

## Historia de la vegetación del sitio Huapilacuy II durante el Holoceno Medio a partir del análisis polínico y de macrofósiles vegetales, isla Grande de Chiloé, Chile

\*Liliana Londoño<sup>1</sup>, Carolina Villagrán<sup>2</sup>, Ismael Rincón<sup>3</sup>,  
Luis Felipe Hinojosa<sup>1,4</sup>, Giselle Andrea Astorga<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile.  
liliana.londono@ug.uchile.cl; lfhinojosa@uchile.cl

<sup>2</sup> Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile.  
carolinavillagran.moraga@gmail.com

<sup>3</sup> Instituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Avenida Eduardo Morales Miranda, Campus Isla Teja, Valdivia, Chile.  
irincon\_75@yahoo.com; giselle.astorga@uach.cl

<sup>4</sup> Instituto de Ecología y Biodiversidad, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile.

\* Autor para correspondencia: liliana.londono@ug.uchile.cl

**RESUMEN.** En este estudio se examina el sitio fosilífero Huapilacuy II de edad del Holoceno Medio (7.344±51-6.865±58 años cal. AP), situado en la costa noroccidental de la isla Grande de Chiloé. Esta área no fue afectada directamente por las sucesivas glaciaciones del Pleistoceno, lo que le otorga relevancia biogeográfica como potencial área de refugio y estabilidad para la vegetación. La presencia de macrofósiles vegetales, contenidos en una secuencia sedimentaria de alrededor de 300 cm de espesor, confiere un especial interés al depósito, debido a la escasa información disponible sobre este tipo de indicadores en los estudios paleoambientales del sur de Chile. Aunque numerosos registros polínicos de la región de Los Lagos (40-44° S) documentan, a partir del Holoceno, la recolonización de los distintos bosques templado-lluviosos que hoy ocupan este territorio, no existen registros para el Holoceno en el litoral pacífico de esta región. El objetivo de este trabajo es reconstruir las condiciones ambientales y paleoecológicas locales con base en el contexto estratigráfico y el análisis de los macrofósiles vegetales del sitio Huapilacuy II. Adicionalmente, a partir del análisis polínico del depósito, aportar nuevos antecedentes para la reconstrucción de las características regionales de la vegetación durante el Holoceno Medio. El registro de macrofósiles de especies palustres contenidos en los sedimentos de la parte inferior de la secuencia sedimentaria estudiada, junto con el análisis polínico de la misma, documentan una primera fase de colonización vegetal fechada en 7.344±51 años cal. AP, con predominio de Poaceae, helechos y árboles con capacidad de regeneración en áreas abiertas, como *Embothrium coccineum* y *Drimys winteri*. El análisis de los macrofósiles foliares contenidos en varias capas intercaladas en la parte media de la secuencia sedimentaria y el registro polínico del depósito evidencian el desarrollo local/regional de bosques densos, muy húmedos dominados por *Aextoxicon punctatum*, asociado a varias especies de Myrtaceae. Destaca la presencia de especies indicadoras de humedad edáfica, como *Luma chequen*, *Myrceogenia* sp. y Myrtaceae tipo *Blepharocalyx*, ensamble concordante con las condiciones de sedimentación y desarrollo local de bosques pantanosos o ribereños. Este ambiente de bosque higrófilo es, además, consistente con el ensamble de los musgos fósiles del sitio, en el que predominan taxa correspondientes a los géneros *Weymouthia*, *Ptychomnium*, *Rigodium*, *Porothamnium* y *Eucamptodon*, característicos de bosques densos con dosel cerrado. La correlación regional del espectro polínico del sitio Huapilacuy II con otros registros de la región de Los Lagos permite establecer diferencias latitudinales y longitudinales en la composición arbórea de los bosques templado-lluviosos que se expandieron durante el Holoceno Temprano a Medio. En particular, para la costa noroccidental de la isla Grande de Chiloé se establece la presencia de la asociación costera del bosque valdiviano (*As. Lapagerio-Aextoxiconetum*), distribuida actualmente en el litoral chileno entre los 30 y 43° S. En contraste, para otras áreas de la región las asociaciones valdivianas registradas exhiben dominancia de *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata*, *Weinmannia trichosperma* y distintas especies de *Nothofagus*. No obstante, las diferencias en la composición arbórea, las especies de briófitas fósiles registradas en varios de los sitios comparados son comunes con las reseñadas para los bosques de la costa noroccidental de Chiloé, lo que muestra la amplitud ecológica de las briófitas chilenas asociadas a bosques templado-lluviosos perennes con dosel cerrado.

*Palabras clave:* Imprentas foliares, Tafonomía, Musgos, Análisis polínico, Sucesión sedimentaria.

**ABSTRACT. Mid-Holocene vegetation history based on palynological and plant macrofossil analyses of the site Huapilacuy II, Isla Grande de Chiloé, Chile.** This study examines the new fossiliferous site Huapilacuy II of Mid-Holocene age (7,344±51-6,865±58 cal years BP.) located in the northwestern coast of the Isla Grande de Chiloé. This area was not affected by the successive Pleistocene glaciations, and therefore it presents a biogeographic relevance as a potential area of refugia and stability for the vegetation. The presence of plant macrofossils contained in a sedimentary sequence of ca. 300 cm thick, confers a special interest to the site, due to the scarce information available on this type of indicator in paleoenvironmental studies of southern Chile. Additionally, several pollen-based reconstructions from the southern Lake District of Chile (40-44° S), document the Holocene sequence of recolonization by the different temperate rainforests types that today occupy this region, although there are non-Holocene records for the Pacific coast of the region. The aim of this study is to reconstruct the local environmental conditions and paleoecology based on the stratigraphic context and the analysis of plant macrofossils at the site Huapilacuy II. In addition, based on the pollen analysis of the deposit, we provide new information to reconstruct the regional characteristics of the vegetation during the Middle-Holocene. In particular, the plant macrofossil record of marsh species contained in the sediments of the lower section of the studied sedimentary sequence, together with the pollen analysis of the same sequence, document a first phase of plant colonization at 7,344±51 cal yrs. BP, with predominance of Poaceae, ferns, and trees with regeneration capacity in open areas, such as *Embothrium coccineum* and *Drimys winteri*. The analysis of leaf macrofossils and palynomorphs recovered from several intercalated layers, from the middle section of the sedimentary sequence, show the local and regional development of dense and very humid forests dominated by *Aextoxicon punctatum*, associated with several species of Myrtaceae. The presence of soil moisture indicator species, such as *Luma chequen*, *Myrceugenia* sp. and Myrtaceae *Blepharocalyx*-type is consistent with the sedimentary environment and the local development of swamp or riverine forests. This hygrophile forest environment is also consistent with the assemblage of fossil mosses, dominated by species that grow today in dense closed-canopy forests, such as *Weymouthia*, *Ptychomnium*, *Rigodium*, *Porothamnium* and *Eucamptodon*. The regional correlation of the pollen spectra from Huapilacuy II and other records from the Lake District allows us to establish latitudinal and longitudinal differences of tree composition in the temperate-rainforests that expanded during the Early to Mid-Holocene. In particular, this study established for the northwestern coast of the Isla Grande de Chiloé the presence of the coastal association of the valdivian forest (As. *Lapagerio-Aextoxiconetum*), currently distributed along the Chilean coastline between 30° - 43° S. In contrast, the Valdivian associations recorded in other areas of the region exhibit the dominance of *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata*, *Weinmannia trichosperma* and different species of *Nothofagus*. Despite the differences in tree composition, the fossil bryophyte species recorded in several of the sites compared are common with those reported for Huapilacuy II, thus showing the wide ecological range of Chilean bryophytes associated with closed-canopy temperate-rainforests.

*Keywords:* Leaf impressions, Taphonomy, Mosses, Pollen analysis, Sedimentary succession.

## 1. Introducción

Múltiples registros polínicos de la región de Los Lagos, en el sur de Chile (40-44° S) documentan la recolonización postglacial, durante el Holoceno, de los elementos más termófilos de los bosques templado-lluviosos que actualmente ocupan gran parte de este territorio (Fig. 1A-B; e.g., Heusser *et al.*, 1999; Villagrán, 2001). En la costa oriental de Chiloé y el seno de Reloncaví, la expansión de *Weinmannia trichosperma* Cav., desde el Holoceno Temprano, seguida de máximos de *Eucryphia cordifolia* Cav. y *Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don, ambos indicadores de bosque valdiviano perenne, sugieren condiciones cálidas durante el Holoceno Temprano a Medio (Fig. 1A, sitios 5, 8-10, Villagrán, 1985, 1988; Moreno, 1998; Abarzúa *et al.*, 2004). Concordantemente, en la misma región y durante el mismo lapso, domina *Nothofagus dombeyi* (Mirb.)

Oerst en el llano Longitudinal (Fig. 1A, sitios 1 y 4, Heusser, 1966; Markgraf, 1991; Castillo *et al.*, 2011), y en la cordillera de los Andes en el bosque Deciduo de *Nothofagus procera/obliqua* (Fig. 1A, sitios 2 y 3, Villagrán, 1980). Sin embargo, no existen registros polínicos para el Holoceno del litoral pacífico de la región. Esta área que no fue afectada directamente por los glaciares durante el Pleistoceno tardío (Denton *et al.*, 1999), adquiere una relevancia biogeográfica, por la eventual persistencia *in situ* de vegetación durante los ciclos glaciales-interglaciales. La presencia de un depósito sedimentario en el sitio Huapilacuy II, fechado para el Holoceno Medio, situado en el acantilado de la playa Chaumán, península de Lacuy, en la costa norpacífica de la isla Grande de Chiloé (Figs. 1-4), ofrece esta oportunidad. En particular, la presencia de varias capas de macrofósiles vegetales en los sedimentos de la secuencia estratigráfica confiere un remarcable interés al sitio. El objetivo de este trabajo

