

EL GENERO *Nothofagus* BLUME EN CHILE, ALGUNAS IMPLICACIONES DE SU DIVERSIDAD BIOLÓGICA. Claudia Polyméris, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción.

RESUMEN

*Se examina el rol de los factores que posiblemente hayan llevado al desarrollo de la variabilidad morfológica observada en los taxa de **Nothofagus** Blume, dentro de su rango de distribución en Chile. Se sugiere que se trata de adaptaciones a gradientes ambientales, basadas en un polimorfismo genético, el cual sería fundamental para la diversidad biológica del género, lo que implica, a su vez, consecuencias para la conservación de **Nothofagus** en Chile.*

INTRODUCCION

El género **Nothofagus** constituye un elemento estructural muy importante de los bosques del sur de Chile, donde está presente con 11 taxa. El género, que está conformado, en la actualidad, por 35 especies en el mundo (Hill & Read 1991), ha sido objeto de numerosos estudios. Se ha investigado tanto su distribución en el pasado y actual como su ecofisiología, la fitosociología de los bosques dominados por éste y la variabilidad morfológica presente en muchas de sus especies.

Las especies vivientes de **Nothofagus** tienen una distribución restringida al Hemisferio Sur, donde están presentes en el sur de Sudamérica, Australia, Nueva Zelandia, Nueva Caledonia y Nueva Guinea. Esto le da una posición interesante al género con respecto a los demás representantes de la familia Fagaceae, que tienen una distribución casi exclusivamente boreal (Hill & Read l.c.). La edad de esta familia junto con sus características de dispersión, le dan gran importancia en la discusión biogeográfica y paleobotánica (Heywood et al. 1982).

Debido a que la mayoría de los representantes del género **Nothofagus** en Chile son cotizados por su madera; roble, roble blanco, roble maulino, coihue, ruiil, raulí, lenga, coihue de Magallanes y coihue de Chiloé (Rodríguez et al. 1983), éstos han sufrido una explotación bastante intensa. La especie **N. alessandrii** Espinosa ha sido catalogada como "en peligro", mientras que **N. glauca** (Phil.) Krasser y **N. leonii** Espinosa son consideradas como "vulnerables" en la Lista Roja de la Flora Chilena Terrestre (Benoit 1989). Por ello, se impone la necesidad de criterios adecuados de manejo y conservación para el género **Nothofagus** en Chile.

En el presente trabajo, se examina el rol de los factores que posiblemente hayan llevado al desarrollo de la variabilidad morfológica observada en los taxa de **Nothofagus** dentro de su rango de distribución en Chile, el cual estaría relacionado a eventos del pasado. Se sugiere que se trata de adaptaciones a gradientes ambientales basadas en un polimorfismo genético, el cual sería fundamental para la diversidad biológica del género, lo que implica, a su vez, consecuencias para la conservación de **Nothofagus** en Chile.

DISTRIBUCION ACTUAL DEL GENERO NOTHOFAGUS BLUME EN CHILE

Actualmente, se reconoce la presencia de 11 taxa dentro del género **Nothofagus** Blume en Chile. Se trata de **Nothofagus glauca** (Phil.) Krasser, **N. alessandrii** Espinosa, **N. alpina** (Poepp. et Endl.) Oerst., **N. obliqua** (Mirb.) Oerst. var. **obliqua**, **N. obliqua** (Mirb.) Oerst. var. **macrocarpa** (A. DC) Reiche, **N. pumilio** (Poepp. et Endl.) Krasser, **N. dombeyi** (Mirb.) Oerst., **N. nitida** (Phil.) Krasser, **N. betuloides** (Mirb.) Oerst., **N. antarctica** (G. Forster) Oerst. y **N. leonii** Espinosa (Marticorena & Quezada 1986, Rodríguez et al. 1983). Varios autores, entre ellos Fuenzalida (1965), Gajardo (1983), Ormazabal & Benoit (1986), Rodríguez et al. (1983), Ramírez (1987), así como Schmithüsen (1956), describen la distribución actual del género **Nothofagus** en Chile.

La especie cuyo rango de distribución llega más al norte, es **N. obliqua**, cuya variedad típica, el roble, se encuentra desde la provincia de Colchagua en la VI Región hasta la de Llanquihue en la X Región, creciendo en las laderas de ambas cordilleras y en la depresión intermedia. En el extremo norte del área

de distribución del género se encuentra **N. obliqua** var. **macrocarpa**, el roble blanco, en un sector restringido entre la provincia de Valparaíso en la V Región y la de Rancagua en la VI Región. En el Parque Nacional La Campana ($32^{\circ} 55'40''$) se hallan los ejemplares más nortinos de este taxón. **Nothofagus obliqua** var. **obliqua** y **N. obliqua** var. **macrocarpa**, al igual que **N. glauca** (roble maulino), **N. alessandrii** (ruil), **N. alpina** (raulí) y **N. leonii** (hualo) se desarrollan en un clima de tipo mediterráneo y presentan hojas caducas.

