

Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile*

Effects of natural Desertification on the Distribution
of the Andean Flora in Chile

CAROLINA VILLAGRAN¹, MARY T. KALIN ARROYO¹
y CLODOMIRO MARTICORENA²

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. ²Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Biológicas y de Recursos Naturales, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile.

RESUMEN

Afinidades específicas bajas entre los sectores altiplánico y mediterráneo de ambas vertientes de los Andes chileno-argentinos indicarían que el efecto más evidente de la barrera desértica en la distribución de la biota andina ha sido la diferenciación de las floras en ambos extremos de ella. Afinidades genéricas relativamente mayores entre las floras de la vertiente oriental indicarían que las distribuciones a lo largo de este sector han sido más amplias en el pasado, mientras que en la vertiente occidental la persistente diferenciación entre floras puneña y mediterránea al nivel genérico podría ser una consecuencia de la colonización de este sector a partir de comunidades antecesoras ya diferenciadas por acción de la aridez.

Los efectos de la barrera desértica en la estructura de la vegetación andina se manifiestan en forma distinta en sus extremos norte y sur. Desde el límite norte de Chile, el avance del desierto absoluto en sentido sureste produce la paulatina restricción en la amplitud altitudinal de la zona andina en el mismo sentido y la consecuente restricción en el rango de variación de la vegetación puneña. Este fenómeno se traduce en el empobrecimiento de esta flora en todos los pisos de vegetación, alteración de las pautas de distribución de la riqueza de especies y coberturas en el gradiente altitudinal y en una notoria discontinuidad en la distribución sur de las especies puneñas a los 23° S, latitud correspondiente con la máxima penetración desértica. Si los límites físicos del desierto de Atacama no han variado fundamentalmente durante el cuaternario, este efecto de compactación de la zona andina debería haberse acentuado con el descenso del límite superior de vegetación durante los períodos glaciales.

A partir del extremo sur del desierto absoluto, la diferenciación y expansión de un elemento floral endémico al sector semidesértico de la vertiente occidental de los Andes adquiere creciente importancia en la estructura de la flora andina, al tiempo que la distribución hacia el norte de las especies andino-mediterráneas se ve afectada en torno a los 30° S, límite polar de la zona climática árida todo el año. Esta situación se traduce en cambios en la composición florística y estructura de la vegetación entre las comunidades andinas de Chile central y Norte Chico.

Contrasta con la situación descrita, la relativa homogeneidad florística y amplia distribución geográfica de la flora azonal de bofedales. La formación de lagos y pantanos inmediatamente después de los períodos glaciales habrían favorecido la expansión areal de los hábitat de bofedal y, al mismo tiempo, servido de barrera a la expansión de la flora zonal. Durante las fases áridas del cuaternario se habría producido la restricción areal y el aislamiento de los bofedales, pero la homogeneidad a lo largo de los Andes de las condiciones ecológicas de esta comunidad habrían posibilitado la mantención de su flora.

Palabras claves: Biogeografía de los Andes, desertización, estructura de la vegetación.

* Este trabajo fue presentado en el Simposio "Biogeografía y evolución de la flora de los Andes". IV Reunión de la Sección Botánica de la Sociedad de Biología de Chile, Antumapu, Santiago, 7-10 Septiembre de 1982. Hemos preferido utilizar el neologismo "desertización" en reemplazo del término más usual "desertificación", porque no implica una acción del hombre, dando así mejor cuenta del fenómeno natural al que se refiere este artículo.

ABSTRACT

Low specific affinity between the Altiplano and mediterranean sectors on both sides of the Andes of Chile and Argentina, indicates that the most evident effect of the Atacama desert as a biogeographical barrier has been the differentiation of distinct floras. The relatively high generic affinity of the floras on the eastern slopes of the Andes indicates wider distributions in the past, while the clear-cut generic differentiation between the puna and mediterranean andean floras appears to be the result of the colonization of the Andes from ancestral communities already differentiated as a result of the aridity barrier.

The effects of the desert as a barrier on the structure of the andean vegetation are distinct on its northern and southern extremes. In northern Chile, the advancement of the desert in a southeast direction, has resulted in a narrowing of the andean zone, and a consequent restriction in the range of variation in the puna vegetation, the latter leading to reduction in species richness in all of the vegetation belts, alteration of the patterns of distribution of species richness and cover with altitude, and a notable discontinuity in the southern geographical limits of the puna species at 23° S. If the physical limits of the Atacama desert have not varied fundamentally during the Quaternary, compactation of the andean zone must have been accentuated as the upper limits of the vegetation descended during the glacial periods.

At the southern extreme of the desert, the structure and composition of the andean flora has been affected by the differentiation and expansion of the semidesert flora; at the same time the northern limits of the mediterranean andean flora have been conditioned by the northern limit of the mediterranean climate at around 30° S. This situation has led to changes in floristic composition and in the structure of the andean vegetation between central Chile and Norte Chico.

The floristic homogeneity and wide geographical distributions of the bofedal (andean bog) flora is in direct contrast with that of the zonal vegetation. The formation of lakes and bogs after the glacial cycles would have favoured expansion of the bofedales, which at the same time would have constituted barriers for the expansion of the zonal flora. During arid phases of the Quaternary such bofedales would have suffered reduction in area and individual isolation; despite this the flora of this formation has not been seriously affected, because ecological conditions in the bofedales are relatively homogeneous, irrespective of latitude.

Key words: Andean biogeography, desertification, vegetation structure.

INTRODUCCION

Para el plioceno y cuaternario inferior de los Andes de Colombia, Van der Hammen y colaboradores (Van der Hammen et al. 1973, Van der Hammen 1974, 1979) han documentado, a través de estudios palinológicos, el comienzo de la evolución de la flora altoandina a partir de las comunidades locales neotropicales. Para comienzos del plioceno estos autores registran, además, presencia de algunos elementos pertenecientes a los actuales bosques australes montanos, como por ejemplo *Podocarpus* y *Weinmannia*, lo que sugeriría que durante este tiempo hubo posibilidad de migración de biota desde el sur del continente sudamericano a lo largo de cordilleras bajas. Los primeros indicadores de presencia de plantas propiamente andinas son registrados para el plioceno superior, es decir, prácticamente en correspondencia con el solevantamiento de los Andes hace cerca de 3 millones de años. Durante el cuaternario inferior se incrementa el número de taxa de alta montaña y, nuevamente, la presencia del elemento subantártico —*Ericáceas*, *Acaena*— y del templado en sentido amplio —*Hypericum*,

Plantago, *Valeriana*, *Ranunculus*— (Cleef 1980a) evidenciaría dispersión de tipos australes, agregándose ahora los boreales, a lo largo del corredor andino. De acuerdo a estos antecedentes, la flora que actualmente ocupa los habitat altoandinos sería relativamente reciente y habría evolucionado a partir de antecesores provenientes de las comunidades basales de ambas vertientes de los Andes, como asimismo de tipos australes y boreales que habrían migrado a lo largo de los Andes o llegado, por dispersión a larga distancia, desde otros continentes (Moore 1972).

En lo que respecta a Chile, la inserción de los regímenes climáticos mediterráneo y árido en el plio-pleistoceno (Raven 1973, Deacon 1980¹) habría ocurrido paralelamente a los inicios de la evolución de la flora altoandina y una de sus consecuencias habría sido la diferenciación y expansión en Chile central de las formaciones esclerófilas adaptadas a un clima estacional, a partir de las comunidades boscosas subtropicales que durante el ter-

1 DEACON HJ (1980) The comparative evolution of mediterranean-type Ecosystems: a southern perspective. MEDCON. Review Paper N° 2: 1-56.

ciario poblaron latitudes más australes bajo condiciones más méxicas (Schmithüsen 1956, Romero 1978). En el norte de Chile el clima regional árido habría sido reforzado localmente por la acción desecante combinada del efecto de biombo de los Andes a los vientos del este y el establecimiento de la corriente fría de Humboldt con sus características actuales (Zinsmeister 1978). Desde principios del cuaternario ambos factores habrían determinado la formación de un desierto hiperárido en la costa del Pacífico de Sudamérica, entre las latitudes de 5° y 28° S (Tricart 1969). Las formaciones neotropicales, sujetas a un clima estacional, que poblaban desde finales del mioceno las latitudes hoy día desérticas (Schmithüsen 1956, Solbrig 1976, Landrum 1981), fueron paulatinamente desplazadas hacia la costa del Norte Chico y hacia latitudes más boreales al tiempo que empezaba, a partir de las mismas, la evolución de la flora adaptada a condiciones xéricas extremas que ahora vive en el desierto de Atacama.

Durante el cuaternario, la extensión de los glaciares hacia latitudes medias habría provocado el desplazamiento del sistema subtropical de altas presiones hacia el ecuador y determinado así las llamadas "fases pluviales" (Varela 1976, Tricart 1969, Caviedes 1972) que condicionaron la presencia de una vegetación boscosa más méxica en Chile central durante los períodos glaciales del pleistoceno (Heusser 1983). Por el contrario, por sus características azonales, el desierto de Atacama habría sido poco favorecido durante los prolongados pluviales del cuaternario.

Estos antecedentes indicarían que la evolución inicial de la flora altoandina en la vertiente occidental de los Andes de Chile central y norte ocurrió, al menos parcialmente, a partir de comunidades antecesoras locales ya diferenciadas latitudinalmente durante el terciario superior y que la serie de eventos ocurridos en el plio-pleistoceno habrían acentuado aún más la diferenciación de las mismas. De acuerdo a Simpson (1979), la zona de aridez continua a través de los Andes del sur del Perú y norte de Chile habría servido de barrera a la expansión norte-sur de la biota de altura tanto en los períodos glaciales como interglaciales del cuaternario. La actual diferencia entre las floras andino-mediterránea y del altiplano de

Chile sería consecuencia directa del efecto de esta barrera desértica y la integración de ellas a dos provincias fitogeográficas distintas, la puneña y la altoandina (Cabrera & Willink 1973), reflejaría este hecho.

En este estudio se intenta evaluar la importancia del proceso de desertización en la distribución latitudinal y altitudinal de la flora de los Andes de Chile central y norte, a base de la comparación de secciones transversales a través de los Andes a las latitudes 18°, 19°, 22°, 30° y 33° S (Fig. 1). Las listas de especies de las secciones a través de las latitudes 18° y 22° S ya han sido publicadas (Arroyo et al. 1982, Aldunate et al. 1981) y la información de las restantes localidades constituyen datos inéditos de los autores. Adicionalmente se consideran también dos localidades de la vertiente oriental de los Andes, una situada en el noroeste argentino entre las latitudes 22° y 24° S (Ruthsatz 1977) y la otra en el sector mediterráneo del valle del río Atuel, entre 34° y 36° S (Böcher et al. 1963).

SIMILITUD FLORISTICA

Utilizando el índice de Sørensen (Greig-Smith 1964) se establecieron los porcentajes de similitud florística entre localidades a los niveles de especie, género y familia (Fig. 2); estos valores se correlacionaron posteriormente con la distancia geográfica entre localidades (Fig. 3).