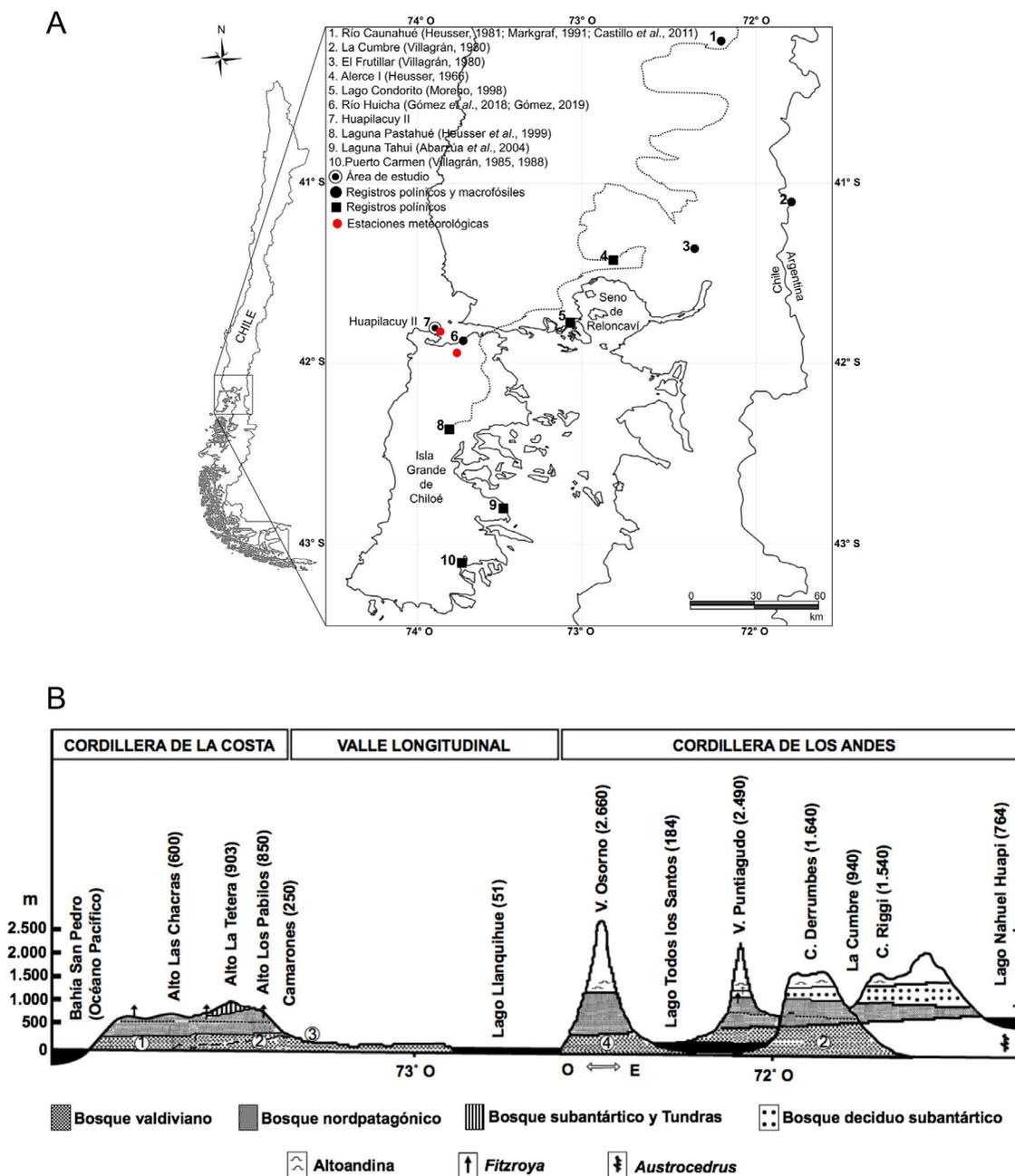


FIG. 1. A. Mapa con la ubicación geográfica del sitio Huapilacuy II en la península de Lacuy, costa noroccidental de la isla Grande de Chiloé. Se indican también la ubicación de los otros sitios con registros de polen y/o macrofósiles vegetales utilizados en las comparaciones regionales y las estaciones meteorológicas citadas en el texto. La línea punteada demarca el límite máximo del hielo durante el Último Máximo Glacial (UMG). B. Distribución de los principales tipos regionales de bosques templado-lluviosos a lo largo de un transecto Costa-Cordillera a los 41° S (modificado de Villagrán *et al.*, 1993). Para el tipo bosque valdiviano se incluyen, además, sus asociaciones florísticas representadas en los transectos: 1. Bosque de “olivillo” costero (*As. Lapagerio-Aextoxiconetum* Oberdorfer 1960); 2. Bosque de “coihue” y “ulmo” de los pisos inferiores de ambas cordilleras (*Dombeyo-Eucryphietum* Oberdorfer 1960); 3. Bosque de “roble”, “laurel” y “lingue” del Llano Longitudinal (*Nothofago-Perseetum*; Oberdorfer, 1960); 4. Bosque de “coihue”, “tineo” y “avellanillo” de las laderas andinas volcánicas (*Lomatium-Weinmannietum*; Villagrán, 1980).



FIG. 2. A. Sitio fosilífero Huapilacuy II. La barra equivale a 25 cm. B-D. Macrofósiles foliares rescatados en este sitio, península de Lacuy, costa noroccidental de la isla Grande de Chiloé. La barra equivale a 2 cm.

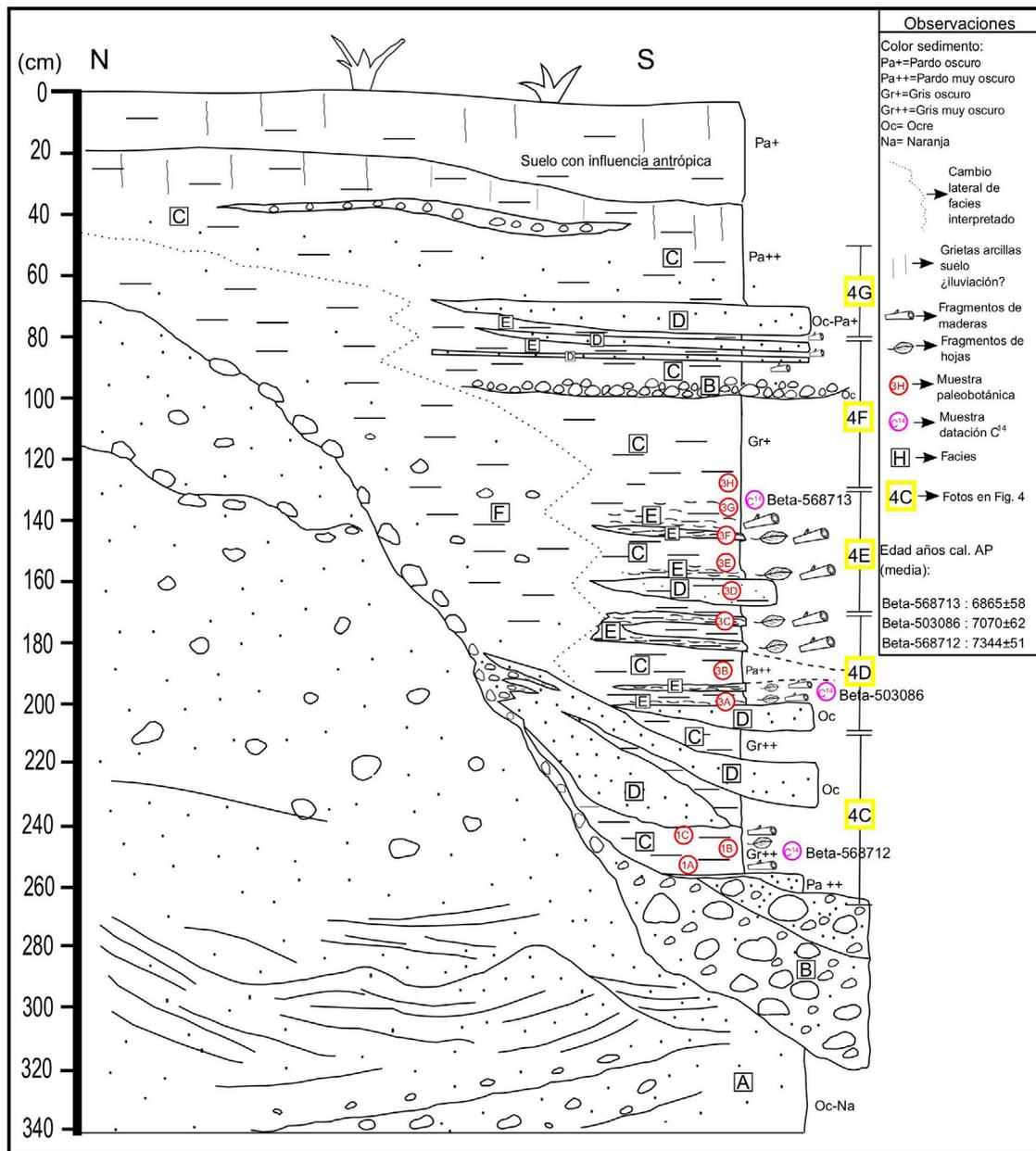


FIG. 3. Columna estratigráfica del sitio fosilífero Huapilacuy II. Muestra esquemáticamente las seis facies en las que se han agrupado los depósitos sedimentarios que constituyen la secuencia estratigráfica y la posición de las muestras paleobotánicas y de las dataciones radiocarbónicas. También se indica la posición de las fotografías de la figura 4.

es reconstruir el paleoambiente local, sobre la base de la interpretación de la secuencia sedimentaria y el contenido de microfósiles foliares y de musgos. Adicionalmente, se busca enriquecer este estudio con una reconstrucción de la vegetación regional del área, con base en el análisis del contenido de

polen y esporas de los sedimentos. De particular interés es evaluar el potencial indicador del *prox* microfósiles vegetales para profundizar en las condiciones paleoecológicas locales, si se tiene en cuenta el escaso conocimiento sobre este tipo de indicadores para el sur de Chile. Aunque recientemente