Nothofagus glauca, **N. alessandrii**, **N. leonii** y **N. obliqua** var. **obliqua** están presentes en el Bosque Caducifolio Maulino (Gajardo, 1983) o Bosque de Transición (Fuenzalida 1965), que se ubica en la Cordillera de la Costa de las provincias de Talca y Cauquenes. Además, en los cursos de agua, se encuentra allí **N. dombeyi**, especie de hoja chica y perenne (Rodríguez et al. 1983).

Nothofagus dombeyi (coihue), **N. nitida** (coihue de Chiloé) y **N. betuloides** (coihue de Magallanes) poseen hojas chicas y perennes; los coihues predominan desde la provincia de Valdivia hasta el Cabo de Hornos. **Nothofagus antarctica** y **N. pumilio**, especies de hoja chica y caduca, se desarrollan en climas subantárticos fríos y secos. El extremo sur del área de distribución del género es el Cabo de Hornos, a una latitud aproximada de $55^{\circ} 58' S$.

Se pueden entonces distinguir dos centros importantes de distribución del género en Chile, uno representado por los bosques al sur del río Biobío ($37^{\circ}45'S$, aproximadamente), es decir, el Bosque Meridional y la Pluviselva Siempreverde Austral (Schmithüsen 1956), y el otro por el Bosque Caducifolio Maulino al norte del río Biobío (Gajardo 1983). Los taxa que unen a los dos centros son **N. obliqua** var. **obliqua** y **N. dombeyi**. El primero hace la conexión con el límite norte del área de distribución del género ($32^{\circ}55'40''$) y, el segundo, llega hasta los Bosques Andino- Patagónicos (Gajardo 1983), donde se asocia a especies de **Nothofagus** de hoja chica y caduca, las que a su vez llegan hasta el límite altitudinal y el extremo sur del área de distribución del género (Cabo de Hornos, $55^{\circ}58'$ aproximadamente).



VARIACION E HIBRIDACION EN ESPECIES DE NOTHOFAGUS CHILENO

Variación clinal o continua así como variación discontinua, también llamada variación racial o ecotípica, son fenómenos que se describen con frecuencia para los fenotipos de especies arbóreas en su ambiente natural (Stern & Roche 1974). En el área de distribución del género *Nothofagus*, se observan con frecuencia variaciones, tanto continuas o clinales como discontinuas o ecotípicas. Como se pudo comprobar revisando material de herbario, los caracteres fenotípicos de especímenes pertenecientes a una misma especie de *Nothofagus* pueden variar bastante de un lugar a otro, en lo que se refiere a forma, tamaño, textura y otras características de las hojas.

Donoso (1987) describe una variación clinal en peso y tamaño de nueces de *N. obliqua*. Peso y tamaño disminuyen gradualmente desde el norte al sur del área de distribución del taxon, y desde altas a bajas altitudes. Según Donoso la variación latitudinal es de tipo discontinuo y la separación de los dos "ecotipos" se produciría a la altura de Malleco (latitud 38°20'S). El "ecotipo" presente al norte de Malleco se caracteriza por una alta capacidad germinativa y buena respuesta a la estratificación fría, en cambio el "ecotipo" presente al sur tiene baja capacidad germinativa y poca respuesta a la estratificación fría. En el sentido altitudinal, según Donoso (1987), existe una variación clinal o continua en cuanto a peso de semillas y número de estambres por flor masculina, en el mismo taxon.

Además, Donoso observó una variación clinal en el tamaño de las semillas de *N. alpina*. Esta disminuye de norte a sur, entre las latitudes 35° y 40°S. La variación observada por el autor en cuanto a capacidad germinativa es similar a la de *N. obliqua*, pero las tendencias se expresan con menos nitidez. También en *N. dombeyi* se encontró el fenómeno de variación clinal en cuanto a tamaño de semillas así como en cuanto a viabilidad y capacidad germinativa, en poblaciones entre los 37° y 40° latitud sur. Para los tres parámetros mencionados se observó una disminución gradual de norte a sur (Donoso 1987, Ordoñez 1986).

