Anura: leptodactylidae)". *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95: 668-693.

FORMAS J & M VERA (1982b) "Karyological relationships among frogs of the genus *Alsodes*, with description of the karyotypes of the genus *A. vanzolinii* and *A. verrucosus*". *Copeia* 4: 1104-1107.

FORMAS JR, E PUGÍN & B JORQUERA (1975) "La identidad del batracio chileno *Heminectes*

rufus" Philippi, 1902. *Physis Sección C Buenos Aires* 34: 147-157.

FORMAS JR, J NÚÑEZ & L BRIEVA (2001) "Osteología, taxonomía y relaciones filogenéticas de las ranas del género *Telmatobufo* (Leptodactylidae)". *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 365-387.

FOSTER-TURLEY P, S MACDONALD & C MASON (eds) (1990) *Otters: an action plan for their conservation*. IUCN, *Gland*.

FRAHM JP, 2002. *Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in Chile*. Tropical Biology 21: 67-79.

FRANCKE S (1980) *Análisis comparativo de fertilidad y productividad en sitios con plantaciones de pino insigne (Pinus radiata D. Don), sometidos a 1ra y 2da rotación*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago.

FRANCKE S (1993) "Efectos de las plantaciones forestales en el suelo". *Chile Forestal Documento Técnico* 70.

FRANK D & M FINCH (1999) "Laurophyllisation of deciduos *Nothofagus*-forests in Southern Chile". En: Klötzli F & R Walter (eds) *Recent shifts in vegetation boundaries of deciduos forest, especially due to general global warming*: 317-331. Birkhäuser Verlag, Basel.

FRANKLIN JF (1995) "Sustainability of managed temperate forest ecosystems". En: Munasinghe M & W Shearer (eds) *Defining and measuring sustainability: the biogeophysical foundations*: 355-385. The United Nations University and The World Bank, Washington DC.

FRANKLIN J & JJ ARMESTO (1996) "La retención de elementos estructurales del bosque durante la cosecha: una alternativa de manejo para los bosques nativos chilenos". *Ambiente y Desarrollo* XII: 69-79.

FRONEMAN A, M MANGNALL, R LITTLE & T CROWE (2001) "Waterbird assemblages and associated habitat characteristics of farm ponds in the Western Cape, South Africa". *Biodiversity and Conservation* 10: 251-270.

FUENTES E (1994) *¿Qué futuro tienen nuestros bosques? Hacia la gestión sustentable del paisaje del centro y sur de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

FUENTES J & H HERNÁNDEZ (1993) *Cuantificación de los componentes del balance hídrico en tres cubiertas vegetacionales de la cordillera de Nahuelbuta*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago.

FUENTES JA & ME TORRES (1991) *Estudio histórico evolutivo de la interacción del Hombre del semiárido en una región del Norte Chico Fray Jorge Reserva Mundial de la Biosfera*. Tesis Licenciatura en Educación y Profesor de Estado, Universidad de La Serena, La Serena.

FUENZALIDA H (1950) *Geografía Económica de Chile, Tomo I*. Editorial Universitaria, Santiago.

FUENZALIDA H (1965a) *Biogeografía, geografía económica de Chile, texto refundido*. CORFO, Santiago.

FUENZALIDA H (1965b) *Geografía económica de Chile, texto refundido*. CORFO, Santiago.

FUENZALIDA H (1966) *Geografía económica de Chile, primer apéndice*. CORFO, Santiago.

GAJARDO R (1980) *Vegetación del bosque de Araucaria araucana (Mol.) K. Koch en la cordillera de los Andes (Lonquimay, provincia de Malleco)*. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Boletín Técnico 57: 1-25.

GAJARDO R (1994) *La vegetación natural de Chile, clasificación y distribución geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago.

GAJARDO R & I GREZ (1990) *Diagnóstico de algunos aspectos de la regeneración en el Bosque de Fray Jorge (IV Región)*. Ministerio de Agricultura, CONAF IV Región, La Serena.

GAJARDO R, M TORAL & V CUBILLOS (1984) *Estudio de regeneración en el Bosque de Fray Jorge*. CONAF IV Región, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias Veterinarias y Forestales, Santiago.

GAJARDO R, MT SERRA & A CABELLO (1989) "Desarrollo productivo de las plantas silvestres útiles como estrategia de conservación". *3er Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente*. Ponencias I: 71-85. CIPMA, Santiago.

GANA P & F HERVÉ (1983) "Geología del basamento cristalino en la Cordillera de la Costa entre los ríos Mataquito y Maule, VII Región". *Revista Geológica de Chile* 19-20: 37-56.

GANDOLFO MA (1994) *Evolución del género* Nothofagus *Blume basada en su morfología foliar comparada*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

GANTZ A & J RAU (1999) "Relación entre el tamaño mínimo de fragmentos boscosos y su riqueza de especies de aves en el sur de Chile". *Anales del Museo Historia Natural Valparaíso* 24: 85-90.

GARAYAR M (1991) "El sistema urbano de la VIII Región del BioBío". *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 35: 81-100.

GARCIA R (1977) *Efecto de la cubierta vegetal sobre las propiedades físico-químicas de los suelos Collipulli*. Tesis Ingeniería Agrónoma, Escuela de Agronomía, Universidad de Concepción, Concepción.

GARCIA JA (1982) *Comunidad avifaunística del delta del río Gol-Gol, una necesidad de conservación*. Tesis Ingeniero Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

GARCÍA F (1995) *Influencia de los factores meteorológicos en la transpiración potencial en pino insigne (*Pinus radiata *D. Don) y pino oregón (*Pseudotsuga menziesii *(Mirb.) Franco)*. Tesis Ingenienria Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

GARCÍA D & P VILLARROEL (1998) "Las áreas silvestres protegidas de propiedad privada en la legislación chilena". *Ambiente y Desarrollo* XIV: 21-32.

GARLEFF K & H STINGL (1998) "Landschaftsentwicklung, Paläoökologie und Klimageschichte der Ariden Diagonaler Südamerikas im Jungquartär". *Bamberger Geographische Schriften*, Heft 15.

GARLEFF K, F SCHÄBITZ, H STINGL & H VEIT (1991) "Jungquartäre Landschaftsenwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas". *Bamberger Geographischen Schriften* 11: 1-21.

GASTON K (1991) "How large is a species' geographic range?" *Oikos* 61: 434-438.

GAYO E (2001) *Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII Región del Biobío, Chile*. Seminario de Título de Biólogo, Universidad de Concepción, Concepción.

GAZULLA P & F RUIZ (1928) "Los insectos de la hacienda de 'Las Mercedes' ". *Revista Chilena de Historia Natural* 32: 288-305.

GERSTMEIER R (1998) *Checkered beetles. Illustrated key to the Cleridae of the western Palaearctic*. Weikersheim, Germany.

GERSON U (1982) "Bryophytes and invertebrates". En: Smith AJE (ed) *Bryophyte ecology*: 291-332. Chapman and Hall, New York.

GIBBS J & E STANTON (2001) "Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetle, phoretic mites, and flies". *Ecological Applications* 11: 79-85.

GIFFORD E & A FOSTER (1989) *Morphology and evolution of vascular plants*. WH Freeman and Company, New York.

GILBERT F, A GONZÁLEZ & I EVANS-FREKE (1998) "Corridors mantain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem". *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 577-582.

GLADE A (1987) *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. CONAF, Santiago.

GLADE A (ed) (1988) *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. CONAF, Santiago.

GLADE A (ed) (1993) *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. CONAF, Santiago.

GODLEY EJ & NT MOAR (1973) "Vegetation and pollen of two bogs on Chiloé. New Zealand" *Journal of Botany* 11: 255-68.

GODOY R, C RAMÍREZ, H FIGUEROA & E HAUENSTEIN (1981) "Estudios ecosociológicos en Pteridófitos de comunidades boscosas valdivianas, Chile". *Bosque* 4: 12-24.

GOLOWASCH J, MTK ARROYO, C VILLAGRÁN & JJ ARMESTO (1982) "Características demográficas de una población de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Blume var. macrocarpa DC. en el cerro El Roble (33° S)". *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 39: 37-44.

GONZÁLEZ CR (1987) *Lista sistemática, distribución geográfica, hospederos conocidos y bibliografía de los Taquínidos de Chile*. Tesis Pedagogía en Biología y Ciencias Naturales, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago.

GONZÁLEZ G (1993) "Los humedales. Ambientes amenazados y olvidados". *Chile Forestal* 208: 34-35.

GONZÁLEZ CR (1995) "Diptera". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 256-265. CONICYT, Santiago.

GONZÁLEZ CR (1996) "Diptera". En: Cepeda J (ed) *Insectos de la alta montaña del valle del Elqui*: 104-119. Impresos Universitaria SA, Santiago.

GONZÁLEZ CR (1999) "A revision of southern Neotropical genera related to Dasybasis Macquart, 1847 (Diptera: Tabanidae: Diachlorini)". *Memoirs of Entomology, International* 14: 137-194.

GONZÁLEZ A (2000) *Evaluación del recurso vegetacional en la cuenca del rio Budi, situación actual y propuestas de manejo*. Tesis Licenciatura Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco, Temuco.

GONZÁLEZ A (2002) *Relación entre características del hábitat y estructura comunitaria de aves acuáticas en sistemas lacustres urbanos*. Tesis Magister, Universidad de Concepción, Concepción.

GONZÁLEZ M & C DONOSO (1999) "Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila* (Poacea: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 169-180.

GONZÁLEZ CR, S COSCARÓN & JF BURGER (1997) "Relationship of temperate South American Tabanidae (Diptera) to those in the Australasian Region. *Noticiero de Biología* 5: 154.

GONZÁLEZ A, JH LAWTON, FS GILBERT, TM BLACKBURN & I EVANS-FREKE I (1998) "Metapopulation dynamics, abundance and distribution in a microecosystem". *Science* 281: 2045-2047.

GONZÁLEZ LA, R MURÚA & C JOFRÉ (2000) "Habitat utilization of two muroid species in relation to population outbreaks in southern temperate forest of Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 489-495.

GOODALL JD, AW JOHNSON & RA PHILIPPI (1946) *Las aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres*. Platt establecimientos Gráficos, Buenos Aires.

GOODMAN D (1987) "Considerations of stochastic demography in the design and management of biological reserves". *Natural Research Modelling* 1: 205-234.

GOTELLI NJ (1991) "Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain and the core-satellite hypothesis". *American Naturalist* 138: 768-776.

GOTELLI NJ & GL ENTSMINGER (2001) *EcoSim: null models software for ecology. Version 7*. Acquired Intelligence & Kesey-Bear, Burlington. http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm.

GOULD RE & T DELEVORYAS (1977) "The biology of Glossopteris: evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs". *Alcheringa* 1: 387-399.

GRANIZO T (ed) (1997) *Uso sostenible de humedales en suramérica: una aproximación*. UICN-Sur, Quito.

GREENBERG R (1980) "Demographic aspects of long-distance migration". En: Keast A & ES Morton (eds) *Migrant birds in the neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation*: 493-504. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

GREGORY-WODZICKI KM, WC MCINTOSH & K VELÁSQUEZ (1998) "Paleoclimate and paleoelevation of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano". *Journal of South American Earth Sciences* 11: 533-560.

GREGORY-WODZICKI KM (2000a) "Uplift history of the central and northern Andes: a review". *Geological Society of America Bulletin* 112: 1091-1105.

GREGORY-WODZICKI KM (2000b) "Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras". *Paleobiology* 26: 668-688.

GRENIER P (1979) *Chiloé et sa région. Étude de Géographie Humaine*. Thèse Université de Bordeaux III pour le Doctorat d'Etat, Bordeaux.

GREZ A (1988) "*Procalus lenzi* y *Procalus malaisei* (Coleoptera: Chrysomelidae): dos especialistas del matorral". *Revista Chilena de Entomología* 16: 65-67.

GREZ AA, RO BUSTAMANTE, JA SIMONETTI & L FAHRIG (1998) "Landscape ecology and habitat fragmentation: the case of the ruil forest in Chile". En: Salinas-Chávez E & J Middleton (eds) *Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latin America*. http://www. brocku.ca/epi/lebk/grez.html

GREZ AA, P MORENO & M ELGUETA (2003) "Coleópteros (Insecta: Coleoptera) epígeos asociados al bosque maulino y plantaciones de pino aledañas". *Revista Chilena de Entomología* 29: 9-18.

GRIMALDI D (1999) "The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous". *Annal Missouri of Botanical Garden* 86: 373-406.

GROOM MJ & N SCHUMAKER (1993) "Evaluating landscape change: patterns of worlwide deforestation and local fragmentation". En: Kareiva PM, JG Kingsolver & RB Huey (eds) *Biotic interactions and global change*: 24-44. Sinauers, Sunderland.

GROSSE H & I QUIROZ (1999) "Silvicultura de los bosques de segundo crecimiento de roble, rauli y coigüe en la región centro-sur de Chile". En: Donoso C & A Lara (eds) *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*: 279- 359. Editorial Universitaria, Santiago.

GUNCKEL H (1931) "Contribución al conocimiento de la flora valdiviana: vegetación de "La Aguada" en el puerto de Corral". *Revista Universitaria* 16: 200-213.

GUNCKEL H (1965-1966) "El idioma mapuche en la nomenclatura botánica chilena". *Revista* Universitaria, Universidad Católica de Chile 28-29: 121-164.

GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, FM JAKSIC, LC CONTRERAS, SH HERRERA & H VÁSQUEZ (1993) "Structure and dynamics of vegetation in a Chilean arid thornscrub community". *Acta Ecologica* 14: 271-285.

GUTLEB A (1994) "Heavy metals, organochlorpesticides and PCBs in sparints of the otter (*Lutra lutra*) from north-eastern Slovenia". *IUCN Otter Specialist Group Buletin* 10: 31-34.

GUTLEB A, C SCHENCK & E STAIB (1993) "Total mercury and methylmercury levels in fish from the department of Madre de Dios, Peru". *IUCN Otters Specialist Group Bulletin* 8: 16-18.

GÜNTHER KK (1953) "Über die Taxonomische Bliederung und die Geographische Verbreitung der Insektenordung der Phasmatodea". *Beiträge zur Entomologie* 3: 541-563.

HABIT E (1994) "Contribución al conocimiento de la fauna íctica del rio Itata". *Boletín Sociedad Biología de Concepción* 65: 143-147.

HABIT E (1997) *Ictiofauna de un sistema fluvial modificado por canales de riego. Comparación de las comunidades de peces asociadas al cauce natural y canales artificiales*. Tesis Doctoral en Ciencias Ambientales, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción.

HABIT E (1998) "Peces". En: Parra O & E Habit (eds) *Documento de Síntesis Estudio de Línea de Base para la Evaluación de Impacto Ambiental del Complejo Forestal Industrial Itata*: 79-86. Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción.

HABIT E & O PARRA (2001) "Impacto ambiental de los canales de riego sobre la fauna de peces". *Ambiente y Desarrollo XVII*: 50-56.

HABIT E, P VICTORIANO & A RODRÍGUEZ-RUIZ (2003) "Variaciones espacio-temporales del ensamble de peces de un sistema fluvial de bajo orden del centro sur de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 3-14.

HAIG J (1955) "The Crustacea Anomura of Chile". En: Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49, Number 20. *Acta Universitatis Lundensis* 51:1-68.

HAJEK E & F DI CASTRI (1975) *Bioclimatografía de Chile*. Universidad Católica de Chile, Santiago.

HAJEK E, M PACHECO & A PASSALACQUA (1972) *Análisis bioclimático de la sequía en la zona de tendencia mediterránea de Chile*. Universidad Católica, Instituto de Ciencias Biológicas, Santiago.

HALFFTER G (1992) "La diversidad biológica de Iberoamérica I". *Acta Zoológica Mexicana*. Graphos, Xalapa.

HALL JC (1976) "The Bombyliidae of Chile". *University of California Publications in Entomology* 76: 1-278.

HALLAM A & PB WIGNALL (1997) *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford.

HALTENHOFF H (1993) *Bajo las cenizas de la inconsciencia*. Santiago.

HANSKI IA & ME GILPIN (eds) (1997) "Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution". *Academic Press, London*.

HARRISON S (1991) "Local extinction in a metapopulation context: an empirical

evaluation". *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73-88.

HARRISON S, J MARON & G HUXEL (2000a) "Regional turnover and fluctuation in populations of five plants confined to serpentine seeps". *Conservation Biology* 14: 769-779.

HARRISON S, JL VIERS & JF QUINN (2000b) "Climatic and spatial patterns of diversity in the serpentine plants of California". *Diversity and Distributions* 6: 153-161.

HARTLEY AJ (2003) "Andean uplift and climate change". *Journal Geological Society of London* 160: 7-10.

HARTWIG F (1991) *Chile, desarrollo forestal sustentable: ensayo de política forestal*. Editorial Los Andes, Santiago.

HAUENSTEIN E, C RAMÍREZ, M LATSAGUE & D CONTRERAS (1988) "Origen fitogeográfico y espectro biológico como medida del grado de intervención antrópica en comunidades vegetales". *Medio Ambiente* 9: 140-142.

HAUENSTEIN E, C RAMÍREZ, M GONZÁLEZ & C SAN MARTÍN (1993) "Comparación de la flora macrofítica de tres lagos del centro-sur de Chile (Budi, Llanquihue, Cayutue)". *Revista Geográfica Valparaíso* 22-23: 175-193.

HAUENSTEIN E, C RAMÍREZ, M GONZÁLEZ, L LEIVA & C SAN MARTÍN (1996) "Flora hidrófila del lago Villarrica (IX Región, Chile) y su importancia como elemento indicador de contaminación". *Medio Ambiente* 13: 88-96.

HAUENSTEIN E, M GONZÁLEZ, L LEIVA & L FALCÓN (1999a) "Flora de macrófitos y bioindicadores del lago Budi (IX Región, Chile)". *Gayana Botánica* 56: 53-62.

HAUENSTEIN E, A MUÑOZ-PEDREROS, F PEÑA, F ENCINA & M GONZÁLEZ (1999b) "Humedales: ecosistemas de alta biodiversidad con problemas de conservación". *El Árbol Nuestro Amigo* 13: 8-12.

HE S (1998) "A checklist of the mosses of Chile". *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 85: 103-189.

HELLMICH W (1938) "Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. XII. Die Eidenchsen des Volcán Villarica". *Zoologischer Anzeiger* 124: 237-249.

HELLMICH W (1950) "Die Eidechsen der Ausbeute Schröder (Gattung Liolaemus, Iguan.). Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. XIII". *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* 1: 129-194.

HERNÁNDEZ C (1998) *Influencia del medioambiente sobre la productividad y uso del agua en un bosque adulto de* Pinus radiata *(D. Don), Valdivia, X Región*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

HERSHKOVITZ P (1982) "Neotropical deer (Cervidae). Part I. Pudus, genus *Pudu* Gray". *Fieldiana Zoology, New Series* 1: 1-86.

HERSHKOVITZ P (1999) "*Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, last of the Microbiotheria (Marsupialia), with a review of the Family Microbiotheriidae". *Fieldiana, Zoology* 93: 1-60.

HERVÉ F (1977) "Petrology of the cristalline basemente of the Nahuelbuta mountains, south-central Chile". En: Ichikawa T & L Aguirre (eds) *Comparative studies on the geology of the Circum-Pacific Orogenic Belt in Japan and Chile*: 1-51. Society for Promotion of Science, Tokio.

HERVÉ F, R THIELE & MA PARADA (1976) "Observaciones geológicas en el Triásico de Chile Central entre las Latitudes 35°30' y 40°00' S". *Actas del I Congreso Geológico Chileno* 1: A297-A313.

HEUSSER CJ (1974) "Vegetation and climate of the southern chilean lake district uring and since the Last Interglaciation". *Quaternary Research* 4: 290-315.

HEUSSER CJ (1976) "Palynology and depositional environment of the Río Ignao nonglacial deposit, Province of Valdivia, Chile". *Quaternary Reserch* 6: 27-279.

HEUSSER CJ (1981) "Palynology of the last interglacial-glacial cycle in midlatitudes of southern Chile". *Quaternary Research* 16:293-321.

HEUSSER CJ (1982) "Palynology of cushion bogs of the Cordillera Pelada, Province of Valdivia, Chile". *Quaternary Research* 17: 71-92.

HEUSSER CJ (1990a) "Chilotan piedmont glacier in the southern Andes during the last glacial maximum". *Revista Geológica de Chile* 17: 3-18

HEUSSER CJ (1990b) "Ice age vegetation and climate of subtropical Chile". *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 80: 107-127.

HEUSSER CJ & FLINT RF (1977) "Quaternary glaciations and environments of northern Isla de Chiloé, Chile". *Geology* 5: 305-308.

HEUSSER CJ, GH DENTON, A HAUSER, BG ANDERSEN & TV LOWELL (1995) "Quaternary pollen records from the archipiélago de Chiloé in the context of glaciation and climate". *Revista Geológica de Chile* 22: 25-46.

HEUSSER CJ, LE HEUSSER & TV LOWELL (1999) "Paleoecology of the southern chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue glaciation and deglaciation". *Geografiska Annaler* 81: 231-284.