Un primer efecto de la desertización se manifiesta en el empobrecimiento de las floras situadas en el sector de máxima aridez estudiado (Andes de Iquique, Antofagasta y La Serena) en comparación con los extremos altiplánico (Andes de Arica) y mediterráneo (Andes de Santiago) y localidades de la vertiente oriental (Fig. 1). Si la barrera de aridez ha actuado a partir del terciario se esperaría un alto grado de especificidad de las floras mediterráneas y puneña a ambos lados de la barrera, lo que se reflejaría en porcentajes bajos de similitud entre ambas floras en los distintos niveles taxonómicos. Por el contrario, si la barrera fuese más reciente, se esperaría solamente patrones de especiación autóctona que se manifestarían en bajos valores de afinidad entre ambas floras al nivel específico, pero sin mayores discontinuidades en los porcentajes de afi-

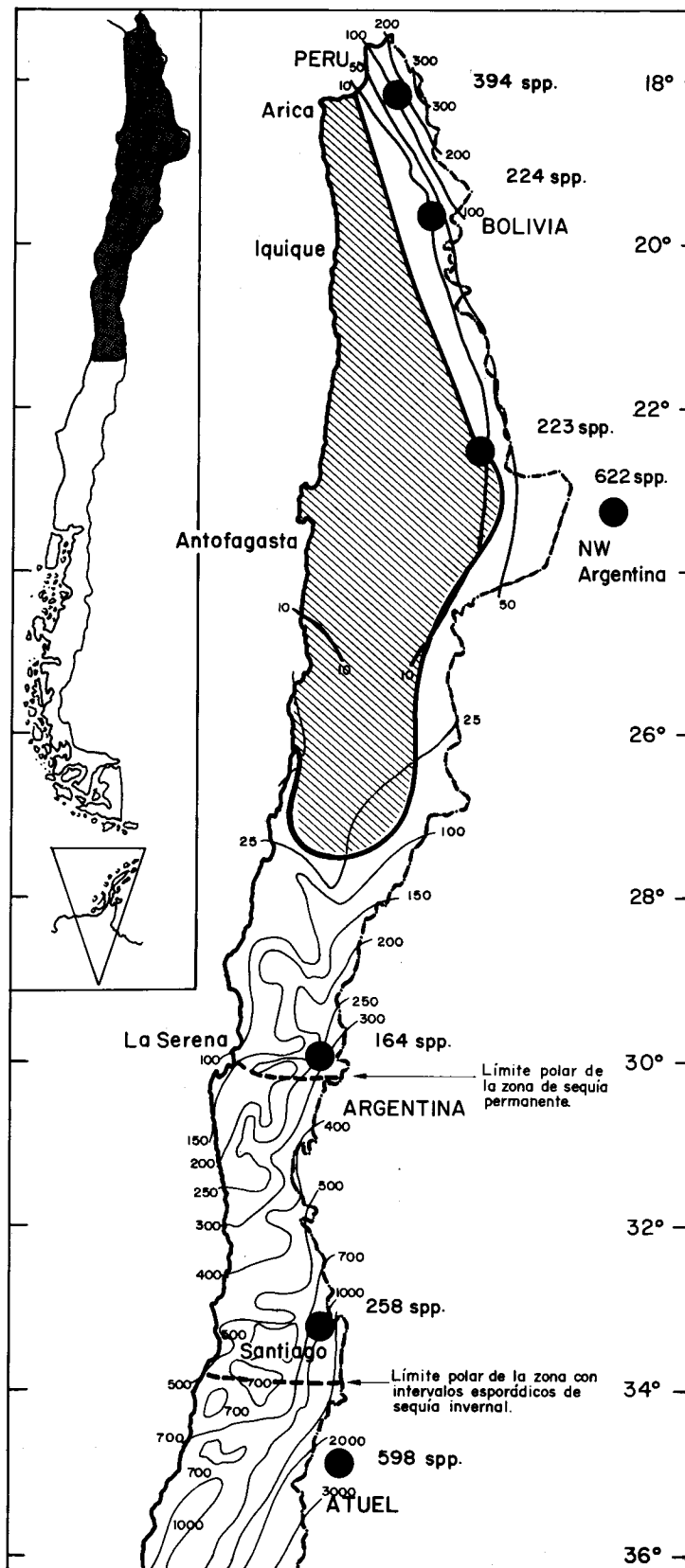


Fig. 1: Situación geográfica de las siete secciones verticales a través de los Andes comparadas y sus respectivos números de especies; área ocupada por el desierto de Atacama (en achurado); distribución de las precipitaciones medias anuales según Huber (1975); límites polares de las zonas climáticas secas durante todo el año y de la mediterránea con sequías esporádicas invernales, según Van Husen (1967).

Geographical location of the seven vertical sections studied with numbers of species in each; area occupied by the Atacama Desert (shaded); mean annual precipitation according to Huber (1975); southern limits of the continuously dry climate and mediterranean climate with sporadic winter droughts according to Van Husen (1967).

nidad genérica y de familias. Si la barrera hubiese producido extinción de tipos florísticos en el sector de su máxima influencia con posterioridad a la dispersión de flora a lo largo del corredor andino, este hecho podría expresarse a través de distribuciones genéricas discontinuas (disyunciones) que se manifestarían como valores de afinidad mayores entre los extremos méxicos más conservativos, es

decir, entre la flora de Chile central y el altiplano de Arica.

La comparación de la similitud florística al nivel de especie (Fig. 2) ratifica que la barrera ha afectado la distribución de las especies puneñas y mediterráneas en ambas vertientes de los Andes. Esto se expresa en la diferenciación florística entre localidades del norte y mediterráneas: el primer grupo presenta valores de

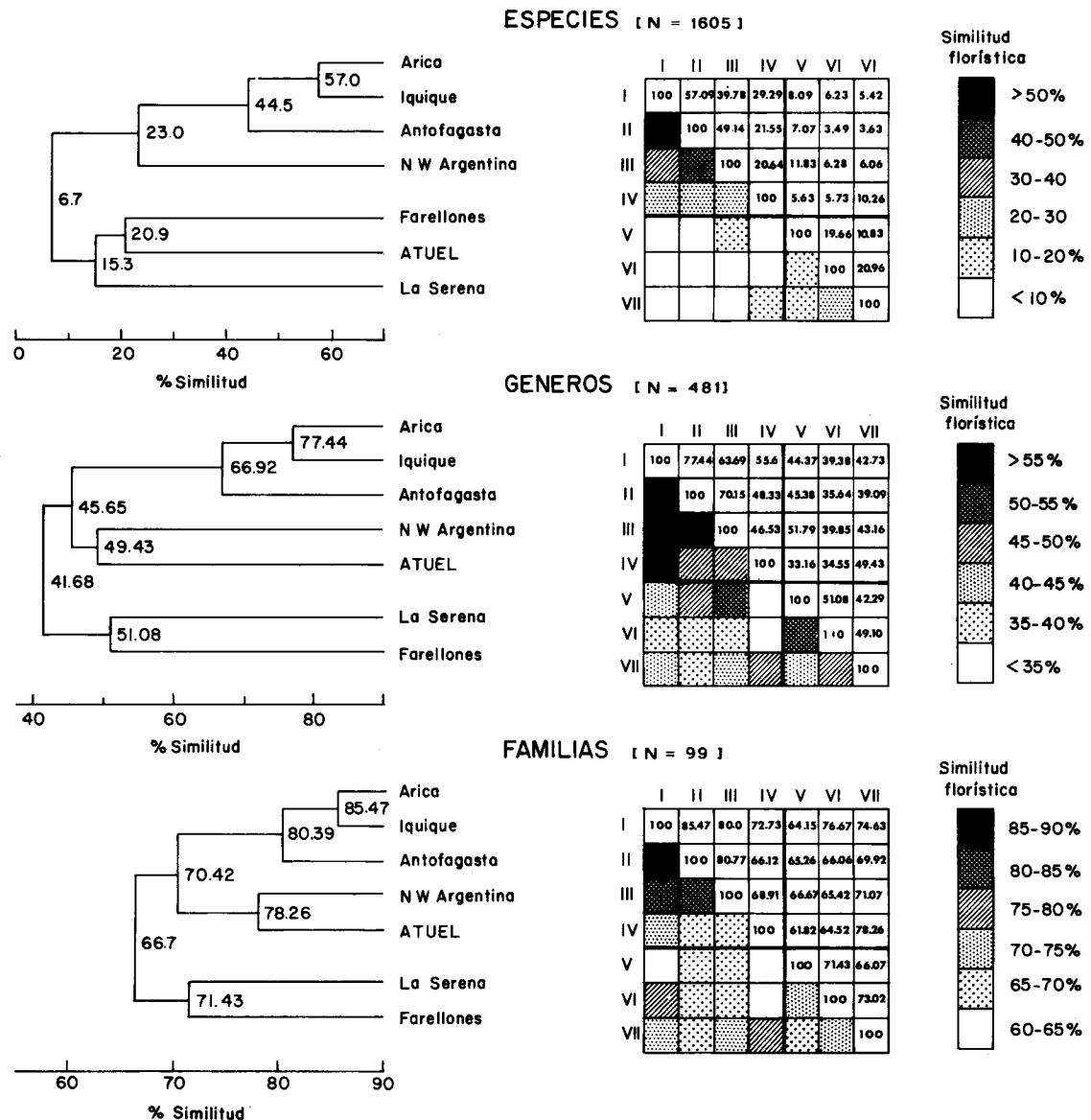


Fig. 2: Matrices de similitud (utilizando el índice de Sørensen) y dendrogramas para la comparación de especies, géneros y familias de las floras de siete localidades de los Andes chileno-argentinos (I = Arica; II = Iquique; III = Antofagasta; IV = Noroeste argentino; V = La Serena; VI = Farellones y VII = Atuel). Similarity matrices (using Sørensen's index) and dendrograms for species, genera and families represented in the floras from seven different locations in the Andes of Chile and Argentina (I = Arica; II = Iquique; III = Antofagasta; IV = Northeast Argentina; V = La Serena; VI = Farellones and VII = Atuel).