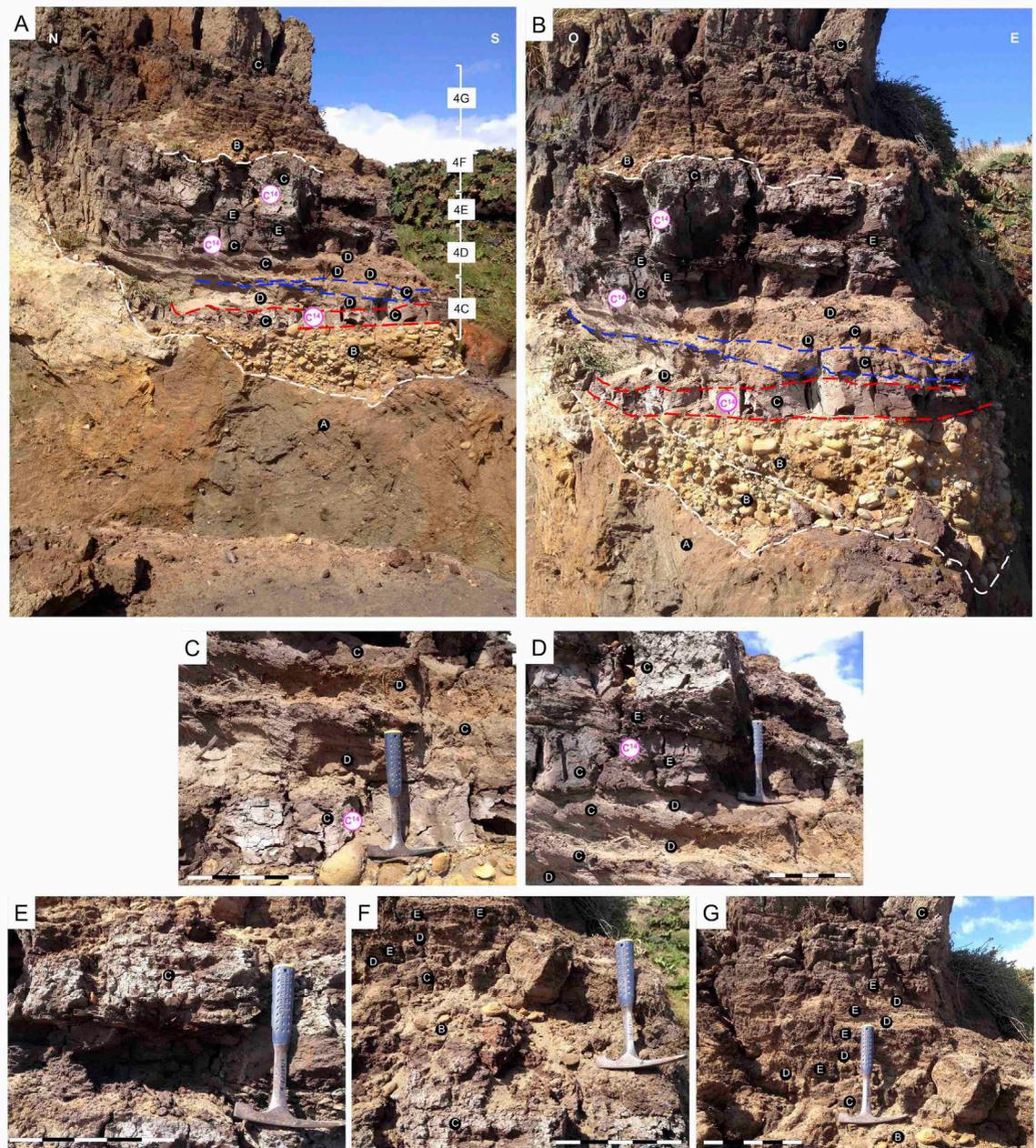


FIG. 4. Sitio fosilífero Huapilacuy II, detalle de la estratigrafía, facies presentes en el área de estudio y posición de las dataciones radiocarbónicas (A-B); C. Facies de limo arcilloso o arcilla limosa de colores gris oscuro y pardo oscuro (facies C), intercalada con facies de litoarenita o sublitoarenita de gruesa a fina, con espesor máximo 40 cm, de color ocre (facies D); D. Facies de aspecto turboso con acumulación de restos vegetales, de color gris muy oscuro a negro (facies E), intercalada con facies C y D; E. Detalle de facies C; F-G. Facies de conglomerado clastosoportado con matriz de esqueleto de cantos de rocas ígneas y sedimentarias, subangulosas y subredondeadas, de centil 10 cm en el estrato inferior de la columna y 3 cm en el estrato superior, color ocre (facies B), intercalada con facies C, D y E. La correspondencia de las fotografías detalladas C-G se indican también en la columna estratigráfica.

se ha tenido en consideración el valor indicador del contenido de troncos y madera fósiles en numerosos registros paleobotánicos glaciales (Villagrán *et al.*, 2019), existen escasos estudios de macrofósiles vegetales en depósitos fosilíferos del sur de Chile (Moore, 1978; Villagrán, 1980; Markgraf, 1985, 1991; Gutiérrez *et al.*, 2008; Castillo *et al.*, 2011; Hinojosa y Pérez, 2011; Hinojosa *et al.*, 2011, 2012; Londoño *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2018; Gómez, 2019). En este trabajo se discuten las evidencias de macrofósiles examinadas en el sitio de estudio, en relación con los principales resultados obtenidos en estas investigaciones para el Holoceno Medio de la región de Los Lagos.

## 2. Área de estudio

El sitio fosilífero Huapilacuy II se sitúa en la costa norte de la isla Grande de Chiloé, al oeste de la ciudad de Ancud, en playa Chaumán, extremo oriental de la península de Lacuy, 41°46'53" de latitud Sur y 73°54'11" de longitud Oeste (Fig. 1). Corresponde a una secuencia sedimentaria que se dispone en discordancia sobre los estratos de la Formación Lacui, del Mioceno inferior a medio, que presenta una distribución continua en la costa pacífica de Chiloé, desde Cucao al sur (Quiroz *et al.*, 2003, 2004). En el mismo acantilado de playa Chaumán, afloran potentes depósitos de areniscas y gravas, con intercalación de tres capas de sedimentos ricos en restos orgánicos que contienen polen, maderas y otros restos vegetales (localidad fosilífera Huapilacuy I). La capa intermedia ha sido fechada en 42.679±263 años cal. AP y ubica temporalmente el depósito en un interstadial de la última glaciación Llanquihue (Londoño *et al.*, 2018).

El clima actual de la región es templado-lluvioso y, por su particular situación geográfica el área está favorecida por condiciones oceánicas, como lo indica una comparación del nivel promedio anual y distribución mensual de las precipitaciones de dos registros meteorológicos cercanos al sitio de estudio (Fig. 1A). La estación Punta Corona (41°47' S-73°52' O), con 2.410,5 mm de precipitación anual promedio, muestra una variación estacional más constante de las lluvias propia de los climas oceánicos, con un leve descenso por bajo 100 mm en el mes de enero (93 mm). En contraste, la estación Pudeto situada hacia el sudeste (41°54' S-73°48' O) y con 1.808,7 mm de precipitación anual promedio, exhibe

una variación estacional de las lluvias característica de los climas con tendencia mediterránea, con descensos ostensibles de las precipitaciones durante los meses de noviembre (84,6 mm), diciembre (66,3 mm) y febrero (80,4 mm) (Hajek y Di Castri, 1975). La vegetación regional de la costa noroccidental de la isla Grande de Chiloé corresponde al tipo de bosque valdiviano costero dominado por *Aextoxicon punctatum* Ruiz & Pav. asociado a distintas especies de mirtáceas como *Myrceugenia planipes* (Hook. & Arn.) O. Berg, *M. ovata* (Hook. & Arn.) O. Berg, *Luma apiculata* (DC.) Burret y *Amomyrtus luma* (Molina) D. Legrand & Kausel (As. *Lapagerio-Aextoxiconetum* Oberdorfer 1960, Fig. 1B). En el acantilado costero donde se ubica el sitio fosilífero objeto de este estudio, domina un matorral arbustivo espinoso denso de *Chusquea quila* Kunth, *Gunnera tinctoria* (Molina) Mirb., *Eryngium paniculatum* Cav. & Dombey ex F. Delaroche, *Greigia sphacelata* (Ruiz & Pav.) Regel, *Pernettya mucronata* (L. f.) Gaudich. ex A. Spreng., *Fuchsia magellanica* Lam. y *Escallonia rubra* (Ruiz & Pav.) Pers., entre otras. El área se encuentra parcialmente alterada por actividades de pesca artesanal y turismo.

## 3. Materiales y métodos

Macrofósiles correspondientes a restos de plantas palustres no determinados fueron extraídos de los limos arcillosos de la base de la columna estratigráfica estudiada (260 y 240 cm, facies C, Figs. 3 y 4). Los macrofósiles foliares y de musgos se obtuvieron de varias capas con acumulación de restos vegetales contenidos entre los 200 y 120 cm de la columna estratigráfica, y se analizaron en conjunto (facies E, Figs. 3 y 4). Las hojas fueron recuperadas directamente de los sedimentos utilizando pinzas de punta fina y puntas de preparación. Para el análisis foliar se realizaron descripciones macroscópicas considerando características como ápice, base, forma y tamaño de la hoja y presencia de ornamentaciones (*e.g.*, tricomas). Para el análisis microscópico, un fragmento de cada hoja fue aclarado con cloro comercial por 1 a 3 horas, lavado con abundante agua y deshidratado con alcohol al 95, 75 y 50%. Las muestras fueron teñidas con safranina al 2%.

Para separar los fragmentos finos de plantas de los sedimentos, *ca.* 1,2 kg de los sedimentos sobrantes de la extracción de las hojas fueron sumergidos en NaOH al 5% durante dos semanas, lavados con abundante

agua y tamizados a diferentes tamaños de grilla (2 mm, 600  $\mu\text{m}$ , 250  $\mu\text{m}$  y 125  $\mu\text{m}$ ). Los macrofósiles fueron seleccionados bajo un estereoscopio ZEISS-Stemi DV4 utilizando pinzas y pinceles de punta fina, separados por morfotipos y depositados en diferentes viales rotulados. Las fotografías fueron tomadas con un estereoscopio ZEISS-Stemi 2000-C y con un microscopio ZEISS-AxioLab.A1, con cámaras AxioCam MRc. Los macrofósiles fueron identificados por comparación con especímenes depositados en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural (Herbario MNHN) y con especímenes publicados en bases de datos digitales (*Cuticle Database*, <https://cuticledb.eesi.psu.edu/>). Adicionalmente, se realizaron comparaciones con las descripciones y microfotografías de cutículas de géneros particulares publicadas (Barrera y Meza, 2006; Retamales y Scharaschkin, 2015).

Para el análisis polínico se examinaron ocho muestras extraídas a intervalos regulares de 10 cm, de los sedimentos arcillo-limosos y limo-arenosos con capas de acumulación de hojas intercaladas entre 200 y 120 cm en la columna estratigráfica (Fig. 3, muestras 3A-H, Fig. 4A-B, D-F). Sumado a lo anterior, se examinaron tres muestras procedentes de una capa de limos arcillosos ubicada entre 260 y 240 cm de la columna estratigráfica (facies C, Fig. 3, muestras 1A-C, Fig. 4A-C), que sobreyace al conglomerado con matriz arenosa (facies B, Fig. 3). Se procesó 1 cm<sup>3</sup> de cada muestra de acuerdo con los protocolos físicoquímicos usados convencionalmente para el análisis polínico: defloculación con KOH, desmineralización con HF, lavado con C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>O<sub>2</sub>, acetólisis, deshidratación con C<sub>4</sub>H<sub>10</sub>O y montaje en silicona. Para la identificación de los taxa se usaron las descripciones de polen y esporas de Chile (Heusser, 1971; Villagrán, 1980). El examen polínico se realizó con microscopio ZEISS-AxioLab.A1 y los recuentos se llevaron a cabo hasta completar un total de más de 300 granos en cada nivel (371 a 503), a excepción de los tres niveles de la base de la secuencia que contenían menos polen y esporas, donde los recuentos se llevaron hasta completar un mínimo de 200 granos por cada nivel (219 a 277). El diagrama de polen se realizó con el programa TILIA y las zonas polínicas fueron definidas con el programa CONISS (Grimm, 1987). Todas las muestras analizadas en este estudio se encuentran depositadas en el Laboratorio de Paleoecología, Universidad de Chile.