HEYWOOD VH & RT WATSON (eds) (1995) *Global biodiversity assessment* UNEP Cambridge University Press, London.

HILDEBRAND-VOGEL R, R GODOY & A VOGEL (1990) "Subantartic-Andean *Nothofagus pumilio* forests". *Vegetatio* 89: 55-68.

HILL MO (1973) "Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences". *Ecology* 54: 427-432.

HILTON-TAYLOR C (2000) *2000 IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN, Gland.

HINOJOSA LF (1996) *Estudio paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica*. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.

HINOJOSA LF (2003) *Fisionomía foliar y clima de las paleofloras mixtas del Terciario de Sudamérica*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (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.

HOLLIN JT & DH SCHILLING (1981) "Late Wisconsin-Wichselian mountain glaciers and small ice caps". En: Denton JH & TJ Hughes (eds) *The last great ice sheets*: 179-206. Wiley, New York.

HOLLING CS (2001) "Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems". *Ecosystems* 4: 390-405.

HOLMBERG EL (1903) "Delectus Hymenopterologicus Argentinus". *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 377-517.

HOLT RD (1996) "Adaptive evolution in source-sink environments: direct and indirect efects of density-dependence on niche evolution". *Oikos* 75:182-192.

HORN HS (1966) "The measurement of overlap in comparative ecological studies". *American Naturalist* 100: 419-424.

HOULAHAN JE, CS FINDLAY, BR SCHMIDT, AH MEYER & SL KUZMIN (2000) "Quantitative evidence for global amphibian population declines". *Nature* 404: 752-755.

HOUSSE R (1945) *Las aves de Chile en su clasificación moderna, su vida y sus costumbres*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.

HUBER A (1975) *Beitrag zur Klimatologie und Klimaökologie von Chile*. Dissertation Ludwig Maximilians-Universität, München.

HUBER A & A IROUMÉ (2001) "Variability of annual rainfall partitioning for different sites and covers in Chile". *Journal of Hydrology* 248: 78-92.

HUBER A & C OYARZÚN (1983) "Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* (D. Don)". *Bosque* 5: 1-11.

HUBER A, C OYARZÚN & A ELLIES (1985) "Balance hídrico en tres plantaciones de *Pinus radiata* y una pradera. II: Humedad del suelo y evapotranspiración". *Bosque* 6: 74-82.

HUBER A, C OYARZÚN, L ÁLVAREZ & E ARAYA (1989) "Distribución espacial y temporal de la radiación solar en un bosque de *Pinus radiata* (D. Don) en el sur de Chile". *Medio Ambiente* 10: 77-83.

HERZOG T & C HOSSEUS, 1938. *Contribución al conocimiento de la Flora Briófita del sur de Chile*. Archivos de la Escuela de Farmacia de la Facultad de Ciencias Médicas de Córdoba 7: 3-95.

HUDSON M (1983) "Waterfowl production on three age-classes of stock ponds in Montana. *Journal of Wildlife Management* 47: 112-117.

HUECK K (1978) *Los bosques de Sudamérica-Ecología, composición e importancia económica*. GTZ, Eschborn.

HUMPHREY PS, D BRIDGE, PW REYNOLDS & RT PETERSON (1970) *Birds of Isla Grande (Tierra del Fuego)*. Preliminary Smithsonian Manual, University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence.

HUMPHRIES TM (1981) "Biogeographical methods and the southern Beeches (Fagaceae: *Nothofagus*)". En: Funks VA & DR Brooks (eds) *Advances in cladistics*: 177-207. New York Botanical Garden, New York.

HUSSELL DJT, MH MATHER & PH SINCLAIR (1989) "Trends in numbers of tropical- and temperate-wintering migrant landbirds in migration at Long Point, Ontario, 1961-1988". En: Hagan III JM & DW Johnston (eds) *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*: 101-114. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

HUSTON M A (1994) *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.

HUTCHINSON GE (1957) *A treatise of limnology. Vol. I. Geography, physics and chemistry*. Wiley, New York.

HÜNICKEN M (1967) "Flora Terciaria de los estratos de río Turbio, Santa Cruz (Niveles Plantíferos del Arroyo, Santa Flavia)". *Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba* 27: 139-227.

HYLTON-SCOTT M I (1963) "Études sur la faune du sol". En: Delamare C & R Rapoport (eds) *Biologie de L'Amérique australe, VII*: :385-398. Editions du CNRS, Paris.

IBARRA-VIDAL H (1989) "Impacto de las actividades humanas sobre la herpetofauna en Chile". *Comunicaciones del Museo Regional de Concepción* 3: 33-39.

IBARRA-VIDAL H (1992) "Conocimiento de la fauna nativa y desarrollo local: el caso de la provincia de Arauco, región del Biobío". *IV Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente Ponencias I*: 191-195.

IBARRA-VIDAL H (1993) "El recurso bosque nativo: comprender para conservar". En: Ortiz JC (ed) *Una visión caleidoscópica de los recursos naturales*: 7-36. Universidad de Concepción, Concepción.

ILABACA P (1980) "Las condiciones naturales del sitio de Concepción Metropolitano". *Revista Geográfica* 91-92: 141-151.

ILLIES H (1970) *Geología de los alrededores de Valdivia*. Instituto de Geología y Geografía, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

ILLIES J (1974) *Introduction to Zoogeography*. The MacMillan Press, London.

INFOR (1994) *Evaluación del consumo de leña en Chile 1992*. Instituto Forestal, Informe Técnico N° 130, Santiago.

INFOR (1997) *Estadísticas Forestales IX Región*. Instituto Forestal Boletín Estadístico N° 60, Santiago.

INFOR (1999) *Estadísticas Forestales 1998*. Instituto Forestal Boletín Estadístico N° 68, Santiago.

INIA (1989) *Mapa agroclimático de Chile*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Santiago.

INSTITUO GEOGRÁFICO MILITAR (1986) *Geografía de la IX Región*. Ediciones del Instituto Geográfico Militar, Santiago.

INTA, APN, UACH, FVSA & WWF (1999) *Mapeo de la Ecorregión de los Bosques Valdivianos: Informe Final, Escala 1:500.000*. Boletín Técnico Fundación Vida Silvestre Argentina, Bariloche.

IREN - CORFO. INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS NATURALES (1965) *Evaluación de la erosión de la Cordillera de la Costa entre Valparaíso y Cautín*. INECORFO, Santiago.

IRESTED M, UF JOHANSSON, T PARSONS & P ERICSON (2001) "Phylogeny of major lineages of suboscines (Passeriformes) analysed by nuclear DNA sequence data". *Journal of Avian Biology* 32: 15-25.

ISLER ML (1988) *Alimentación natural, conducta alimentaria y preferencia dietaria de Aegla denticulata Nicolet, 1849 (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. Tesis Educación, Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

ITUARTE CF (1999) "*Pisidium chilense* (d'Orbigny, 1846) and new species of Pisidium Pfeiffer, 1821 from southern Chile (Bivalvia, Sphaeriidae)". *Zoosystema* 21: 249-257.

IUCN (1994) *Red list categories*. IUCN, Gland.

IUCN (1994) *UICN Red List Categories*. IUCN Species Survival Commission, Gland.

IZCO J & M DEL ARCO-AGUILAR (1988) "Código de nomenclatura fitosociológica". *Opúsculo Botani Pharmacie Complutensis* 4: 5-74.

JACOBSON SK, KE SIEVING, GA JONES & A VAN DOORN (2003) "Bird conservation and farming systems: assessment of farmer attitudes and behavioral intentions towards bird conservation on organic and conventional Florida farms". *Conservation Biology*: En prensa.

JAFFUEL F & A PIRION (1926) "Himenópteros del valle de Marga-Marga". *Revista Chilena de Historia Natural* 30: 362-383.

JAKSIC FM & P FEINSINGER (1991) "Bird assemblages in temperate forests of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure, and resource use". *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 491-510.

JAKSIC FM & JE JIMÉNEZ (1986) "The conservation status of raptors in Chile". *Birds of Prey Bulletin* 3: 95-104.

JAKSIC F & R MEDEL (1990) "Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters". *Oecologia* 82: 87-92.

JAKSIC FM, JE JIMÉNEZ, RG MEDEL & PA MARQUET (1990) "Habitat and diet of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) on the Chilean mainland". *Journal of Mammalogy* 71: 246-248.

JAQUE E (1994) "Problemas ambientales en un área de expansión urbana. Cuenca del estero Nonguén. Concepción, Chile". *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 39: 65-78.

JAQUE E (1995) *Análisis integrado de los sistemas naturales de la cuenca del rio Andalién: bases para la planificación ecológica del territorio de la cuenca*. Tesis Doctoral, Centro EULA, Universidad de Concepción, Concepción.

JAQUE E (1996) *Análisis integrado de los sistemas naturales de la cuenca del rio Andalién: bases para la planificación ecológica del territorio de la cuenca*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Concepción.

JARA CG (1980) *Taxonomía y distribución del género Aegla Leach (Crustacea, Decapoda, Anomura) en el sistema hidrográfico del rio Valdivia*. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

JARA CG (1982) "*Aegla bahamondei*, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura) from de Coastal Mountain Range of Nahuelbuta, Chile". *Journal of Crustacean Biology* 2:232-238.

JARA CG (1986) "*Aegla spectabilis*, a new species of freshwater crab from the eastern slope of the Nahuelbuta Cordillera, Chile". *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99:34-41.

JARA CG (1992) "*Aegla expansa*, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae), from the lower Bío-Bío River basin, Concepción, Chile". *Gayana Zoología* 56: 49-57.

JARA CG (1996) *Taxonomía, sistemática y zoogeografía de las especies chilenas del género Aegla Leach (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Concepción.

JARA CG & VL PALACIOS (1999) "Two new species of *Aegla* leach (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae) from southern Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 112:106-119.

JAUCIDAR R & S BENEDETTI (1997) "Diversificación de plantaciones forestales con especies de interés económico". *Bosque* 18: 87-90.

JEREZ V (1988) "Estados preimaginales y biología de *Lysathia atrocyanea* (Phil. y Phil.,1864) (Chrysomelidae-Alticinae)". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 58: 895-103.

JEREZ V (1991) "El género *Dictyneis* Baly, 1865 (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae). Taxonomía, distribución geográfica y descripción de nuevas especies". *Gayana Zoología* 55: 31-52.

JEREZ V (1992) "Revisión taxonómica del género *Procalus* Clark, 1865 (Chrysomelidae: Alticinae)". *Gayana, Zoología*, 56: 105-121.

JEREZ V (1995) "*Procalus silvai*, n.sp. Descripción e interacción con *Schinus patagonicus* (Chrysomelidae-Alticinae)". *Gayana Zoología* 59: 161-165.

JEREZ V (1996a) "Biology and phylogenetic remarks of the subantarctic genera *Hornius*, *Stenomela*, and *Dictyneis* (Chrysomelidae-Eumolpinae)". En: Jolivet P & MLCox (eds) *Chrysomelidae biology*: 239- 258. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

JEREZ V (1996b) "Estado actual del conocimiento sistemático y biológico de la familia Chrysomelidae en Chile". *Actas XVIII Congreso Nacional de Entomología, Universidad de la Frontera, Temuco*: 20-22.

JEREZ V (1999a) "Biology and ecology of the genus *Procalus* Clark 1865, endemic to the

andinopatagonian region (Alticinae)". En: Cox ML (ed) *Advances in Chrysomelidae IV*: 545-555. Backhuys Publishers, Leiden.

JEREZ V (1999b) *Filogenia y Biogeografía del género* Procalus *Clark, 1865 (Coleoptera-Chrysomelidae) y su relación con Anacardiaceae*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción.

JEREZ V & R ARCE (1990) "Selección trófica de *Dictyneis asperatus* (Blanchard, 1851) (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae) sobre *Pinus radiata* D. Don". *Revista Chilena Entomología* 18: 97-98.

JEREZ V & H IBARRA-VIDAL (1992) "Morfología y bionomía de *Hornius grandis* (Chrysomelidae-Eumolpinae)". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 63: 133-140.

JIMÉNEZ JE (2000a) "Effect of sample size, plot size, and counting time on estimates of avian diversity and abundance in Chilean rainforest". *Journal of Field Ornithology* 71: 66-87.

JIMÉNEZ M (2000b) *Evaluación del estado de conservación de las aves de humedal de la Región del Biobío*. CONAMA, Concepción.

JIMÉNEZ JE & E MCMAHON (2003) "*Pseudalopex fulvipes*". En: Sillero-Zubiri C, JR Ginsberg & DW Macdonald (eds) *Foxes, wolves, jackals, and dogs: an action plan for the conservation of Canids. Segunda edición*: en prensa. IUCN, Gland.

JIMÉNEZ J & R RAGEOT (1979) "Notas sobre la biología del monito del monte (*Dromiciops australis* Philippi 1893)". *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 12: 83-88.

JIMÉNEZ JE, PA MARQUET, RG MEDEL & FM JAKSIC (1991) "Comparative ecology of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) in mainland and islands settings of southern Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 177-186.

JOHNSON AW (1965, 1967) *The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru*. Platt, Buenos Aires.

JOHNSON AW (1967) *The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. Volumen II*. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires.

JOHNSON AW & JD GOODALL (1965) *The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. Volumen I*. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires.

JOLIVET P (1988) "Food habits and food selection of Chrysomelidae: bionomic and evolutionary perspectives". En: Jolivet P, E Petitpierre & TH Hsiao (eds) *Biology of Chrysomelidae*: 1-24. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

JOLIVET P & TJ HAWKESWOOD (1995) *Host-plants of Chrysomelidae of the world*. Backhuys Publishers, Leiden.

JORGENSEN PM & S LEÓN-YÁÑEZ (eds) (1999) *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis.

JORQUERA B (1986) "Biology of the reproduction of *Rhinoderma*". *Anales Museo Historia Natural Valparaíso* 17: 53-62.

JORQUERA B, E PUGIN & O GOICOECHEA (1972) "Chart of normal development of *Rhinoderma darwini*". *Files of Veterinary Medicine* 4: 1-15.

KAREIVA P (1987) "Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions". *Nature* 326: 388-390.

KAMINSKI R & H PRINCE (1981) "Dabbling duck and aquatic macroinvertebrate responses to manipulated wetland habitat". *Journal of Wildlife Management* 45: 1-15.

KAPOS V (1989) "Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilean Amazonas". *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.

KAWECKI TJ (2000) "Adaptation to marginal habitats: contrasting in fluence of the dispersal rate on the fate of alleles with small and large effects". *Proceedings of the Royal Society of London* B 267: 1315-1320.

KEARS AC & DW INOUYE (1984) *Techniques for pollination biologist*. University Press of Colorado, Colorado.

KELLER G, E BARRERA, B SCHMITZ & E MATTSON (1993) "Gradual mass extinction, species survivorship, a long term environmental changes across the Cretaceus-Tertiary boundary in high latitudes". *Bulletin of the Geological Society of America* 105: 979-997.

KELT DA & DR MARTÍNEZ (1989) "Notes on the distribution and ecology of two marsupials endemic to the Valdivian forests of southern South America". *Journal of Mammalogy* 70: 220-224.

KIMSEY LS (1990) "Zoogeography of the Amiseginae and a remarkable new Chrysidid

wasp from Chile (Hymenoptera)". *Psyche* 97: 141-145.

KIMMINS JP & D MAILLY (1997) "Ecological succesion processes of change in ecosystems". En: Kimmins JP (ed) *Forest Ecology: a foundation for sustainable management*: 399-447. Prentice-Hall, New Jersey.

KINGSFORD RT, AL CURTIN & J PORTER (1999) "Water flows on Cooper Creek in arid Australia determine "boom" and "bust" periods for waterbirds". *Biological Conservation* 88: 231-248.

KITZBERGER T, TT VEBLEN & R VILLALBA (1997) "Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xerics woodland gradient in northern Patagonia Argentina". *Journal of Biogeography* 24: 35-47.

KLEIN BC (1989) "Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia". *Ecology* 70: 1715-1725.

KLEINBAUM GG, LL KUPER, KE MULLER & A NIZAM (1998) *Applied regression analysis and multivariate methods*. RR Donnelly & Sons, Crawsfordville.

KNAPP R (1966) "Höhere Vegetations-Einheiten von Südpatagonien". *Geobotanische Mitteilungen* 35: 1-5.

KNOLL AH (1984) "Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants". En: Nitecki MH (ed) *Extinctions*: 23-68. University of Chicago Press, Chicago.

KOHLER A (1970) "Geobotanische Untersuchungen an Küstendünen Chiles zwischen 27 und 42 Grad südliche Breite". *Botanisches Jahrbuch* 90: 55-200.

KOLIBÁC J (1989) "Further observations on morphology of some Cleridae (Coleoptera) (II)". *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum bohemoslovacae-Brno* 23: 1-42.

KOLIVÁC J (1998) "Notes on the classification of *Natalis* Laporte de Castelnau and *Notocymatodera* Schenkling, with a description of *Notocymatodera disjuncta* sp. n. (Coleoptera: Cleridae)". *Acta Musei Moraviae, Scientia Biologica* 82 (1997): 191-198.

KOVACH WL & RA SPICER (1996) "Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool". *Paleoclimates* 2: 125-138.

KÖPPEN W (1948) *Climatología*. Fondo de Cultura Económica, México.

KÖRBLER TI (1982) *Descripción y análisis del bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum *R. et Pav.) en el Parque Nacional Fray Jorge*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago.

KRAUSE E (1988) *Estudio autoecológico de* Lobelia bridgesii *Hook. et Arn., planta chilena en extinción*. Tesis Ingeniería Forestal, Escuela de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

KREBS C (1999) *Ecological methodology*. Second Edition. Benjamin Cummings, Menlo Park.

KRINSKY WL (1976) "Animal disease agents transmitted by horse flies and deer flies (Diptera: Tabanidae)". *Journal of Medical Entomology* 13: 225-275.

KRUEGER C (1989) "Genetic comparison of naturalized rainbow trout populations among lake Superior tributaries: differentiation based on allozymes data". *Transactions American Fisheries Society* 116: 795-806.

KRUESS A & T TSCHARNTKE (2000) "Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*". *Oecologia* 122: 129-137.

KRUUK H (1995) *Wild Otters: predation and populations*. Oxford University Press, Oxford.

KRUUK H, DN CARSS, JWH CONROY & L DURBIN (1993) "Otter (*Lutra lutra* L.) numbers and fish productivity in rivers in north-east Scotland". *Symposium Zoological Society of London* 65: 171-191.

KRZEMINSKA E & CW YOUNG (1992) "Description of *Nothotrichocera chiloe new species*, first representative of the genus in South America (Diptera: Trichoceridae)". *Journal of Kansas Entomological Society* 65: 185-189.

KUKALOVÁ-PECK J (1983) "Origin of insect wing and wing articulation from the arthropodan leg". *Canadian Journal of Zoology* 61: 1618-1669.

KUMMEROW J (1960) "La extraña vegetación del Parque Nacional Fray Jorge y su importancia en la investigación biológica". *Boletín Universidad de Chile* 11: 37-38.

KUMMEROW J (1962) "Mediciones cuantitativas de la neblina en el Parque Nacional Fray Jorge". *Boletín Universidad de Chile* 28: 36-37.

KUMMEROW J (1966) "Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque Fray Jorge. Universidad de Chile". *Facultad de Agronomía, Estación Experimental Agronómica, Boletín Técnico* 24: 21-24.

KUSCHEL G (1960) "Terrestrial zoology in southern Chile". *Proceedings of the Royal Society of London* B 152: 540-550.

KUSLER JA, WJ MITSCH & JS LARSON (1994) "Humedales". *Investigación y Ciencia* 210: 6-13.

LACLAU P (1997) "Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina". *Boletín Técnico Fundación Vida Silvestre Argentina 34, Bariloche.*

LABBÉ A (1989) *Estudio fitosociológico de los bosques de boldo en la cuenca del río Bueno (Chile)*. Tesis Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

LABRA A & M ROSENMANN (1992a) "Comparative diel activity of *Pristidactylus* lizards from forest and scrubland habitats". *Journal of Herpetology* 26: 501-503.

LABRA A & M ROSENMANN (1992b) "Diel activity patterns in two *Pristidactylus* lizards from forest and scrubland habitats". *Journal of Herpetology* 26: 501-503.

LAGOS R, M CRUZ, C ESPINOZA & C RAMÍREZ (2000) "Fitogeografía de *Peumus boldus* Mol. en la hoya del río Bueno, región de Los Lagos, Chile". *Boletín de Geografía* 12-13: 47-60.

LAHTI DC (2001) "The 'edge effect on nest predation' hypothesis after twenty years". *Biological Conservation* 99: 365-374.

LAMBOROT M & N DÍAZ (1987) "A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus". *Journal of Herpetology* 21: 29-37.

LAMMERS TG (1993) "*Lobelia bridgesii*, Campanulaceae. *Kew Magazine*" 10: 70-75.

LANDRUM L (1981) "The phylogeny and geography of the genus *Myrceugenia* (Myrtaceae)". *Brittonia* 33: 105-129.