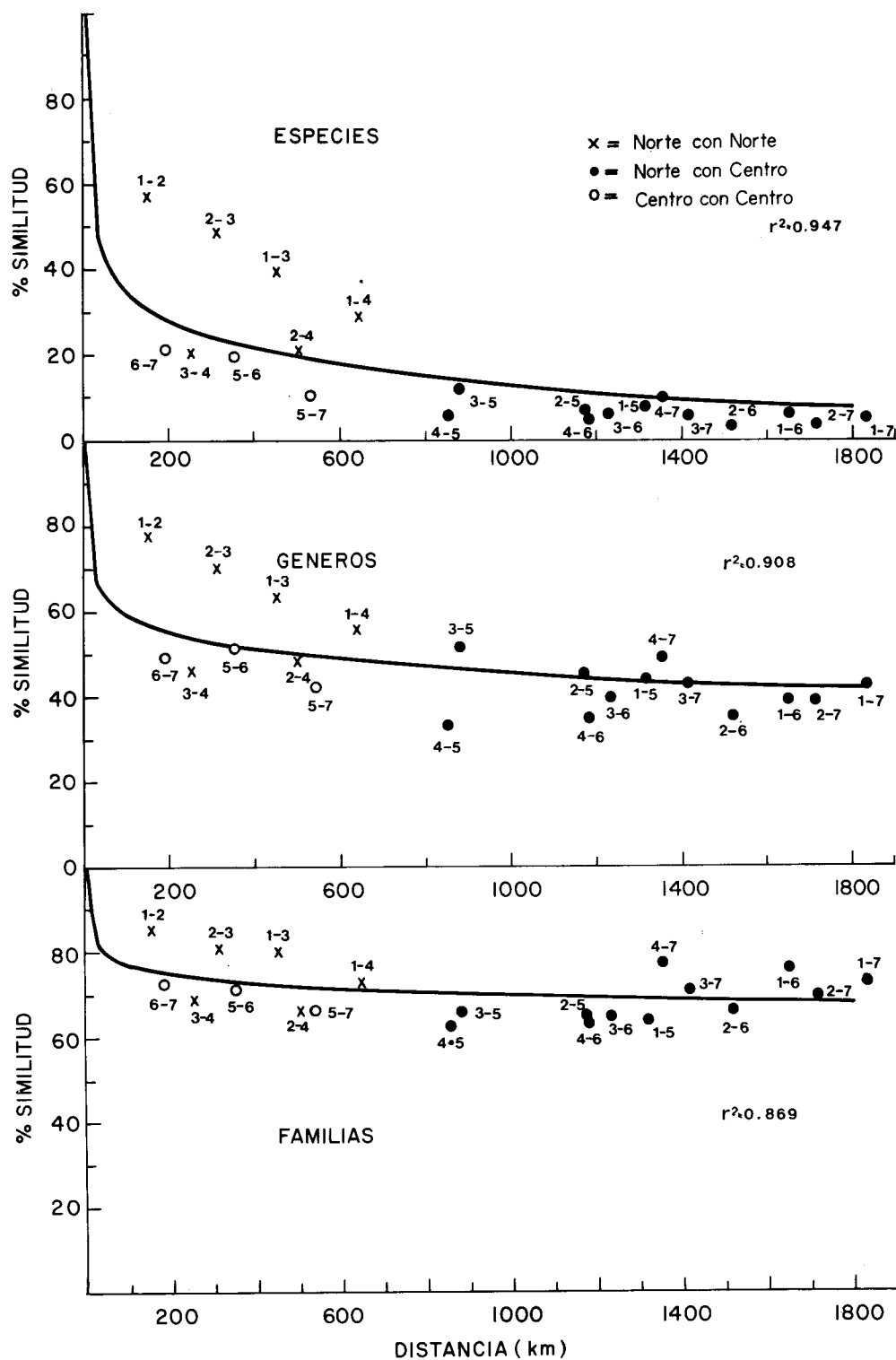


Fig. 3: Relación de los porcentajes de similitud específica, genérica y de familias con la distancia geográfica entre localidades. Las curvas de regresión mostradas se realizaron con todos los puntos y con coeficientes altos de correlación.

Relationship between similitude at the specific, generic and familial levels and distance between localities. The regressions are based on all points and the coefficients are highly significant.

afinidad por sobre 40% entre las localidades chilenas y de 20 a 30% entre éstas con el noroeste argentino; en contraste, el grupo de localidades del norte muestra valores menores al 12% en comparación con las mediterráneas. Se obtienen resultados parecidos en la relación del grado de similitud con la distancia geográfica (Fig. 3). La diferenciación de las floras puneña y mediterránea se destaca a través de los valores de afinidad situados por encima de la curva de regresión promedio mostrada para la comparación de las localidades del norte entre sí, en contraste con los valores respectivamente menores entre las mismas y las localidades mediterráneas.

A los niveles de género y de familia la afinidad entre todas las localidades es alta y la variación de los valores de similitud en relación con la distancia geográfica es más gradual (Figs. 2 y 3), lo que indicaría que en el pasado las condiciones para la distribución de plantas a lo largo de los Andes habrían sido más favorables que en la actualidad. Sin embargo, en el flanco chileno se mantiene la especificidad florística de las floras puneña y mediterránea, mientras que en la vertiente oriental se destacan valores relativamente mayores entre la localidad mediterránea de Atuel y la puneña del noroeste argentino, de manera que la distribución latitudinal de biota ha sido favorecida en esta última vertiente. Al no detectarse altos valores de similitud genérica entre los extremos más méxicos del flanco chileno, como expresión de eventuales disyunciones, pareciera ser que la diferenciación básica entre las dos floras comparadas es el producto de la colonización de los Andes a partir de floras antecesoras locales ya discontinuas. Esto supone la existencia terciaria, en las actuales latitudes desérticas, de formaciones semiáridas con clima estacional, separando los bosques subtropicales de Chile central de las formaciones neotropicales de más al norte. La existencia de estas formaciones ha sido postulada por Solbrig desde principios del terciario ("Tertiary-Chaco paleoflora", Solbrig 1976). Los antecedentes paleoclimáticos estarían en concordancia con la existencia de este tipo de vegetación a partir del terciario medio, ya que, a pesar de que el desierto de Atacama es un evento del cuaternario, los patrones básicos de la actual circulación atmosférica en el hemisferio

sur, con formación de zonas subtropicales de aridez, se habrían conformado a partir del desarrollo de la corriente circunantártica a finales del oligoceno (Kennett 1977) y con la formación del casquete glacial en la Antártica durante el mioceno (Shackleton & Kennett 1975, Denton et al. 1971, Killingley 1980).

DISTRIBUCION GEOGRAFICA

En este trabajo fueron establecidos los rangos distribucionales de 611 especies que constituyen el 84% de la flora zonal en los transectos chilenos estudiados. En la Fig. 4 se muestra la distribución de especies considerando los límites norte y sur de cada una; su agrupamiento permite distinguir dos unidades biogeográficas ligeramente superpuestas entre 23° y 31° S. La primera unidad corresponde a la flora puneña y gran parte de sus especies no sobrepasa la latitud de 23° S hacia el sur, en correspondencia con la penetración máxima del desierto de Atacama en la zona andina (se desconocen los límites boreales de la mayoría de las especies más allá de la frontera chileno-peruana situada a los 18° S). La segunda unidad biogeográfica es más heterogénea que la puneña: cerca de un tercio de las especies constituye el elemento propiamente andino-mediterráneo que no sobrepasa la latitud 30° S hacia el norte, en correspondencia con el límite climático polar de la zona de sequía permanente (Fig. 1); en contraste, cerca de un cuarto de las especies tiene precisamente sus límites australes entre 30° y 33° S (zona con intervalos episódicos de sequía durante el invierno, Fig. 1, Van Husen 1967) en la interfase entre la región propiamente mediterránea con lluvias invernales regulares (34 - 38° S) y la árida todo el año (desde 30° S hacia el ecuador). Este elemento que se distribuye hacia el norte hasta los 22° S, a través del sector más árido de la vertiente occidental de los Andes, lo hemos llamado andino-desértico. Las especies restantes tienen un rango distribucional más amplio entre 23 - 38° de latitud sur. La latitud 38° S corresponde al límite climático entre la zona mediterránea y aquella con lluvias durante todo el año (Van Husen 1967) y habría constituido también una barrera glacial para la dispersión de la biota andina (Simpson 1979).

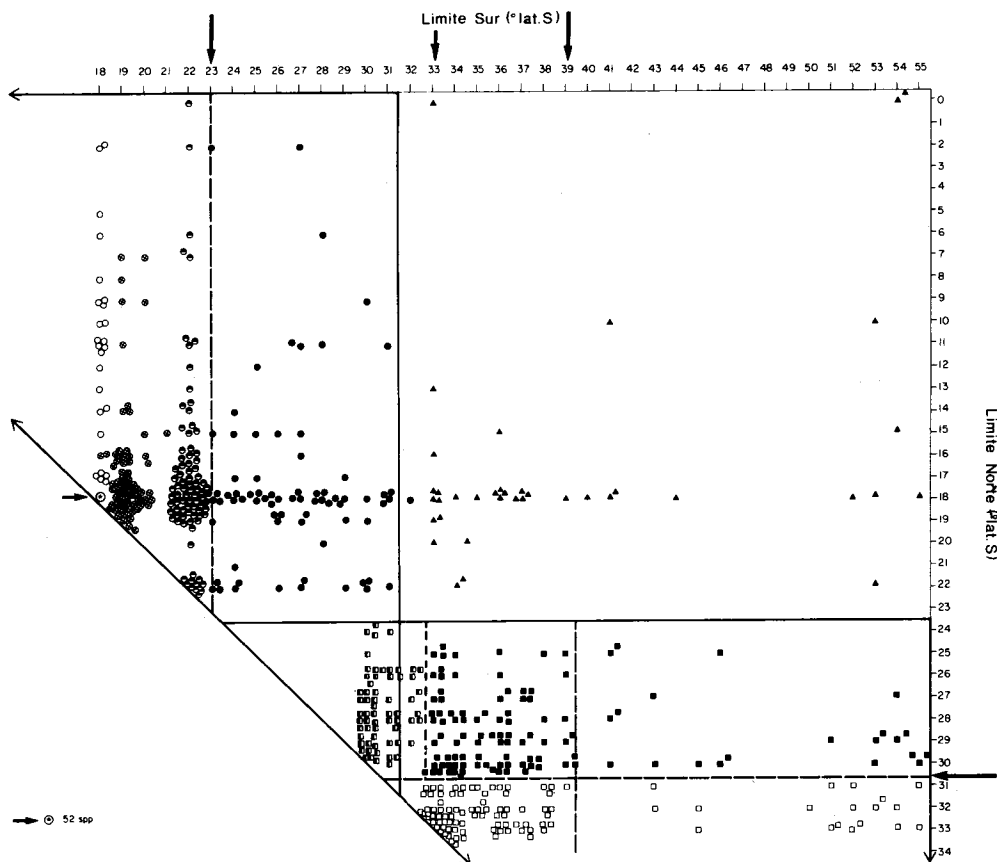


Fig. 4: Rangos distribucionales de 611 especies de las localidades chilenas estudiadas, según método de representación de Hayden y Dolan (1976). Las flechas en el eje de las distribuciones sur destacan las barreras para la distribución del elemento puneño (círculos), elemento andino-desértico (cuadrados blanco/negros) y andino-mediterráneo (cuadrados blancos y cuadrados negros), respectivamente. En el eje de las distribuciones norte, la flecha destaca la barrera para la distribución del elemento propiamente mediterráneo (cuadrados blancos). Los triángulos señalan al elemento de amplia distribución en los Andes.

Geographical distributions of 611 species studied from Chilean localities, represented by Hayden & Dolan's (1976) method. The arrows on the southern distributional limit axis indicate the barriers for the distribution of the puna element (circles), desert-andean element (black and white squares) and mediterranean-andean element (white and black squares, respectively). The arrow on the northern distributional axis indicates the distributional barrier for mediterranean elements (white circles). The triangles represent the widely distributed andean element.

La variación de los porcentajes de especies con la latitud (Fig. 5) contrasta en todas las localidades el amplio rango distribucional de las especies azonales de los bofedales con aquél relativamente más estrecho de la flora zonal. En las tres localidades del norte de Chile se aprecia el notorio quiebre en la distribución sur de las especies puneñas a la latitud de 23° S, coincidiendo con la barrera representada por la penetración física del desierto absoluto en la zona andina. En los Andes de La Serena y Santiago la variación abrupta de las especies, pero sin discontinuidades de sus rangos distribucionales, correspon-

dería al efecto esperable de barreras climáticas que son las determinantes de la dispersión en ambos casos.