Una muestra de limo arenoso colectada entre los 140-120 cm de la secuencia y una muestra de limo arcilloso colectada entre los 260-240 cm fueron enviadas para dataciones por medio de espectrometría de masas con aceleradores (AMS, por sus siglas en inglés). Adicionalmente, fragmentos de hojas depositadas en estratos de la facies E con una máxima acumulación de material vegetal, entre los 200 y 190 cm de profundidad (Figs. 3 y 4D), fueron extraídos utilizando pinzas de punta fina y enviadas para datación al laboratorio Beta Analytic Inc., Florida.

## 4. Resultados

### 4.1. Estratigrafía y facies

El sitio donde se tomaron las muestras está representado por una sucesión sedimentaria de ca. 320 cm de potencia. La base de la sucesión es un contacto erosivo de pendiente dirigida al sur y sureste, sobre un paleorrelieve o barranco excavado en rocas de la Formación Lacuí, de origen marino con influencia volcánica. En el sitio estudiado, esta unidad está formada por un paraconglomerado con matriz de litoarenita con arcilla (posiblemente debido en parte a alteración) y abundantes fragmentos de rocas ígneas (facies A, Figs. 3 y 4A-B), con estratificación cruzada. La secuencia holocena comienza con un conglomerado que define un cuerpo acanalado de 60 cm de espesor máximo hacia el sureste (Fig. 4A-B), acuñándose hacia el nornoroeste. En general, corresponde a un ortoconglomerado con matriz de arenas que internamente es heterogéneo; se observa un estrato inferior que buza hacia sursudeste, con muy poca matriz arenosa, y le sobreyace, en contacto neto, un estrato de ortoconglomerado con mayor porcentaje de matriz arenosa. En ambos estratos los cantos rodados son de rocas ígneas y sedimentarias, subredondeados a subangulosos con centil 10 cm (facies B, Figs. 3 y 4).

El contacto de este ortoconglomerado con el estrato suprayacente es neto y plano. Este último está constituido por arena color pardo oscuro, de no más de 10 cm de espesor, y se acuña hacia el nornoroeste hasta desaparecer. Desde el techo de este estrato de arena (prof. 250 cm) y hasta 20 cm bajo la superficie (Figs. 3 y 4) la estratigrafía es más compleja. Por una parte, hacia el lado sur del afloramiento hay intercalación de varias facies. Por otro lado, hacia el

paleorrelieve (lado norte), entre 200 y 40 cm (Fig. 3) hay un cambio lateral de facies (facies F, Fig. 3).

En torno a los 100 cm de profundidad en la columna, hay un nivel de conglomerado, también de facies B, pero con cantos de centil 3 cm, inferior al mostrado en el canal de la base de la columna (Figs. 3 y 4F-G). Este nivel se sigue con dificultad en el afloramiento, posiblemente debido a su espesor de pocos centímetros y a que la erosión causada por lluvias o los desprendimientos lo han cubierto de forma parcial (Fig. 4F).

En el lado sur del afloramiento, entre los 250 y 20 cm, predomina un limo arcilloso y arcilla limosa y puede contener arena fina (facies C, Fig. 3) de colores gris oscuro a muy oscuro y pardo muy oscuro (Fig. 4A-G). En esta facies C, el limo arcilloso muestreado entre los 260-240 cm de la secuencia, fue fechado en  $7.344 \pm 51$  años cal. AP (Tabla 1, Beta-568712, Figs. 3 y 4C). Mientras que el limo muestreado entre los 140-120 cm de profundidad en la secuencia fue fechado en  $6.865 \pm 58$  años cal. AP (Tabla 1, Beta 568713, Figs. 3 y 4C). Hay, además, niveles intercalados de aspecto turboso (facies E, Fig. 3), con espesores no superiores a 10 cm. En general estos niveles son horizontales, aunque algunos buzanan hacia el sur y bajo él se acuña el estrato subyacente (facies C, Fig. 3) (e.g., entre 200 y 180 cm, Figs. 3 y 4D). Estos niveles contienen restos vegetales como hojas y/o maderas, tallos, raíces y frutos. En otros casos los restos orgánicos vegetales son indiferenciados, pero forman también niveles horizontales que dan un color gris oscuro al sedimento (e.g., entre 140 y 130 cm, Figs. 3 y 4E-F). En esta facies E, la datación de las hojas depositadas entre los 200 y 190 cm de profundidad fue fechada en  $7.070 \pm 62$  años cal. AP (Tabla 1, Beta-503086, Figs. 3 y 4D). La tercera facies que aparece asociada se muestra en cuerpos

predominantemente arenosos que, en general, no tienen espesores superiores a 20 cm, que se acuñan en el extremo norte y tienden a ser tabulares hacia el sur (facies D, Fig. 3). La litología en general es litoarenita fina a gruesa. Los dos estratos inferiores de esta facies forman parte hacia el norte de un mismo cuerpo (240-180 cm) que continúa con una grava asociada al paleorrelieve. Por otro lado, entre los 90 y 60 cm en la columna se presenta una asociación rítmica entre estratos arenosos (facies D, Fig. 3) y sedimento turboso (facies E, Figs. 3 y 4F-G). A unos 40 cm de profundidad hay lo que parece ser un lente de conglomerado cuya continuidad lateral no está clara, pero que posiblemente se trate de otro nivel con gravas como la facies B.

Hacia el lado del paleorrelieve (norte), entre 200 y 40 cm (Fig. 3) predomina una facies de arena y grava fina matriz-soportada (matriz fina con limo, arena fina y arcilla). El paleorrelieve está cubierto por cantos rodados similares a los de la facies B.

#### 4.2. Macrofósiles vegetales

Los macrofósiles vegetales recuperados de la facies E de la secuencia Huapilacuy II están dominados principalmente por hojas de plantas vasculares con tamaño promedio de 3 cm (rango 0,8-6 cm), así como restos de briófitos de tamaños frecuentemente milimétricos a centimétricos. Los macrorrestos vegetales, tanto vasculares como no vasculares se caracterizan por presentar escasa fragmentación y abrasión. Del total de las 60 hojas y fragmentos de hojas recuperados, el examen macroscópico y microscópico permitió establecer la presencia de *Aextoxicon punctatum* (Fig. 5A-D), como la especie más abundante (52 muestras). Se determinaron, además, al menos cuatro morfoespecies de mirtáceas, con

**TABLA 1. EDADES RADIOCARBÓNICAS CONVENCIONALES Y CALIBRADAS DEL SITIO HUAPILACUY II, PENÍNSULA DE LACUY, COSTA NO DE LA ISLA GRANDE DE CHILOÉ.**

Código laboratorio	Edad años <sup>14</sup> C AP	Edad años * cal. AP (95,4%)	Edad años * cal. AP (media)	Profundidad (cm)	Material
Beta-568713	6.060±30	6.974–6.747	6.865±58	120-140	Limo arenoso
Beta-503086	6.210±30	7.166–6.949	7.070±62	190-200	Macrofósiles de plantas
Beta-568712	6.450±30	7.423–7.266	7.344±51	240-260	Limo turboso

\* Fechas calibradas utilizando curva SHcal20 (Hogg et al., 2020), OxCal versión 4.4.

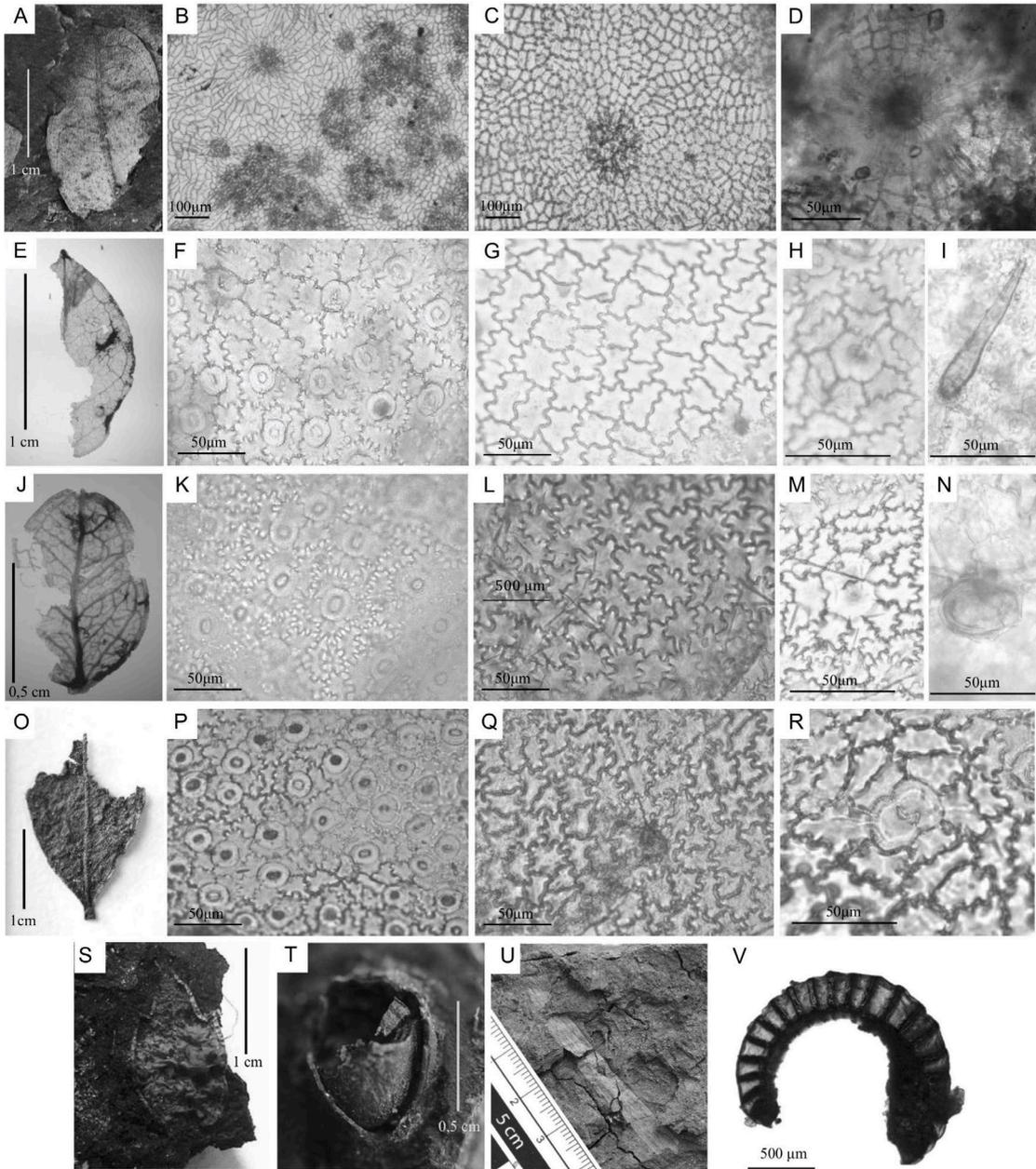


FIG. 5. Macrofósiles de plantas del sitio fosilífero Huapilacuy II. **A-D.** *Aextoxicon punctatum* (HU-H24): **A.** Hoja fósil, **B.** Epidermis abaxial, **C.** Epidermis adaxial, **D.** Tricoma estrellado; **E-I** *Amomyrtus luma* (HU-H40): **E.** Hoja fósil, **F.** Epidermis abaxial, **G.** Epidermis adaxial, **H.** Cavidad secretora, **I.** Tricoma simple; **J-N** *Luma chequen* (HU-H37): **J.** Hoja fósil, **K.** Epidermis abaxial, **L.** Epidermis adaxial, **M.** Cavidad secretora, **N.** Tricoma glandular; **O-R** *Myrceugenia* sp. (HU-H34): **O.** Hoja fósil, **P.** Epidermis abaxial, **Q.** Epidermis adaxial, **R.** Cavidad secretora; **S.** *Berberis* sp. (HU-H38); **T.** Fruto/semilla de *Aextoxicon punctatum* (HU-F17); **U.** Epidermis de especie palustre (HU-E8); **V.** Esporangio de helecho (HU-EH).