LANFRANCO D, AM AGUILAR, RA HORCOS & JF BÜCHNER (1994) "Parasitoides nativos en el control de la polilla del brote del pino (*Rhyacionia buoliana*): ¿un complejo funcional?" *Bosque* 15: 15-26.

LARA A (1998) "El catastro de vegetación nativa: la fuerza de los resultados". En: A Hoffman (ed) *La Tragedia del Bosque Chileno*: 118-119. Defensores del Bosque Nativo y Ocho Libros, Santiago.

LARA G & C MORENO (1995) "Efectos de la depredación de *Aegla abtao* (Crustacea, Aeglidae) sobre la distribución espacial y abundancia de *Diplodon chilensis* (Bivalvia, Hyriidae) en el lago Panguipulli, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 123-129.

LARA A & TT VEBLEN (1993) "Forest plantations in Chile: a successful model?" En: Mather A (ed) *Afforestation: policies, planning and progress*: 118-139. Belhaven Press, London.

LARA A, C DONOSO & JC ARAVENA (1996) "La conservación del bosque nativo en Chile". En: Armesto JJ, C Villagrán & MT Kalin Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 335-365. Editorial Universitaria, Santiago.

LARA A, C ECHEVERRÍA & R REYES (2002) *Bosques Nativos. Informe País. Estado del medio ambiente en Chile 2002*. Centro de Análisis de Políticas Públicas Universidad de Chile. Lom Ediciones, Santiago.

LARIVIÈRE S (1999) "*Lontra provocax*". *Mammalian Species* 610: 1-4.

LATORRE C, J QUADE, & W MCINTOSH (1997) "The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas". *Earth and Planetary Science Letters* 146: 83-96.

LAUGENIE C (1982) *La Région des Lacs, Chili Meridional*. Tomes I-II. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Bordeaux, Bordeaux.

LAURANCE WL & RO BIERREGAARD (eds) (1997) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.

LAURENCE WF, RO BIERREGARD, C GASCON, RK DIDHAM, AP SMITH, AJ LYNAM, VM VIANA, TE LOVEJOY, KE SIEVING, JW SITES JR, M ANDERSEN, MD TOCHER, EA KRAMER, C RESTREPO & C MORITZ (1997) "Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamics discipline". En: Laurence WF & RO Bierregaard (eds) *Tropical forest remnant: ecology, management and conservation of fragmented communities*: 525-526. University of Chicago Press, Chicago.

LAURENCE WF, LV FERREIRA, JM RANKIN-DE MERONA & SG LAURENCE (1998) "Rain

forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities". *Ecology* 79: 2032-2040.

LAWRENCE JF & EB BRITTON (1991) *The insects of Australia, Volumen II*. Second edition, CSIRO, Melbourne University Press, Victoria.

LE QUESNE C, C VILLAGRÁN & R VILLA (1999) Historia de los bosques relictos de olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y Myrtaceas de la Isla Mocha, Chile, durante el Holoceno tardío". *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 31-47.

LEJEUNE A (1990) "Ecologie alimentaire de la loutre (*Hydrictis maculicolis*) au lac Muhazi, Rwanda". *Mammalia* 54: 31-45.

LEPEZ P (1998) *Estudio fitosociológico del "Parque Oncol" (Valdivia, Chile)*. Tesis Ingeniería Forestal, Escuela de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

LEPPE M, S PALMA-HELDT, A QUINZIO & R BONILLA (2000a) "Nuevos aportes al conocimiento del Triásico del valle inferior del río Biobío, VIII Región, Chile". *Gayana Botánica* 57: 18.

LEPPE M, E ABAD & L LEPEZ (2000b) "Aportes al conocimiento paleoflorístico de la Formación Santa Juana, Triásico Superior de la VIII Región de Chile". *Actas IX Congreso Geológico Chileno, Volumen 1*: 489-493.

LETELIER S & AM RAMOS (2002) "Moluscos terrestres y de aguas continentales de la expedición iniciativa Darwin (1998-1999), Región de Aisén, Zona Austral de Chile". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 51: 185-195.

LEVICÁN AG (1996) *Dinámica del banco de semillas de seis especies de hierbas anuales y un arbusto perenne en un matorral semiárido costero de Chile*. Tesis Profesor de Estado y Licenciatura, Universidad de La Serena, La Serena.

LEWIS P (1996) "Primer registro de la actividad defoliadora de dos especies de insectos nativos sobre *Pinus radiata* D. Don en Chile". *Bosque* 17: 101-103.

LIMA M & D SUNDARAM (1982) "Revaliação dos dados palinológicos do Neopaleozoico Brasileiro". *Separata do Boletim IG- Instituto de Geociencias da Universidade de São Paulo* 13: 81-99.

LINHART SB & FF KNOWLTON (1975) "Determining the relative abundance of coyotes by scent-station lines". *Wildlife Society Bulletin* 3: 119-124.

LISBOA HB (1993) "The Chilean radiata pine sector". En: NB Lewis & IS Ferguson (eds) *Management of radiata pine*: 365-379. Inkata Press, Melboure.

LOMOLINO MV (1985) "Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *American Naturalist* 125: 310-316.

LOOSER G (1935) "Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile central en tiempos geológicos recientes". *Revista Universitaria* 20: 843-857.

LÓPEZ MT (1965) "Estudios biológicos en *Aegla odebrechtii paulensis*, Schmitt". *Boletim Faculdade Filosofia, Ciencias e Letras, Universidade São Paulo* 287, Zoologia, 25: 301-314.

LORENTZ PG, 1866. *Musci frondosi in Chile prope Valdiviam et prope Corral lecti* per Dr. Krause. Botanische Zeitung (Berlin) 24: 185-189.

LOUNIBOS PL & JE CONN (2000) "Malaria vector Heterogeneity in South America". *American Entomologist* 46: 238-249.

LOUPAL G, H WEISSENBÖCK, M BODNER & C STOTTER (2002) "Distemper in free living European otters (*Lutra lutra*) in Austria". *IUCN Oter Specialist Group Bulletin, Special Issue* 19A: 211-213.

LOZADA E & C OSORIO (1995) "Moluscos". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, A Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 148-155. CONICYT, Santiago.

LUBCHENCO J, AM OLSON, LB BRUBAKER, SR CARPENTER, MM HOLLAND, SP HUBBELL, SA LEVIN, JA MACMAHON, PA MATSON, JM MELILLO, HA MOONEY, CH PETERSON, HR PULLIAM, LA REAL, PJ REGAL & PG RISSER (1991) "The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda". *Ecology* 72: 371-412.

LUDWIG JA & JF REYNOLDS (1988) *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York.

LUEBERT F & P BECERRA (1998) "Representatividad vegetacional del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado" (SNSPE) en Chile. *Ambiente y Desarrollo* 14: 62-69.

LUEBERT F & R GAJARDO (2000) "Vegetación de los Andes áridos del norte de Chile". *Lazaroa* 21: 111-130.

LUEBERT F, R GAJARDO & M ESTAY (2003) "Nota fitosociológica sobre las asociaciones forestales del Parque Nacional Tolhuaca (Chile)". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 52: 51-66.

LUSK CH, C DONOSO, M JIMÉNEZ, C MOYA, G OYARCE, R REINOSO, A SALDAÑA, P VILLEGAS & F MATUS (2001) "Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas". *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 705-710.

LYNCH J (1968) "The identity of a frog *Alsodes monticola* Bell, and the status of the genus *Alsodes* (Amphibia: Leptodactylidae)". *Herpetologica* 24: 255-257.

MACARTHUR RH & JW MACARTHUR (1961) "On bird species diversity". *Ecology* 42: 594-598.

MACDONALD SM & CF MASON (1994) "PCBs and organochlorine pesticide levels in otter (*Lutra lutra*) scats from eastern Scotland". *IUCN Otters Specialist Group Bulletin* 9: 8-10.

MACK G & L FLAKE (1980) "Habitat relationships of waterfowl broods on south Dakota stock ponds". *Journal of Wildlife Management* 44: 695-699.

MACNAMARA MC (1983) "Preserving the pudu". *Animal Kingdom* 86: 42-44.

MACNAMARA M & W ELDRIDGE (1987) "Behavior and reproduction in captive pudu (*Pudu pudu*) and red brocket (*Mazama americana*), a descriptive and comparative analysis". En: Wemmer CM (ed) *Biology and management of the Cervidae*: 371-387. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

MAGURA T, V KÖDÖBÖCZ & B TÓTHMÉRÉSZ (2001) "Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches". *Journal of Biogeography* 28: 129-138.

MAGURRAN A (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Limited, London.

MALABARBA LR (1994) *Sistemática e filogenia de Cheirodontinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae)*. Tesis Doctoral, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MALDONADO A (1999) *Historia de los bosques pantanosos de la costa de Los Vilos (IV Región, Chile) durante el Holoceno medio y tardío*. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

MANN G (1954) *Vida de los peces en aguas chilenas*. Instituto Investigación Veterinarias, Santiago, Chile.

MANN G (1960) *Regiones biogeográficas de Chile*. Instituto de Investigaciones Zoológicas Chilenas 6: 15-49.

MANN G (1978) "Los pequeños mamíferos de Chile". *Gayana Zoología* 40: 1-342.

MANNING RB & HH HOBBS JR (1977) Decapoda. En: Hulbert SH (ed) *Biota acuática de Sudamérica Austral*: 157-163. San Diego State University, San Diego.

MANOS P (1997) "Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequence (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequence". *American Journal of Botany* 84: 1137-1155.

MANRÍQUEZ A, L HUAQUÍN, M ARELLANO & G ARRATIA (1988) "Aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) en río Angostura, Chile". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 89-102.

MANUAL DE LA CONVENCIÓN DE RAMSAR (1996) *Una guía para la convención sobre los humedales de importancia internacional*. Oficina de la convención de RAMSAR, Gland.

MARDONES M & C D REUTHER (1999) "Geomorphological aspects of the drainage pattern around Lake Lanalhue and Lake Lleulleu in the active convergent margin setting of South-Central Chile. Mitteilungen Geologische-Palãontologische Institut Universität Hamburg". *Hamburg, Heft* 83: 75-88.

MARGALEF R (1983) *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona.

MARINI MA, SK ROBINSON & EJ HESKE (1995) "Edge effects on nest predation in the Shawnee National Forest, southern Illinois". *Biological Conservation* 74: 203-213.

MARSHALL L (1978) "*Dromiciops australis*". *Mammalian Species* 99: 1-5.

MARSHALL W (1933) "New fresh-water gastropod mollusks of the genus Chilina of South America". *Proceedings of the United States National Museum* 82: 1-6.

MARTICORENA C (1990) "Contribución a la estadistica de la flora vascular de Chile". *Gayana Botánica* 47: 85-113.

MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) "Catálogo de la flora vascular de Chile". *Gayana Botánica* 42: 1-153.

MARTICORENA C & R RODRIGUEZ (2001) *Flora de Chile*. Universidad de Concepción, Concepción.

MARTIN TE (1993) "Nest predation among vegetation layers and habitat types, revising the dogmas". *American Naturalist* 141: 897-913.

MARTIN JW & LG ABELE (1986) "Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny". *Journal of Crustacean Biology* 6: 576-616.

MARTIN JW & LG ABELE (1988) "External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae)". *Smithsonian Contributions to Zoology* 453: 1-46.

MARTÍNEZ DR (1993a) "Food habits of the rufous-legged owls (*Strix rufipes*) in temperate rainforests of southern Chile." *Journal of Raptor Research* 27: 214-216.

MARTÍNEZ DR (1995) *Ecología trófica del concón (*Strix rufipes *King 1828) y su respuesta a manipulaciones de fracción de sus presas en el bosque "San Martín", Valdivia, Chile*. Tesis Magister en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

MARTÍNEZ DR & FM JAKSIC (1996) "Habitat, relative abundance, and diet of rufous-legged owls (*Strix rufipes* King) in temperate rainforests remnants of southern Chile". *Ecoscience* 3: 259-263.

MARTÍNEZ DR & FM JAKSIC (1997) "Selective predation on scansorial and arboreal mammals by rufous-legged owls (*Strix rufipes*) in southern chilean rainforest". *Journal of Raptor Research* 31: 370-375.

MARTÍNEZ DR, JR RAU, RE MURÚA & MS TILLERÍA (1993) "Depredación selectiva de roedores por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) en la pluviselva valdiviana, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 419-426.

MARTÍNEZ DR, RA FIGUEROA, CL OCAMPO & FM JAKSIC (1998) "Food habits and hunting ranges of short-eared owls (*Asio flammeus*) in agricultural landscapes of southern Chile". *Journal of Raptor Research* 32: 111-115.

MARTÍNEZ O (1993b) "Nuevo límite sur del área de distribución de *Nothofagus alpina* (Phil.) Dim. Et Mil., Fagaceae". *Bosque* 14: 73-74.

MARTÍNEZ-PARDO R (1990) Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77: 263-278.

MARTÍNEZ RI & ME CASANUEVA (1995) "Fauna oribatológica de Chile: nuevo registro de especies humicolas en las regiones VIII y IX (Acari, Oribatida)". *Boletín Sociedad Biología Concepción* 66: 43-51.

MARZOLI A, RENNE PR, PICCIRILLO EM, ERNESTO M, BELLIENI G & DE MIN A (1999) "Extensive 200 million year old continental flood basalts of the Central Atlantic Magmatic Province". *Science* 284: 616-618.

MASON C (1993) "Organochlorine contaminants in spraints from captive otters". *IUCN Otters Specialist Group Bulletin* 8: 18-19.

MASON C & S MAC DONALD (1986) *Otters: ecology and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

MASON C & L O'SULLIVAN (1993) "Relationships between PCBs in otter libres and spraints from gut and environment". *IUCN Otters Specialist Group Bulletin* 8: 20-21.

MATHIS WN (1985) "Studies of Parydrinae (Diptera: Ephydridae), II: a revision of the shore fly genus *Pelnioides* Cresson". *Smithsonian Contributions to Zoology* 410: 1-46.

MATHIS WN (1992) "World catalog of the beach-fly family Canacidae (Diptera)". *Smithsonian Contributions to Zoology* 536: 1-18.

MATTHEI O (1995) *Manual de las malezas que crecen en Chile*. Alfabeta Impresores, Santiago.

MAY RM (1992) "Número de especies que habitan la Tierra". *Investigación y Ciencia, diciembre*: 6-12.

MCALPINE JF, BV PETERSON, GE SHEWELL, HJ TESKEY & JR VOCKEROTH (1981) *Manual of Nearctic Diptera. Vol 1*. Ottawa Canada Research Branch Agriculture, Ottawa.

MCALPINE JF, BV PETERSON, GE SHEWELL, HJ TESKEY & JR VOCKEROTH (1987) *Manual*

of Nearctic Diptera Vol 2. Ottawa Canada Research Branch Agriculture, Ottawa.

MCDOWALL R (1971a) "The galaxiid fishes of South America". *Zoological Journal of the Linnean Society* 50: 33-73.

MCDOWALL R (1971b) "Fishes of the family Aplochitonidae". *Journal of the Royal Society* of New Zealand 1: 31-52.

MCPHERSON H (1999) *Landscape effects on the distribution of an endemic rhinocryptid, the Ochre-flanked Tapaculo*, Eugralla paradoxa, *in fragmented south-temperate rainforest*. Master Thesis, University of Florida, Gainesville.

MEDEL RG, JE JIMÉNEZ, FM JAKSIC, JL YÁÑEZ & JJ ARMESTO (1990) "Discovery of a continental population of the rare Darwin's fox, Dusicyon fulvipes (Martin, 1837) en Chile". *Biological Conservation* 51: 71-77.

MEDINA G (1991) "The status of the huillin (*Lutra provocax*) in Chile. Preliminary information on the current situation of populations, habitat conditions and illegal trade". *Habitat* 6: 63-69.

MEDINA G (1997) "A comparison of the diet and distribution of southern river otter (*Lutra provocax*) and mink (*Mustela vison*) in southern Chile". *Journal of Zoology* 242: 291-297.

MEDINA G (1998) "Seasonal variation and changes in the diet of southern river otter in different freshwater habitats in Chile". *Acta Theriologica* 43: 285-292.

MEDINA-VOGEL G (2002) "A proposed action plan for the conservation of the southern river otter (*Lutra provocax*) in freshwater habitat in Chile". En: Dulfer R, J Conroy, J Nel & AC Gutleb (eds) *Proceedings VIIth International Otter Colloquium*: 214-218. Trebon, Czech Republic.

MEFFE G & R CARROLL (1997) "Genetics: conservation of diversity whitin species". En: Meffe G & C Ronald-Carroll (eds) *Principles of conservation biology*: 161-201. Sinnauer, Sunderland.

MELLA JE (1994) *Áreas silvestres protegidas y la conservación de los mamíferos terrestres chilenos*. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

MELQUIST WE & E DRONKERT (1987) River otter. En: Novak M, JA Baker, ME Obbard & B Malloch (eds) *Wild Furbearer management and Conservation in North America*: 627-642. Ministry of Natural Resources, Ontario.

MELVILLE R (1973) "Continental drift and plant distribution". En: Tarling DH & SK Runcorn (eds) *Implications of continental drift to the earth sciences*: 439-446. Academy Press, London.

MENA C (1996) *Análisis del proceso de forestación artificial en la VII Región del Maule: un ejemplo modelo en la comuna de Empedrado*. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.

MERILAINEN J, P HUTTUNEN & K PIRTTIALA (1982) "The effect of land use on the diatom communities in lakes". *Hidrobiologia* 86: 99-103.

MESERVE P, B LANG & B PATTERSON (1988) "Trophic relationship of small mammals in a Chilean temperate rainforest". *Journal of Mammalogy* 69: 721-730.

MESERVE P, DA KELT & D MARTÍNEZ (1991) "Geographical ecology of small mammals in continental Chile Chico, South America". *Journal of Biogeography* 18: 179-187.

MESERVE P, D MARTÍNEZ, JR RAU, R MURÚA, B LANG & A MUÑOZ-PEDREROS (1999) "Comparative demography and diversity of small mammals in precordilleran temperate rainforest of southern Chile". *Journal of Mammalogy* 80: 880-890.

MEYEN SV (1973) "The Permian-Triassic boundary and its relation to the Paleophyte-Mesophyte floral boundary. Canadian" *Society of Petroleum Geologists, Memoir* 2: 662-667.

MEYER DE SCHAHUENSEE R (1970) *A guide to the birds of South America*. Livingstone Publishing, Wynnewood.

MEYER DE SCHAHUENSEE R (1982) *A guide to the birds of South America*. The International Council for Bird Preservation, Wynewood.

MICHENER CD (2000) *The Bees of the World*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

MILLER A (1976) The climate of Chile. En: Schwerdtfeger W (ed) *Climates of Central and South America*: 113-145. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

MILLER SD, J ROTTMANN, KJ RAEDEKE & RD TABER (1983) "Endangered mammals of Chile: status and conservation". *Biological Conservation* 25: 335-352.

MINOLETTI ML (1986) "*Arachnitis uniflora* Phil. una curiosa Monocotiledónea de la flora chilena". *Boletín de la Sociedad de Biología* Concepción, Chile 57: 7-20.

MOLDENKE AR & JL NEFF (1974) *Studies on pollination ecology and species diversity of natural Chilean plant communities*. Technical Report 74-18, Origin and Structure of Ecosystems, IRP/IBP, University of California, Santa Cruz.

MOLINA GI (1782) *Saggio sulla storia naturale del Chili*. Nella Stamperia di S. Tomaso d'Aquino, Bologne.

MONTALDO P (1990) "Veinticinco años de una exclusión de ganado vacuno en pradera antropogénica en ñadi (1965-1990)". *Agro Sur* 18: 113-118.

MONTALDO P, R MAC DONALD & R FUENTES (1982) "Zonificación agroecológica de la Décima Región de Chile. III. Zonas agroedáficas". *Agro Sur* 10: 145-151.

MORA S (1986) *Estudios fitosociológicos en el bosque de olivillo (Lapageria-Aetoxiconetum) de la X Región de Chile*. Tesis Ingeniería, Facultad de Ingeniería, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

MORALES J (1989) *El desarrollo forestal en Concepción. Universidad Academia de Humanismo Cristiano*. Grupo de Estudios Agro Regionales. Serie: Abriendo Caminos, Concepción.

MORALES E (1990) "Opciones silvícolas para la puesta en producción del bosque nativo en Chile: ventajas y desventajas". *Ambiente y Desarrollo* VI: 85-94.

MORALES HR (2001) *Desarrollo de una estrategia silvicultural orientada a la producción de madera de remanufactura de Pinus radiata D.Don para una empresa forestal*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago.

MORENO P (2001) *Efecto de la fragmentación del bosque maulino sobre la composición, abundancia y distribución de tamaños corporales de coleópteros epigeos*. Tesis Medicina Veterinaria, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago.

MORENO PI, TV LOWELL, GL JACOBSON & GH DENTON (1999) "Abrupt vegetation and climate changes during the last glacial maximum and last termination in the chilean Lake District: a case study from Canal de la Puntilla" (41°S). *Geografiska Annaler* 81: 285-311.