Se ha observado una población de *Nothofagus* cerca de las Termas de Chillán (36°53'S-71°28'W), en un sitio perturbado al lado de una corrida de lava, donde los árboles presentaron características intermedias entre *N. obliqua* y *N. pumilio*. Por lo tanto, se puede especular que se trataría de un probable híbrido de *N. obliqua* x *N. pumilio*. De hecho, existe abundante evidencia para hibridación entre diferentes especies del género *Nothofagus*

en su área de distribución en el mundo (Donoso 1979, 1987; Donoso & Atienza 1983; Donoso & Landrum 1979; Hill & Read 1991; Morales 1986; Steenis 1953, 1971; entre otros).

Steenis (1953) sugirió que *N. leonii*, por sus características intermedias entre *N. obliqua* y *N. glauca*, podría ser un híbrido entre estos. Donoso & Landrum (1979) concluyeron que efectivamente *N. leonii* corresponde a un híbrido entre *N. obliqua* y *N. glauca* y que no sería de distribución tan restringida como se había pensado, sino que se podría producir también en otras áreas de traslape de poblaciones de *N. obliqua* y *N. glauca* (Donoso 1987). Morales et al. (1986) sugieren la existencia de híbridos entre *N. obliqua* y *N. alpina*, posiblemente a lo largo de toda la distribución de *N. alpina*, y muy probablemente en el límite norte de la distribución de *N. alpina*. Según Donoso (1987) existe evidencia además, para la ocurrencia de hibridación entre *N. antarctica* y *N. pumilio*, la que podría ser responsable, en parte, de la variabilidad fenotípica de *N. antarctica*.

Asimismo, existe amplia evidencia para la hibridación que ocurre entre las especies siempreverdes de *Nothofagus* en Chile. Muñoz (1980) menciona la presencia de un probable híbrido entre *N. betuloides* y *N. dombeyi* en el Parque Nacional Puyehue. Heusser (1964) observó una variabilidad en poblaciones pioneras de *N. nitida* y *N. betuloides* en los alrededores de la Laguna San Rafael y sugiere que ocurre hibridación entre estas especies. Donoso & Atienza (1983) confirmaron que se produce hibridación entre *N. dombeyi* y *N. nitida* por un lado y, por otro, entre *N. dombeyi* y *N. betuloides*.

DISCUSION

Diferentes especies del género *Nothofagus* hibridizan con facilidad. La producción de híbridos fértiles permite la hibridación introgresiva con incorporación de genes de una especie al pool genético de otra (Donoso 1987; Stern & Roche 1974). Considerando como válidas las especies del género *Nothofagus* en Chile, dentro de un modelo básico de gradualismo filético (Rothhammer 1984), y dado el patrón de distribución actual de los taxa del género en Chile y la gran variabilidad fenotípica observada dentro del rango que ocupa, se propone la siguiente hipótesis:

El patrón evolutivo del género **Nothofagus** en Chile se puede interpretar como resultado de la adaptación a un ambiente determinado, en primer término por un gradiente climático complejo, marcado por las condiciones hídricas y térmicas, y modificado por un segundo gradiente o eje de variación, que correspondería a las perturbaciones naturales.

Historia Biológica del Género **Nothofagus**

Nothofagus ha sido concebido como un género clave para la biogeografía (Van Steenis 1971) y su historia fitogeográfica y evolutiva ha captado el interés de los especialistas. Existe amplia y controvertida literatura acerca del tema (Cronquist 1981; Hill 1991; Hill & Read 1991; Philipson & Philipson 1988; Romero 1984, 1986; Steenis 1953, 1971; entre otros). Con respecto a los patrones de distribución y de variación del género en Chile, la historia biológica de **Nothofagus** permite la interpretación de los siguientes aspectos:

Patrones de Hibridación

Según Romero (1984), los presuntos ancestros del género **Nothofagus**, cuya presencia en el Hemisferio Sur está documentada por polen del tipo "brassi" que aparece en el Santoniano en el Sur de Australia, eran árboles con hojas perennes y con siete flores por inflorescencia. Según Philipson & Philipson (1988), es probable que el hábito siempreverde haya evolucionado más de una vez en la historia del género y, por lo tanto, no necesariamente constituiría un rasgo primitivo. Hill & Read (1991), a su vez, observan que el carácter "siempreverde" evolucionó independientemente por lo menos tres veces dentro del género y por lo tanto no sería útil como carácter primario en la clasificación infragenérica. En cambio, estos autores sugieren que la hibridación solamente es posible entre especies que poseen el mismo tipo de polen.

Los patrones de hibridación observados en Chile son consistentes con esta hipótesis: **Nothofagus nitida**, **N. dombeyi** y **N. betuloides** tienen polen del tipo "fusca", mientras que **N. obliqua**, **N. glauca** y **N. alpina**, así como **N. antarctica** y **N. pumilio** poseen polen de tipo "menziesii" (Philipson &

Philipson 1988). Ahora bien, hay que dejar constancia, que para el caso particular y restringido de Chile, estos dos grupos coinciden también en cuanto a hábito siempreverde y deciduo, respectivamente. En el caso de los coihues, **N. betuloides**, **N. dombeyi** y **N. nitida**, éstos poseen flores, hojas y cutículas de características similares, y se supone que las tres especies son de diferenciación muy reciente (Steenis 1953, 1971; Hill & Read 1991).