Caracterización de los pisos de vegetación andina

La secuencia de pisos altitudinales en los Andes ha sido establecida a base de la estructura y fisonomía de la vegetación (Ruthsatz 1977, Arroyo et al. 1979; Villagrán et al. 1981, 1982, y datos no publicados). En el norte de Chile, entre las latitudes 18° y 22° S, el piso preandino (prepuneño) es un matorral con coberturas bajas situado entre el borde oriental

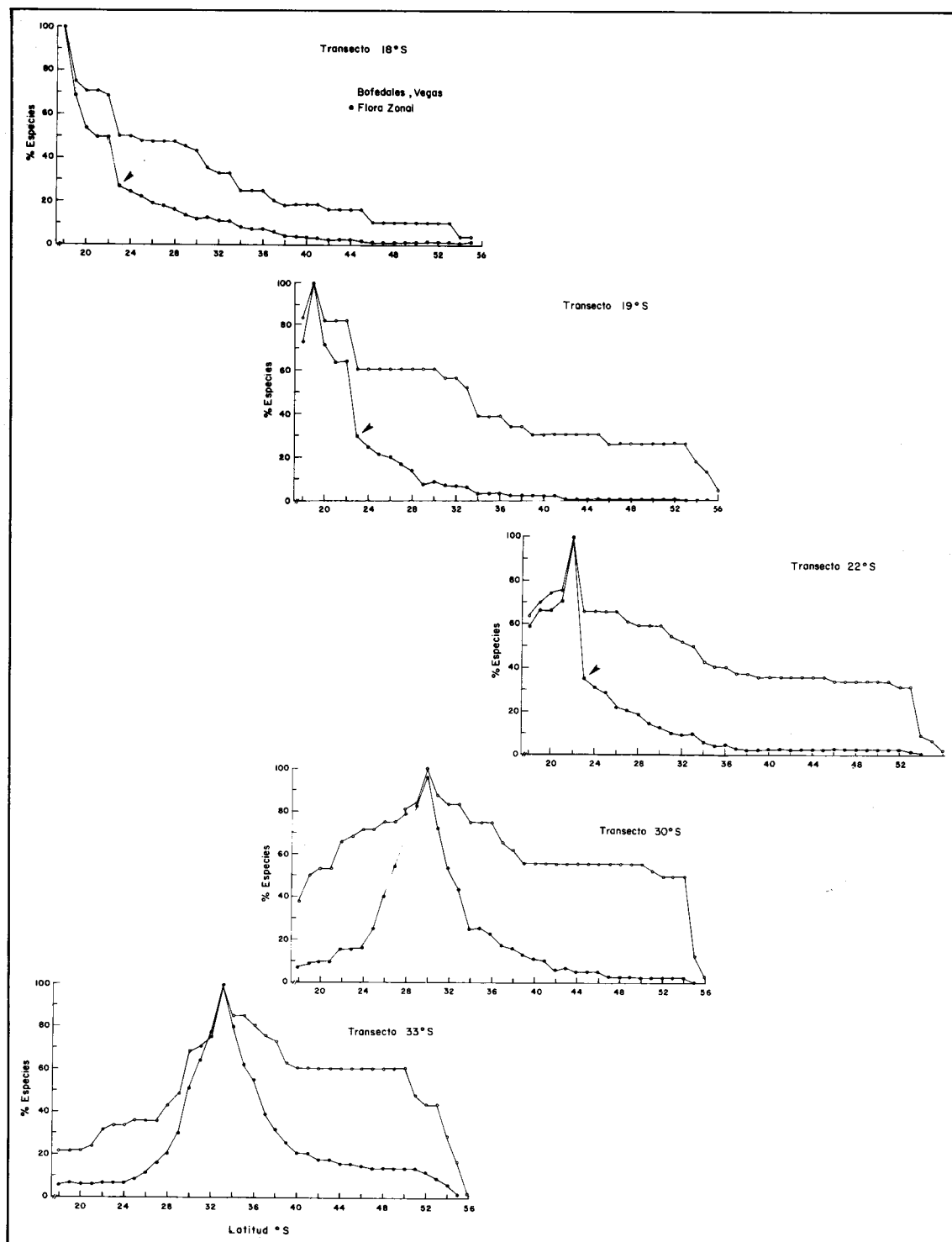


Fig. 5: Relación de los porcentajes de especies de la flora total de cada una de las localidades chilenas con la latitud. En las localidades del Norte Grande, las flechas destacan la latitud 23°S, a la cual se produce una notoria discontinuidad en la distribución sur del elemento puneño.

Percentages of the floras at each locality studied as they occur at other latitudes along the Andes. In the northern localities the arrows correspond to latitude 23°S, at which the puna element diminishes rapidly.

del desierto absoluto hasta 3.100 m de altitud, y sus especies características son *Ambrosia artemisioides*, *Atriplex imbricata*, *Acantholippia punensis*, entre los arbustos. El elemento floral dominante de este piso es endémico de los desiertos de la costa pacífica de Sudamérica (Arroyo et al. 1982) y sus asociaciones pueden ser integradas provisoriamente a la alianza local *Ambrosion artemisioides*. El piso subandino (puneño) incluye las formaciones arbustivas denominadas regionalmente tolares, distribuidas entre 3.000 y 4.000 m de altitud y caracterizadas por la presencia dominante de *Fabiana densa*, *Baccharis boliviensis*, *Diplostephium meyenii* y *Ephedra breana*. El criterio utilizado para establecer los límites entre los pisos subandino y altoandino ha sido el de dominancia de gramíneas cespitosas y plantas en cojines en relación a los arbustos (Fig. 6). Considerando este criterio, pueden aún ser incluidas en el piso subandino las distintas asociaciones transicionales hacia la pradera altoandina, que incluyen gramíneas cespitosas pero son dominadas por arbustos de los géneros *Baccharis*, *Chuquiraga* y *Parastrephia* cuyas respectivas especies se vicarían en los distintos transectos estudiados. Las asociaciones del tolar pueden ser incluidas en la alianza *Fabianion densae* propuesta por Ruthsatz (1977) para el piso equivalente en el noroeste argentino. En el altiplano y en las laderas de los cerros que emergen por encima del mismo, hasta los 5.200 m de altitud, se presentan formaciones denominadas regionalmente pajonales, cuyas especies características son gramíneas cespitosas, tales como *Festuca orthophylla*, *F. chrysophylla*, y distintas especies de los géneros *Stipa* y *Deyeuxia*. En substratos rocosos dominan especies en cojines, tales como *Azorella compacta*, *Pycnophyllum molle*, *P. bryoides* y distintas especies de los géneros *Werneria* y *Nototriche*. En las laderas adyacentes al altiplano se distribuyen discontinuamente bosquecillos de *Polylepis tarapacana*. Las asociaciones chilenas de la estepa altoandina pueden ser incluidas en la alianza *Festucion orthophyllae* descrita por Ruthsatz (1977) para el noroeste argentino.

En los Andes de La Serena, a la latitud de 30° S, la estructura florística de las asociaciones es distinta a la de las restantes localidades estudiadas y los pisos de vegetación se caracterizan por la dominancia

de especies del género *Adesmia*. Los arbustos característicos del piso preandino (2.000-2.400 m de altitud) adyacente a semidesiertos son *Ephedra breana*, *Lycium minutifolium* y *Adesmia pedicellata*. El piso subandino se extiende entre 2.400 y 3.100 m de altitud y lo caracteriza la asociación *Adesmia sentis* - *Adesmia aphylla*. En el piso altoandino hasta 4.000 m de altitud dominan los cojines laxos de *Adesmia remyana*.

En los Andes de Santiago el límite superior del piso preandino corresponde con el límite arbóreo de *Kageneckia angustifolia*. Entre 2.000 y 3.000 m de altitud se extiende el piso subandino arbustivo dominado ampliamente por *Chuquiraga oppositifolia*. Otros arbustos frecuentes son *Mulinum spinosum*, *Tetraglochin alatum*, *Anarthrophyllum cumingii*. El piso altoandino queda caracterizado por la abundancia de especies con crecimiento en cojín, tales como *Laretia acaulis*, *Oreopolus glacialis*, *Anarthrophyllum gayanum* y distintas especies de *Azorella* y *Calandrinia*. Las afinidades florísticas más evidentes de este tipo de vegetación son con la Patagonia (Cabrera 1978, Sarmiento 1975).

Patrones de distribución de abundancias y riqueza de especies en el gradiente altitudinal

En la vertiente occidental de los Andes del norte de Chile, el efecto de la aridez es más acentuado en el piso inferior de vegetación, adyacente al desierto de Atacama, siendo éste prácticamente eliminado como franja zonal de vegetación a la latitud de Antofagasta (Villagrán et al. 1981). La influencia de este factor se manifiesta a través de cambios en los patrones de distribución de coberturas y riquezas de especies en el gradiente altitudinal, en comparación con la vegetación mediterránea de Chile central. Efectivamente, en este último sector (Fig. 6, Farellones) se observa la tendencia normal de decremento de la cubierta vegetal con la altura, mientras que en los tres transectos puneños se manifiesta una notoria disminución de las coberturas en el piso preandino (prepuneño) alcanzándose las coberturas máximas en el piso siguiente (puneño). En los Andes de La Serena, adyacente a semidesiertos, este efecto es aún notorio.