mayor afinidad a *Amomyrtus luma* (Fig. 5E-I), *Luma chequen* (Feuillée ex Molina) A. Gray (Fig. 5J-N) y *Myrceugenia* sp. (Fig. 5O-R). Además, dos hojas

tipo *Berberis* (Fig. 5S) y frutos, probablemente de *Aextoxicon punctatum* (Fig. 5T). Además, en la base de la secuencia (facies C, 260-240 cm) se rescataron

macrofósiles correspondientes a tallos y epidermis de Poaceae y otras plantas palustres, probablemente Cyperaceae.

Los macrofósiles de plantas recuperados del tamizado de los sedimentos corresponden a epidermis de especies palustres (Fig. 5U), esporangios de helechos (Fig. 5V), y “hojas” de musgos de tamaños micrométricos a milimétricos y plantas completas de tamaños milimétricos a centimétricos. El examen microscópico de este material permitió la identificación de *Weymouthia cochlearifolia* (Schwägr.) Dixon (Fig. 6A-E), *Ptychomnion cygnisetum* (Müll. Hal.) Kindb. (Fig. 6F-G), *Rigodium* cf. *toxarium* (Fig. 7H), *Eucamptodon perichaetialis* (Mont.) Mont. (Fig. 6I-K), *Porothamnium arbusculans* (Müll. Hal.) M. Fleisch. (Fig. 6L-N) y *Weymouthia mollis* (Hedw.) Broth. Los macrofósiles examinados en el sitio de estudio fueron comparados con otros registros paleobotánicos del Holoceno Medio a Tardío de las regiones de Los Lagos y de Los Ríos, en el sur de Chile (Tabla 2).

### 4.3. Registro polínico

El análisis de agrupamiento permitió dividir la secuencia en cuatro zonas polínicas (Fig. 7).

Zona Huapilacuy-1 (HU-1). Presenta menores proporciones de polen arbóreo (45-47%), en comparación con las otras zonas. En el polen no arbóreo, se registran altas proporciones de herbáceas (32-39%), particularmente en las Poaceae (hasta 32%), así como en los helechos (7-21%). Entre los árboles hay mayores proporciones de *Drimys winteri* (hasta 11%), *Embothrium coccineum* (hasta 17%) y *Lomatia/Gevuina* (hasta 15%), además de *Eucryphia cordifolia*, *Aextoxicon punctatum* y Myrtaceae.

Zona Huapilacuy-2 (HU-2). Exhibe la mayor proporción de polen arbóreo del registro, con valores de hasta 79%. Las especies del bosque valdiviano son dominantes, como *Eucryphia cordifolia*, hasta 40%; *Aextoxicon punctatum*, hasta 17% y Myrtaceae, hasta 18%. Entre las especies asociadas destacan *Azara*, hasta 8%; *Caldcluvia paniculata*, hasta 8% y *Drimys winteri*, hasta 9%. En contraste, el componente característico del bosque nordpatagónico se registra en trazas, que no sobrepasan en conjunto el 4%, entre estos, *Nothofagus* tipo *dombeyi*; *Weinmannia trichosperma*; *Laureliopsis philippiana*. En el estrato herbáceo sobresalen los porcentajes de las Poaceae y el helecho *Lophosoria quadripinnata*.

Zona Huapilacuy-3 (HU-3). Se caracteriza por una disminución del polen arbóreo, con proporciones de ca. 55%. Entre los árboles, disminuyen las proporciones de *Eucryphia cordifolia* y aumentan las de Myrtaceae, con valores de hasta 25%, particularmente Myrtaceae tipo *Blepharocalyx*, con aportes de hasta 8%. Entre las especies de árboles asociados sobresalen *Lomatia/Gevuina*, con valores de hasta 17% y *Azara*, hasta 10%. El polen no arbóreo exhibe diversidad de especies con predominio de Poaceae y Cyperaceae. Se registran asimismo Asteraceae y trazas de otras especies herbáceas (Ericaceae, Chenopodiaceae, *Sanicula*, *Gunnera* y acuáticas tipo *Haloragaceae/Myriophyllum*). Entre los helechos destacan *Lophosoria quadripinnata* y *Blechnum chilensis/magellanicum*.

Zona Huapilacuy-4. (HU-4). Desde la base hacia el techo de la zona se observa una recuperación gradual de las proporciones de polen arbóreo, con máximos de hasta 73%. Las especies más abundantes son *Eucryphia cordifolia* (hasta 39%) y Myrtaceae (hasta 32%). En la base de la zona se observan valores relativamente altos de *Embothrium coccineum* (13%). Se mantienen las especies arbóreas presentes en la zona anterior, pero con proporciones relativamente más bajas. En el polen no arbóreo continúan dominantes las Poaceae. Hay trazas de otras especies herbáceas con afinidad palustre (como *Pilularia*, *Sanicula*, *Pilea uliginosa*, entre otras). Entre los helechos, grandes helechos de sotobosque como *Lophosoria quadripinnata* (hasta 12%) y *Blechnum chilensis/magellanicum* (hasta 15%) presentan las mayores proporciones.

## 5. Discusión

### 5.1. Interpretación de la secuencia estratigráfica

La secuencia corresponde al relleno en un borde de cuenca (Fig. 3). El depocentro de esta cuenca estaría hacia el sur y sureste, indicado por la dirección de la pendiente del paleorrelieve (barranco), las relaciones de corte de algunos estratos (200-180 cm, Fig. 3) y la morfología de otros (e.g., estratos facies D entre 240 y 180 cm, Fig. 3). Otros estratos de la facies D (e.g., 160 o entre 80 y 60 cm) sugieren procedencia de aportes de otras direcciones, producidos, por ejemplo, por desbordamientos de un cauce principal hacia su llanura de inundación.

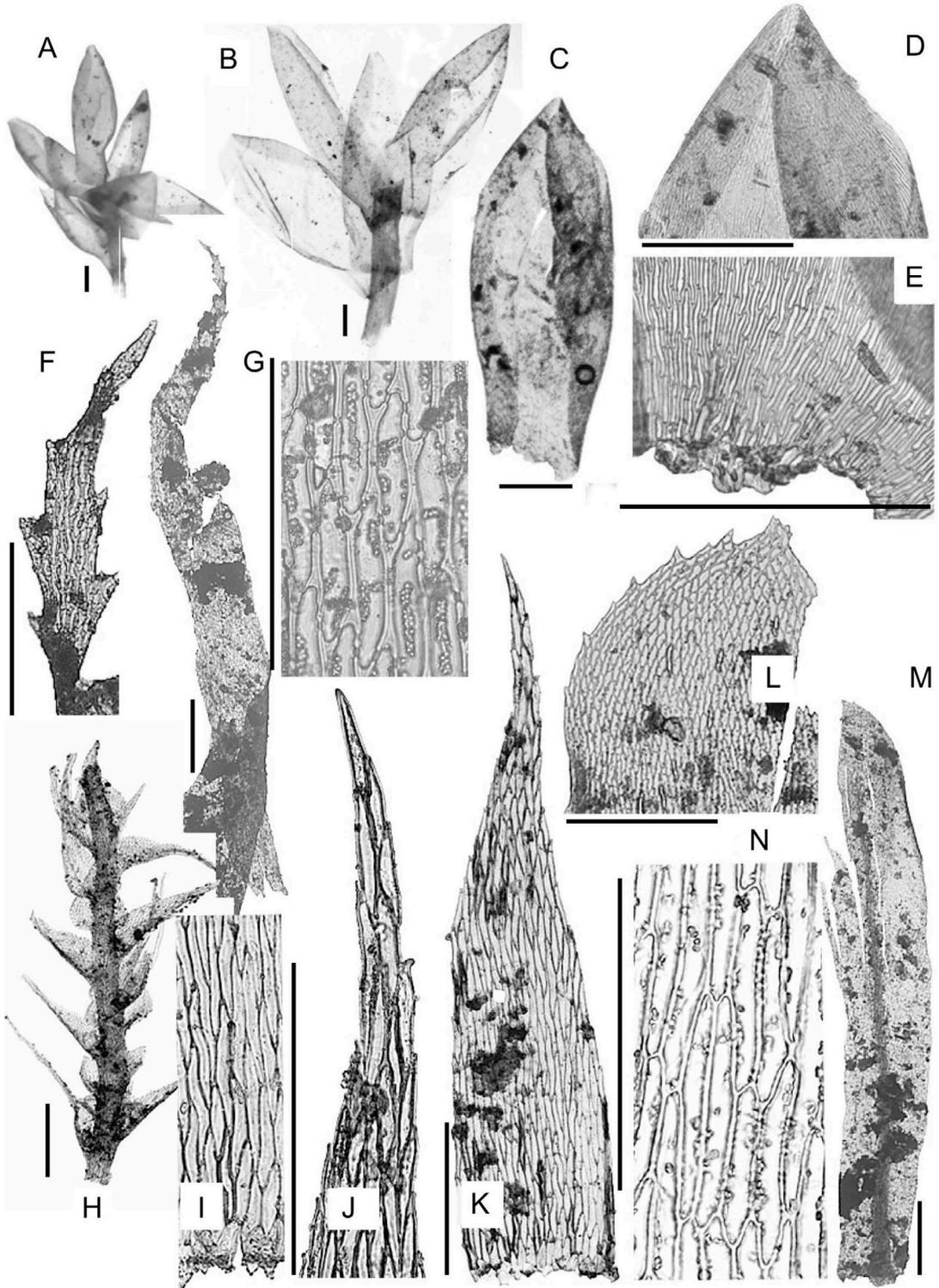


FIG. 6. Macrofósiles de musgos del sitio fosilífero Huapilacuy II: A-E. *Weymouthia cochlearifolia* (HU-BI). F-G. *Ptychomnium cygnisetum* (HU-BIII). H. *Rigodium* cf. *Toxarium* (HU-BVI). I-K. *Eucamptodon perichaetialis* (HU-BVII). L-N. *Porothamnium arbusculans* (HU-BII). La barra equivale a 200  $\mu$ m.