MORENO-CHACÓN M, M LEPPE & S PALMA-HELDT (2001) "Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del Paleógeno de Cocholgüe, VIII Región, Chile". *Gayana Botánica* 58: 1-71.

MORGADO E, B GÜNTHER & U GONZÁLEZ (1987) "On the allometry of wings". *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 71-79.

MOORE I (1982) *Estudio de la población microbiológica en suelos con plantaciones de Pinus radiata (D. Don) sometidos a fertilizaciones terrestres con boro y cobre*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago.

MOORE P (2000) "Chile refuges". *Nature* 408: 532-533.

MORRISON ML, BG MARCOT & RW MANNAN (1992) *Wildlife-habitat relationships*. The University of Wisconsin Press, Wisconsin.

MORRONE JJ & S COSCARÓN (1998) *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. una perspectiva biotaxonómica*. Ediciones Sur, La Plata.

MORRONE JJ & JV CRISCI (1992) "Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica". *Evolución Biológica* 6: 54-66.

MORRONE JJ, L KATINAS & J CRISCI (1997) "A cladistic biogeographic analysis of Central Chile". *Journal of Comparative Biology* 2: 25-42.

MUÑOZ M (1980) *Flora del Parque Nacional Puyehue*. Editorial Universitaria, Santiago.

MUÑOZ R (1996) *Influencia de algunos factores meteorológicos en la transpiración potencial de eucalipto (*Eucalyptus globulus *Labill.) y pino insigne (*Pinus radiata *D. Don.)*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

MUÑOZ C & E PISANO (1947) "Estudio de la vegetación y flora de los parques nacionales de Fray Jorge y Talinay". *Agricultura Técnica* 7: 71-190.

MUÑOZ M, H NÚÑEZ & J YÁÑEZ (eds) (1996) *Libro rojo de los sitios prioritarios para la con-*

servación de la diversidad biológica en Chile. Ministerio de Agricultura, CONAF, Santiago.

MUÑOZ S, G MENDOZA & C VALDOVINOS (2001) "Evaluación rápida de la biodiversidad de cinco lagos costeros de la VIII Región de Chile". *Gayana* 65: 173-180.

MUÑOZ-PEDREROS A (2000) Orden Rodentia. En: Muñoz-Pedreros A & J Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*: 73-126. CEA Ediciones, Valdivia.

MUÑOZ-PEDREROS A & P MÖLLER (1997) *Conservación de humedales. Taller bases para la conservación de humedales de Chile*. Ediciones del Centro de Estudios Agrarios & Ambientales, Temuco.

MUÑOZ-PEDREROS A & J YÁNEZ (eds) (2000) *Mamíferos de Chile*. CEA Ediciones, Valdivia.

MUÑOZ-PEDREROS A, A GANTZ & M SAAVEDRA (1996) "Nidos artificiales en plantaciones de *Pinus radiata* en el sur de Chile: ¿una herramienta para mitigar impactos ambientales negativos?" *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 393-400.

MURCIA C (1995) "Edge effect in fragmented forests: implications for conservation". *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

MURÚA R (1996) "Comunidades de mamíferos del bosque templado de Chile". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 113-133. Editorial Universitaria, Santiago.

MURÚA R & LA GONZÁLEZ (1979) "Distribución de roedores silvestres en relación al hábitat". *Anales Museo Historia Natural, Valparaíso* 12: 69-75.

MURÚA R & LA GONZÁLEZ (1982) "Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents". *Oecologia* 52:12-15.

MURÚA R & LA GONZÁLEZ (1986) "Producción de semillas de especies arbóreas de la pluviselva valdiviana". *Bosque* 6: 15-23.

MURÚA R, LA GONZÁLEZ & P MESERVE (1986) "Population ecology of *Oryzomys longicaudatus* Philippii (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile". *Journal of Animal Ecology* 55: 281-293.

MURÚA R, PL MESERVE, LA GONZÁLEZ & C JOFRÉ (1987) "The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species". *Journal of Mammalogy* 68: 729-738.

MURÚA R, LA GONZÁLEZ & C JOFRÉ (1996) "Latitudinal variation of habitat components in two species of *Abrothrix* (Rodentia: Cricetidae) in Chile". *Medio Ambiente* 13: 3-10.

MÜLLER L & W HELLMICH (1933) "Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. VIII. Bemerkungen über *Liolaemus tenuis* (Duméril et Bibron)". *Zoologischer Anzeiger* 15: 305-310.

MÜLLER A & J THOME (1993) "Descricao de *Glabrogyra* subgen. n., recaracterizao de *Austrodiscus twomeyi* (Parodiz, 1954) e reclassificao das especies sulamericanas dos generos *Austrodiscus* Parodiz, 1957, *Radioconus* Baker, 1927, *Radiodomus* Baker, 1930 e *Trochogyra* Weyrauch, 1965 (Charopidae) e *Zilchogyra* Weyrauch, 1965 (Helicodiscidae) (Gastropoda, Stylommatophora, Endodontoidea)". *Iheringia* 75: 97-105.

MYER N (1994) "Global Biodiversity. II. Losses. En: Meffe GK & CR Carroll (eds)" *Principles of conservation biology*: 110-140. Sinauer Associates, Sunderlandm.

MYERS N (1988) "Tropical forests and their species: going, going...?" En: Wilson EO & FM Peters (eds) *Biodiversity*: 28-35. National Academy Press, Washington DC.

MYERS JH, D SIMBERLOFF, AM KURIS & JR CAREY (2000) "Eradication revisited: dealing with exotic species". *Trends in Ecology and Evolution* 15: 316-320.

NAROZKY T & D IZURIETA (1989) *Birds of Argentina and Uruguay. A field guide*. Vespy Mazzini Editores, Buenos Aires.

NAVARRO G & M MALDONADO (2002) *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Fundación Simón I. Patino, Cochabamba.

NEFF J & SIMPSON B (1981) "Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics". *Journal of the Kansas Entomological Society* 54: 95-123.

NEGER FW (1897) "Introducción a la flora de los alrededores de Concepción". *Anales Universidad de Chile* 98: 209-251.

NEGHME A, H ALBI & J GUTIÉRREZ (1952) "Campaña de erradicación del *Aedes aegypti* en Chile". *Boletín de Informaciones Parasitarias Chilenas* 7: 41-42.

NEI M (1972) "Genetic distance between populations". *American Naturalist* 106: 283-292.

NEI M (1978) "Estimates of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals". *Genetics* 89: 583-590.

NEI M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.

NEILSON B, A KUO & J BRUEBAKER (1989) *Estuarine circulation*. Humana Press, New Jersey.

NEIRA E, H VERSCHEURE & C REVENGA (2002) *Chile's frontier forests: conserving a global treasure*. World Resources Institute, Washington DC.

NEWTON I (1994) "The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review". *Biological Conservation* 70: 265-276.

NIEMEYER H & P CERECEDA (1984) "Hidrografía". *Colección Geográfica de Chile. Tomo VIII*. Instituto Geográfico Militar, Santiago.

NILSSON S & I NILSSON (1978) "Breeding bird community densities and species richness in lakes". *Oikos* 31: 214-221.

NISHIDA M (1985) *A report of the botanical survey to Bolivia and Southern Chile* (1983). Faculty of Science, Chiba University, Chiba.

NISHIDA M (1990) A *report of the paleobotanical survey to Patagonia, Chile* (1989). Faculty of Science, Chiba University, Chiba.

NISHIDAM, T OSHAWA & H NISHIDA (1990) "Anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile (VI)". *Botanical Magazine of Tokyo* 103: 255-268.

NOBLE I & R DIRZO (1997) "Forests as human-dominated ecosystems". *Science* 277: 522-525.

NORTH MP & JH REYNOLDS (1996) "Microhabitat analysis using radiotelemetry locations and polytomous logistic regression. *Journal of Wildlife Management* 60: 639-653.

NOSS RF (1990) "Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach". *Conservation Biology* 4: 355-364.

NÚÑEZ J (1994) "Regulación forestal en Chile: desafíos y proposiciones". En: Figueroa E (ed) *Políticas económicas para el desarrollo sustentable de Chile*: 147-203. Ministerio de Bienes Nacionales-Universidad de Chile, Santiago.

NÚÑEZ M (2004) Diversidad genética de *Aextoticon punctatum* (olivillo) a través de su rango geográfico en Chile. Tesis Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

NÚÑEZ H, V MALDONADO & R PÉREZ (1997) "Reunión de trabajo con especialistas en herpetología para categorización de especies según estado de conservación". *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 329: 12-19.

NÚÑEZ JJ, AM ZÁRRAGA & JR FORMAS (1999) New molecular and morphometric evidence for the validation of *Eupshopus calcaratus* and *E. roseus* (Anura: Leptodactylidae) in Chile. *Studies of Neotropical Fauna & Environment* 34: 150-155.

NYGAARD G (1949) "Hydrobiological studies in some ponds and lakes. II. The quotient hypothesis and some new or little known phytoplankton organisms". *Kongel Danske Vidensk Selskab Biologie Skrift* 7: 1-293.

OBERDÖFER E (1960) *Planzensoziologische Studien in Chile-Ein Vergleich mit Europa*. Cramer, Weinheim.

O'BRIEN CH (1971) "The biogeography of Chile through entomofaunal regions". *Entomological News* 82: 197-207.

OCHOA M, C DROPPELMANN & E DURÁN (2001) "Iniciativas nacionales respecto del manejo sustentable de los bosques". Documento Técnico 138. *Chile Forestal* N° 288.

OJEDA FP (1998) "Estado actual de la conservación de la diversidad biológica en Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 117-120.

OLAVARRÍA C, N CORIA, RP SCHLATTER, R HUCKE-GAETE, V VALLEJOS, C GODOY, D TORRES & A AGUAYO (2001) "Black-necked swan *Cygnus melanocorypha* at South Shetland islands and Antartic Peninsula". *Serie Científica INACH* 49: 79-87.

OLIVA M (1983) *Suillus luteus en plantaciones de Pinus radiata D. Don dedicadas al silvopastoreo*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

OLIVER C (1949) "Catálogo de los peces fluviales de la provincia de Concepción". *Boletín Sociedad Biología Concepción* 24: 51-60.

OLSON D & E DINERSTEIN (1998) "The global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions". *Conservation Biology* 12: 502-515.

OÑATE M (1984) *Influencia de algunos factores meteorológicos en el consumo de agua por transpiración de algunas especies arbóreas del sur de Chile*. Tesis Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

OPDAM P (1991) "Dispersal in fragmented populations: the key to survival". En: Bunce RGH & DC Howard (eds) *Species dispersal in agricultural habitats*: 3-10. Belhaven Press, London.

ORMAZÁBAL C (1985) "Nuestro patrimonio silvestre. II Parte y Final". *Chile Forestal* 120: 16-17.

ORMAZÁBAL C (1988) "Un moderno concepto de protección: sitios de interés botánico". *Chile Forestal* 156: 16-18.

ORTIZ JC (1973) "Étude sur le statut taxinomique de *Tachymenis peruviana* Wiegmann et *Tachymenis chilensis* (Schlegel) (Serpentes: Colubridae)". *Bulletin Museum National Historie Natural, Paris 3 ser* 110: 1021-1039.

ORTIZ JC (1988) "Situación actual de la conservación y exportación de los vertebrados terrestres en Chile". *Comunicaciones del Museo Regional de Concepción* 2: 37-41.

ORTIZ JC & H IBARRA-VIDAL (1992) "Una nueva especie de Leptodactylidae (*Eupsophus*) de la cordillera de Nahuelbuta (Chile)". *Acta Zoológica Lilloana* 41: 75-79.

ORTIZ JC & J LESCURE (1989) "Les types d'Amphibiens Anoures du chili dans les collections du Muséun national d'Histoire naturelle. Catalogue critique". *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 4e série II section A 3 supplément*: 113-122.

ORTIZ JC, H IBARRA-VIDAL & JR FORMAS (1989) "A new species of *Eupsophus* (Anura: Leptodactylidae) from Contulmo, Nahuelbuta Range, southern Chile". *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102: 1031-1035.

ORTIZ JC, JF TRONCOSO, H IBARRA-VIDAL & H NÚÑEZ (1990) "Lista sistemática, distribución, estados de conservación y clave para los herpetozoos de la VIII Región, Chile". *Comunnicaciones Museo Regional Concepción* 4: 31-43.

ORTIZ JC, R RODRÍGUEZ, C MARTICORENA, G RIVEROS, H IBARRA-VIDAL, F PEÑA, V JEREZ, VH RUIZ, V QUINTANA, J SOLERVICENS & J ARTIGAS (1993) *Sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile. Partes I,II,III*. Universidad de Concepción-CONAF, Concepción.

ORTIZ JC, QUINTANA V & H IBARRA-VIDAL (1994) *Vertebrados terrestres con problemas de conservación en la cuenca del Bío-Bío y mar adyacente*. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción.

OSGOOD WH (1943) "The mammals of Chile". *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 30: 1-268.

OTERO L & J MALUENDA (1998) "El ejemplo de la certificación del FSC: la certificación forestal como herramienta para el manejo sustentable de los bosques". *Ambiente y Desarrollo* XIV: 38-47.

OTERO L, A CONTRERAS & L BARRALES (1994) "Efectos ambientales del reemplazo de bosque nativo por plantaciones (estudio en cuatro microcuencas en la provincia de Valdivia)". *Ciencia e Investigación Forestal* 8: 253-276.

OYARZÚN C (1993) *Estimación de los procesos de erosión hídrica en un ambiente montañoso de la cuenca del río Biobío, VIII Región, Chile*. Tesis Doctoral Ciencias Ambientales, Universidad de Concepción, Concepción.

OYARZÚN CE, AW HUBER& SG VÁSQUEZ (1985) "Balance hídrico en tres plantaciones de *Pinus radiata* I: redistribución de las precipitaciones". *Bosque* 6: 3-14.

PALMA ER & AE SPOTORNO (1999) "Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorpha and of the living fossil Microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 525-535.

PALMA-HELDT S & G ALFARO (1982) "Antecedentes palinológicos preliminares para la correlación de los mantos de carbón del Terciario de la Provincia de Valdivia". *Actas 3er Congreso Geológico Chileno*: 207-235. Editorial Universidad de Concepción, Concepción.

PALMER CM (1969) "A composite rating of algae tolerating organic pollution". *Journal of Phycology* 5: 78-82.

PALOMARES F (2001) "Vegetation structure and prey abundance requirements of the Iberian lynx: implications for the design of reserves and corridors". *Journal of Applied Ecology* 38: 9-18.

PANT D (1996) "The biogeography of the Paleozoic floras of India". *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 79-98.

PARADA E, S PEREDO, G LARA & F ANTONIN (1989) "Contribución al conocimiento de los Hyriidae chilenos". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 60: 173-182.

PARADA E, S PEREDO & C GALLARDO (1990) Tácticas reproductivas y dinámica poblacional de *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 23-35.

PARENTI L (1984) "A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae)". *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178: 107-214.

PARODIZ J (1977) "Mollusca". En: Hulbert S (ed) *Biota acuática de Sudamérica austral*: 320-323. San Diego State University Press, San Diego.

PARRA O (1989) "La eutroficación de la laguna Grande de San Pedro: Un caso de estudio". *Ambiente y Desarrollo* 5: 117 - 136.

PARRA O (1998) *Una aproximación sistémica para la evaluación de la biodiversidad algal en ambientes acuáticos continentales de Chile.* Anais IV Congresso Latino-Americano, II Reuniao Ibero-Americana, VII Reuniao Brasileira de Ficología. Sociedade Ficológica da América Latina e Caribe II. Vol. I: 167-178.

PARRA O, V DELLAROSSA & E UGARTE (1976) "Estudio limnológico de las lagunas Chica de San Pedro, La Posada y Lo Méndez I. Análisis cuali y cuantitativo del plancton invernal". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 50: 87-101.

PARRA O, E UGARTE, L BALABANOFF, S MORA, M LIEBERMANN & A ARON (1980) "Remarks on a bloom of *Microcystis aeruginosa*". *Nova Hedwigia* 33: 971-1004.

PARRA O, E UGARTE & V DELLAROSSA (1981) "Periodicidad estacional y asociaciones en el fitoplancton de tres cuerpos lénticos en la región de Concepción, Chile". *Gayana Botánica* 36: 1-35.

PARRA O, M GONZÁLEZ, V DELLAROSSA, P RIVERA & M ORELLANA (1982) *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile.* Editorial Universidad de Concepción, Concepción.

PARRA O, D AVILÉS, J BECERRA, V DELLAROSSA & R MONTOYA (1986) "First toxic blue-green algal bloom recorder for Chile: a preliminary report". *Gayana Botánica* 43: 15-17.

PARRA O, C JARA & L GUZMÁN (1989) "Las lagunas intraurbanas de Concepción: estado actual y perspectivas de recuperación y uso". *Actas del III Encuentro Nacional del Medio Ambiente*: 301-313.

PARRA O, S BASUALTO, R URRUTIA & C VALDOVINOS (1999) "Estudio comparativo de la diversidad fitoplanctónica de cinco lagos de diferentes niveles tróficos". *Gayana* 56: 25-40.

PARRA O, C VALDOVINOS, R URRUTIA, M CISTERNAS, E HABIT, M MARDONES & E UGARTE (2003) "Caracterización y tendencias tróficas de cinco lagos costeros de Chile". *Limnetica*: en prensa.

PASKOFF R (1970) *Recherches géomorphologiques dans le Chili semiaride*. Biscaye Frères Imprimeurs, Bordeaux.

PASZKOWSKI C & W TONN (2000) "Community concordance between the fish and aquatic birds of lakes in northern Alberta, Canada: the relative importance of environmental and biotic factors". *Freshwater Biology* 43: 421-437.

PATTERSON J (1976) "The role of environmental heterogeneity in the regulation of duck populations". *Journal of Wildlife Management* 40: 22-32.

PATTERSON BD (1992) "A new genus and species of long clawed mouse (Rodentia: Muridae) from temperate rainforest of Chile". *Zoological Journal of the Linnaean Society* 106: 127-145.

PATTERSON BD, PL MESERVE & BK LANG (1989) "Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforest of Chile. *Journal of Mammalogy* 71: 620-633.

PECHUMAN LL (1967) "A new *Pelecorhynchus* from Chile (Diptera: Tabanoidea: Pelecorhynchidae)". *Canadian Entomologist* 99: 554-555.

PEINADO M, JL AGUIRRE & J DELGADILLO (1997) "Phytosociological, bioclimatic and biogeographical classification of woody climax communities of western North America". *Journal of Vegetation Science* 8: 505-528.

PEÑA L (1966) "A preliminary attempt to divide Chile into entomofaunal regions, based on

the Tenebrionidae (Coleoptera)". *Museum of Natural History Yale University* 97:1-17.

PEÑA F (1999) *Bases para la planificación territorial del curso inferior del río Itata, análisis integrado de sistemas geográficos*. Tesis Doctoral Ciencias Ambientales, Universidad de Concepción, Concepción.

PEÑA O & H ROMERO (1977) "Sistemas en climatología (aplicación a una clasificación genética de los climas chilenos)". *Notas Geográficas (Valparaíso)* 8: 7-15.

PERALTA M (1975) "Ecología y silvicultura del bosque nativo chileno: suelos". *Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile Boletín Técnico* 31: 5-49.

PERALTA M (1976) *Uso, clasificación y conservación de suelos*. SAG, Ministerio de Agricultura, Santiago.

PERALTA M, M TORAL & M ARANEDA (1990) "Suelos y vegetación del área entre Aguas Calientes y el volcán Antillanca, Parque Nacional Puyehue". *Ciencias Forestales* 6: 73-105.

PEREDO L & E PARADA (1986) "Reproductive cycle in the fresh water mussel *Diplodon chilensis* (Mollusca, Bivalvia)". *The Veliger* 28: 418-425.

PÉREZ C (1994) "Índices de esclerofilia en relación a la calidad química de la hojarasca y al grado de mineralización potencial del nitrógeno del suelo superficial del bosque de "olivillo" (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) en Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 101-109.

PÉREZ C & C VILLAGRÁN (1985) "Distribución de la abundancia de especies en bosques relictos de la zona mediterránea de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 157-170.

PÉREZ C & C VILLAGRÁN (1994) "Influencia del clima en el cambio florístico, vegetacional y edáfico de los bosques de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) de la Cordillera de la Costa de Chile: implicancias biogeográficas". *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 77-88.

PÉREZ-LOSADA M, CG JARA, G BOND-BUCKUP & KA CRANDALL (2002a) "Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile". *Journal of Crustacean Biology* 22: 304-313.

PÉREZ-LOSADA M, CG JARA, G BOND-BUCKUP & KA CRANDALL (2002b) "Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura, Aeglidae): assigning priorities for aquatic habitat protection". *Biological Conservation* 105: 345-353.

PERRINS CM (1991) *Enciclopedia ilustrada de las aves*. Plaza & Janes, Barcelona.

PETERS K (1938) *Estudio experimental sobre silvicultura en Chile*. Imprenta Nascimiento, Santiago.

PETTS GE (1980) "Long-term consequences of upstream impoundment". *Environmental Conservation* 7: 325-332.