Adaptación a las Bajas Temperaturas

Steenis (1971) postula que en el Terciario hubo una variedad de **Nothofagus** mucho más amplia que hoy y que el deterioro del clima durante el Terciario Tardío y las glaciaciones del Pleistoceno llevaron a la destrucción del bosque mesofítico austral, constituido, entre otras, por especies de **Nothofagus** más termófilas. El autor explica la selección de especies adaptadas a climas templado-fríos por el trayecto a lo largo de la frontera antártica, que habría sido una ruta de dispersión del género. En este trayecto habrían sobrevivido sólo especies capaces de soportar temperaturas bajas.

Romero (1986) sostiene que en las palinofloras del Hemisferio Sur, que constituyen una mezcla entre especies supuestamente adaptadas a climas tropicales y subtropicales con especies de climas templado-fríos, **Nothofagus** siempre es indicador de temperaturas más frías. El mismo autor concluye que los cambios climáticos durante el Plioceno y Pleistoceno llevaron tanto a la extinción de especies del tipo "brassi" en Sudamérica, Nueva Zelandia y Australia, como probablemente a la diferenciación del grupo de especies **N. dombeyi**, **N. betuloides** y **N. nitida**.

Patrón de Distribución

Simpson (1979) postula que el río Biobío marca un punto geográfico que divide la vegetación. Este quiebre se produciría por la influencia de varios factores: la altura de la Cordillera de los Andes disminuye alrededor de los 38°S; el ciclo de vientos producto del ciclón del Pacífico gira y pasa por la misma latitud; el patrón de glaciaciones fue de otro tipo al Norte de los 40° S; y la actividad sísmica causada por la falla de Lebu tiene otra dinámica al sur de

la línea de quiebre postulada.

La distribución de las grandes masas boscosas dominadas por **Nothofagus** parece seguir este mismo patrón. El bosque maulino, al norte, y los bosques al Sur del Biobío están divididos por un quiebre alrededor de la latitud 38°S. Este patrón se repite además en la distribución de los dos "ecotipos" de **N. obliqua** reconocidos por Donoso (1987).

Flexibilidad Adaptativa

En general, se puede sostener que el género se caracteriza, a través de su historia biológica, por una gran plasticidad evolutiva, que lo lleva a ocupar una amplia variedad de hábitats y a adaptarse a cambios climáticos y geomorfológicos. La historia de glaciaciones, con consecutivos aislamientos geográficos y reversiones de ellas, habría favorecido tanto la especiación incipiente como la reversión de la misma, causando un complejo cuadro de variabilidad en el género caracterizado por procesos de hibridación e introgresión (Stern & Roche 1974, Donoso 1987).

El Gradiente Climático Complejo

Varios autores describen la fitosociología de los bosques dominados por especies de **Nothofagus** y las condiciones climáticas bajo las cuales se desarrollan en la Zona Mesomórfica e Higromórfica de Chile (Alberdi 1987, Ramírez 1987, Ramírez et al. 1985). La distribución de formaciones boscosas se rige primariamente por la disponibilidad de agua. En las zonas templadas y templado-frías con estaciones marcadas, las adaptaciones a la estación desfavorable, y en especial a las temperaturas bajas, tienen gran importancia (Stern & Roche 1974).

La historia evolutiva del género **Nothofagus** tiene una estrecha relación con la selección de genes que proporcionan resistencia al frío. Muchos de los hábitats ocupados por especies del género **Nothofagus** están sometidos a situaciones de estrés térmico y, asociado con el, estrés hídrico, con características como temperaturas nocturnas bajas y heladas en invierno,

primavera e incluso verano, que ejercen una fuerte presión selectiva sobre propiedades relacionadas con la resistencia al frío y el balance hídrico (Ramírez et al. 1985, Alberdi 1987).

Como propiedades relacionadas a una adaptación a las bajas temperaturas en el género *Nothofagus*, se nombran en la literatura características como presencia de sustancias crioprotectoras, resistencia de hojas y tallos a bajas temperaturas, esclerofilia (Alberdi 1987), así como cambios en la composición de lípidos en los cloroplastos (Alberdi et al. 1991) y cambios en contenido de aminoácidos (Meza-Basso et al. 1986). En *N. dombeyi* se observó un aumento de sustancias que cumplen funciones crioprotectoras in vitro en estados tempranos de desarrollo, las que proporcionarían una mayor resistencia al frío a las plántulas y tendrían relación con la capacidad de la especie para colonizar hábitats desfavorables (Alberdi 1987).