TABLA 2. ESPECIES DE MACROFÓSILES FOLIARES Y DE MUSGOS REGISTRADOS EN SITIOS PALEOBOTÁNICOS DEL HOLOCENO MEDIO A TARDÍO EN LAS REGIONES DE LOS LAGOS Y DE LOS RÍOS, SUR DE CHILE<sup>1</sup>.

Especies	Familia	Río Caunahué	Frutillar/ La Cumbre	Río Huicha	Huapilacuy II	Relictos <sup>2</sup> (especies actuales)
<b>MACROFÓSILES FOLIARES</b>						
<i>Aextoxicon punctatum</i>	Aextoxicaceae	x	-	-	x	x
<i>Amomyrtus luma</i>	Myrtaceae	-	-	x	x	-
<i>Luma chequen</i>	Myrtaceae	-	-	-	x	-
<i>Myrceugenia sp.</i>	Myrtaceae	-	-	-	x	x
<i>Spp. Myrtaceae</i>	Myrtaceae	x	-	x	-	-
<i>Tipo-Berberis</i>	Berberidaceae	-	-	-	x	-
<i>Lomatia ferruginea</i>	Proteaceae	x	-	x	-	-
<i>Drimys winteri</i>	Winteraceae	-	-	x	-	x
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Nothofagaceae	x	-	-	-	-
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Cunoniaceae	x	-	-	-	-
<i>Saxegothea conspicua</i>	Podocarpaceae	x	-	-	-	-
<i>Laureliopsis philippiana</i>	Atherospermataceae	x	-	x	-	-
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Asteraceae	x	-	-	-	-
<i>Cryptocarya alba</i>	Lauraceae	x	-	-	-	-
<b>OTROS MACROFÓSILES</b>						
Frutos de <i>Aextoxicon punctatum</i>		-	-	-	x	-
Tallos y epidermis spp. palustres		-	x	x	x	-
Esporangios de helechos		-	-	-	x	-
<b>MACROFÓSILES MUSGOS</b>						
<i>Brachythecium sp</i>	Brachytheciaceae	x	x	-	-	-
<i>Breutelia integrifolia</i>	Bartramiaceae	x	x	-	-	-
<i>Bryum cfr. laevigatum</i>	Bryaceae	x	x	-	-	-
<i>Hymenodontopsis mnioides</i>	Aulacomniaceae	x	-	x	-	-
<i>Porotricum arbusculans</i>	Neckeraceae	x	-	-	x	x
<i>Porotricum valdiviae</i>	Neckeraceae	x	-	x	-	-
<i>Ptychomnion cygnisetum</i>	Ptychomniaceae	x	-	x	x	x
<i>Rigodium toxarion var. toxarion</i>	Lembophyllaceae	x	-	x	x	x
<i>Weymouthia cochlearifolia</i>	Lembophyllaceae	x	-	-	x	-
<i>Weymouthia mollis</i>	Lembophyllaceae	x	-	x	x	x
<i>Eucamptodon perichaetialis</i>	Dicranaceae	-	-	-	x	-

<sup>1</sup> Gómez *et al.*, 2018; Gómez, 2019; Gutiérrez *et al.*, 2008; Hinojosa y Pérez, 2011; Hinojosa *et al.*, 2011, 2012; Castillo *et al.*, 2011.<sup>2</sup> Se señalan también las especies de musgos presentes actualmente en bosques relictos de neblina de la zona semiárida de Chile (Villagrán *et al.*, 2004)

El paleorrelieve de este borde de cuenca fue excavado en rocas de la Formación Lacui y su erosión aportó cantos con cierta redondez, tanto los que están sobre el paleorrelieve como los que integran la facies B (Fig. 3). En la base de la columna, esta facies tiene un contacto hacia sur y sureste que separa dos ortoconglomerados con distinta proporción de matriz, lo cual es coherente con un aporte procedente del norte (paleorrelieve). Tras el relleno de este cuerpo acanalado, el aporte terrígeno continuó desde el margen norte como escorrentía superficial no canalizada formada por cantos sobre el paleorrelieve y por sedimento de grava matriz-soportado (facies F, Fig. 3). Simultáneamente, hacia el interior de la cuenca, se produjo sedimentación fina (facies C-E, Fig. 3).

El estrato de la facies C situado en la base de la columna (ca. 260-240 cm, Fig. 3) contiene restos vegetales de carácter autóctono, sobre todo hierbas palustres *in situ*, concordantes con el análisis paleobotánico. Para los sedimentos que presentan restos vegetales en niveles (facies E), principalmente foliares, se trataría de aportes desde los márgenes de la cuenca.

La asociación de facies (C, D y E) que constituye la columna estratigráfica estudiada y que se dispone sobre el conglomerado de su base, refleja condiciones de transporte y deposición variables. El ambiente de baja energía de transporte con predominio de la deposición de sedimentos finos y restos vegetales, representado por las facies C y E, fue interrumpido esporádicamente por la entrada de aportes acuosos de mayor energía que depositaron arenas (Facies D). Durante los periodos de acumulación de sedimentos finos (Facies C) se desarrollaron ambientes palustres con aporte de material vegetal arrastrado desde los márgenes de la cuenca (Facies E). Sedimentos lacustres holocenos han sido descritos en Chiloé (Aguilera *et al.*, 2014), formados por depósitos limo arcillosos, con intercalaciones de turba y cenizas.

En lo que concierne al nivel del conglomerado (facies B) ubicado a 100 cm bajo la superficie actual (Fig. 3), se interpreta como un incremento en la capacidad de transporte de la corriente, pero con menor desarrollo, comparado con el evento que originó el conglomerado presente en la base de la secuencia (e.g., 320-260 cm, Fig. 3). A este conglomerado le sobreyace una asociación de facies similar a la descrita entre 320 y 100 cm de profundidad, lo que indica una vuelta a ambientes de baja energía de transporte (facies C).

## 5.2. Cronología de la secuencia

Los dos fechados radiocarbónicos (Tabla 1) procedentes de los limos de la parte inferior (260-240 cm,  $7.344 \pm 51$  años cal. AP) y de la parte superior (140-120 cm,  $6.865 \pm 58$  años cal. AP) del segmento de la secuencia estratigráfica, donde fueron colectadas las muestras paleobotánicas, permiten establecer una edad del Holoceno Medio (Walker *et al.*, 2012) y un lapso de ca. de 500 años para su desarrollo. El tercer fechado procedente de microfósiles de hojas contenidos en sedimentos de la secuencia (200-190 cm,  $7.070 \pm 62$  años cal. AP) muestra buena correlación edad/profundidad con los otros fechados y es consistente con la cronología propuesta.

## 5.3. Colonización vegetal versus tafonomía y estratigrafía

El espectro florístico de la base del diagrama de polen (Zona HU-1, Fig. 7), sugiere una primera fase de colonización vegetal en la parte basal de la secuencia sedimentaria (facies C, Fig. 3, 260-240 cm), con fuerte representación de herbáceas, como Poaceae, Cyperaceae y helechos, asociadas a árboles con capacidad de regeneración en áreas abiertas, como *Embothrium coccineum* y *Drimys winteri*. Consistente con este paisaje abierto de parque arbolado es el registro de abundantes fragmentos de tallos y epidermis de poáceas y hierbas palustres, y anillos de esporangios entre los microfósiles contenidos en los sedimentos de la base de la secuencia (Fig. 6U-V). El análisis de polen y esporas del resto de los sedimentos examinados (facies C-E, Fig. 3, 200-120 cm) registra, en general, un espectro florístico correspondiente a la asociación costera de "olivillo" del bosque valdiviano, con presencia arbórea dominante en todas las zonas polínicas y de las especies arbóreas características de la asociación, *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata*, *Aextoxicon punctatum*, y diversas especies de Myrtaceae y Proteaceae (Zonas HU-2-4, Fig. 7).

No obstante, las distintas metodologías utilizadas para la recuperación de las hojas y los briófitos, la presencia de estructuras vegetales de diferentes tamaños y el potencial de transporte sugieren que los restos vegetales sufrieron un transporte limitado. En particular, el excelente estado de conservación de las improntas foliares, la diversidad y heterogeneidad

de tamaños presentes, así como el escaso grado de fragmentación y abrasión sugieren procesos tafonómicos autóctonos o transporte desde la vegetación local cercana al sitio, concordantes con una geografía de borde de cuenca o un ambiente de aguas calmas con escaso escurrimiento superficial. El análisis de las improntas foliares permite precisar y enriquecer la composición florística de la vegetación del área, establecida por el análisis polínico, y las condiciones ecológicas del hábitat. Por un lado, la dominancia de hojas de *Aextoxicon punctatum*, asociadas a varias especies de Myrtaceae, y la ausencia de restos foliares de *Eucryphia cordifolia* y de *Nothofagus dombeyi* permiten inferir el desarrollo de un bosque de *Aextoxicon punctatum* (“olivillo”) en el área, la asociación costera del bosque valdiviano (Asociación *Lapagerio-Aextoxiconetum*; Oberdorfer, 1960; Fig. 1B). Aun cuando la ausencia de estas especies en el ensamble foliar podría estar determinada por factores tafonómicos como baja producción de órganos foliares y/o limitaciones de transporte y preservación, la coocurrencia de microfósiles de *Eucryphia cordifolia*, *Nothofagus dombeyi* y *Aextoxicon punctatum* ha sido reportada en otros afloramientos de similar edad (e.g., Río Caunahué, Castillo *et al.*, 2011). De tal manera, que la ausencia de estas taxa en el ensamble foliar y su presencia en el registro polínico de Huapilacuy II, sugiere la presencia de estos elementos en áreas alejadas al sitio de estudio. Por otra parte, el predominio numérico de *A. punctatum* respecto al de las especies de mirtáceas está probablemente determinado por el mayor grado de esclerofilia de las hojas de esta especie. En particular, especies de plantas que presentan hojas más robustas, de mayor resistencia mecánica y a la degradación biológica, tienden a estar mejor representadas en el registro fósil (Stear *et al.*, 2005; Astorga *et al.*, 2016). Así mismo, se ha demostrado que las características químicas de *A. punctatum* y otras especies del género *Myrceugenia* producen una hojarasca de baja calidad que retarda o inhibe el proceso de descomposición (Pérez, 1994), lo que explicaría la dominancia de estas especies en el registro Huapilacuy II.