PHILIPPI F (1884) "A visit to the northern most forest of Chile". *The Journal of Botany* 22: 202-211.

PHILIPPI RA (1865) "Aufzahlung der Chilenischen Dipteren. Verhandlungen der Kaiserliche-koniglige zoologisch-botanischen". *Gessellscchaft zu Wien* 15: 595-782.

PICKET STA (1980) "Non-equilibrium coexistence of plants". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238-247.

PIELOU EC (1984) *The interpretation of ecological data*. Wiley-Interscience Publication, New York.

PIGG K & TN TAYLOR (1990) "Anatomically preserved *Glossopteris* foliage from the central Transantartic Mountains". *Review of Palaeobotany and Palynology* 66: 105-127.

PISANO E (1954) "La vegetación de las distintas zonas geográficas chilenas". *Revista Geográfica de Chile* 11: 95-106.

PISANO E (1956) "Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile". *Agronomía* 2: 30-33.

PISANO E (1977) "Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena: I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S". *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-250.

PLAN DE ACCIÓN FORESTAL DE CHILE (PAF) (1992) *Informe final: resultados y propuestas*. CONAMA, Santiago.

PLATNICK NI (1991) "Patterns of biodiversity: tropical vs temperate". *Journal of Natural History* 25: 1083-1088.

PLUMSTEAD EP (1956) "Bissexual fructifications borne on Glossopteris leaves from South Africa". *Palaeontographica B* 100: 1-25.

POIANI A & E FUENTES (1985) "Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de

matorral: casos mono y multiespecíficos". *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 47-56.

POLLMANN W (2001) "Caracterización floristica y posición sintaxonómica de los bosques caducifolios de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. en el centro-sur de Chile". *Phytocoenologia* 31: 353-400.

POLYMÉRIS C (1995) *Vegetación actual de la península de Hualpén: clasificación y dinámica*. Tesis Magister en Ciencias, Universidad de Concepción, Concepción.

POLLMAN W (2001) "Caracterización florística y posición sintaxonómica de los bosques caducifolios de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. en el centro-sur de Chile". *Phytocenologia* 31: 353-400.

PREMOLI AC (1997) "Genetic variation in two widespread and a geographically restricted species of *Nothofagus*". *Journal of Biogeography* 24: 883-892.

PREMOLI AC, T KITZBERGER & TT VEBLEN (2000) "Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*". *Journal of Biogeography* 27: 251-260.

PRIMACK RB (1995) *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland.

PRIMACK R, R ROZZI, P FEINSINGER, R DIRZO & F MASSARDO (2001) *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México.

PROCHELLE O & CAMPOS H (1985) "The biology of the introduced carp *Cyprinus carpio* L., in the river Cayumapu, Valdivia, Chile". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20: 65-82.

PUENTE M (1980) "Estimación del mantillo acumulado en el suelo en un bosque de hualo (*Nothofagus glauca*)". *Boletín Técnico N° 5*. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile, Santiago.

QUINTANA B (1987) *Chiloé mitológico*. Editorial Telstar Impresores, Temuco.

QUINTANA V (1993) "Caracterización florística y faunistica de un humedal costero de la VIII Región, el caso del estero Lenga". En: Faranda F & O Parra (eds) *Planificación y gestión de la zona costera, un análisis de caso: Lenga*: 41-56. Proyecto Eula-Chile. Serie Propuestas de Ordenamiento, Vol. 8, Concepción.

QUINTANILLA V (1974) "La carta bioclimática de Chile Central". *Revista Geográfica de Valparaíso* 5: 33-58.

QUINTANILLA V & N SÁEZ (1989) "El estado de la vegetación en la cordillera Pelada, provincia de Osorno: perfiles vegetales". *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 31: 129-141.

RABINOWITZ D, S CAIRNS & T DILLON (1986) "Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles". En: Soulé ME (ed) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*: 183-203. Sinauer Associates, Sunderland.

RAFAEL JA & R ALE-ROCHA (1997) "Chilean Pipunculidae (Diptera). Key to genera, new records, description of a new species of *Eudorylas* Aczél and a catalog of species". *Revista Chilena de Entomologia* 24: 31-36.

RAGA F & L SIERRALTA (1995) "Un marco conceptual para una política forestal sustentable". *Ambiente y Desarrollo* XI: 28-35.

RALPH CJ (1985) "Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina". *Condor* 87: 471-483.

RAMÍREZ C (1968) "Die Vegetation der Moore der Cordillera Pelada, Chile. Bericht Oberhessische Gesellschaften für Natur-und Heilkunde zu Giessen Neue-Folge". *Naturwissenschaftliche Abteilung* 36: 95-101.

RAMÍREZ C (1971) *Experimentelle Untersuchungen über gegenseitige Beeinflussungen, Keimung und Provenienzen von Pflanzenarten südchilenischer Rasen und Gebüsche*. Disertación, Naturwissenschaftliche Fakultät, Justus Liebig Universität, Giessen.

RAMÍREZ C (1978) "Estudio florístico y vegetacional del Parque Nacional Tolhuaca". *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 24: 1-23.

RAMÍREZ C (1982) "Pasado, presente y futuro de la vegetación nativa en el sur de Chile". *Creces* 3: 40-45.

RAMÍREZ C (1983) *Bibliografía vegetacional de Chile*. Dirección de Investigación y Desarrollo, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

RAMÍREZ O (1990) *Guía de reconocimiento de plagas y enfermedades forestales*. CONAF, Santiago.

RAMÍREZ C & N AÑAZCO (1982) "Variaciones estacionales en el desarrollo de *Scirpus californicus, Typha angustifolia* y *Phragmites communis* en pantanos valdivianos, Chile". *Agro Sur* 10: 111-123.

RAMÍREZ C & H FIGUEROA (1985) "Delimitación ecosociológica del bosque valdiviano (Chile) mediante análisis estadísticos multivariados". *Studia Oecologica* 6: 105-124.

RAMÍREZ C & H FIGUEROA (1987) "Fitosociología de los *Nothofagus* de la zona higromórfica chilena". *Bosque* 8: 127-132.

RAMÍREZ C & M RIVEROS (1975) "Los alerzales de la cordillera Pelada: flora y fitosociología". *Medio Ambiente* 1: 3-13.

RAMÍREZ C & R WESTERMIER (1976) "Estudio de la vegetación espontánea del Jardín Botánico de la Universidad Austral de Chile (Valdivia), como ejemplo de tabulación fitosociológica". *Agro Sur* 4: 93-105.

RAMÍREZ C, L STEUBING Y M ALBERDI (1976) "La familia Hymenophyllaceae (Pteridophyta) en el fundo San Martín, Valdivia, Chile. I. Taxonomía y ecología". *Medio Ambiente* 2: 21-28.

RAMÍREZ C, R GODOY, D CONTRERAS & E STEGMAIER (1982) *Guía de plantas acuáticas y palustres valdivianas*. Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

RAMÍREZ C, F FERRIERE & H FIGUEROA (1983) "Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos templados del sur de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 11-26.

RAMÍREZ C, H FIGUEROA, R CARRILLO & D CONTRERAS (1984) "Estudio fitosociológico de los estratos inferiores en un bosque de pino (Valdivia, Chile)". *Bosque* 5: 65-81.

RAMÍREZ C, G COLIQUEO, H FIGUEROA & D CONTRERAS (1985a) "Estudio fitosociológico estadístico de las praderas antropogénicas de la cordillera Pelada, Chile". *Agro Sur* 13: 114-130.

RAMÍREZ C, M CORREA, H FIGUEROA & J SAN MARTÍN (1985b) "Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el Sur de Chile". *Bosque* 6: 55-73.

RAMÍREZ C, J BARRERA, D CONTRERAS & J SAN MARTÍN (1988) "Estructura y regeneración del Matorral de *Ulex europaeus* en Valdivia". *Medio Ambiente* 9: 143-149.

RAMÍREZ C, D CONTRERAS & C SAN MARTÍN (1989) "Estudio vegetacional de las dunas de Quillagua, Llanquihue, Chile". *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 31: 109-127.

RAMÍREZ C, S LABBÉ, C SAN MARTÍN & H FIGUEROA (1990) "Sinecología de los bosques de boldo (*Peumus boldus*) de la cuenca del río Bueno". *Bosque* 11: 45-56.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & R MAC DONALD (1992a) "El paisaje vegetal como indicador de cambios ambientales". *Ambiente y Desarrollo* 8: 67-71.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & J SAN MARTÍN (1992b) "Vegetación y dinámica vegetacional en las dunas litorales chilenas". *Bosque* 13: 41-48.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN, JC RAMÍREZ & J SAN MARTÍN (1992c) "Estudio sinecológico de las praderas del valle del curso inferior del río Imperial (Cautín, Chile)". *Ciencia e Investigación Agraria* 19: 97-112.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN, L FLORES & P OJEDA (1993) "Estudio fitosociológico de las praderas de chépica-cadillo de la cordillera costera del centro-sur de Chile". *Agro Sur* 21: 26-39.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & J SAN MARTÍN (1994a) "Estudio de la vegetación de los suelos ñadi en las provincias de Valdivia y Osorno (Chile)". *Memorias II Congreso Ciencias de la Tierra, Instituto Geográfico Militar Santiago* 2: 307-334.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & R VÁSQUEZ (1996a) "La vegetación potencial leñosa de la cordillera Pelada (Valdivia, Chile)". *Revista Geográfica de Valparaíso* 27: 233-250.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & J SAN MARTÍN (1996b) "Estructura florística de los bosques pantanosos de Chile central". En: Armesto JJ, MTK Arroyo & C Villagrán (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 215-234. Editorial Universitaria, Santiago.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & P OJEDA (1997a) "Muestreo y tabulación fitosociológica aplicados al estudio de los bosques nativos". *Bosque* 18: 19-27.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN, A ELLIES & R MAC DONALD (1997b) "Cambios florísticos, fitosociológicos y edáficos provocados por exclusión de pastoreo en una pradera valdiviana, Chile". *Agro Sur* 24: 180-195.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & D CONTRERAS (1998) "Diversidad florística y vegetacional pratense en vegas, colinas y serranías al poniente de Temuco, Chile". *Ciencia e Investigación Agraria* 25: 27-50.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & J RUIZ (1999) "Estudio sinecológico de la vegetación del litoral pacífico de Valdivia, Chile". *Revista Geográfica de Valparaíso* 30: 51-63.

RAMÍREZ C, C SAN MARTÍN & R MAC DONALD (2001) "Efectos del drenaje sobre la biodiversidad vegetal en suelos de la X Región de Chile". *Boletín Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo* 17: 73-90.

RANGEL JO (1996) *Colombia. Diversidad Biótica I.* INDERENA y Universidad Nacional de Colombia, Santa Fe de Bogotá.

RANGEL JO, PD LOWY & M AGUILAR (1997) *Colombia: diversidad biótica II. Tipos de vegetación en Colombia.* Instituto de Ciencias Naturales e IDEAM, Santa Fe de Bogotá.

RAU J & A GANTZ (2001) "Fragmentación del bosque nativo del sur de Chile: efectos del área y la forma sobre la biodiversidad de aves". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 72: 103-113.

RAU JR & JE JIMÉNEZ (2002) "Diet of puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in coastal and Andean ranges of southern Chile". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 201-205.

RAU JR, DR MARTÍNEZ & J YÁÑEZ (1985) "Dieta de la lechuza blanca, *Tyto alba* [Strigiformes, (sic) Strigidae] en el sur de Chile". *Boletín del Museo Regional de la Araucanía, Temuco* 2: 134-135.

REDFORD KH & JF EISENBERG (1992) *Mammals of the Neotropics, vol. 2: the southern cone.* University of Chicago Press, Chicago.

REED EC (1888) "Catálogo de los Insectos Dípteros de Chile". *Anales Universidad de Chile* 73: 271-316.

REICHE K (1897) "Die botanischen Ergebnisse meiner Reise in die Cordilleren von Nahuelbuta und von Chillán". *Botanische Jahrbücher für Systematik* 22: 1-16.

REICHE K (1934) *Geografía botánica de Chile. Tomo I.* Traducción de Gualterio Looser. Imprenta Universitaria, Santiago.

REID CAM (2000) "Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera)". *Invertebrate Taxonomy* 14: 837-862.

REID S, C CORNELIUS, O BARBOSA, C MEYNARD, C SILVA & PA MARQUET (2002) "Conservation of temperate forest birds in Chile: implications from the study of an isolated forest relict". *Biodiversity and Conservation* 11: 1975-1990.

REIGOSA M, J CASAL & A CARBALEIRA (1984) "Efectos alelopáticos de *Acacia dealbata* Link. durante su floración". *Studia Oecologica, España* 5: 135-150.

REIMERS H, 1926. Beitrage zur Bryophytenflora Sudamerikas. I. Die von Pater A. Hollermeyer in Chile 1918/1923 gessammelten Leber- und Laubmoose. *Hedwigia* 66(1): 27-75.

REJMÁNEK M (1996) "A theory of seed plant invasiveness: the first sketch". *Biological Conservation* 78: 171-181.

RETALLACK GJ (1987) "Triassic vegetation and geography of the New Zealand portion of the Gondwana supercontinent". *Monograph by the American Geophysical Union, Washington DC.*

REUTHER C, D DOLCH, R GREEN, J JAHRL, D JEFFERIES, A KREKEMEYER, M KUCEROVA, AB MADSEN, J ROMANOWSKI, K ROCHE, J RUIZ-OLMO, J TEUBNER & A TRINIDADE (2000) "Surveying and monitoring distribution and population trends of the Eurasian otter (*Lutra lutra*)". *Habitat* 12: 1-148.

REVILLA E, F PALOMARES & M DELIBES (2001) "Edge-core effects and the effectiveness of traditional reserves in conservation: Eurasian badgers in Doñana National Park". *Conservation Biology* 15: 148-158.

REYES M (1992) "Uso del espacio agrícola en Ñuble: una interpretación histórica". *Revista Tiempo y Espacio* 2: 14-22.

REYNOLDS CS (1987) "Community organization in the freshwater plankton". En: Gee JHR y PS Giller (eds) *Organization of communities, past and present*: 297-395. Blackwell, Oxford.

REYNOLDS RT, JM SCOTT & RA NUSSBAUM (1980) "A variable circular-plot method for estimating bird numbers". *Condor* 82: 309-313.

RHODES OE JR, RK CHESSE & MH SMITH (1996) *Population dynamics in ecological space and time*. University of Chico Press, Chicago.

RICHARDSON DM & WJ BOND (1991) "Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions". *American Naturalist* 137: 639-668.

RICHARDSON DM & RM COWLING (1992) "Why is mountain fynbos invasible and which species invade?" En: van Wilgen BW, DM Richardson, FJ Kruger & HJ Hensbergen (eds) *Fire in South African Mountain Fynbos: ecosystem, community and species responses at Swartboskloof*: 161-189. Springer Verlag, Berlin.

RICHARDSON DM, PA WILLIAMS & RJ HOBBS (1994) "Pine invasions in the southern Hemisphere: determinants of spread and invadability". *Journal of Biogeography* 21: 511-527.

RICKLEFS RE (1969) "An analysis of nesting mortality in birds". *Smithsonian Contributions in Zoology* 9: 1-48.

RICKLEFS RE, MTK ARROYO, RE LATHAM, TM LEWINSOHN, DJ LODGE, NI PLATNICK, W WRIGHT (1995) "Magnitude and distribution of biodiversity". En: Heywood VH (ed) *Global biodiversity assessment*: 139-173. Cambridge University Press, Cambridge.

RINGELMAN J & J LONGCORE (1982) "Movements and wetland selection by brood-rearing black ducks". *Journal of Wildlife Management* 46: 615-621.

RIVAS-MARTÍNEZ S (1993) "Clasificación bioclimática de la Tierra". *Folia Botanica Matritensis* 10: 1-23.

RIVAS-MARTÍNEZ S (2001) *Worldwide bioclimatic classification system*. Phytosociological Research Center, Madrid.

RIVAS-MARTÍNEZ S & C ARMAIZ (1984) "Bioclimatología y vegetación en la Península Ibérica". *Bulletin de la Société Botanique de France* 131: 111-120.

RIVAS-MARTÍNEZ S, D SÁNCHEZ-MATA & M COSTA (1999) "Syntaxonomical synopsis of the potential natural plant communities of North America, II". *Itinera Geobotanica* 12: 5-316.

RIVERA M (1902) "Apuntes sobre la vegetación de la Cordillera de la Costa de Curicó". *Actes Societés Scientifiques du Chili* 12: 302-349.

RIVERA P, O PARRA, M GONZÁLEZ, V DELLAROSSA & M ORELLANA (1983) *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales: con especial referencia al fitoplancton de Chile. Vol. IV: Bacillariophyceae*. Editorial Universidad de Concepción, Concepción.

RIVEROS M (1991) *Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40° sur*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

RIVEROS M & C RAMÍREZ (1978) "Fitocenosis epífitas de la asociación *Lapageria-Aextoxicometum* en el fundo San Martín (Valdivia, Chile)". *Acta Científica Venezolana* 29: 163-169.

RIVEROS G, I SEREY & P DROUILLY (1981) "Estructura y diversidad de la comunidad de aves acuáticas de la laguna El Peral, Chile Central". *Anales del Museo de Historia Natural* 14: 189-196.

ROBINSON R (1975) "The mosses of Juan Fernandez islands". *Smithsonian Contributions to Botany* 27: 1-88.

ROBINSON SK & WD ROBINSON (2001) "Avian nesting success in a selectively harvested north temperate deciduous forest". *Conservation Biology* 15: 1763-1771.

ROBINSON SK, FR THOMPSON, TM DONOVAN, DR WHITEHEAD & J FAABORG (1995) "Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds". *Science* 267: 1987-1990.

ROCHA AA (1992) "Algae as biological indicators of water pollution". En: Cordeiro-Marino A, MT Azevedo, CL Sant Anna, N Yamaguishi-Tomita, EM Plastino (eds) *Algae and environment: a general approach*: 34-52. Sociedade Brasileira de Ficología, São Paulo.

RODRIGUES W & JH HEBLING (1978) "Estudos biológicos em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Decapoda: Anomura)". *Revista Brasileira de Biologia* 35: 383-390.

RODRÍGUEZ R (1995) Pteridophyta. En: Marticorena C & R Rodríguez (eds) Flora de Chile Vol I: 119-309. Universidad de Concepción, Concepción.

RODRÍGUEZ R, O MATTHEI & M QUEZADA (1983) *Flora Arbórea de Chile*. Universidad de Concepción, Concepción.

RODRIGUEZ-ROJO MP, D SÁNCHEZ-MATA, R GAVILÁN, S RIVAS-MARTÍNEZ & MG BARBOUR (2001) "Typology and ecology of californian serpentine annual grasslands". *Journal of Vegetation Science* 12: 687-698.

ROIG FA, C LE-QUESNE, JA BONINSEGNA, KR BRIFF, A LARA, H GRUDD, PD JONES & C VILLAGRÁN (2001) Climate variability 50,000 years ago in mid-latitude Chile as reconstructed from tree rings. *Nature* 410: 567-570.

ROIG-ALSINA A (1989) "A revision of the bee genus *Doeringiella* (Hymenoptera, Anthophoridae, Nomadinae)". *The University of Kansas Science Bulletin* 53: 576-621.

ROIG-ALSINA A (1991) "Revision of the Cleptoparasitic bee Tribe Isepeolini (Hymenoptera: Anthophoridae)". *The University of Kansas Science Bulletin* 54: 257-288.

ROIG-ALSINA A (1997) "A generic study of the bees of the Tribe Tapinotaspidini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures". *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 87: 3-21.

ROIG-ALSINA A (1999) Revisión de las abejas colectoras de aceites del género *Chalepogenus* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s. 1: 61-101.

ROIG-ALSINA A & CD MICHENER (1993) "Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees". *The University of Kansas Science Bulletin* 55: 124-162.

ROIG-JUNENT S & GE FLORES (2001) "Historia geográfica de las áreas áridas de América del Sur Austral". En: Llorente Busquets J & JJ Morrone (eds) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*: 257-266. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.

ROJAS M (2001) *Biodiversidad de Apoidea y sus interacciones con la vegetación en la zona central de Chile (6ª Región)*. Tesis de Magister, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.

ROJAS F & M ELGUETA (1995) "Hymenoptera". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 280-297. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.

ROLAND J (1993) "Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak". *Oecologia* 93: 25-30.

ROMERO EJ (1978) "Paleoecología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas". *Ameghiniana* 15: 209-227.

ROMERO H (1985) *Geografía de Chile: geografía de los climas*. Instituto Geográfico Militar, Santiago.

ROMERO E (1986a) "Paleogene phytogeography and climatology of South America". *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.

ROMERO E (1986b) "Fossil evidence recarding the evolution of *Nothofagus* Blume". *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 276-283.

ROMERO EJ & M DIBBERN (1984) "Floras fósiles Cenozoicas. IX Congreso Geológico Argentino, Bariloche". *Relatorio* II: 373-382.

RONCE O & M KIRKPATRICK (2001) "When sources become sinks: migrational meltdown in heterogeneous habitats". *Evolution* 51: 1520-1531.