Debido a que variaciones clinales a lo largo del área de distribución de un taxon se pueden explicar de la manera más simple como el producto de la selección natural a lo largo de gradientes climáticos (Stern & Roche 1974), se puede postular que las variaciones clinales detectadas en poblaciones de especies de *Nothofagus* probablemente son el resultado de cambios de frecuencias génicas, basados en el valor selectivo de ciertos alelos que varía a lo largo de gradientes climáticos marcados por factores hídricos y térmicos. Esta variación a lo largo de gradientes climáticos está bien documentada para *N. obliqua* (Donoso 1979, 1987). Por otro lado, en las especies *N. dombeyi*, *N. antarctica*, *N. pumilio*, y *N. betuloides* es notable la selección de caracteres relacionados a la resistencia al frío, aunque esta propiedad haya alcanzado un desarrollo menor que la de especies arbóreas pertenecientes a la misma subclase *Hamamelidae*, por ejemplo en *Betula sp.*, en el Hemisferio Norte (Sakai & Larcher 1987).

El Gradiente de Perturbación Natural

Stern & Roche (1974) sostienen que la importancia de eventos catastróficos en ciertas áreas puede ser tal, que lleva a adaptaciones o estrategias adaptativas de las plantas frente a ellos, sobre todo cuando se repiten con cierta frecuencia. White (1979) discute en forma exhaustiva la influencia de perturbaciones naturales y eventos catastróficos sobre la vegetación. Según este autor, la dinámica generada por un régimen de perturbaciones es difícil de

reconciliar con el concepto de climax, ya que éste está basado sobre la idea de la autogénesis de una comunidad en un medio físico estable, con un desarrollo continuo hasta llegar a la comunidad climax, la que representa la vegetación de óptima adaptación a un ambiente estable dado (Weaver & Clements 1944). Si bien Whittaker (1967) excluyó perturbaciones mayores de su concepto del gradiente ambiental complejo, White (1979) señaló que el gradiente de perturbación natural, que va desde perturbaciones menores de mayor frecuencia hasta perturbaciones mayores de menor frecuencia, está íntimamente relacionado al gradiente ambiental complejo.

En Chile se han efectuado estudios sobre la dinámica regenerativa en bosques dominados por especies de *Nothofagus*, después de eventos mayores de perturbación, tales como deslizamientos de tierra asociados a terremotos (Veblen & Ashton 1979; Veblen et al. 1981). También se ha estudiado la dinámica de regeneración después de perturbaciones menores, tales como la caída de árboles producida por el viento (Veblen & Donoso 1987).

En parcelas viejas, no perturbadas, de *Nothofagus* se encuentran, generalmente, grandes árboles y escasean los de menor diámetro. En cambio, en los deslizamientos de tierra en la Cordillera de los Andes, producto del terremoto de 1960, Veblen & Ashton (1979) observaron una gran abundancia de plántulas de *Nothofagus*. Se ha visto que *N. obliqua* coloniza rápidamente sitios alterados por deslizamientos en altitudes bajas (junto a *Eucryphia cordifolia* Cav. y *Weinmannia trichosperma* Cav.). En altitudes medias, *N. alpina* y *N. dombeyi* demuestran capacidad colonizadora en estos sitios.

Según Veblen et al. (1981), el crecimiento de plántulas de *N. dombeyi*, en bosques no alterados, es inhibido por *Chusquea culeou* Desv. y *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde. *Nothofagus dombeyi* depende para su regeneración de la floración y muerte simultánea de *Chusquea*, a menos que se produzcan perturbaciones por causas exteriores, tales como la producción de claros por árboles derribados por el viento, o a mayor escala, por deslizamientos de tierra y otros eventos asociados a terremotos y erupciones volcánicas (Whitmore 1982, Veblen et al. 1981).

Donde se producen grandes claros, por golpes de viento, deslizamientos de tierra o depósitos de cenizas volcánicas, se observa regeneración masiva por parte de *N. dombeyi*, *N. alpina* y *N. obliqua* (Veblen & Donoso 1987). Según estos autores, a pesar de que *N. alpina* se desarrolla con preferencia en grandes claros, esta especie tiene más capacidad que *N. dombeyi* para establecerse también en claros de menor superficie.