De manera adicional, la presencia de especies indicadoras de condiciones de humedad edáfica, particularmente *Luma chequen* en el registro de microfósiles, y Myrtaceae tipo *Blepharocalyx* en el polen, sugieren una densa vegetación local de bosques muy higrófilos y azonales en galería asociados

a ambientes pantanosos o ribereños. Este tipo de comunidades han sido incluidas por Oberdorfer (1960) en los bosques ribereños de mirtáceas (“*Myrten-Auen*”), es probable que la asociación *Chequeno-Myrceugenetum exsuccae* (Oberdorfer, 1960). Los resultados obtenidos del examen de los briófitos fósiles son concordantes con las condiciones ecológicas sugeridas por el polen y los microfósiles foliares. En particular, todas las briófitas identificadas en el depósito son especies epífitas o de suelo, que crecen en bosques densos, muy húmedos y con dosel cerrado, asociadas indistintamente a diversos tipos de bosques templado-lluviosos laurifolios (Oberdorfer, 1960; Müller, 2009) como *Weymouthia cochlearifolia*, *Ptychomnion cygnisetum*, *Rigodium cf. toxarium*, *Eucamptodon perichaetialis*, *Porothamnium arbusculans* y *Weymouthia mollis*.

#### 5.4. Correlación regional de registros polínicos y microfósiles foliares. Significado ecológico

En general, el análisis polínico del sitio estudiado registra un espectro florístico correspondiente a bosque valdiviano costero dominado por “olivillo” en el área. Los microfósiles vegetales ratifican la importancia local de *Aextoxicon punctatum*, permiten precisar la determinación de varias de las especies de Myrtaceae y corroboran la ausencia local de *Nothofagus*, resultados conjuntos que confirman el desarrollo del bosque de “olivillo”, la asociación costera del bosque valdiviano (Fig. 1B), en el litoral noroccidental de la isla de Chiloé durante el Holoceno Medio (sitios 6 y 7, Fig. 1A). La presencia de esta asociación dominada por especies esclerófilas como el “olivillo”, el “ulmo” y las mirtáceas puede ser la expresión del clima con influencia oceánica imperante en el área. La esclerofilia es eficiente al inhibir la transpiración en las copas de los árboles, en ambientes sujetos a sequía fisiológica por el alto contenido de sales marinas en suspensión en la atmósfera (Pérez, 1994). La correlación con los registros polínicos a escala regional (Fig. 1A) evidencia una composición florística distinta en los registros de la costa oriental de Chiloé, como las lagunas Pastahué (sitio 8) y Tahui (sitio 9), Puerto Carmen (sitio 10) y el Seno de Reloncaví, así como el lago Condorito (sitio 5, Fig. 1A), los cuales muestran la dominancia durante el Holoceno Medio de *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*, asociadas con *Nothofagus* tipo *dombeyi*, lo que sugiere expansión del Bosque de “coihue” y

“ulmo” (*Dombeyo-Eucryphietum*; Oberdorfer, 1960), la asociación central del bosque valdiviano, dominante actualmente en los escalones altitudinales inferiores de la vertiente oriental de la cordillera de la Costa y la ladera occidental de la cordillera de los Andes (Fig. 1B). Por otra parte, las secuencias polínicas precedentes del llano Longitudinal y de la cordillera de los Andes de la región de Los Lagos (sitios 1-4, Fig. 1A) exhiben también cambios en la composición de los bosques que se expanden durante el mismo lapso, por ejemplo, el registro Alerce I (sitio 4, Fig. 1A) documenta el desarrollo de una variante del bosque valdiviano asociado con suelos volcánicos y predominio de *Nothofagus dombeyi* y coníferas (Fig. 1B); mientras que los registros andinos (sitios 1-3, Fig. 1A) ilustran la expansión de las asociaciones valdivianas deciduas dominadas por *Nothofagus* tipo *procera/obliqua* (*Nothofagetum procerae*; Oberdorfer, 1960).

En referencia a los macrofósiles foliares y de musgos hay escasa información para la región. Un ambiente local similar al registro Huapilacuy II ha sido documentado para un depósito cercano, situado en la desembocadura del Río Huicha (sitio 6, Fig. 1A), con una estratigrafía y edad equivalente ( $6.939 \pm 61$  años cal. AP). Para este registro se han documentado cutículas de *Lomatia ferruginea*, *Drimys winteri*, *Amomyrtus luma* y otras Myrtaceae, que sugieren bosques densos y de hábitats húmedos en las proximidades del sitio. Entre los macrofósiles de musgos se registra *W. mollis*, común con Huapilacuy II, además de *Porotrichum valdiviae* (Müll. Hal.) Mitt. e *Hymenodontopsis mnioides* (Hook.) N.E. Bell, entre otros (Tabla 2). El registro más estudiado es Río Caunahué (sitio 1, Fig. 1; Castillo et al., 2011), el cual documenta para el Holoceno Medio una serie de macrofósiles foliares que evidencian desarrollo local del elemento nordpatagónico, como *Nothofagus dombeyi*, *Weinmannia trichosperma*, *Laureliopsis philippiana*, asociados a componentes valdivianos representados por *Eucryphia cordifolia* y *Aextoxicon punctatum* (Tabla 2). Entre los macrofósiles de musgos de Río Caunahué es interesante destacar que, pese a la composición arbórea distinta del sitio, diferentes especies son compartidas con los sitios costeros de Huapilacuy II y Río Huicha (Tabla 2). Estas especies comunes tienen una amplia representación en distintos tipos de bosques templado-lluviosos del Cono Sur de América del Sur, con amplios rangos de distribución que se extienden generalmente desde

Biobío/Valdivia (37-40° S) hasta Aysén/Magallanes (49-55° S, Müller, 2009; Villagrán et al., 2005). Oberdorfer (1960) destacó que los ensambles de criptógamas asociados a los bosques laurifolios de Chile conforman un estrato propio, no imputable a ninguna asociación forestal en particular. Así, taxones tales como *Ptychomnium cygnisetum*, *Porothamnium arbusculans* y las especies de *Weymouthia* son clasificados en general como especies características de los “bosques laurifolios templado-lluviosos del sur de Chile” (Clase *Wintero-Nothofagetea*; Oberdorfer, 1960). Habría que resaltar que cuatro de estas especies (Tabla 2) exhiben rangos disyuntos dentro del territorio chileno y crecen aisladas en los bosques relictos de neblina de la costa semiárida de Coquimbo (30° S), también dominados por *Aextoxicon punctatum* y Myrtaceae (Müller, 2009; Villagrán et al., 2004). De acuerdo con Schmithüsen (1956), tanto la flora de los bosques relictos como la de los bosques laurifolios subtropical-templados de Chile tienen una raíz común a partir de las antiguas floras Gondwánicas cálido-húmedas que poblaron el sur de América del Sur durante el Paleógeno. Se ha postulado que el bosque valdiviano costero de *Aextoxicon punctatum*, que se distribuye hoy a lo largo del litoral de Chile, entre los 30 y 43° S, incluidos los rangos discontinuos de los relictos de neblina del Norte Chico, habría mantenido el mismo rango de distribución que actualmente ocupa durante gran parte del Cuaternario, favorecido por las condiciones más húmedas imperantes durante los largos períodos glaciales (Villagrán et al., 2004).

La composición polínica y de macrofósiles de musgos reseñada para Huapilacuy II, contrasta con la registrada en los pisos andinos de la Región de Los Lagos, durante el Holoceno Medio a Tardío, como las turberas La Cumbre (sitio 2, Fig. 1A, Tabla 2) y El Frutillar (sitio 3, Fig. 1A) ubicadas a 975 y 920 m s.n.m., respectivamente (Villagrán, 1980). El análisis de polen de estos sitios muestra bosques mixtos en el Holoceno Medio, a partir de 6.500 <sup>14</sup>C años AP, con componentes de las asociaciones valdivianas deciduas, como *Nothofagus* tipo *procera/obliqua* y componentes perennifolios como *Nothofagus dombeyi*. La composición de macrofósiles de musgos es también distinta y corresponde a taxones de hábitats abiertos y acuáticos de turberas, como *Syntrichia robusta* Zander, *Scorpidium revolvens* (Sw.) Rubers, en la actualidad registrado solamente para Magallanes (Müller, 2009), *Warnstorfia fluitans* (Hedw.)

Loeske, *Drepanocladus* sp., *Hygroamblystegium* sp., *Brachythecium* sp., *Bryum* cfr. *laevigatum*, y *Breutelia* cfr. *integrifolia* (Taylor) A. Jaeger. Estas especies tienen una distribución amplia en las regiones templadas del hemisferio sur, incluidas las islas subantárticas (e.g., *Bryum laevigatum* Hook. f. & Wilson y *Breutelia integrifolia*) o de ambos hemisferios (e.g., *Scorpidium revolvens*, *Warnstorfia fluitans* y *Bryum argenteum* Hedw).

## 6. Conclusiones

La reconstrucción paleogeográfica y paleoecológica basada en la estratigrafía, macrofósiles, polen y esporas de la secuencia sedimentaria presente en el sitio Huapilacuy II permite inferir que:

Este sitio representa el borde de una cuenca sedimentaria, que comienza con un depósito de gravas (facies B) y un posterior relleno donde predominó la acumulación de sedimentos de granos finos (facies C, D, y E) en un ambiente de baja energía con generación de ambientes palustres, representados por la facies E. En el tercio superior de la secuencia hay una breve reactivación con corrientes de transporte de alta energía que generaron una nueva acumulación de conglomerado y posterior acumulación de las facies de grano fino que las sobreyacen (C, D, E).

La sección de la secuencia sedimentaria donde se realizó el estudio paleobotánico presenta una edad holocena media (7.344±51-6.865±58 años cal. AP). El contenido fósil de los niveles inferiores de esta pone en evidencia una primera fase de colonización con vegetación predominantemente herbácea y fechada en 7.344±51 años cal. AP. Los macrofósiles foliares provenientes de varias capas de la facies E, probablemente de origen autóctono o transportados desde lugares cercanos, revelan la existencia local de una comunidad de bosque denso y muy húmedo dominado por *Aextoxicon punctatum* y varias especies de Myrtaceae. La presencia de árboles indicadores de humedad edáfica, como *Luma chequen* y Myrtaceae tipo *Blepharocalyx*, sugiere condiciones de hábitats pantanosos o ribereños. Este ambiente de bosque higrófilo es consistente con la composición y ecología de los macrofósiles de musgos del registro, con predominio de especies que crecen en bosques densos bajo dosel cerrado.