ROOT R (1967) "The niche explotation pattern of the Blue-Gray Gratcatcher". *Ecological Monographs* 33: 317-349.

ROSENZWEIG ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

ROSS C (1987) *Autoecología de* Corynabutilon ochsenii *Phil. (Malvaceae) en Chile*. Tesis Ingeniería Forestal, Escuela de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

ROTHMALER V (1939) "Sobre algunas Rosáceas sudamericanas. I Sinopsis de *Tetraglochin*". *Darwiniana* 3: 429-437.

ROTTMANN J (1995) *Guía de identificación de aves de ambientes acuáticos*. UNORCH, Santiago.

ROUND FE (1981) *The ecology of Algae*. Cambridge University Press, London.

ROUX JP & S ELGUETA (2000) "Sedimentologic development of a Late Oligocece-Miocene forearc embayment, Valdivia basin Complex, southern Chile". *Sedimentary Geology* 130: 27-44.

ROWE-ROWE DT (1977) "Food ecology of otters in Natal, South Africa". *Oikos* 28: 210-219.

ROZEN JG JR (1967) "Review of the biology of the Panurgine bees with observations on North American forms (Hymenoptera-Apoidea)". *American Museum Novitates* 2297: 1-44.

ROZEN JG JR (1997) "New taxa of Brachynomadine bees (Apidae: Nomadinae)". *American Museum Novitates* 3200: 1-26.

ROZZI R, JJ ARMESTO & J FIGUEROA (1994) "Biodiversidad y conservación de los bosques nativos de Chile: una aproximación jerárquica". *Bosque* 15: 55-64.

ROZZI R, D MARTÍNEZ, MF WILLSON & C SABAG (1996a) "La avifauna de los bosques templados de Sudamérica". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 135-152. Editorial Universitaria, Santiago.

ROZZI R, JJ ARMESTO, A CORREA, JC TORRES-MURA & M SALLABERRY (1996b) "Avifauna de bosques primarios templados en islas deshabitadas del Archipiélago de Chiloé, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 125-139.

ROZZI R, J SILANDER JR, JJ ARMESTO, P FEINSINGER & F MASSARDO (2000) "Three levels of integrating ecology with the conservation of South American temperate forests: the initiative of the Institute of Ecological Research Chiloé, Chile". *Biodiversity and Conservation* 9: 1199-1217.

RUBILAR H (2002) *Estudio de los humedales urbanos de la ciudad de Valdivia*. Tesis Licenciatura, Escuela de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

RUIZ F (1935) "Algunas notas entomológicas". *Revista Chilena de Historia Natural* 39: 271-278.

RUIZ H (1952) *Relación histórica del viaje que hizo a los reinos del Perú y Chile el botánico D Hipólito Ruiz en el año de 1777 hasta el de 1788, en cuya época regresó a Madrid*. Segunda edición, por el Dr. Jaime Jaramillo-Arango, Madrid.

RUIZ VH (1993) "Ictiofauna del rio Andalién (Concepción, Chile)". *Gayana Zoología* 57: 109-278.

RUIZ J (1994) "*Dendrocygna autumnalis*: una nueva ave para Chile". *Boletín Chileno de Ornitología* 1: 29.

RUNNER VON WATTENWYL K & J REDTENBACHER (1906) *Die Insekten familie der Phasmiden*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

RUNDEL PW, MO DILLON & B PALMA (1996) "Flora y vegetación del Parque Nacional Pan de Azúcar en el desierto de Atacama". *Gayana Botánica* 53: 295-315.

RUTHSATZ B (1983) "Flora und ökologische Bedingungen hochandiner Moore Chiles zwischen 18°00' (Arica) und 40°30' (Osorno) südliche Breite". *Phytocoenologia* 23: 157-199.

RUTHSATZ B & E VILLAGRÁN (1991) "Vegetation pattern and soil nutrients of magellanic moorland on the Cordillera de Piuché, Chiloé Island, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 461-478.

RUZ L (1980) "*Pseudosarus*, nuevo género de Panurginae chileno (Hymenoptera: Andrenidae)". *Revista Chilena de Entomología* 10: 25-28.

RUZ L (1986) *Classification and phylogenetic relationships of the Panurgine bees (Hymenoptera: Andrenidae)*. PhD Thesis, University of Kansas, Lawrence.

RUZ L (1991) "Classification and phylogenetic relationships of the Panurgine bees: the Calliopsini and allies (Hymenoptera: Andrenidae)". *The University of Kansas Science Bulletin* 54: 209-256.

RUZ L & R HERRERA (2001) "Preliminary observations on foraging activities of *Bombus dahlbomii* and *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) on native and non-native vegetation in Chile". *Acta Horticultura* ISHS 561: 165-169.

RUZ L & H TORO (1983) "Revision of the bee genus *Liphanthus* (Hymenoptera: Andrenidae)". *The University of Kansas Science Bulletin* 52: 235-299.

SAAVEDRA B & JA SIMONETTI (2001) "New records of *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae) and *Geoxus valdivianus* (Rodentia. Muridae) in central Chile: their implications for biogeography and conservation". *Mammalia* 65: 96-100.

SABAG C (1993) *El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé*.Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

SAFFORD H & S HARRISON (2001) "Ungrazed roadside verges in a grazed landscape: interactive effects of grazing, invasion and substrate on grassland diversity". *Ecological Applications* 11: 1112-1122.

SAG (1998) *Cartilla de caza*. Deproren. Ministerio de Agricultura, Santiago.

SÁIZ F & M JERARDINO (1985) "Efecto selectivo de las plantaciones de *Pinus radiata*, sobre la entomofauna de biomas nativos: II. Dípteros y coleópteros del follaje". *Revista Chilena Entomología* 12: 185-203.

SÁIZ F & A SALAZAR (1981) "Efecto selectivo de las plantaciones de *Pinus radiata*, sobre la entomofauna de biomas nativos: I. Coleópteros epígeos". *Anales Museo Nacional Historia Natural* (Chile) 14: 155-173.

SÁIZ F, J SOLERVICENS & P OJEDA (1989) *Coleópteros del Parque Nacional La Campana y Chile central*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso.

SALA OE, FS CHAPIN, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, NL POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER & DH HALL (2000) "Global biodiversity scenarios for the year 2100". *Science* 287: 1770-1774.

SALAS R (1991) "El alerzal de la cordillera de Sarao (Llanquihue, Chile)". *Actas II Congreso Internacional Gestión en Recursos Naturales, Valdivia* 2: 554-564.

SALAZAR-VALLEJO SI & NE GONZÁLEZ (1993) *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO y CIQRO, Chetumal.

SALLABERRY M, J VALENCIA & N DÍAZ (1981) "Distribución y ambientes de *Batrachyla taeniata* (Girard) en Chile (Anura: Leptodactylidae)". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 38: 61-67.

SAN MARTÍN J (1988) "Las especies de Mirtáceas nativas en la vegetación costera de Cauquenes, VII Región de Chile Central". *Maule UC* 11: 15-20.

SAN MARTÍN C (1992) *Flora, vegetación y dinámica vegetacional de la laguna Santo Domingo (Valdivia, Chile)*. Tesis Magister, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

SAN MARTÍN J (1995) "Hallazgo de *Pseudopanax valdiviensis* (Gay) Seem. ex Reiche (Araliaceae) en el sector costero de Tregualemu, Cauquenes, VII Región de Chile". *Gayana Botánica* 52: 29-32.

SAN MARTÍN J & U DOLL (1999) "Nueva localidad geográfica para "rauli", *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., Fagaceae, en la Cordillera de la Costa de Chile central". *Gayana Botánica* 55: 67-68.

SAN MARTÍN J & C DONOSO (1996) "Estructura e impacto antrópico en el bosque maulino de Chile". En: Armesto JJ, C Villagrán & MT Kalin Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 153-168. Editorial Universitaria, Santiago.

SAN MARTÍN J & C RAMÍREZ (1986) "Los bosques de ruil de Chile central: sus especies vegetales y sus formas de vida". *Maule UC* 10: 85-91.

SAN MARTÍN J & A SÁNCHEZ (2000) "Las comunidades relictas de *Gomortega keule* (Gomortegaceae, Magnoliopsida) en Chile Central". *Anales del Jardín Botánico de Madrid, España* 57: 317-326.

SAN MARTÍN J & A TRONCOSO (1993) "Especies de *Nothofagus* (Fagaceae) en la depresión intermedia de la 7ª Región (Chile Central)". *Bosque* 14: 37-44.

SAN MARTÍN J, H FIGUEROA & C RAMÍREZ (1984) "Fitosociología de los bosques de ruil (*Nothofagus alessandri* Espinosa) en Chile Central". *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 171-200.

SAN MARTÍN J, A TRONCOSO & C RAMÍREZ (1986) "Fitosociología de los bosques de *Nothofagus antarctica* (Forst.) Oerst. en la cordillera costera de Cauquenes (Chile)". *Bosque* 7: 65-78.

SAN MARTÍN JJ, A TRONCOSO & C RAMÍREZ (1988a) "Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos nativos de la Cordillera de la Costa en Chile central". *Bosque* 9: 17-33.

SAN MARTÍN J, A TRONCOSO, C RAMÍREZ & J GUAJARDO (1988b) "Los bosquetes de ñirre de la Cordillera de la Costa de Cauquenes (Chile)". *Medio Ambiente* 9: 131-139.

SAN MARTÍN C, C RAMÍREZ, H FIGUEROA & N OJEDA (1991a) "Estudio sinecológico del bosque de Roble-Laurel-Lingue del centro-sur de Chile". *Bosque* 12: 11-27.

SAN MARTÍN J, A TRONCOSO, A MESA, T BRAVO & C RAMÍREZ (1991b) "Estudio fitosociológico del bosque caducifolio magallánico en el límite norte de su área de distribución". *Bosque* 12: 29-41.

SAN MARTÍN C, D CONTRERAS, J SAN MARTÍN & C RAMÍREZ (1992a) "Vegetación de las marismas del centro-sur de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 327-342.

SAN MARTÍN J, J SOLERVICENS, C RAMÍREZ, C SAN MARTÍN & M ELGUETA (1992b) "Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos de mirtáceas de la región del Maule, Chile". *Ciencias Forestales* 8: 3-18.

SAN MARTÍN C, C RAMÍREZ & M VERDUGO (1998) "Sinecología de las praderas húmedas de junquillo en el centro-sur de Chile". *Anales Sociedad Chilena de Ciencias Geográficas* 1998: 87-94.

SAN MARTÍN C, C RAMÍREZ & H FIGUEROA (1999) "Análisis multivariable de la vegetación de un complejo de turberas en cordillera Pelada (Valdivia, Chile)". *Lazaroa* 20: 95-106.

SAN MARTÍN J, C SAN MARTÍN & C RAMÍREZ (2001) "Estructura floristica y vegetacional del matorral ribereño al rio Curanilahue (Cauquenes, VII Región, Chile)". *Terra Australis* 46: 7-26.

SANCHEZ A & R MORALES (1998) *Las regiones de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.

SANDERSON J, ME SUNQUIST & A IRIARTE (2002) "Natural history and Landscape-use of guignas (*Oncifelis guigna*) on Isla Grande de Chiloé, Chile". *Journal of Mammalogy* 83: 608-613.

SANHUEZA A (1998) "Necesidad de un nuevo modelo de desarrollo forestal: las bondades del cambio". *Chile Forestal* 260: 4-8.

SANTIBÁÑEZ F (1990) *Atlas agroclimático de Chile: Regiones IV a IX*. Centro de Información de Recursos Naturales, Corporación de Fomento de la Producción, Santiago.

SANTIBÁÑEZ F & JM URIBE (1993) *Atlas agroclimático de Chile: regiones Sexta, Séptima, Octava y Novena*. Ministerio de Agricultura, Fondo de Investigación Agropecuaria, Corporación de Fomento de la Producción, Santiago.

SARAVIA D (1991) *Estudios sinecológicos estadísticos en el estrato herbáceo de un bosque de olivillo en Valdivia, Chile*. Tesis Estadistico, Universidad Austral, Valdivia.

SAUNDERS DA, RJ HOBBS & CR MARGULES (1991) "Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review". *Conservation Biology* 5: 18-32.

SAUNDERS DL, JJ MEEUWIG & CJ VINCENT (2002) "Freshwater protected areas: strategies for conservation". *Conservation Biology* 16: 30-41.

SAVOLAINEN V, MW CHASE, SB HOOT, CM MORTON, DE SOLTIS, C BAYER, MF FAY, A BRUIJN, S SULLIVAN & Y LONG QIU (2000) "Phylogenetics of flowering plants based on combined analisis of plastid atpB and rbcL gene sequences". *Systematic Biology* 49: 306-362.

SCASSO F (1996) *Productividad ictica en lagos de diferente estado trófico: recomendaciones de conservación para pesca deportiva*. Tesis Doctoral Ciencias Ambientales, Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción.

SCASSO F & H CAMPOS (1998) "*Oncorhynchus mykiss* (Pisces, Salmonidae) populations in lakes of different trophic levels of the Biobio river basin, Chile". *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 26: 2320-2323.

SCASSO F & H CAMPOS (1999) "Comparison of two populations of silverside (*Odontesthes bonariensis*) in Eutrophic lakes of Central Chile". *Journal of Freshwater Ecology* 14: 61-70.

SCHEELLAS J & R GREENBERG (1996) "The value of forest patches". En: Scheelas J & R Grenberg (eds)" *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington DC.

SCHENKLING S (1909) "Aus den Sitzungen". *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 163.

SCHLATTER RP (1992) "Resultados de censos de Chile". En: Blanco D & P Canevari (eds) *Censo neotropical de aves acuáticas* 1991: 26-31. Programa de Ambientes Neotropicales (NWP), Buenos Aires.

SCHLATTER RP (1998) "El cisne de cuello negro (*Cygnus melanocoryphus*) en Chile". En: Valverde V (ed) *La conservación de la fauna de Chile, logros y perspectivas*: 121-131. CONAF, Ministerio de Agricultura, Santiago.

SCHLATTER J (2001) "Silvicultura de alternativa". *Chile Forestal* 288: 45-48.

SCHLATTER RP & Y MANCILLA (1998) *Nature sanctuary and scientific research "Carlos Anwandter" of Río Cruces, Valdivia*. Ramsar Wetland Information Sheet. Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia and Ramsar Office, Gland.

SCHLATTER RP, DK ALDRIDGE, MM ROMERO & ME HOFFMANN (1983) "Ecological studies of chilean ducks". En: Boyd H (ed) *First western hemisphere waterfowl and waterbird symposium*: 133-137. Special Publication Canadian Wildlife Service for the International Waterfowl Research Bureau, Edmonto.

SCHLATTER RP, J SALAZAR, A VILLA & J MEZA (1991a) "Demography of black-necked swans *Cygnus melancoryphus* in three Chilean wetland areas". *Wildfowl Supplement* 1: 88-94.

SCHLATTER RP, J SALAZAR, A VILLA & J MEZA (1991b) "Reproductive biology of black-necked swan *Cygnus melancoryphus* at three Chilean wetland areas and feeding ecology at Río Cruces". *Wildfowl Supplement* 1: 268-271.

SCHLATTER RP, RA NAVARRO & P CORTI (2002) "Effects of El Niño Southern Oscillation on numbers of black-necked swans at Río Cruces Sanctuary, Chile". *Waterbirds* 25: 114-122.

SCHMITHÜSEN J (1956) "Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation". *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.

SCHMITT WL (1942a) "The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans". *Proceedings of the US National Museum* 91: 431-520.

SCHMITT WL (1942b) "Two new species of *Aegla* from Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 44: 25-31.

SCHOFIELD WB (1985) *Introduction to Bryology*. The Blackburn Press, Caldwell.

SCHULMEYER D (1978) "Observaciones fitogeográficas sobre la cordillera de Nahuelbuta". *Boletín Informativo Instituto Geográfico Militar de Chile* 2: 11-27.

SCHWARTZ M (1999) "Choosing the appropiate scale of reserves for conservation". *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 83-108.

SEENO TN & JA WILCOX (1982) "Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae)". *Entomography* 1: 1-221.

SEKI T (1974) "A moss flora of Provincia de Aisén, Chile". *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Division 2* (Botany) 15: 9-101.

SELLES D & LF HINOJOSA (1997) "Niveles sedimentarios y paleofloras del Oligoceno superior-Mioceno inferior en la Formación Abanico, noreste de Santiago". *Actas VIII Congreso Geológico Chileno*: 580-584.

SELLICK JTC (2000) "The eggs of some Chilean phasmids (Phasmida: Pseudophasmatidae)". *Phasmid Studies* 7: 1-5.

SEMPE J (1981) *Las asociaciones vegetales nativas y antropogénicas del islote Rupanco, Osorno, Chile*. Tesis Biología y Química, Facultad de Letras y Educación, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

SEPÚLVEDA C (1998) "Las iniciativas privadas en conservación de la biodiversidad implementadas en Chile". *Ambiente y Desarrollo* XIV: 53-64.

SEPÚLVEDA CA (2000) *Principales localidades con Gomortega keule (Mol.) Baillon "keule", presentes en la cordillera de la costa de la VII Región*. Programa Bosques CODEFF, *Talca*.

SEPÚLVEDA C, A MOREIRA & P VILLARROEL (1997) "Biodiversidad (I): conservación biológica fuera de las áreas silvestres protegidas". *Ambiente y Desarrollo* XIII: 48-58.

SERNAP (1998) *Lago Budi reserva marina, antecedentes para su manejo y recuperación*. Servicio Nacional de Pesca, Región de la Araucanía.

SERVICIO AGRÍCOLA Y GANADERO (1998) *Cartilla de caza*. Departamento de Protección de los Recursos Renovables, SAG, Santiago.

SERVICIO NACIONAL DE GEOLOGÍA Y MINERÍA (1982a) *Mapa Geológico de Chile. Hoja N°3. Escala 1: 1.000 000*. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago.

SERVICIO NACIONAL DE GEOLOGÍA Y MINERÍA (1982b) *Mapa Geológico de Chile. Hoja N°4. Escala 1: 1.000 000*. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago.

SHARPTON VL & PD WARD (1990) "Global catastrophes in Earth history". *Geological Society of America Special Paper* 247: 1-62.

SHAW P, G CARVALLO, A MAGURRAN & B SEGHERS (1991) Population differentiation in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*): patterns and problems. *Journal of Fish Biology* 39: 203-209.

SIBLEY C & J AHLQUIST (1988) "A classification of the living birds of the world based of

the DNA-DNA hibridization studies". *Auk* 105: 409-423.

SIBLEY C & J AHLQUIST (1990) *Phylogeny and classification of birds: a study of molecular evolution*. Yale University Press, New Haven.

SIELFELD WK (1992) "Abundancias relativas de *Lutra felina* Molina, 1782 y *L. provocax* Thomas 1902 en el litoral de Chile austral". *Investigaciones cientificas y Técnicas, Serie: Ciencias del Mar* 2: 3-11.

SIELFELD WK & JC CASTILLA (1999) "Estado de conservación y conocimiento de las nutrias en Chile". *Estudios Oceanológicos* 18: 69-79.

SIEVING KE, MF WILLSON & TL DE SANTO (1996) "Habitat barriers to movement of understory birds in South-temperate rainforest". *The Auk* 113: 944 - 949.

SIEVING KE, MF WILLSON & TL DE SANTO (2000) "Defining corridors for endemic birds in fragmented south-temperate rainforest". *Conservation Biology* 14: 1120-1132.

SILVA F, A VELOSO, J SOLERVICENS & JC ORTIZ (1968) Investigaciones zoológicas en el Parque Nacional Vicente Pérez Rosales y zona de Pargua. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 148:1-12.

SIEGFRIED WR, GA BENN & CM GELDERBLOM (1998) "Regional assessment and conservation implications of landscape characteristics of African national parks". *Biological Conservation* 84: 131-140.

SIMEONE A, JC VALENCIA, R SCHLATTER, D LANFRANCO & S IDE (1997) "Depredación de aves sobre larvas de *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Lepidoptera: Tortricidae) en plantaciones jóvenes de *Pinus radiata* D. Don en el sur de Chile". *Bosque* 18: 67-75.

SIMONETTI JA (1997) "Biodiversity and a taxonomy of Chilean taxonomists". *Biodiversity and Conservation* 6: 633-637.

SIMONETTI JA (1998) "Áreas silvestres protegidas: ¿protegidas y protectoras?" En: Díaz-Pineda F, JM de Miguel & MA Casado (eds) *Diversidad biológica y cultura rural en la gestión ambiental del desarrollo*: 123-131. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.

SIMONETTI JA (1999) "Diversity and conservation of terrestrial vertebrates in mediterranean Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 493-500.

SIMONETTI J & G ACOSTA (2002) "Conservando biodiversidad en tierras privadas: el ejemplo de los carnivoros". *Ambiente y Desarrollo* 18: 51-59.

SIMONETTI JA & JJ ARMESTO (1991) "Conservation of temperate ecosystems in Chile: coarse versus fine-filter approaches". *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 615-626.

SIMONETTI JA & JE MELLA (1997) "Park size and the conservation of Chilean mammals". *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 213-220.