En el límite del crecimiento vegetacional, en la Cordillera de los Andes de la Región de los Lagos, *N. antarctica* coloniza sitios donde se han producido aluviones y depósitos de escoria. Cuando estos sitios se han estabilizado, *N. pumilio* se introduce en ellos. A altitudes más bajas, se encuentran bosques puros de *N. pumilio*, que consisten de parcelas coetáneas originadas generalmente por deslizamientos de nieve (Veblen & Donoso 1987, Veblen et al. 1981). Según estos autores, a altitudes más bajas todavía, hay bosques mixtos de *N. pumilio* con *N. dombeyi*, que se encuentran sobre antiguos depósitos de material de origen volcánico. Aquí también se observaría regeneración en los claros producidos por la caída de árboles viejos, aprovechados sobre todo por *N. pumilio*, ya que *N. dombeyi* aparentemente es menos tolerante a la sombra. Whitmore (1982) sugiere que existe un continuo de respuestas frente a eventos de perturbación a menor o mayor escala en los árboles dominantes en bosques chilenos, con *Aextoxicon punctatum* R. et P. como especie muy tolerante a la sombra en un extremo del espectro y *N. obliqua* en el otro. Whitmore (1982) sitúa la dinámica regenerativa de *Nothofagus* dentro del modelo del "gap phase replacement" (regeneración por fases dentro de claros) de Watt (1947), quien postula un patrón de sucesión cíclica, dependiente sobre la abertura de claros en la vegetación, donde se producirían los procesos de regeneración.

En general, se puede sostener que especies de *Nothofagus* poseen una alta capacidad colonizadora de sitios inestables y que su regeneración frecuentemente está ligada a perturbaciones menores o mayores. En el caso de los claros de menor diámetro, especies más tolerantes a la sombra tienen capacidad más alta para regenerarse en ellos. Especies menos tolerantes a la sombra mantienen sus parcelas coetáneas, que son resultados de la colonización de grandes claros dejados por perturbaciones a mayor escala. Las parcelas coetáneas son susceptibles a caer enteras, cuando se produce otro evento de perturbación mayor, formando así un claro apto para la regeneración de una futura parcela coetánea de especies intolerantes a la sombra. Esta dinámica regenerativa se puede interpretar como adaptación frente a perturbaciones naturales.

Por otro lado, existe una relación entre sitios perturbados y la ocurrencia de híbridos. Muchos de los hábitats donde efectivamente se ha observado la ocurrencia de hibridación entre especies de *Nothofagus*, coinciden con la definición de "habitat de híbridos" de Anderson (Donoso & Atienzo 1983).

Además, en poblaciones marginales, en el extremo del rango de distribución de una especie, se producen presiones de selección muy altas. En especies

pioneras se observa una alta incidencia de polimorfismo, interpretada por Stern & Roche (1974) como un fenómeno adaptativo. La variabilidad y el polimorfismo es evidente en el género **Nothofagus**, por lo tanto, se puede interpretar en parte como resultado de adaptaciones a situaciones de perturbación natural, las que significarían presiones fuertes de selección y generarían poblaciones marginadas. En poblaciones marginales y aisladas se producen además efectos como la deriva genética aleatoria (Stern & Roche 1974; Harris 1984). Por lo anterior, se concluye que la perturbación natural juega un rol probablemente muy importante en el desarrollo del patrón evolutivo en el género **Nothofagus**.

CONCLUSIONES

La distribución actual de **Nothofagus** en Chile está relacionada a eventos del pasado. Se pueden reconocer, en la historia biológica del género **Nothofagus**, algunos rasgos que se mantienen en el tiempo hasta hoy, como la estrecha relación de la distribución pasada y actual con gradientes climáticos marcados por bajas temperaturas, así como la importancia de perturbaciones naturales mayores en los sitios ocupados por representantes del género. La variabilidad actual presente en las especies del género, tanto intra como interpoblacional, parece corresponder a adaptaciones a un gradiente ambiental complejo, marcado de manera decisiva por el frío, y modificado de manera puntual por perturbaciones locales a mayor o menor escala.

Aquí se propone, además, que las variaciones clinales o continuas observadas tendrían más relación con el gradiente climático y responderían a presiones selectivas ejercidas por éste, mientras que las variaciones discontinuas entre poblaciones pueden haber sido causadas por efectos aisladores o marginadores producidos por eventos de perturbación. En el primer caso, la selección promovería la diversidad en un medio estable, determinado casi exclusivamente por factores climáticos con cierta predictabilidad, mientras que en el segundo caso se produciría una selección direccional, con pérdida y fijación de alelos, a nivel local, en un ambiente inestable caracterizado por eventos de perturbación que se producen a intervalos impredecibles en el tiempo.

Para examinar esta propuesta, será necesario efectuar estudios comparativos de las características de poblaciones de una especie de **Nothofagus** ubicadas en la Cordillera de la Costa, considerada como medio

más estable, con poblaciones de la Cordillera de los Andes, que representa el medio más perturbado. Se tendrían que encontrar entonces patrones de variación clinal en la Cordillera de la Costa y patrones de variación discontinuo entre las poblaciones de la Cordillera de los Andes.