La distribución del número de especies

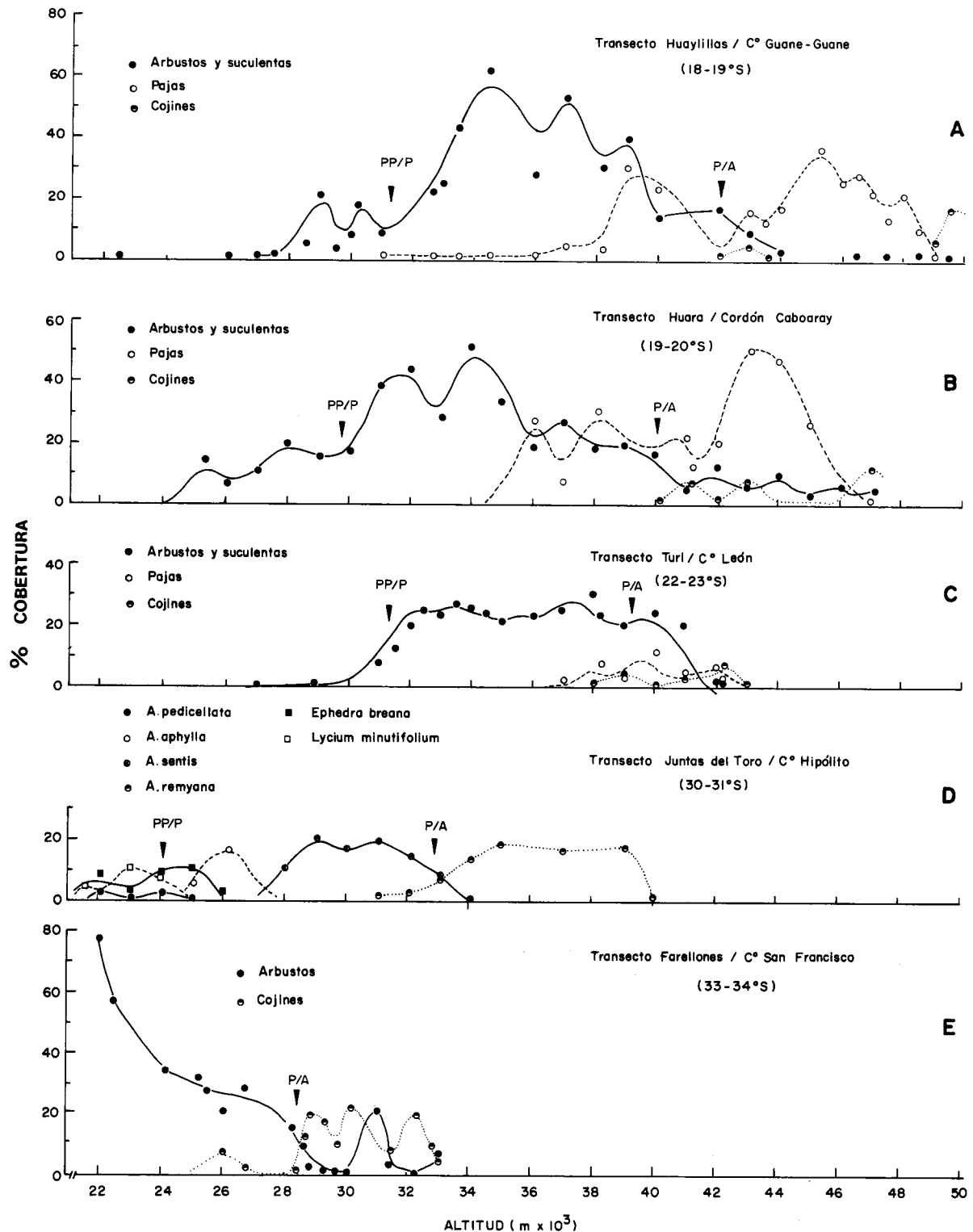


Fig. 6: Distribución altitudinal de coberturas de las formas de crecimiento dominantes en cinco localidades de la vertiente occidental de los Andes. Las flechas destacan los límites altitudinales de los pisos de vegetación (PP = prepuneño; P = puneño y A = altoandino).

Altitudinal distribution of plant cover according to the dominant life forms for five localities on the western side of the Andes. The arrows refer to the altitudinal limits of the vegetational belts. (PP = Prepuneño; P = Puneño and A = High Andean).

con la altitud (Fig. 7) muestra pautas similares a la de las coberturas. En los Andes de Chile central se observa la pauta normal de disminución del número de especies con la altitud; en los transectos puneños el número de especies es bajo en el piso prepuneño, incrementando rápidamente con los inicios de la vegetación puneña y alcanzando valores máximos de cerca de 70 especies a 3.400 m en los Andes de Arica. En el sector altiplánico de los Andes del norte (Fig. 7 A y B) la distribución del número de especies es mayor en los sectores montañosos que en las planicies y este hecho probablemente esté asociado a la reciente colonización de estas últimas con posterioridad a la reducción areal que experimentaron los lagos y bofedales que ocuparon estos sectores durante las fases pluviales del pleistoceno (Arroyo et al. 1982, Simpson 1979). A la latitud de Antofagasta (Fig. 7 C) muchas especies zonales de más al norte se refugian en ambientes particularmente protegidos tales como grandes quebradas u hoyadas aumentando la riqueza de especies de las transiciones prepuneño-puneño y puneño-altoandino.

Comparación latitudinal de la estructura de la vegetación

La comparación latitudinal de la riqueza de especies (Fig. 8 A) muestra que el efecto de la desertización se manifiesta básicamente en la notoria disminución del número de especies de todos los pisos altitudinales de vegetación en el sentido positivo del gradiente de aridez (Fig. 1). Sin embargo, la estructura de la vegetación es afectada diferencialmente a ambos lados de la barrera desértica. Efectivamente, en las localidades del norte la composición florística y las coberturas de la vegetación puneña no varían básicamente entre pisos altitudinales equivalentes, de manera que son reconocibles tanto las asociaciones como las formaciones. Este hecho se manifestaría en afinidades florísticas más estrechas entre estas localidades (Fig. 2), pautas similares de distribución de coberturas y riqueza de especies con la altitud (Figs. 6 y 7) y una estructura florística y de abundancias equivalente (Fig. 8 B) (Villagrán et al. 1981, 1982). El empobrecimiento de la flora puneña a medida que se avanza en latitud sería más bien una manifestación de la restricción en la

amplitud altitudinal de la zona andina por el ascenso paulatino del límite inferior de vegetación, de manera que efectivamente se está produciendo la restricción en el rango de variación de la vegetación (Fig. 9). A la latitud de 22° S, las consecuencias de esta compactación de la zona andina, acentuada por el descenso del límite de las nieves permanentes, se manifiestan a través de estados iniciales de desestructuración florística de la vegetación puneña. Muchas especies pertenecientes al piso inferior desértico, tales como *Ambrosia artemisioides*, *Atriplex imbricata*, *Adesmia atacamensis* y *Krameria iluca* restringen su presencia a las grandes quebradas de los ríos Ojalar y Salado; especies pertenecientes al tolar zonal de más al norte, tales como *Chuquiraga spinosa*, *Senecio olivaceobraceatus*, *Satureja parviflora*, *Mutisia lanigera* y otras, se refugian en hoyadas de cerros creciendo exclusivamente en esos habitat.

En contraste con lo que sucede con la vegetación puneña, la barrera climática situada a los 30° S y la diferenciación de las floras de la base de los Andes en torno a ese límite, determinan cambios en la estructura de la vegetación andino-mediterránea con respecto a la del Norte Chico. Dichos cambios se manifiestan en la alteración de las pautas de distribución de coberturas y número de especies con la altitud (Figs. 6 y 7) y de las coberturas promedio por piso de vegetación (Fig. 8 B) entre las localidades de Chile central y las de los Andes de La Serena.

Efectos de la desertización en la distribución de la vegetación zonal

Si los límites físicos del desierto de Atacama no han variado fundamentalmente durante el cuaternario, la discontinuidad de la flora detectada al nivel de su máxima penetración (23° S) debiera expresarse en bajos valores de similitud entre las floras de los pisos inferiores, al sur y al norte de los 23° S. Por el contrario, la afinidad florística del piso altoandino de ambos sectores debiera ser mayor, ya que éste se distribuye por encima de los límites físicos del desierto y su expansión areal pudiera haber sido favorecida durante los períodos glaciales del pleistoceno (Simpson 1979).

Los resultados obtenidos no concuerdan totalmente con estas predicciones. La

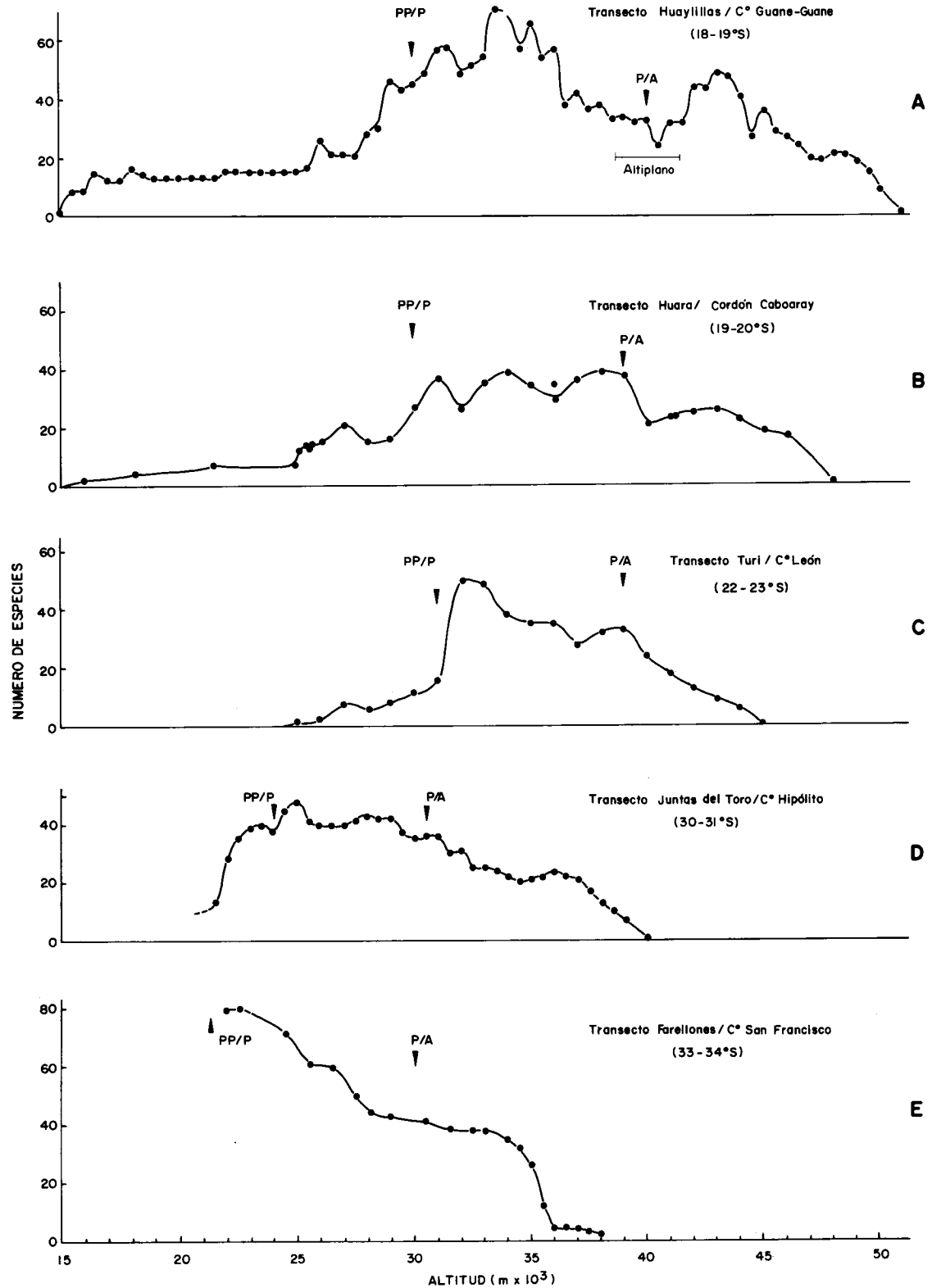


Fig. 7: Distribución altitudinal de la riqueza de especies en las localidades chilenas estudiadas.
 Altitudinal distribution of species richness in Chilean localities.