La comparación de los resultados del análisis polínico y de macrofósiles foliares de las facies finas (C, E) del sitio Huapilacuy II con otras localidades

fosilíferas de la región de Los Lagos, permite establecer las diferencias florísticas regionales entre los tipos forestales que se expandieron durante el Holoceno Medio en este territorio, en concomitancia con las condiciones paleoecológicas locales que sugieren los macrofósiles foliares: bosque de *Aextoxicon* asociado a mirtáceas palustres en la costa pacífica, en contraste con asociaciones valdivianas dominadas por *Eucryphia* y *Caldcluvia* en la costa oriental de Chiloé, y por *Nothofagus*, *Weinmannia* y coníferas en el llano Longitudinal de la región de Los Lagos. Por otra parte, la comparación de macrofósiles de musgos entre los pocos sitios investigados en la región de Los Lagos y de Los Ríos permite establecer una cierta homogeneidad en la composición de especies asociadas a los bosques con dosel cerrado que caracterizan los distintos registros comparados. En contraste, un registro altoandino de macrofósiles de musgos asociado a un mosaico de parque arbolado y vegetación abierta de turberas registra un espectro florísticamente distinto con taxones de distribución templada amplia a subcosmopolita.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. P. Moreno y L. Hernández de la Universidad de Chile por el procesamiento de las muestras de polen; a los Proyectos FONDECYT-1150690 (L.F. Hinojosa), FONDECYT-3170958 (G. Astorga), Anillo ACT172099 (PIA, Conicyt, L.F. Hinojosa) y AFB170008 por su apoyo financiero. Adicionalmente, los autores agradecen a los evaluadores anónimos y al editor W. Vivallo por sus comentarios y sugerencias, los cuales ayudaron a mejorar este trabajo.

## Referencias

- Abarzúa, A.M.; Villagrán, C.; Moreno, P.I. 2004. Deglacial and postglacial climate history in east-central Isla Grande de Chiloé, southern Chile (43° S). *Quaternary Research* 62: 49-59.
- Aguilera, F.; Honores, C.; Lemus, M.; Pérez, Y.; Rojas, J. 2014. Evaluación de los recursos geotérmicos de la Región de Los Lagos. Servicio Nacional de Geología y Minería. Informe Registrado IR-14-57: 274 p., 3 mapas escala 1:500.000. Santiago.
- Astorga, G.A.; Jordan, G.J.; Brodribb, T. 2016. Towards understanding the fossil record better: Insights from recently deposited plant macrofossils in a sclerophyll-dominated subalpine environment. *Review of Palaeobotany and Palynology* 233: 1-11.

- Barrera, E.; Meza, I. 2006. Epidermis foliar de árboles chilenos. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural: 90 p. Chile.
- Castillo, L.; Larrain, J.; Vera, F.; Pérez, F.; Hinojosa, L.F. 2011. Diversidad de paleobriófitas en depósito de macrorrestos vegetales en río Caunahue, Chile. *In* Reunión Anual Sociedad de Botánica de Chile, No. 23, Resumen 168. *Biological Research* 44 (supl. A): R-114. Puerto Varas.
- Denton, G.H.; Lowell, T.V.; Heusser, C.J.; Schüchter, C.; Andersen, B.G.; Heusser, L.; Moreno, P.I.; Marchant, D.R. 1999. Geomorphology, Stratigraphy, and Radiocarbon Chronology of Llanquihue Drift in the area of the Southern Lakes District, Seno de Reloncaví, and Isla Grande de Chiloé, Chile. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography* 81: 167-229.
- Gómez, G. 2019. Características vegetacionales y climáticas del período interestadial (MIS 3) de la Glaciación Llanquihue en el norte de Chiloé. Tesis de Magister (Inédito), Universidad Austral de Chile: 136 p.
- Gómez, G.; Astorga, G.A.; Abarzúa, A.M.; García, J.L.; Larrain, J.; Villagrán, C. 2018. Características de la vegetación y el clima durante el interestadial (MIS 3) de la Glaciación Llanquihue en el norte de Chiloé. *In* Congreso Chileno de Paleontología, No. 1, Actas electrónicas: 217-220. Punta Arenas-Torres del Payne.
- Grimm, E.C. 1987. Coniss: A fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers and Geosciences* 13 (1):13-35.
- Gutiérrez, N.M.; Montenegro, P.; Martínez K.; Hinojosa L.F. 2008. Paleodiversidad de macrofósiles vegetales, XIV Región de los Ríos, Chile (40°58.85" S-72.14°5.99" W, Holoceno). *In* Reunión Anual Sociedad de Botánica de Chile, No. 20: 10 p. Olmué.
- Hajek, E.R.; Di Castri, F. 1975. Bioclimatografía de Chile. Ediciones de la Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile: 214 p. Santiago.
- Heusser, C.J. 1966. Late-Pleistocene Pollen Diagrams from the Province of Llanquihue, Southern Chile. *Proceedings of the American Philosophical Society* 110 (4): 269-305.
- Heusser, C.J. 1971. Pollen and spores of Chile: modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae, and Angiospermae. University of Arizona Press.: 167 p. Tucson.
- Heusser, C.J. 1981. Palynology of the last interglacial-glacial cycle in midlatitudes of Southern Chile. *Quaternary Research* 16: 293-321.
- Heusser, C.J.; Heusser, L.E.; Lowell, T.V. 1999. Paleoecology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue Glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography* 81: 231-284.
- Hinojosa, L.F.; Pérez, M.F. 2011. Climatic and biodiversity changes during the Holocene in southern Chile: a leaf remains analysis. *In* International Botanical Congress, No. 18. Melbourne.
- Hinojosa, L.F.; Pérez-Trautmann, M.F.; Gaxiola, A.; Sandoval, I. 2011. Historical and phylogenetic constraints in leaf margin: new insights from a South American model. *Global Ecology and Biogeography* 20: 380-390.
- Hinojosa, L.F.; Pérez, F.; Segovia, R.; Castillo, L. 2012. Diversidad vegetal y cambio climático de los últimos 15 mil años AP en el Río Caunahue, Región de los Ríos, Chile. *In* Reunión Conjunta de las sociedades chilenas de Botánica, Ecología y Evolución, No. 1. Concepción.
- Hogg, A.; Heaton, T.; Hua, Q.; Palmer, J.; Turney, C.; Southon, J.; Bayliss, A.; Blackwell, P. G.; Boswijk, G.; Ramsey, C. B.; Pearson, C.; Petchey, F.; Reimer, P.; Reimer, R.; Wacker, L. 2020. SHCal20 Southern Hemisphere Calibration, 0-55,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 62 (4): 759-778. doi: 10.1017/RDC.2020.59.
- Londoño, L.; Villagrán, C.; Rincón, I.; Hinojosa, L. F. 2018. Estratigrafía polínica, hojas y maderas de un sitio fosilífero glacial: Huapilacuy, Playa Chaumán, NW Isla Grande de Chiloé. *In* Congreso Chileno de Paleontología, No. 1, Actas electrónicas: 195-198. Punta Arenas-Torres del Payne.
- Markgraf, V. 1985. Late Pleistocene Faunal Extinctions in Southern Patagonia. *Science* 228: 1110-1112.
- Markgraf, V. 1991. Younger Dryas in southern South America. *Boreas* 20: 63-69.
- Moore, D.M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, *Mylodon*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 77: 177-202.
- Moreno, P.I. 1998. Termination of the Last Ice Age in the mid-latitudes of South America. Ph.D. Thesis, University of Maine: 187 p.
- Müller, F. 2009. An updated checklist of the mosses of Chile. *Archive for Bryology* 58: 1-123.
- Oberdorfer, E. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile. *In* Flora et Vegetatio Mundi, II. (Verlag von Cramer; editor): 208 p. Weinheim.
- Pérez, C. 1994. Índices de esclerofilia en relación a la calidad química de la hojarasca y el grado de mineralización potencial del nitrógeno del suelo del bosque de "olivillo" (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 113-109.

- Quiroz, D.; Palma-Heldt, S.; Duhart, P.; Muñoz, J. 2003. Antecedentes paleontológicos de los estratos de Chonchi, Terciario de Chiloé Insular, Chile. *In* Congreso Geológico Chileno, No. 10, Actas: 10 p. Concepción.
- Quiroz, D.; Duhart, P.; Crignola, P. 2004. Geología del Área Chonchi-Cucao de la Región de Los Lagos. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica 86: 29 p., 1 mapa escala 1:100.000.
- Retamales, H.A.; Scharaschkin, T. 2015. Comparative leaf anatomy and micromorphology of the Chilean Myrtaceae: Taxonomic and ecological implications. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 217: 138-154.
- Schmithüsen, J. 1956. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-89.
- Stear, D.C.; Greenwood, D.G.; Boon, P.I. 2005. Taphonomic bias in the plant fossil record: the impact of differential biomass production among species. *Palaeos* 20: 453-463.
- Villagrán, C. 1980. Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im 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. 1988. Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 29: 294-306.
- 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.; Varela, J.; Fuenzalida, H.; Veit, H.; Armesto, J.J.; Aravena, J.C. 1993. Antecedentes geomorfológicos y vegetacionales para el análisis del Cuaternario de la Región de Los Lagos de Chile. *In* El Cuaternario de la Región de Los Lagos del sur de Chile. Guía de Excursión (Villagrán, C.; editor). IMP B&B: 123 p. Santiago.
- Villagrán, C.; Armesto, J.J.; Hinojosa, L.F.; Cuvertino, J.; Pérez, C.; Medina, C. 2004. El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. *In* Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge (Squeo, F.A.; Gutiérrez, J.R.; Hernández, I.R.; editores). Ediciones Universidad de La Serena 1: 3-43. La Serena.
- Villagrán, C.; Hässel de Menéndez, G.; Barrera, E. 2005. Hepáticas y Antocerotes del Archipiélago de Chiloé. *Corporación de Amigos del Museo Nacional de Historia Natural*: 160 p. Santiago.
- Villagrán, C.; Abarzúa A.; Armesto J.J. 2019. Nuevas evidencias paleobotánicas y filogeográficas de la historia Cuaternaria de los bosques subtropical-templados de la Cordillera de la Costa de Chile. *In* Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile (Smith-Ramírez, C.; Squeo, F.A.; editores). Editorial Universidad de Los Lagos: 3-21. Osorno.
- Walker, M.J.C.; Berkelhammer, M.; Björck, S.; Cwynar, L.C.; Fisher, D.A.; Long, A.J.; Lowe, J.J.; Newnham, R.M.; Rasmussen, S.O.; Weiss, H. 2012. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: A Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science* 27: 649-659.