Adaptaciones locales a gradientes ambientales, basadas en polimorfismo genético, se observan en muchas especies arbóreas (Harris et al. 1984; Stern & Roche 1974), y es probable que la variabilidad observada en las especies de **Nothofagus** también sea basada en polimorfismo genético. Esta variabilidad intraespecífica tiene que ser considerada como componente de la diversidad biológica y la variabilidad genética, entre y dentro de poblaciones, es importante para la flexibilidad adaptativa y la evolución futura de los taxa (Harris et al. 1984).

En cuanto a la conservación del género **Nothofagus** en Chile, por deducción, sería importante mantener el mayor número posible de genotipos de cada especie a lo largo de los gradientes climáticos y geográficos presentes en Chile, y no sólo los ejemplares concentrados en áreas de protección geográficamente muy distantes, ya que ellos no pueden representar la amplitud de la diversidad biológica de las especies de **Nothofagus**. En consecuencia, parece más adecuado crear múltiples áreas pequeñas de protección, cuyo límite de tamaño inferior dependería de los requerimientos de los taxa a proteger (Järvinen 1981), así como de los recursos genéticos de las poblaciones. Para determinar el tamaño mínimo de áreas de protección, será muy importante efectuar a futuro estudios en el campo de la genética de poblaciones en el género **Nothofagus**.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Eduardo Ugarte M., Profesor del Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción, por sugerencias y críticas al manuscrito del presente estudio.



BIBLIOGRAFIA

- Alberdi, M. 1987.** Ecofisiología de Especies Chilenas del Género *Nothofagus*. Bosque 8 (2): 77-84.
- Alberdi, M., Meza-Basso, L., Fernández, J., Cristi, R. & Romero, M. 1991.** Lipid Composition of Chloroplasts from Cold-acclimated and Non-acclimated *Nothofagus dombeyi*. Phytochemistry 30 (3): 763-768.
- Benoit, I.L. (Ed.) 1989.** Libro Rojo de la Flora Terrestre de Chile (Primera Parte). 157 pp. CONAF, Santiago de Chile.
- Cronquist, A. 1981.** An Integrated System of Classification of Flowering Plants. 1262 pp. Columbia University Press, New York.
- Donoso, C. 1979.** Genecological Differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. in Chile. Forest Ecol. and Manag. 2:53-66.
- Donoso, C. 1987.** Variación Natural en Especies de *Nothofagus* en Chile. Bosque 8 (2): 85-97.
- Donoso, C. & Atienza, J. 1983.** Hibridación Natural entre Especies de *Nothofagus* Siempreverdes en Chile. Bosque 5: 21-34.
- Donoso, C. & Landrum, L.R. 1979.** *Nothofagus leoni* Espinosa, a Natural Hybrid between *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. and *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. New Zealand J. Bot. 17: 353- 360.
- Fuenzalida, H. 1965.** Biogeografía. In: Geografía Económica de Chile. CORFO, Santiago de Chile.
- Gajardo, R. 1983.** Sistema Básico de Clasificación de la Vegetación Nativa Chilena. 315 pp. CONAF, Santiago de Chile.
- Harris, L.D. (Ed.) 1984.** The Fragmented Forest. Island Biogeography and the Preservation of Biotic Diversity. 211 pp. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Harris, L.D., Mc Glathlen, M.E. & Manlove, M.N. 1984.** Genetic Resources and Biotic Diversity. In: Harris, L.D. (Ed.). The Fragmented Forest. Island Biogeography and the Preservation of Biotic Diversity. pp. 93-107. The University of Chicago Press, Chicago and London.