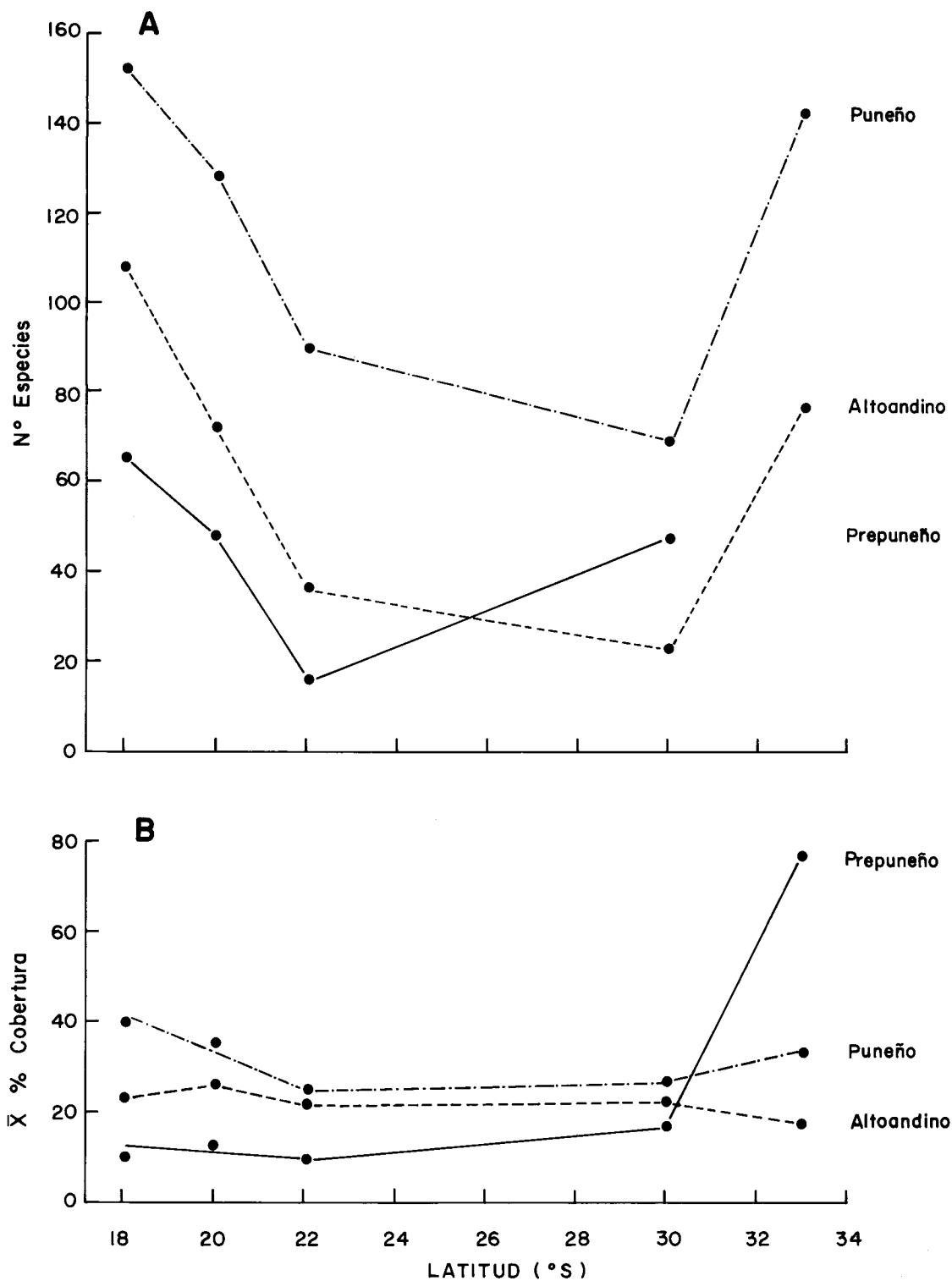


Fig. 8: A. Relación de la riqueza de especies con la latitud a través del sector árido situado entre 22 y 30°S. B. Relación de la cobertura promedio de la vegetación con la latitud.

A. Relationship between species richness with latitude in the arid sector of the Andes between 22 and 30°S. B. Relationship between mean plant cover and latitude.

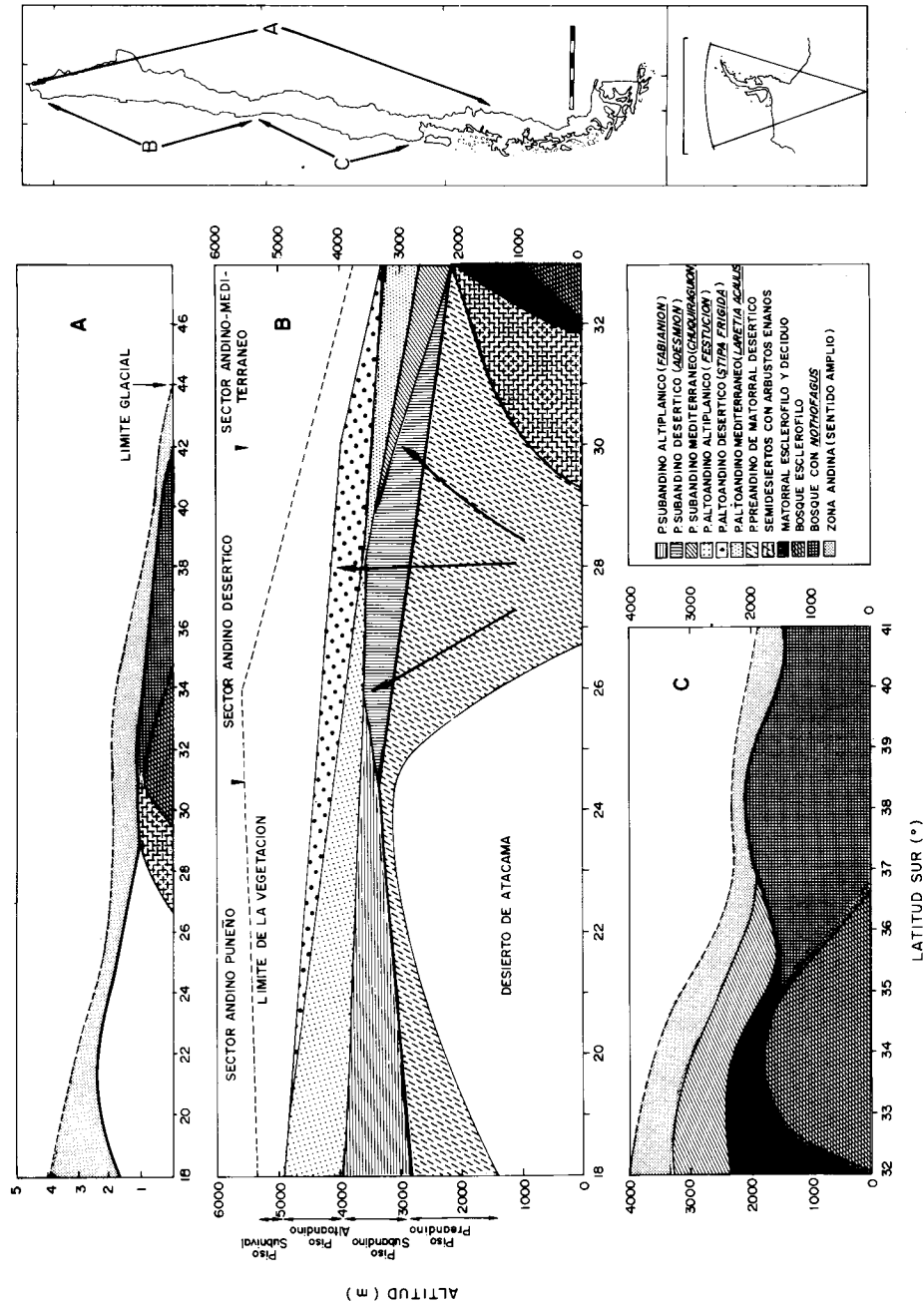


Fig. 9: A. Zonificación vegetal en la vertiente occidental de los Andes chilenos durante los periodos glaciales (modificado de Simpson 1979). B. Pisos de vegetación de los sectores puno, desértico y mediterráneo de los Andes de Chile destacado con flechas el probable aporte de la fuente desértica a la estructura de la flora del sector intermedio (modificado de Schmithüsen, (1956). C. Zonificación de la vegetación andino-mediterránea y cierre distribucional del piso subandino de *Chuquiraga oppositifolia* en torno a los 38°S de la vertiente chilena, límite climático entre la zona mediterránea y aquellas con lluvia durante todo el año.

A. Vegetation zones on the western side of the Chilean Andes during glacial periods (modified after Simpson 1979). B. Puna, desert and mediterranean vegetation belts in the Chilean Andes showing the probable contribution (arrows) of the desert element to the flora in the intermediate sector (modified after Schmithüsen (1956). C. Vegetation zones in the mediterranean sector of the Andes showing the termination of the subandean zone dominated by *Chuquiraga oppositifolia* at 38°S on the Chilean side of the Andes, corresponding to the climatic limit between the mediterranean zone and that with precipitation during the entire year.

barrera desértica parece haber afectado drásticamente la distribución norte-sur de la flora a lo largo de los tres pisos zonales de vegetación. Efectivamente, la comparación de los porcentajes de similitud entre los pisos fisonómicamente homólogos de las distintas localidades muestra valores

menores al 5% para todos los pisos de vegetación entre el grupo de localidades del norte con el de las mediterráneas (Fig. 10). Resultados similares se obtienen de la correlación de la afinidad florística con la distancia geográfica entre comunidades (Fig. 11).