SIMONETTI JJ, MTK ARROYO, AE SPOTORNO, E LOZADA, C WEBER, L CORNEJO, J SOLERVICENS & E FUENTES (1992) "Hacia el conocimiento de la diversidad biológica en Chile". En: Halffter G (ed) *La diversidad biológica de Iberoamérica*: 253-270. CITEDD, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnologia para el Desarrollo, Xalapa.

SIMONETTI JA, MTK ARROYO, AE SPOTORNO & E LOZADA (1995) *Diversidad biológica de Chile*. CONICYT, Santiago.

SIMONETTI JA, M MORAES, RO BUSTAMANTE & AA GREZ (2001) "Regeneración de bosques tropicales fragmentados del Beni, Bolivia". En: Mostacedo B & TS Fredericksen (eds) *Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia*: 139-156. Editora El Pais, Santa Cruz.

SINNOTT EW & IW BAILEY (1915) "Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms". *American Journal of Botany* 2: 1-22.

SKÖTTSBERG C (1948) "Apuntes sobre la flora y vegetación de Fray Jorge, Chile". *Meddelanden from Göteborgs Botaniska Trädgard* 18: 91-184.

SKÖTTSBERG C (1950) "Apuntes sobre la flora y vegetación de Fray Jorge (Coquimbo, Chile)". *Acta Horti Gotoburg* 18: 90-184.

SMITH-RAMIREZ C (1993) "Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la Isla de Chiloé, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 65-73.

SMITH-RAMIREZ C (1996) "Algunos usos indígenas tradicionales de la flora del bosque templado". En: Armesto JJ, MTK Arroyo & C Villagrán (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 389-404. Editorial Universitaria, Santiago.

SMITH-RAMÍREZ C (2004) "The Chilean Coastal Range: a vanishing center of biodiversity and endemism in south American temperate forests". *Biodiversity and Conservation* 13: 373-393.

SMITH-RAMÍREZ C & JJ ARMESTO (1998) "Nectarivoria y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*" 71: 51-63.

SMOCK LA, E GILINSKY & DL STONEBURNER (1985) "Macroinvertebrate production in a south-eastern United States blackwater stream". *Ecology* 66: 1491-1503.

SOBERÓN J & J LLORENTE (1993) "The use of species accumulation function for the prediction of species richness". *Conservation Biology* 7: 480-488.

SOCIEDAD GEOLÓGICA DE CHILE (1968) *El Terciario de Chile, Zona Central*. Editorial Andrés Bello, Santiago.

SÖDERSTRÖM B, T PÄRT & J RYDEN (1998) "Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review". *Oecologia* 117: 108-118.

SOLEM A & A BRUGGEN (1984) *World-wide snails: biogeographical studies on non-marine Mollusca*. EJ Brill/W Backhuys, Leiden.

SOLERVICENS J (1973a) "Revisión del género *Natalis Castelnau* (Coleoptera: Cleridae: Clerinae)". *Revista Chilena de Entomología* 7: 233.247.

SOLERVICENS J (1973b) "El género *Epiclines* en Chile (Coleoptera: Cleridae: Clerinae)". *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 6: 161-186.

SOLERVICENS J (1986) "Revisión taxonómica del género *Eurymetopum Blanchard*, 1844 (Coleoptera, Cleridae, Phyllobaeninae)". *Acta Entomológica Chilena* 13: 11-120.

"SOLERVICENS J (1987a) *Silviella*, nuevo género de *Phyllobaeninae* (Coleoptera, Cleridae) de la parte meridional de América del Sur". *Acta Entomológica Chilena* 14: 25-40.

SOLERVICENS J (1987b) "Filogenia y biogeografía del género *Eurymetopum* Blanchard, 1844 (Coleoptera: Cleridae: Phyllobaeninae)". *Acta Entomológica Chilena* 14: 127-154.

SOLERVICENS J (1991) "Revisión del género *Eurymetomorphon* Pic, 1950 (Coleoptera, Cleridae, Clerinae)". *Acta Entomológica Chilena* 16: 29-36.

SOLERVICENS J (1992a) Observaciones sobre la biología de *Corinthiscus denticollis* (Spinola, 1849) (Coleoptera: Cleridae: Enopliinae) y descripción de los estados juveniles. *Acta Entomológica Chilena* 17: 225-233.

SOLERVICENS J (1992b) "Variación geográfica en *Eurymetopum eburneocinctum* (Spinola, 1849) (Coleoptera: Cleridae), descripción de subespecies y consideraciones biogeográficas". *Acta Entomológica Chilena* 17: 81-93.

SOLERVICENS J (1995) "Consideraciones generales sobre los insectos: el estado de su conocimiento y las colecciones". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 198-210. CONICYT, Santiago.

SOLERVICENS J (1996) "Revisión taxonómica del género *Notocymatodera* Schenkling, 1907 (Coleoptera: Cleridae)". *Acta Entomológica Chilena* 20: 99-106.

SOLERVICENS J (1997) "*Ctenoclerus*, nuevo género endémico de la región mediterránea de Chile (Coleoptera: Cleridae: Clerinae)". *Acta Entomológica Chilena* 21: 69-74.

SOLERVICENS J (1998) "Nuevas especies de *Exochonotus* (Coleoptera: Cleridae: Enopliinae) de la zona desértica de Chile. *Acta Entomológica Chilena* 22: 79-85.

SOLERVICENS J (2000a) "*Curacavi*, nuevo género de Cleridae de Chile Central (Coleoptera: Cleridae: Enopliinae)". *Acta Entomológica Chilena* 24: 61-64.

SOLERVICENS J (2000b) Datos biológicos y descripción de estados inmaduros de *Exochonotus eugeniae* (Coleoptera: Cleridae: Enopliinae). *Acta Entomológica Chilena* 24: 37-43.

SOLERVICENS (2001) Revisión taxonómica del género Solervicensia Barr, 1979 (Coleoptera: Cleridae: Korynetinae). *Acta Entomológica Chilena* 25: 77-84.

SOLERVICENS J & S HUARAPIL (1992) "Ciclo de vida y formas juveniles de *Eurymetopum multinotatum* Pic, 1950 (Coleoptera: Cleridae: Phyllobaeninae)". *Acta Entomológica Chilena* 17: 147-155.

SOLERVICENS J & F ORMAZÁBAL (1999) "Ciclo de vida y descripción de estados inmaduros de *Epiclines gayi* Chevrolat, 1838 (Coleop-

tera: Cleridae: Clerinae)". *Acta Entomológica Chilena* 23: 33-40.

SOTO D & H CAMPOS (1996) "Los lagos oligotróficos del bosque templado húmedo del sur de Chile". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 317-334. Editorial Universitaria, Santiago.

SOTO D & G MENA (1999) "Filter feeding by the freshwater mussel, *Diplodon chilensis*, as a biocontrol of salmon farming eutrophication". *Aquaculture* 171: 65-81.

SOULE ME & J TERBORGH (1999) "The policy and science of regional conservation". En: Soulé ME & J Terborgh (eds) *Continental conservation, scientific foundations of regional reserve networks*: 1-17. Island Press, Washington DC.

SQUEO FA, G ARANCIO & JR GUTIERREZ (eds) (2001) *Libro rojo de la flora de la Región de Coquimbo, y de los sitios prioritarios para su conservación*. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.

STANISIC J (1990) "Systematics and biogeography of eastern Australian Charopidae (Mollusca, Pulmonata) from subtropical rainforests". *Memories of the Queensland Museum* 30: 1-241.

STATSOFT (1994) *Stastistica for Windows (Versión 5.1)*. Volume I. General Conventions and Statistics I. Statsoft, Tulsa.

STATTERSFIELD AJ, MJ CROSBY, AL LONG & DC WEGE (1998) *Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation*. Birdlife International, Cambridge.

STEELE AR (1982) *Flores para el Rey. La expedición de Ruiz y Pavón y la "Flora del Perú" (1777-1788)*. Ediciones El Serbal, Barcelona.

STEFFAN-DEWENTER I & T TSCHARNTKE (1997) "Bee diversity and seed set in fragmented habitats. Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination. Richards KW (ed)" *Acta Horticulturae* ISHS 437: 231-234.

STINNESBECK W (1986) "Zu den faunistischen und Palökologischen verhaltnissen in der Quiriquina Formation (Maastrichtium) zentral-Chiles". *Palaeontographica* 194: 99-236.

STORK EN (1993) "How many species are there?" *Biodiversity and Conservation* 2: 215-232.

STRACHAN R & DJ JEFFERIES (1996) "Otter Survey of England 1991-1994: a report on the decline and recovery of the otter in England and on its distribution, status and conservation in 1991-1994". *The Vincent Wildlife Trust, London*.

STRATFORD JA & PC STOUFFER (1999) "Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil". *Conservation Biology* 13: 1416-1423.

STUARDO C (1946) *Catálogo de los Dípteros de Chile*. Ministerio de Agricultura, Imprenta Universitaria, Santiago.

STUARDO J (1961) "Contribución a un catálogo de los moluscos gastrópodos chilenos de Agua Dulce". *Gayana Zoología* 1: 7-32.

STUARDO J & C VALDOVINOS (1989) "Estuarios y lagunas costeras: ecosistemas importantes de Chile central". *Ambiente y Desarrollo* 5: 107-115.

STUARDO J & C VALDOVINOS (1994) "Coastal and estuarine environments". En: Faranda F, R Frache, O Parra & P Povero (eds) *Application of the EULA model in Chile on the Biobío River Basin-Gulf of Arauco-San Vicente Bay system*: 96-99. UNESCO, C.I.C.S. EULA, Centro EULA, Concepción.

STUARDO J & P VARGAS-ALMONACID (2000) "Moluscos terrestres de Chile. Sinonimia y problemas relacionados: 1. Familias Veronicellidae, Pupillidae y Achatinellidae (Gastropoda: Pulmonata)". *Gayana Zoología* 62: 171-188.

STUARDO J & R VEGA (1985) "Synopsis of the land mollusca of Chile. With remarks on distribution". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20: 125-146.

STUARDO J, C VALDOVINOS & V DELLAROSSA (1989) "Caracterización general del lago Budi: una laguna costera salobre de Chile central". *Ciencia y Tecnología del Mar, Comité Oceanográfico Nacional* 13: 3-17.

STUARDO J, C VALDOVINOS, R FIGUEROA & A OCCHIPINTI (1992a) "Ambientes costeros del golfo de Arauco y áreas adyacentes. Publicaciones EULA-Chile". *Serie Monografías Científicas, Universidad de Concepción, Concepción* 9: 1-157.

STUARDO J, C VALDOVINOS & C PAMPALONI (1992b) "Remote sensing of pollut-ing fo-

points and coastal disturbances in the Gulf of Arauco and adjacent bays, Central Chile". *Actas PORSEC Conference for Pacific Ocean Environments & Probing, Okinawa* 2: 892-897.

STUESSY TF & CH TAYLOR (1995) "Evolución de la Flora Chilena". En: Marticorena C & R Rodríguez (eds) *Flora de Chile. Vol I, Pteridophyta-Gymnospermae*: 85-118. Universidad de Concepción, Concepción.

SUÁREZ M, R DE LA CRUZ & A TRONCOSO (2000) "Tropical/Subtropical upper Paleocene-lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46°45' S)". *Journal of South American Earth Sciences* 13: 527-536.

SUSAETA E (1989) "La sustentabilidad en el desarrollo forestal chileno". *Ambiente y Desarrollo* V:13-28.

TABARELLI M, W MANTOVANI, CA PERES, WF LAURENCE & C GASCON (1999) "Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southern Brazil". *Biological Conservation* 91: 119-127.

TAKAHASHI K (1977a) "Palynology of Lower Tertiary Concepción Formation, Central Chile". *Proceedings of the Palaeontological Society of Japan* 106: 71-88.

TAKAHASHI K (1977b) "Upper Cretaceus palynoflora from Quiriquina Island, Chile". *Bulletin of Faculty Arts Nagasaki University, Natural Science* 17: 29-53.

TAKAHASHI K (1978) "Upper Cretaceus palynofossils from Quiriquina Island, Chile". *Journal of Palynology* 14: 30-49.

TANAI T (1986) "Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* BL. (Fagaceae) in the southern hemisphere". *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV* 21: 505-582.

TEILLIER S, A HOFFMANN, F SAAVEDRA & L PAUCHARD (1994) "Flora del Parque Nacional El Morado" (Región Metropolitana, Chile). *Gayana Botánica* 51: 13-47.

TEMPLE SA (1986) "Predictin impacts of habitat fragmentation on forest birds: a comparison of two models". En: Verner J, ML Morrison & CJ Ralph (eds) *Wildlife 2000: Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*: 301-304. University of Wisconsin Press, Madison.

TER BRAAK C & P SMILAUER (1998) *Canoco reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4)*. Microcomputer Power, Ithaca.

THIELE R (1965) *El Triásico y el Jurásico del Departamento de Curepto en la Provincia de Talca*. Publicación N° 28 del Departamento de Geología de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas de la Universidad de Chile, Santiago.

THIELE R, F HERVÉ & MA PARADA (1976) "Bosquejo geológico de la Isla Huapi, Lago Ranco, Provincia de Valdivia: contribución al conocimiento de la Formación Panguipulli". *Actas del Primer Congreso Geológico Chileno*: A115-A136.

THOMASSON K (1963) "Araucanian lakes: plankton studies in North Patagonia with notes on terrestrial vegetation". *Acta Phytogeographica* 47: 1-139.

THORNTHWAITE CW (1948) "An approach toward a rational classification of climate". *Geographical Review* 38: 55-94.

TILMAN D, RM MAY, CL LEHMAN & MA NOWAK (1994) "Habitat destruction and the extinction debt". *Nature* 371: 65-66.

TOLEDO X & E ZAPATER (1991) *Geografía general y regional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.

TOMASELLI R (1981) "The longitudinal zoning of vegetation in the southern sector of the Andes". *Studi Trentini di Scienze Naturali Acta Biologica* 58: 471-484.

TORO H (1986a) "Problemas en la introducción y desarrollo de la apicultura en zonas áridas y semiáridas de Chile". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 57: 81-88.

TORO H (1986b) "Lista preliminar de los ápidos chilenos (Hymenoptera: Apoidea)". *Acta Entomológica Chilena* 13: 121-132.

TORO H & E CHIAPPA (1996) "Orden Hymenoptera (Apoidea)". En: Cepeda J (ed) *Insectos de la alta montaña del valle del Elqui*: 120-146. Dirección de Investigación y Desarrollo, Universidad de La Serena, La Serena.

TORO H & A MOLDENKE (1979) "Revisión de los Xeromelissinae chilenos (Hymenoptera-Colletidae)". *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso* 12: 95-182.

TORO H, E CHIAPPA, L RUZ & V CABEZAS (1991) "Comportamiento reproductivo de

Centris mixta tamarugalis (Hymenoptera: Anthophoridae). I Parte". *Acta Entomológica Chilena* 16: 97-112.

TORO J & S GESSEL (1999) "*Radiata pine* plantations in Chile". *New Forests* 12:33-44.

TORRES H & M TORRES (1998) *Los Parques Nacionales de Chile, una guia para el visitante*. Editorial Universitaria, Santiago.

TORRES T & L BIRO-BAGOCZY (1986) "Xilotomía de coniferas fósiles de la Isla Quiriquina, Chile". *Comunicaciones* 37: 65-80.

TORRES V (1991) *Estudio ecosociológico de trepadoras en asociaciones boscosas de la Décima Región (Chile)*. Tesis Ingeniería Forestal, Escuela de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

TOWNSED CR (2003) "Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams". *Conservation Biology* 17: 38-47.

TRICART J & R BÖRGEL (1967) La cuenca hidrográfica del Río Maule. Informaciones Geográficas, Santiago.

TRONCOSO A (1991) "Paleomegaflora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 42: 131-168.

TRONCOSO A (1992) La tafoflora terciaria de Quinamávida (VII Región, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 43: 155-178.

TRONCOSO JF & JC ORTIZ (1987) Catálogo herpetológico del Museo Regional de Concepción. *Comunicaciones del Museo Regional de Concepción* 1: 9-19.

TRONCOSO A & EJ ROMERO (eds) (1998) "Evolución de las comunidades floristicas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofitico". En: Fortunato R & N Bacigalupo (eds) *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica*: 149-172. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 68.

TRONCOSO A & J SAN MARTÍN (1988) "Ampliación de área para diversas especies de plantas vasculares en la Cordillera de la Costa de la región del Maule". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 41: 45-56.

TRONCOSO A, C VILLAGRÁN & M MUÑOZ (1980) "Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile)". *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 117-152.

TRONCOSO A, M SUÁREZ, R DE LA CRUZ & S PALMA-HELDT (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.

TSCHARNTKE T, I STEFFAN-DEWENTER, A KRUESS & C THIES (2002) "Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes". *Ecological Applications* 12: 354-363.

TUNDISI JG & FAR BARBOSA (1995) "Conservation of aquatic ecosystem: present status and perspectives". En: Tundisi JG, CE Bicudo, T Matsumura Tundisi (eds) *Limnology in Brazil*: 40-56. ABC/SBL, Rio de Janeiro.

TURNER M & RT CORLETT (1996) "The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest". *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.

ÚBEDA C (2000) "*Bufo rubropunctatus* Guichénot en Argentina: registros recientes y nuevos hábitats para la especie". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 71:49-52.

UNESCO/WHO (1978) *Water quality surveys. WHO* Working Group on Quality of Water. Washington DC.

URRUTIA R, R CISTERNAS, A ARANEDA, O RETAMAL, M MARDONES & O PARRA (2000) "Caracterización morfométrica y sedimentológica de cinco lagos costeros de la VIII Región, Chile". *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 45: 7-24.

UTHERMÖHL H (1958) "Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik." *Mitteilungen Internationalen Vereinigung Theoretish und Angewante Limnologie* 15: 158-163.

VAN HUSEN C (1967) "Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen". *Freiburger Geographische Hefte* 4: 1-113.

VANOLI T (1967) Beobachtungen an pudus, *Mazama pudu* (Molina, 1782). *Säugertierkundliche Mitteilungen* 15: 155-165.

VALDOVINOS C (1989) "Catálogo de los moluscos terrestres y dulceacuícolas de la

cordillera de Nahuelbuta y áreas adyacentes". *Comunicaciones del Museo Regional de Concepción* 3: 7-14.

VALDOVINOS C (1999) "Biodiversidad de moluscos chilenos: base de datos taxonómica y distribucional". *Gayana Zoología* 63: 111-164.

VALDOVINOS C (2001) "Riparian leaf litter processing by benthic macronivertebrates in a woodland stream of central Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 7: 445-453.

VALDOVINOS C & R CUEVAS (1996) "Tasas de aclarancia de *Diplodon chilensis* (Bivalvia, Hyriidae): un suspensivoro bentónico dulceacuicola de Chile central". *Medio Ambiente* 13: 114-118.

VALDOVINOS C & R FIGUEROA (2000) "Benthic community metabolism and trophic conditions of four South American lakes". *Hydrobiologia* 429: 151-156.

VALDOVINOS C & J STUARDO (1988) "Morfología, sistemática y distribución del género *Plectostylus Beck*, 1837 (Pulmonata: Bulimulidae)". *Gayana Zoología* 52: 115-195.

VALDOVINOS C & J STUARDO (1989) "*Austrodiscus solemi* spec. nov. (Pulmonata: Endodontidae) un nuevo gastrópodo humícola de Chile". *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 60: 239-245.

VALDOVINOS C, J STUARDO & R FIGUEROA (1992) "Caracterización ambiental del estuario de Lenga (VIII Región, Chile). Publicaciones EULA-Chile". *Serie Monografías Científicas, Universidad de Concepción, Concepción* 8: 31-37.

VALDOVINOS C, R FIGUEROA, H CID, O PARRA, E ARAYA, S PRIVITERA & V OLMOS (1998) "Trasplante de organismos bentónicos entre sistemas lénticos: ¿refleja la biodisponibilidad de metales traza en el ambiente?". *Boletín de la Sociedad Química* 43: 467-475.

VALVERDE V (1996) "Vertebrados de Chile con problemas de conservación según la Lista Roja de la UICN (1996)". *Chile Forestal, Documento Técnico N° 103.*

VALVERDE V, V LAGOS & I DÍAZ (1997) "Catastro de vertebrados terrestres. Plan de ordenación forestal, Reserva Nacional Valdivia". *Documento Técnico, CONAF, Santiago.*

VAN BREEMEN N (1995) "How *Sphagnum* bogs down other plants". *Trends in Ecology and Evolution* 10: 270-275.

VAN DER HAMMEN & H CLEFF (1983) "Historia de la flora andina". *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 97-108.

VANE-WRIGHT RI, CJ HUMPHRIES & PH WILLIAMS (1991) "What to protect? Systematics and the agony of choice". *Biological Conservation* 55: 235-254.

VANNOTE RL, GW MINSHALL, KW CUMMINS, JR SEDELL & CE CUSHING (1980) "The river continuum concept". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37: 130-137.

VANZOLINI PE & N PAPAVERO (1967) *A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*. Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo.