- Hill, R.S. 1991. Tertiary *Nothofagus* (Fagaceae) Macrofossils from Tasmania and Antarctica and their Bearing on the Evolution of the Genus. Bot. J. Linn. Soc. 105: 73-112.
- Hill, R.S. & Read, J. 1991. A Revised Infrageneric Classification of *Nothofagus* (Fagaceae). Bot. J. Linn. Soc. 105: 37-72.
- Heusser, C.T. 1964. Some Pollen Profiles from the Laguna San Rafael Area, Chile. American Geographic Society, New York.
- Heywood, V.H., Moore, D.M. & Stearn, W.T. (Eds.) 1982. Blütenpflanzen der Welt. Birkhäuser Verlag, Stuttgart. 336 pp.
- Järvinen, O. 1982. Conservation of Endangered Plant Species: Single Large or Several Small Reserves? Oikos 38: 301-307.
- Marticorena, C. & Quezada, M. 1985. Catálogo de la Flora Vascular de Chile. Gayana, Bot. 42 (1-2): 1-157.
- Meza-Basso, L., Guarda, P., Ríos, D. & Alberdi, M. 1986. Changes in Free Amino Acid Content and Frost Resistance in *Nothofagus dombeyi* Leaves. Phytochemistry 25 (5): 1843-46.
- Morales, J., Donoso, C. & Romero, M. 1986. Hibridación Natural entre *Nothofagus obliqua* y *N. alpina*. In: Resúmenes Simposio Biología del género *Nothofagus*. VI Reunión de Botánica. Sección Botánica Sociedad de Biología de Chile.
- Muñoz, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Ed. Univ. S.A., Santiago de Chile. 557 pp.
- Ormazábal, C. & Benoit, I. 1986. El Estado de Conservación del Género *Nothofagus* en Chile. CONAF, Santiago de Chile.
- Ordóñez, A.E. 1986. Germinación de las Tres Especies de *Nothofagus* Siempreverdes y Variabilidad en la Germinación de Procedencias de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. Facultad de Ciencias Forestales Universidad Austral de Chile. 144pp.
- Philipson, W.R. & Philipson, M.N. 1988. A Classification of the Genus *Nothofagus* (Fagaceae). Bot. J. Linn. Soc. 98: 27-36.
- Ramírez, C. 1987. El Género *Nothofagus* y su Importancia en Chile. Bosque 8(2): 71-76.

- Ramírez, C., Correa, M. Figueroa, H. & San Martín, J. 1985.** Variación del Hábitat y Hábitat de *Nothofagus antarctica* en el Centro Sur de Chile. *Bosque* 6: 55-73.
- Rodríguez, R., Matthei, O. & Quezada, M. 1983.** Flora Arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Chile. 408 pp.
- Romero, E.J. 1984.** Historia y Evolución de *Nothofagus* (Fagaceae) y Consideraciones sobre el Origen de otras Familias Relacionadas. Actas del III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. pp. 209-216. Corrientes, Argentina.
- Romero, E.J. 1988.** Fossil Evidence Regarding the Evolution of *Nothofagus* Blume. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 289-308.
- Rothhammer, F. 1984.** ¿Evolución Gradual o Revolución Genética? *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 5-7.
- Sakai, A. & Larcher, W. 1987.** Frost Survival of Plants. *Ecological Studies* 62: 1-321. Springer-Verlag, Berlin. 200 figs.
- Schmithüsen, J. 1956.** Die Räumliche Ordnung der Chilenischen Vegetation. *Bonner Geogr. Abh.* 17: 1-89.
- Simpson, B. 1979.** Quaternary Biogeography of the High Montane Regions of South America. *Monogr. Amer. Mus. Nat. Hist.* 7: 157- 188.
- Steenis, C.G.G.J. Van 1953.** Results of the Archbold Expeditions; Papuan *Nothofagus*. *J. Arnold Arbor.* 84 (4): 301-374.
- Steenis, C.G.G.J. Van 1971.** *Nothofagus*, Key Genus of Plant Geography, in Time and Space, Living and Fossil, Ecology and Filogeny. *Blumea* 1 (19): 65-98.
- Stern, K. & Roche, L. 1974.** Genetics of Forest Ecosystems. Springer-Verlag, Berlín. 330 pp., 70 figs.
- Veblen, T.T. & Ashton, D.H. 1978.** Catastrophic Influences on the Vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetation* 36(3): 149- 167.
- Veblen, T.T. & Donoso, C. 1987.** Alteración Natural y Dinámica Regenerativa de las Especies Chilenas de *Nothofagus* de la Región de los Lagos. *Bosque* 8(2): 133-142.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Schlegel, F.M. & Escobar, B. 1981.** Forest Dynamics in

South-central Chile. *J. Biogeography* 8: 211- 247.

Watt, A.S. 1947. *Pattern and Process in the Plant Community*.

J. Ecol. 35: 1-22.

Weaver, J.E. & Clements, F.E. 1944. *Ecología Vegetal*. (Trad. por A.L. Cabrera). ACME Agency, Buenos Aires. 667 pp.

White, P.S. 1979. *Pattern, Process and Natural Disturbance in Vegetation*. *Bot. Rev.* (Lancaster) 45 (3): 229-299.

Whitmore, T.C. 1982. *On Pattern and Process in Forests*. In: *The Plant as a Working Mechanism* (Newmann, E.I., ed.). Special Publication Number 1 of the British Ecological Society produced as a Tribute to A.S. Watt. Blackwell, London.

Whittaker, R.H. 1967. *Gradient Analysis of Vegetation*. *Biol. Rev.* 42: 207-264.