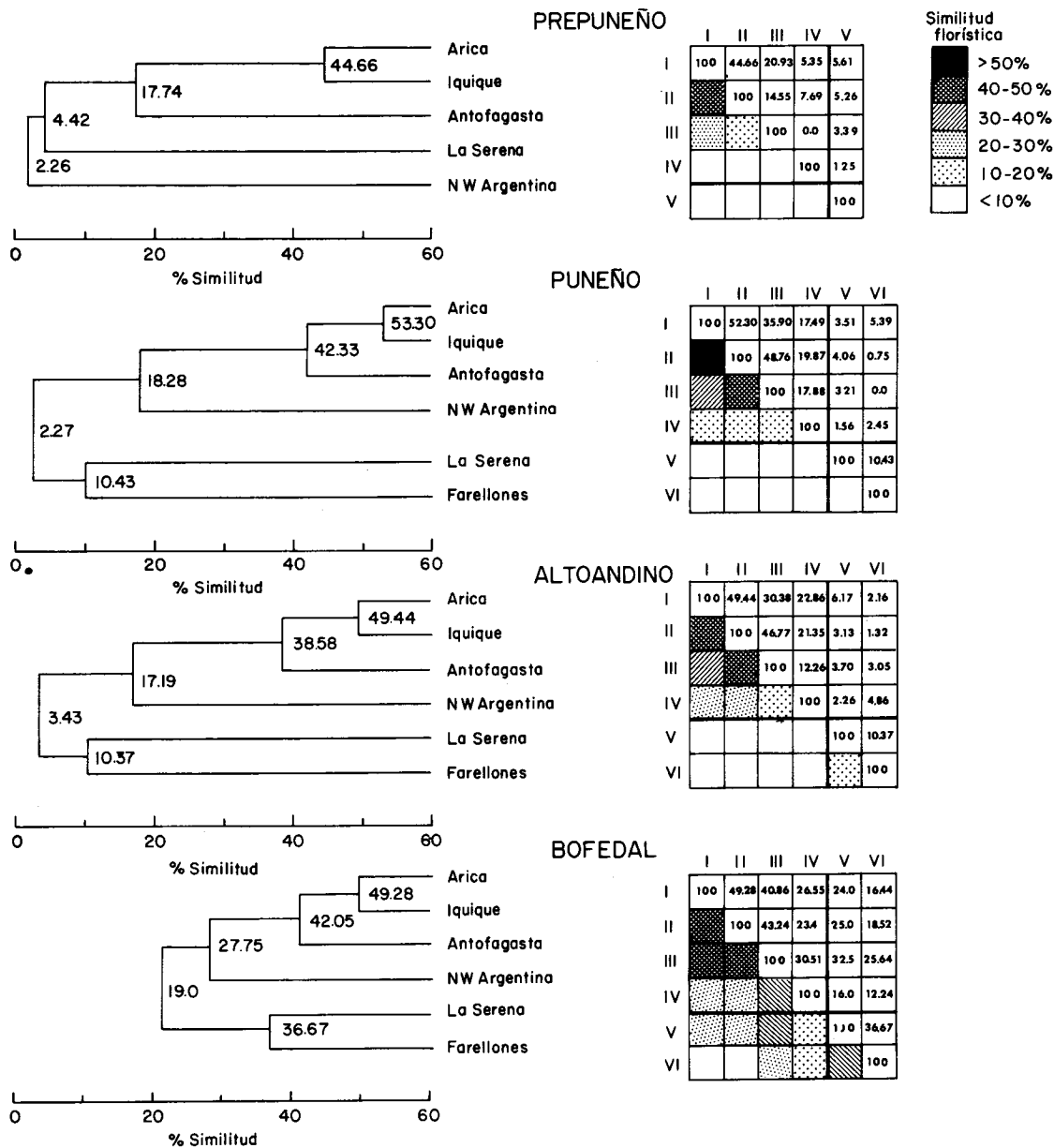


Fig. 10: Matrices de similitud y dendrogramas para la comparación de los pisos prepuneño (preandino), puneño (subandino), altoandino y del bofedal de seis localidades de los Andes chileno-argentinos (I = Arica; II = Iquique; III = Antofagasta; IV = Noroeste argentino; V = La Serena y VI = Farellones). Similarity matrices and dendrograms for the prepuna (preandean), puna (subandean) and high Andean belts, and high Andean bogs (bofedales) for six localities in the Andes of Chile and Argentina (I = Arica; II = Iquique; III = Antofagasta; IV = Northeast Argentina; V = La Serena and VI = Farellones).

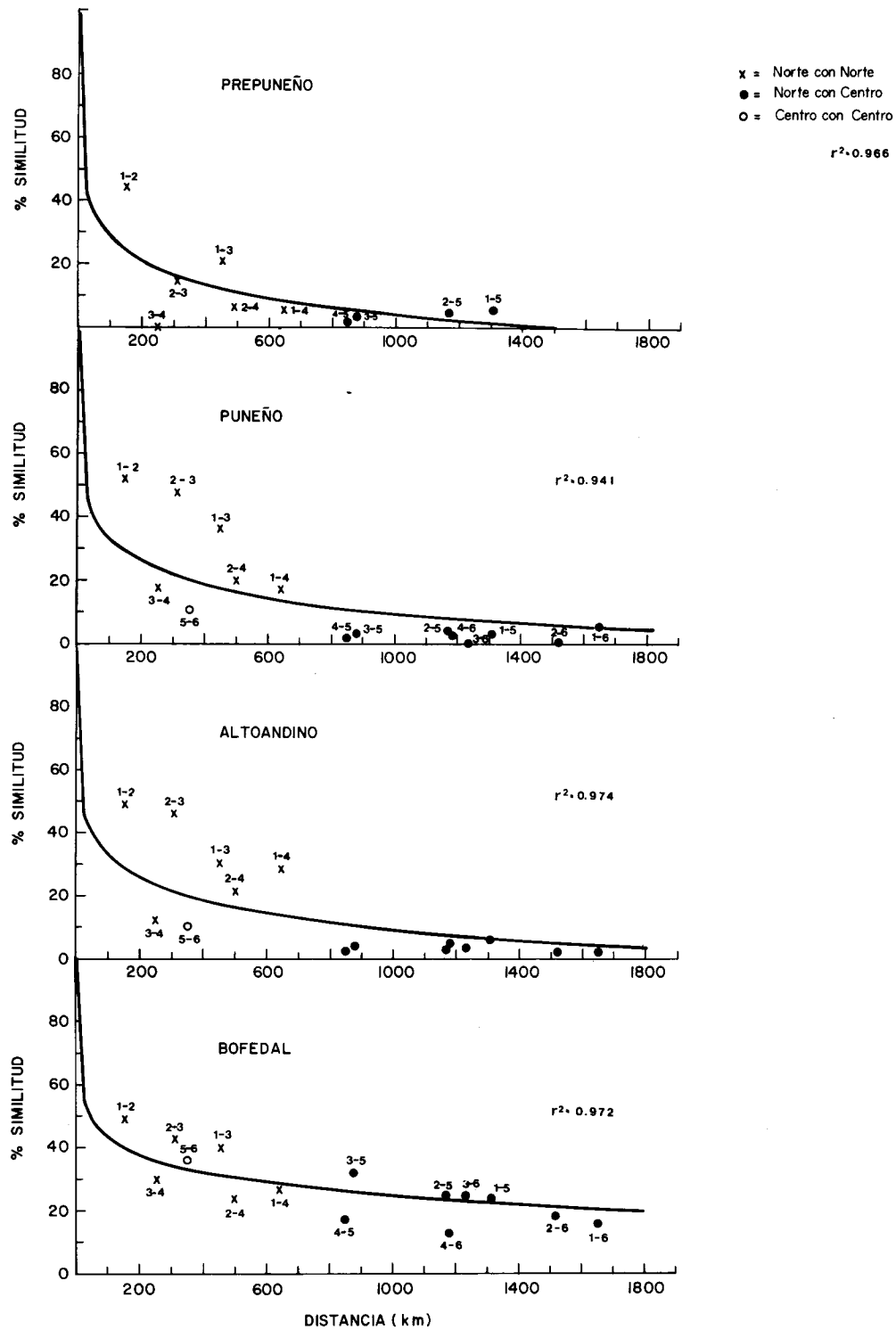


Fig. 11: Relación de los porcentajes de similitud florística de los pisos prepuneño, puneño, altoandino y del bofedal con la distancia geográfica entre localidades.

Relationship between similarity at the specific, generic and famlial levels and distance between localities, for the prepuna, puna and high Andean belts and high Andean bogs (bofedales).

El piso preandino desértico de las localidades del norte presenta afinidades muy bajas con el equivalente del noroeste argentino y, por el contrario, incluiría al de los Andes de La Serena. Esta situación se explica por la procedencia desértica común del elemento floral predominante de este piso en la vertiente occidental de los Andes. La distribución del elemento floral en los Andes de Arica ha sido documentada por Arroyo et al. (1982); la flora del piso prepuneño de este sector está compuesto principalmente por especies de procedencia desértica; a partir de los 2.000 m empieza a adquirir mayor importancia el elemento puneño, dominante en los pisos subandino, altoandino y altiplano. Esta tendencia se repite en las dos restantes localidades puneñas estudiadas. Por el contrario, en los Andes de La Serena (Fig. 12), el elemento que hemos llamado "andino-desértico", por su distribución restringida a las latitudes desérticas entre 23 y 33° S, es el dominante en los tres pisos zonales de vegetación. Respectivamente, le siguen en importancia el elemen-

to andino-mediterráneo, que tiende a incrementar con la altitud, y el puneño, mayormente representado en el piso inferior. Esta distribución de los elementos florales destacaría la importancia en la estructura de la flora andina de un elemento endémico al sector desértico de la vertiente occidental de los Andes y, probablemente, sea su diferenciación e intercalación entre la vegetación puneña y andino-mediterránea un factor parcial de la discontinuidad detectada entre estas dos últimas floras. Para corroborar esta suposición sería de importancia básica la información proveniente de transectos situados a las latitudes de Copiapó y Vallenar (Fig. 9). En lo que respecta a la vegetación andina de Chile central, la distribución del elemento floral de los pisos subandino y altoandino (Fig. 12) muestra la dominancia en ambos pisos del elemento que hemos llamado "andino-mediterráneo" con distribución sur hasta los 38-39° S en la vertiente chilena. En la vertiente argentina una serie de estas especies sobrepasa estas latitudes extendiéndose hasta la Patagonia

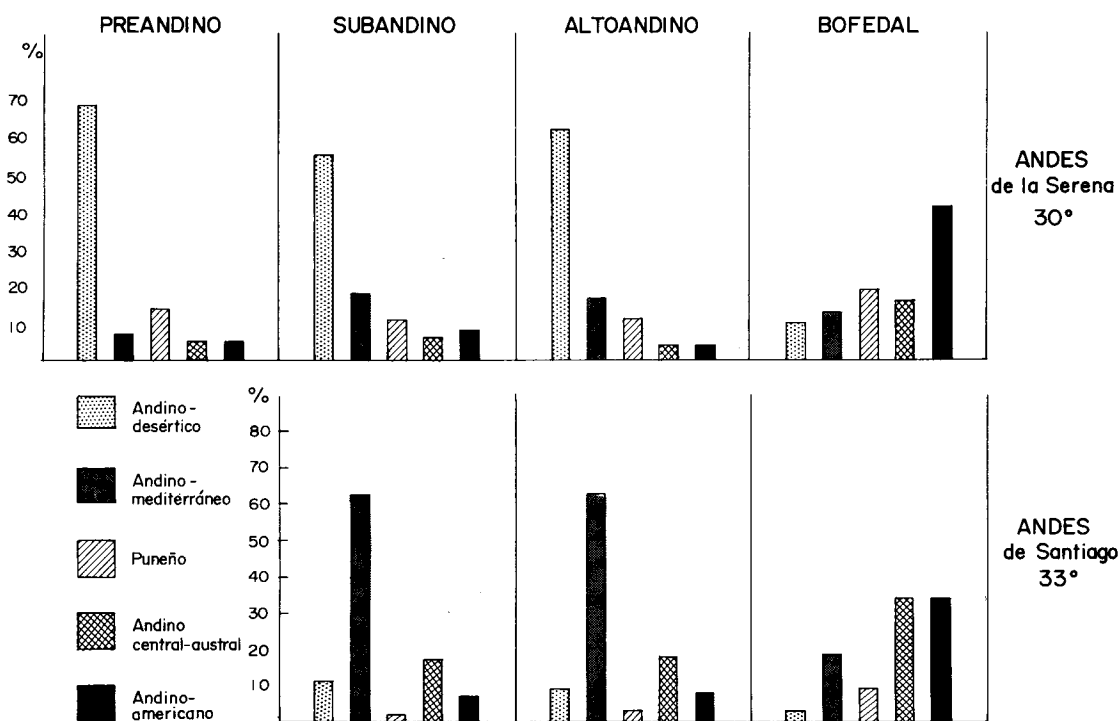


Fig. 12: Distribución de elementos florales en los pisos altitudinales de vegetación y en los bofedales de los Andes de La Serena y de Santiago.

Distribution of floristic elements in the different altitudinal belts of the Andean vegetation and in the high Andean bogs (bofedales) in the Andes adjacent to La Serena and Santiago.

(Cabrera 1978). Sigue en importancia el elemento andino central-austral que se extiende por la vertiente chilena hasta los Andes australes. Esta distribución del elemento floral de Chile central, y la baja representatividad del elemento puneño, destacaría la fuente austral en la estructura de la flora andino-mediterránea.