VÁSQUEZ R (1994) *Estudio de la flora y vegetación boscosa potencial de la cordillera Pelada (Valdivia, Chile)*. Tesis Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

VÁZQUEZ F & R RODRÍGUEZ (1999) "A new subspecies and two new combinations of *Nothofagus Blume* (Nothofagaceae) from Chile". *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 75-83.

VEBLEN TT (1985) "Forest development in treefall gaps in the temperate rain forests of Chile". *National Geographic Research* 1: 162-183.

VEBLEN TT (1992) "Regeneration dynamics". En: Glenn-Lewis DC, RK Peet & TT Veblen (eds) *Succession theory and prediction*: 158-187. Chapman & Hall, London.

VEBLEN TT & DH ASHTON (1978) "Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes". *Vegetatio* 36: 149-167.

VEBLEN T & D ASHTON (1982) "The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the cordillera Pelada, Chile". *Biological Conservation* 23: 141-161.

VEBLEN TT & C DONOSO (1987) "Alteración natural y dinámica regenerativa de las especies chilenas de *Nothofagus* de la región de los Lagos". *Bosque* 8: 133-142.

VEBLEN TT, FM SCHLEGEL & JV OLTREMANI (1980) "Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes, Chile". *Journal of Ecology* 68: 1-31.

VEBLEN TT, FM SCHLEGEL & JV OLTREMARI (1983) "Temperate broad-leaved evergreen forest of South America". En: Ovington JD (ed) *Temperate broad-leaved evergreen forest, vol 10: 5-31*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.

VEBLEN TT, C DONOSO, T KITZBERGER & AJ REBERTUS (1996a) Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: Veblen TT, RS Hill & J Read (eds) *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*: 293-353. Yale University Press, New Haven.

VEBLEN TT, RS HILL & J READ, eds. (1996b) *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New Haven.

VEGA MI (2001) *Efecto de la fragmentación del bosque maulino sobre la herbivoria en plántulas de* Cryptocarya alba *(peumo)*. Tesis Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago.

VEGA SA, JR PIZARRO, GA ARANCIO, JR EHLERINGER & FA SQUEO (2000) "Parámetros ecofisiológicos de *Aextoxicon punctatum* (Olivillo) en el Parque Nacional "Bosque Fray Jorge". *Gayana Botánica* 57: 84.

VEIT H & K GARLEFF (1996) "Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur". En: Armesto JJ, MTK Arroyo & C Villagrán (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 29-50. Editorial Universitaria, Santiago.

VELASCO F & JM ALBAREDA (1966) "El humus en los suelos forestales españoles. IV. Estudio de la composición mineral de las diversas especies forestales del sistema ibérico y su influencia sobre el complejo adsorbente del suelo y sobre el proceso de humificación". *Anales de Edafología y Agrobiología España* 25: 237-248.

VELDKAMP JF (1984) "*Berberidopsis* (Flacourtiaceae) in Australia". *Blumea* 30: 21-29.

VELOSO A & J NAVARRO (1988) "Lista sistemática y distribución de anfibios y reptiles de Chile". *Bolletino del Museo regionale di Scienzie Naturali, Torino* 6: 481-539.

VELOSO A, N DIAZ, P ITURRA & M PENNA (1981) "Descripción de una nueva especie de telmatobino del genero *Alsodes* (Amphibia, Leptodactylidae) de la cordillera de Nahuelbuta (Sur de Chile)". *Medio Ambiente* 5: 72-77.

VELOSO A, JC ORTIZ, J NAVARRO, H NÚÑEZ, P ESPEJO & MA LABRA (1995) "Reptiles". En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: 326-335. CONICYT, Santiago.

VELLARD J (1959) "Estudios sobre batrachios andinos. V. El género *Bufo*". *Memorias Museo Historia Natural Javier Prado* 8: 3-48.

VENEGAS C (1981) "Aves de las islas Wollaston y Bayly, archipiélago del Cabo de Hornos". *Anales del Instituto de la Patagonia, Chile* 12: 213-219.

VENEGAS C (1986) *Aves de Patagonia y Tierra del Fuego chileno-argentina*. Ediciones Universidad de Magallanes, Punta Arenas.

VENEGAS C (1991) "Ensambles avifaunísticos estivales del archipiélago Cabo de Hornos". *Anales del Instituto de la Patagonia, Chile* 20: 69-82.

VENEGAS C (2000) "Avifauna de un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) intervenido y de uno no intervenido en Magallanes Continental, Chile". *Anales del Instituto de la Patagonia, Chile* 28: 101-106.

VERGARA P (2001) *Fragmentación y uso de hábitat por rinocriptidos*. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

VICENTE JC (1972) "Aperçu sur l'organisation et l'évolution des Andes argentino-chiliennes centrales au parallèle de l'Aconcagua". *24th International Geologic Congress, Montreal. Section 3*: 423-436.

VICTORIANO P (1997) *Variabilidad genética de Cheirodon galusdae (Pisces; Characidae) en una cuenca hidrográfica, y su relación con factores ambientales*. Tesis Doctoral, Escuela de Graduados, Universidad de Concepción, Concpeción.

VICTORIANO P, JC ORTIZ, I. TRONCOSO & R GALLEGUILLOS (1995) "Allozyme variation in populations of *Pleurodema thaul* (Lesson, 1826) (Anura; Leptodactylidae)". *Comparative Biochemistry Physiology* 112B: 487-492.

VIDAL MA (2002) *Revision of Liolaemus tenuis subspecies (Duméril & Bibron, 1837) by analysis of population genetic structure*. Tesis Magister en Ciencias, Universidad de Concepción, Concepción.

VILA I & D SOTO (1984) "*Odontesthes bonariensis* "pejerrey argentino", una especie para cultivo extensivo". *FAO Documento Técnico* 4: 224-228.

VILA I, M CONTRERAS & L FUENTES (1996) "Reproducción de *Diplomystes nahuelbutaensis* Arratia 1987 (Pisces: Diplomystidae)". *Gayana Oceanologia* 4: 129-137.

VILA I, L FUENTES & M CONTRERAS (1999) "Peces limnicos de Chile". *Boletín Museo Historia Natural, Chile* 48: 61-75.

VILINA Y & H COFRÉ (2000) "El Niño effects on the abundance and habitat association patterns of four grebes species in Chilean wetlands". *Waterbirds* 23: 95-101.

VILINA YA, MD GARCÍA, C SILVA-GARCÍA AND H. COFRÉ (1997) "Presencia de cisnes de cuello negro con anillos en el humedal estero el Yali". *Boletín Chileno de Ornitología* 4: 29-30.

VILLA A (1986) "Reserva Nacional Los Ruiles". *Chile Forestal* 132: 16-17.

VILLA A (1990) "Reserva Forestal Federico Albert". *Chile Forestal* 174:1 6-17.

VILLA-MARTÍNEZ R & C VILLAGRÁN (1997) "Historia de la vegetación de bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardio". *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 391-401.

VILLAGRÁN C (1980) "Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen in Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile)". *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.

VILLAGRÁN C (1985) "Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.

VILLAGRÁN C (1988a) "Expansion of Magellanic moorland during the Late Pleistocene: palynologycal evidence from northern Isla de Chiloé, Chile". *Quaternary Research* 30: 304-314.

VILLAGRÁN C (1988b) "Late Quaternary vegetation of southern Isla Grande de Chiloé, Chile". *Quaternary Research* 29: 294-306.

VILLAGRÁN C (1990a) "Glacial climates and their effects on the history of the vegetation of Chile: a synthesis based on palynological evidence from Isla de Chiloe". *Review of Paleobotany and Palynology* 65: 17-24.

VILLAGRÁN C (1990b) "Glacial, late glacial and post-glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, southern Chile". *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 1-15.

VILLAGRÁN C (1991a) "Desarrollo de tundras magallánicas durante la transición glacial-postglacial en la Cordillera de la Costa de Chile, Chiloé: ¿evidencias de un evento equivalente al 'Younger Dryas'?" *Bamberger Geographische Schriften* 11: 245-256.

VILLAGRÁN C (1991b) "Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial". *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 447-460.

VILLAGRÁN C (1993) "Una interpretación climática del registro palinológico del último ciclo glacial-postglacial en Sudamérica". *Bulletin de l' Institut Francais d'Études Andines* 22: 243-258.

VILLAGRÁN C (1994) "Quaternary history of the Mediterranean Vegetation of Chile". En: MT Kalin, P Zedler & M Fox (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*: 3-20. Springer-Verlag, New York.

VILLAGRÁN C (1995) "Quaternary history of the Mediterranean vegetation of Chile". En: Arroyo MTK, PH Zedler & MD Fox (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*: 3-20. Springer-Verlag, New York.

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.

VILLAGRÁN C (2002) *Flora y vegetación del Parque Nacional Chiloé*. CONAF, Puerto Montt.

VILLAGRÁN C, C SOTO & I SEREY (1974) "Estudio preliminar de la vegetación boscosa del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales". *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 7: 125-151.

VILLAGRÁN C & JJ ARMESTO (1980) "Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la Zona Central con el bosque del Sur de Chile". *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 85-99.

VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) "Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico". *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.

VILLAGRÁN C, R RODRÍGUEZ & E BARRERA (1986a) "Pteridophyta del Archipiélago de Chiloé: localidades interesantes para Chile". *Gayana Botánica* 43: 3-14.

VILLAGRÁN C, JJ ARMESTO & R LEIVA (1986b) "Recolonización postglacial de Chiloé insular. Evidencias basadas en la distribución geográfica y de los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39.

VILLAGRÁN C, VARELA, J FUENZALIDA, H VEIT, JJ ARMESTO & JC ARAVENA (1993) "Antecedentes geomorfológicos y vegetacionales para el análisis del Cuaternario de la Región de los Lagos de Chile". En: El Cuaternario de la Región de los Lagos del sur de Chile, Capítulo I, pp. 1-45.

VILLAGRÁN C, P MORENO & R VILLA (1996) "Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos". En: Armesto JJ, MTK Arroyo & C Villagrán (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 51-70. Editorial Universitaria, Santiago.

VILLAGRÁN C, C LE-QUESNE, JC ARAVENA, H JIMÉNEZ & F HINOJOSA (1998) "El rol de los cambios de clima del Cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central-sur". *Bamberger Geographische Schriften* 15: 227-242.

VILLAGRÁN C, R VILLA, LF HINOJOSA, G SÁNCHEZ, M ROMO, A MALDONADO, L CAVIERES, C LATORRE, J CUEVAS, S CASTRO, C PAPIC, & A VALENZUELA (1999) "Etnozoología mapuche: un estudio preliminar". *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 595-627.

VILLAGRÁN C, E BARRERA & C MEDINA (2002) *Las Hepáticas del Archipiélago de Chiloé*. CONAF, Puerto Montt.

VILLAGRÁN C, E BARRERA, J CUVERTINO & N GARCÍA (2003) "Musgos de la Isla Grande de Chiloé, X Región, Chile: lista de especies y rasgos fitogeográficos". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 52: en prensa.

VILLAROEL M (2000) "Presencia de cisnes de cuello negro en playas de Taltal, II Región". *Boletín Chileno de Ornitología* 7: 32.

VILLARROEL P (2001) "El caso de la X Región: las áreas silvestres protegidas privadas como experiencia de filantropía ambiental". *Ambiente y Desarrollo* XVII: 90-93.

VITOUSEK PM, HA MOONEY, J LUBCHENCO & JM MELILLO (1997) "Human domination of Earth's ecosystems". *Science* 277: 494-499.

VIVALLO F (2002) "Abejas y polinización. En: Elórtegui S & A Moreira (eds)" *Parque Nacional La Campana: origen de una Reserva de la Biosfera en Chile central*. Taller La Era, Santiago.

VOGT W (1946) "Presentando a las aves de Chile". En: Goodall JD, W Johnson & RA Philippi (eds) *Las aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres*: 7-10. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires.

VUILLEUMIER F (1972) "Bird species diversity in Patagonia (temperate South America)". *American Naturalist* 106: 266-271.

VUILLEUMIER F (1985) "Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history". *Ornithological Monographs* 36: 255-305.

VUILLEUMIER F (1997) "A large autumn concentration of swans (*Cygnus melancoryphus* and *Coscorba coscoroba*) and other waterbirds at Puerto Natales, Magallanes, Chilean Patagonia and its significance for swan and waterfowl conservation". *Ornitología Neotropical* 8: 1-5.

VUILLEUMIER F& J KIKKAWA (1991) "Reconstructing the history of *Nothofagus* forest avifaunas". *Actas XX Congressus Internationalis Ornithologici*: 578-586, Christchurch.

WALTER H (1970) *Vegetationszonen und Klima*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

WARKENTIN IG, R GREENBERG & J SALGADO (1995) "Songbird use of gallery woodlands in recently cleared and older settled landscapes of the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico". *Conservation Biology* 9: 1095-1106.

WATANABE T & J KARZULOVIC (1960) "Los movimientos sísmicos del mes de mayo de 1960 en Chile". *Anales de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas* 17: 43-87.

WEBB R & J GREER (1969) "Amphibians and reptiles from Malleco Province, Chile". *Publication Museum of Michigan State University, Biological Series* 4: 193-226.

WEISCHET W (1960) "Contribuciones al estudio de las transformaciones geográficas en la parte septentrional del Sur de Chile, por efecto del sismo del 22 de mayo de 1960". *Anales de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas* 15: 95-128.

WELCOMME RL (1988) "International introductions of inland aquatic species". *FAO Fisheries Technical Paper* 294: 1-318.

WEISHET W (1960) "Die geographischen Auswirkungen des Erdbeben vom 22. Mai 1960 in kleinen Süden Chiles". *Erdkunde* 14: 273-288.

WELLER M (1990) "Waterfowl management techniques for wetland enhancement restoration and creation useful in mitigation procedures". *Wetlands* 14: 284-292.

WEMMER C (ed) (1998) *Deer, status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Deer Specialist Group. IUCN, Gland

WENZ W & A ZILCH (1959) *Gastropoda. Teil 2 Euthyneura*. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.

WESTRICH P (1996) "Habitat requirements of central European bees and the problems of parcial habitats". En: Matteson A, S Buchmann, C O'Toole, P Westrich & I Williams (eds) *The conservation of bees*: 1-16. Academic Press, London.

WETTERBERG GB (1972) "Pudu in a Chilean National Park". *Oryx* 11: 347-351.

WHITE PCL, CJ MCCLEAN & GL WOODROFFE (2003) "Factors affecting the success of an otter (*Lutra lutra*) reinforcement programme, as identified by post-translocation monitoring". *Biological Conservation* 112: 363-371.

WIDMER A & C LEXER (2001) "Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity". *Trends in Ecology & Evolution* 16: 267-269.

WILCOVE DS (1985) "Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds". *Ecology* 66: 1211-1214.

WILF P, SL WING, DR GREENWOOD & CL GREENWOO (1998) "Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example". *Geology* 26: 203-206.

WILF P, R CÚNEO, K JOHNSON, J HICKS, S WING & J ORADOVICH (2003) "High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia". *Science* 300: 122-125.

WILLIAMS M (1981) "The demography of new Zealand's *Cygnus atratus* population". En: Mathews GVT & M Smart (eds) *Proceedings of the Second International Swan Symposium*: 147-160. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Slimbridge.

WILLIAMS JGK, AR KUBELICK, KJ LIVAK, JA RAFALSKI & SV TINGEY (1992) "DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers". *Nucleic Acids Research* 18: 6531-6535.

WILLSON MF & JJ ARMESTO (1996) "The natural history of Chiloé: on Darwin's trail". *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 149-161.

WILLSON MF, TL DE SANTO, C SABAG & JJ ARMESTO (1994) "Avian communities of fragmented south temperate rainforest in Chile". *Conservation Biology* 8: 508-520.

WILLSON MF, C SABAG, J FIGUEROA & JJ ARMESTO (1996a) "Frugivory and seed dispersal of *Podocarpus nubigena* in Chiloé, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 343-349.

WILLSON MF, TL DE SANTO, C SABAG & JJ ARMESTO (1996b) "Avian communities in temperate rainforests of North and South America". En: Lawford RG, PB Alaback & E Fuentes (eds) *High latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas*: 228-247. Springer, New York.

WILLSON MF, C SMITH-RAMÍREZ, C SABAG & JF HERNÁNDEZ (1996c) "Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chile". En: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 251-264. Editorial Universitaria, Santiago.

WILLSON MF, JL MORRISON, KE SIEVING, TL DE SANTO, L SANTISTEBAN & I DÍAZ (2001) "Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape". *Conservation Biology* 15: 447-456.

WILSON EO (1988) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC.

WILSON EO (1992) *The diversity of life*. Belknap Press, Cambridge.

WILSON GR, MC BRITTINGHAM & LJ GOODRICH (1998) "How well do artificial nests

estimate success of real nests?" *Condor* 100: 357-364.

WINSHIP T (1991) "Palaeobiogeographic relationships of Andean angiosperms of the Cretaceous to Pliocene age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88: 69-84.

WOLFE J (1979) "Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia". *US Geological Survey Professional Paper 1106, Washington DC.*

WOLFE J (1993) "A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages". *US Geological Survey Bulletin* 2040: 1-71.

WOLFFHÜGEL K (1949) "Rätsel der Notohylaea". *Revista Sudamericana de Botánica* 8: 45-58.

WRIGHT S (1943) "Isolation by distance". *Genetics* 28: 114-138.

WYGODZINSKY P & S COSCARÓN (1989) "Revision of the black fly genus *Gigantodax* (Diptera: Simuliidae)". *Bulletin of the American Museum of Natural History* 189: 1-269.

XIA X & R BOONSTRA (1992) "Measuring temporal variability of population density: a critique". *American Naturalist* 140: 883-892.

YAHNKE CJ, WE JOHNSON, E GEFFEN, D SMITH, F HERTEL, MS ROY, CF BONACIC, TK FULLER, B VAN VALKENBURGH, RK WAYNE (1996) "Darwin's fox: a distinct endangered species in a vanishing habitat". *Conservation Biology* 10: 366-375.

ZACHOS JC, MA ARTHUR & WE DEAN (1989) "Geochemical evidence for suppression of pelagic marine productivity at the Cretaceous/Tertiary boundary". *Nature* 337: 61-64.

ZACHOS J, M PAGANI, L SLOAN, E THOMAS & K BILLUPS (2001) "Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present". *Science* 292: 686-693.

ZANETTE L (2000) "Fragment size and the demography of an area-sensitive songbird". *Journal of Animal Ecology* 69: 458-470.

ZANETTE L & B JENKINS (2000) "Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artificial nests". *Auk* 117: 445-454.

ZAPATA S & E TORRES (1970) Biología y morfología de *Bacteria granulicollis* (Blanchard) (Phasmida). *Publicaciones del Centro de Estudios Entomológicos* 10: 23-42.

ZAVALETA ES, RJ HOBBS & HA MOONEY (2001) "Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context". *Trends in Ecology and Evolution* 16: 454-459.

ZEBALLOS P & O MATTHEI (1994) "Caracterización del bosque nativo del fundo Escuadrón, Concepción, Chile". *Bosque* 15: 3-13.

ZIPPERER CW (1993) "Deforestation patterns and their effects on forest patches". *Landscape Ecology* 8: 177-184.

ZUIDEMA PA, JA SAYER & W DIJKMAN (1996) "Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas". *Environmental Conservation* 23: 290-297.

ZULOAGA FO & O MORRONE (eds) (1996) *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina I.* Missouri Botanical Garden, Saint Louis.

ZULOAGA FO, EG NICORA, ZE RÚGOLO DE AGRASAR, O MORRONE, J PENSEIRO & AM CIALDELLA (1994) *Catálogo de la Familia Poaceae en la República Argentina.* Missouri Botanical Garden, Saint Louis.

CECILIA SMITH-RAMÍREZ • JUAN J. ARMESTO • CLAUDIO VALDOVINOS

Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile

Ante el continuo deterioro de muchos ecosistemas de Chile, hemos querido reunir en un solo texto el conocimiento actual sobre una de las áreas más emblemáticas y, paradójicamente, una de las menos apreciadas por los chilenos: los bosques nativos de la Cordillera de la Costa de Chile. Estos bosques son los más antiguos testigos de los grandes cambios climáticos sufridos por el paisaje del centro-sur de Chile durante el Terciario y Cuaternario. Este territorio montañoso, que comprende desde la Séptima a la Décima Región, una vez estuvo cubierto por bosques en toda su extensión. Actualmente, en la mayor parte del cordón costero sólo es posible encontrar pequeños remanentes de vegetación nativa aislados entre sí. Una excepción la constituyen las selvas frías que aún cubren la cordillera de la costa de la Décima Región. Estos remanentes de grandes cataclismos climáticos pasados se encuentran hoy altamente amenazados por nuestra propia ignorancia. Esperamos que este esfuerzo por difundir el conocimiento biológico acumulado por investigadores de diversas instituciones y especialidades, logre crear conciencia, tanto en autoridades como en los ciudadanos, de la importancia de proteger el patrimonio ecológico de la Cordillera de la Costa.

EDITORIAL UNIVERSITARIA

ISBN 956-11-1777-0

9 789561 117778