Efectos de la aridez en la distribución de la flora azonal de bofedales

En el ámbito del piso altoandino existen a lo largo de los Andes formaciones azonales llamadas regionalmente vegas, bofedales y mallines, incluidas por Ruthsatz (1977) en la alianza *Wernerion pygmaea* y recientemente por Cleef (1981) en la clase *Wernerietea*. Se trata de turberas pulvinadas compuestas por cojines duros de las juncáceas *Oxychloe andina*, *Distichia muscoides* y *Patosia clandestina*, a las cuales se asocian hierbas diminutas, tales como *Hypsella reniformis*, *Astragalus bustillosii*, *Eleocharis albibracteata*, *Arenaria serpens*, *Gentiana sedifolia*, *G. prostrata*, *Plantago tubulosa*, *P. barbata*, varias especies de *Werneria*, *Deyeuxia* y otras. En los riachuelos abundan *Lilaeopsis andina*, *Juncus depauperatus* y varias especies de *Mimulus*, *Ranunculus* y *Myriophyllum*. En Chile los bofedales están arealmente más extendidos en el altiplano y en los Andes de Chile central-sur, mientras que en las localidades intermedias, más afectadas por la aridez, constituyen sólo pequeñas islas o cinturones ribereños en ríos y quebradas. En comparación con la flora zonal, es sorprendente la relativa homogeneidad florística de esta formación en todas las localidades estudiadas (Figs. 10 y 11). La distribución geográfica de las especies (Figs. 5 y 12) destaca el rango distribucional relativamente más amplio de esta flora. Estos antecedentes mostrarían qué, efectivamente, la vertiente occidental de los Andes ha funcionado como corredor para este tipo de formación, hecho aparentemente contradictorio si pensamos que esta comunidad, con mayores requerimientos hídricos, debería ser la más afectada por un proceso de desertización. Sin embargo, como lo señalara Simpson (1979) para el caso del altiplano, la formación de lagos y pantanos inmediatamente después de los períodos glaciales habría favorecido la expansión areal de los hábitat de bofedales y, al mismo tiempo, servido de barrera

a la expansión de la flora zonal. De acuerdo a los antecedentes proporcionados por Van der Hammen et al. (1973), desde principios del cuaternario llegan a enriquecer la flora de los páramos neotropicales numerosos taxa subantárticos, componentes importantes de la flora de bofedales, y es muy probable que este elemento preadaptado a condiciones frías haya precedido en la colonización de los hábitat andinos a los tipos que iban evolucionando paulatinamente a partir de las comunidades leñosas locales. Durante las fases áridas del pleistoceno y en el holoceno la aridez podría haber producido efectivamente la restricción areal y consecuente aislamiento de las poblaciones que conforman los bofedales; pero la relativa homogeneidad de las condiciones ecológicas de esta comunidad, asociadas probablemente a tasas menores de especiación y mecanismos de dispersión más eficientes (Arroyo et al. 1982), habrían posibilitado la mantención de su flora a pesar de la reducción de los hábitat disponibles, hecho que, como hemos visto, no ocurre con la vegetación zonal asociada a un gradiente altitudinal con condiciones ambientales heterogéneas.

Las estrechas relaciones subantárticas de la flora del páramo neotropical destacadas recientemente por Cleef (1980a, 1980b, 1981) se vinculan así en gran medida a la historia de las poblaciones que conforman los bofedales. En los Andes de Chile central y norte están representadas exclusivamente, en bofedales, las siguientes especies citadas por Cleef para las formaciones de cojines del páramo que son las ecológicamente más similares con el bofedal: *Plantago tubulosa*, *Werneria pygmaea*, *Gentiana sedifolia*, *Ourisia muscosa*, *Distichia muscoides*, *Castilleja fissifolia*, *Myriophyllum elatinoides*, *Colobanthus quitensis*, *Muhlenbergia fastigiata*, y especies de *Cotula*, *Lachemilla*, *Caltha* Sect. *Psychrophila*. En turberas de ciperáceas de los Andes del sur de Chile a la latitud de 41° S y entre altitudes de 750 y 1.000 m han sido registrados los siguientes taxa comunes con el páramo neotropical (Villagrán 1980, Muñoz 1980): *Gunnera magellanica*, *Dysopsis glechomoides*, *Juncus stipulatus*, *J. cyperoides*, *Scirpus inundatus*, *Carex acutata*, *Nertera granadensis*, distintas especies de *Myrteola*, *Escallonia*, *Pernettya*, *Gaultheria*, *Gentianella* y los musgos *Drepanocladus re-*

volvens, *Bryum laevigatum*, *Sphagnum magellanicum*, *Breutelia integrifolia*, *Breutelia* sp. y *Rhacomitrium*.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido financiado en parte a través de los Proyectos B392-794 y S459-791 de la Universidad de Chile, Proyecto N259/82 del Fondo Nacional de Investigación y Proyecto MAB-6 UNEP/UNESCO 1105-77-01. Deseamos expresar nuestros agradecimientos a los estudiantes Francisco Squeo y Jaime Moreno, de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas de la Universidad de Chile, y a nuestro colega Juan Armesto, por la generosa ayuda, tanto en el trabajo de terreno como en el análisis de datos.

LITERATURA CITADA

- ALDUNATE C, J ARMESTO, V CASTRO & C VILLAGRAN (1981) Estudio etnobotánico en una comunidad precordillerana de Antofagasta: Toconce. Boletín Museo Nacional de Historia Natural 38: 183-223.
- ARROYO MT KALIN, C VILLAGRAN & J ARMESTO (1979) Flora y vegetación andina de las zonas árida y semiárida de Chile. Proyecto PRIZAS (Universidad de Chile). Informe de avance 4: 19-65.
- ARROYO MT KALIN, C VILLAGRAN, C MARTICORENA & J ARMESTO (1982) Flora y relaciones biogeográficas en los Andes del norte de Chile (18-19°S). En: Veloso A & Bustos E (Eds.): El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°28' S). Vol. 1. Rostlac, Montevideo: 71-92.
- BOCHER TW, JP HJERTING & K RAHN (1972) Botanical studies in the Atuel Valley Area, Mendoza Province, Argentina. Part. III. Dansk Botanisk Arkiv 22: 195-358.
- CABRERA AL & A WILLINK (1973) Biogeografía de América latina (OEA), Washington.
- CABRERA AL (1978) La vegetación de Patagonia y sus relaciones con la vegetación altoandina y puneña. En: Troll C & W Lauer (Eds.): Geoeological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Franz Steiner Verlag: 329-343.
- CAVIEDES C (1972) Geomorfología del cuaternario del valle del Aconcagua, Chile central. Freiburger Geographische Hefte 11: 1-153.
- CLEEF AM (1980a) Posición fitogeográfica de la flora vascular del páramo neotropical. Revista del Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" 7: 68-86.
- CLEEF AM (1980b) Vegetación del páramo neotropical y sus lazos australoantárticos. Revista del Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" 7: 7-49.
- CLEEF AM (1981) The Vegetation of the Paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae 61: 1-320.
- DENTON GH, RL ARMSTRONG & M STUIVER (1971) The late cenozoic glacial history of Antarctica. En: K K Turekian (Ed.): Late Cenozoic Glacial Ages. Yale University Press, New Haven: 267-306.
- GREIG-SMITH P (1964) Quantitative plant ecology. Butterworths, Washington.
- HAYDEN BP & R DOLAN (1976) Coastal marine fauna and marine climates of the Americas. Journal of Biogeography 3: 71-81.
- HEUSSER CJ (1983) Quaternary pollen record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. Science 219: 1429-1432.
- HUBER A (1975) Beitrag zur Klimaökologie von Chile. Dissertation der Ludwig Maximilians-Universität München.
- KENNETT JP (1977) Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circumantarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. Journal of Geophysical Research 82: 3843-3860.
- KILLINGLEY JS (1980) Early Miocene Subglacial Basalts, the East Antarctic Ice Sheet, and Uplift of the Transantarctic Mountains. Science 207: 757-760.
- LANDRUM LR (1981) The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). Brittonia 33: 105-129.
- MOORE DM (1972) Connections between cool temperate floras, with particular reference to southern South America. En: Valentine DH (Ed.): Taxonomy, Phytogeography and Evolution. Academic Press, London: 115-138.
- MUÑOZ M (1980) Flora del Parque Nacional Puyehue. Edit. Universitaria, Santiago.
- RAVEN PH (1973) The evolution of mediterranean Floras. En: Castri F di & H A Mooney (Eds.): Mediterranean Type Ecosystems. Springer Verlag, New York: 213-224.
- ROMERO EJ (1978) Paleocología y paleofitogeografía de las taofloras del cenofítico de Argentina y áreas vecinas. Ameghiniana 15: 209-227.
- RUTHSATZ B (1977) Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Norwest-Argentiniens. Dissertationes Botanicae 39: 1-168.
- SARMIENTO G (1975) The dry plant formations of South America and their floristic connections. Journal of Biogeography 2: 233-251.
- SCHMITHUSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geographische Abhandlungen 17: 1-86.
- SHACKLETON NJ & JP KENNETT (1975) Late Cenozoic oxygen and carbon isotopic changes at DSPD Site 284: Implications for glacial history of the northern hemisphere and Antarctica. En: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project 29: 801-807.
- SIMPSON BB (1979) Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. En: Duellman WE (Ed.): The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution and Dispersal. Univ. Kansas, Lawrence: 157-188.
- SOLBRIG O (1976) The origin and floristic affinities of the South American temperate Desert and Semidesert regions. En: Goodall DW (Ed.): Evolution of Desert Biota. Univ. Texas Press, USA: 4-49.
- TRICART J (1969) Le modelé des régions sèches. En: Tricart J & A Cailleux (Eds.): Traité de Géomorphologie, IV. S.E.D.E.S., Paris: 1-472.
- VAN DER HAMMEN T (1974) The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Journal of Biogeography 1: 3-26.

- VAN DER HAMMEN T (1979) Changes in life conditions on earth during the past one million years. *Det Kongelige Videnskabernes Selskab* 22: 1-32.
- VAN DER HAMMEN T, JH WERNER & H VAN DER DOMMELEN (1973) Palynological record of the upheaval of the northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Review of Paleobotany and Palynology* 16: 1-122.
- VAN HUSEN C (1967) Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Freiburger Geographische Hefte* 4: 1-113.
- VARELA J (1976) Geología del cuaternario de laguna de Taguatagua (Provincia de O'Higgins). *Actas I Congreso Geológico Chileno*, Santiago: D81-D113.
- VILLAGRAN C (1980) Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales National Park (Chile). *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.
- VILLAGRAN C, J ARMESTO & MT KALIN ARROYO (1981) Vegetation in a high Andean Transect between Turi and Cerro Leon in Northern Chile. *Vegetatio* 48: 3-16.
- VILLAGRAN C, MT KALIN ARROYO & J ARMESTO (1982) La vegetación de un transecto altitudinal en los Andes del Norte de Chile (18-19°S). En: Veloso A & E Bustos (Eds.): *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile* (Arica, Lat. 18°28'S). Vol. 1. Rostlac, Montevideo: 13-69.
- ZINSMEISTER WJ (1978) Effect of formation of the west antarctic ice sheet on shallow water marine faunas of Chile. *Antarctic Journal of United States* 13: 25-26.