https://revista.infor.cl

Recibido: 20.07.2025; Aceptado:25.07.2025.



OPINIÓN

Diversidad genética y endogamia en Nothofagus alessandrii: una revisión crítica de la evidencia y sus implicancias para la conservación

Juan Neira Morales



Estudiante Programa de Doctorado en Salud Ecosistémica, Centro de Investigación de Estudios Avanzados del Maule, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile.

DOI: https://doi.org/10.52904/0718-4646.2025.638

RESUMEN

Nothofagus alessandrii es una especie arbórea y endémica del bosque maulino, que en la actualidad se encuentra en peligro de extinción. Esta situación, sumado a la baja tasa de regeneración natural y alta proporción de semillas vanas, ha llevado a plantear que sus poblaciones podrían estar sujetas a endogamia. En esta opinión planteamos, sin embargo, que los datos actuales no sustentan la hipótesis de que exista endogamia en poblaciones adultas, sin desconocer que el escenario actual se presenta como una amenaza que podría derivar eventualmente en un problema de endogamia real.

Palabras clave: Nothofagus alessandrii, árbol endémico, endogamia.

SUMMARY

Nothofagus alessandrii is an endemic tree species of the Maulino forest, which is currently in danger of extinction. This situation, coupled with the low rate of natural regeneration and high proportion of empty seeds, has led to the suggestion that its populations could be subject to inbreeding. In this opinion we state, however, that current data do not support the hypothesis that inbreeding exists in adult populations, without ignoring that the current scenario is presented as a threat that could eventually lead to a real inbreeding problem.

Key words: Nothofagus alessandrii, endemic tree, endogamy.

INTRODUCCIÓN

Nothofagus alessandrii Espinosa es un árbol endémico del bosque maulino, que en la actualidad se encuentra en peligro de extinción (Barstow et al., 2020; Santelices-Moya et al., 2023). A comienza de los años 80, su cobertura su estimaba sobre 800 hectáreas (San Martín et al., 1984). Desde entonces, se ha registrado una drástica disminución de su cobertura que actualmente apenas sobrepasa las 146 hectáreas (Cabrera-Ariza et al., 2025). A raíz de esta situación, se ha planteado la posibilidad de que sus poblaciones remanentes estén sujetas a altos niveles de endogamia, sumado a la baja capacidad de adaptación y una suerte de "primitivismo evolutivo" (Torres-Díaz et al., 2007; Santelices et al., 2019). Si bien es cierto que las poblaciones de N. alessandrii se encuentran fragmentadas y que las tasas de germinación y crecimiento temprano son bajas, los argumentos utilizados para fundamentar la hipótesis de alta endogamia no se condicen con la evidencia disponible que, más bien, indica que la diversidad genética de N. alessandrii es moderada. Por ello, en esta opinión planteamos —a la luz de la evidencia disponible— que la diversidad genética de las poblaciones remanentes de N. alessandrii no permite establecer que estén sometidas a altos niveles de endogamia, sin desconocer —por cierto— que el escenario actual en que se encuentran sus remanentes representa una amenaza que en un futuro podría desencadenar efectivamente en una situación de endogamia real.

ANTECEDENTES

La hipótesis que plantea la existencia de altos niveles de endogamia en poblaciones de *N. alessandrii* surgió a partir de consideraciones evolutivas, ecofisiológicas y análisis históricos de conservación. Desde la perspectiva evolutiva, se ha establecido una relación cuestionable entre el origen filogenético de *N. alessandrii* y su diversidad genética, sugiriendo que por tratarse de una especie "primitiva" dentro del género *Nothofagus* (Hill & Jordan, 1993), entonces su diversidad genética debería ser necesariamente baja y estar sujeta a altos niveles de endogamia (Torres-Díaz *et al.*, 2007). Sin embargo, esta asociación carece de fundamento empírico, porque la posición evolutiva de una especie no determina por sí sola la variabilidad genética ni estructura poblacional actual (Ellegren & Galtier, 2016).

Desde un punto de vista ecofisiológico, esta hipótesis se ha sustentado sobre la base de la baja tasa de germinación y supervivencia temprana (Santelices *et al.*, 2019), lo que explicaría su baja capacidad adaptativa dada su reducida diversidad genética (Mace *et al.*, 2003). Aunque es cierto que la mayoría de las plántulas sobrevive solo en condiciones de vivero (Santelices *et al.*, 2019), y en ensayos de campo no sobreviven más allá del primer año de vida (Acevedo *et al.*, 2020), la razón de este fenómeno no implica endogamia *per se*, sino que más bien responde a requerimientos ecológicos de *N. alessandrii*, especie dependiente de ambientes húmedos y sombreados durante etapas de crecimiento temprano (Bustamante & Castor, 1998). Esta característica podría deberse a que *N. alessandrii*, así como otros ejemplares del género *Nothofagus*, presente hojas preformadas, lo que implica un lento proceso de aclimatación a la exposición a la luz (Coopman *et al.*, 2008). Por lo tanto, la baja supervivencia en etapas de desarrollo temprano respondería más bien a requerimientos ecológicos específicos que a una evidencia de endogamia asociada.

Por último, es cierto que el problema de conservación de *N. alessandrii* se acarrea desde fines del siglo XIX e inicios del XX, época en que su tala era habitual para la construcción de viviendas (Espinosa, 1928), pero su disminución acelerada no ocurrió hasta pasada la segunda mitad del siglo XX, particularmente con la promulgación del Decreto Ley 701 (Ministerio de Agricultura, 1974). Este decreto subsidió eventos de cambio de uso de suelo que tomaron lugar en gran parte del centro-sur de Chile, facilitando el reemplazo de los bosques nativos por plantaciones forestales de especies exóticas como *Pinus radiata* D. Don y *Eucalyptus* L'Hér (Echeverría *et al.*, 2006; Miranda *et al.*, 2017). Este evento, aunque catastrófico para los bosques nativos, no implica necesariamente que las poblaciones actuales de *N. alessandrii* estén sujetas a altos niveles de endogamia. En un estudio dendrocronológico realizados por Santelices-Moya *et al.*, (2022) se encontró que la edad de los individuos adultos oscila entre 75 y 129 años, con un promedio de 95 años. Esto implica que el establecimiento de los árboles actuales es anterior a los eventos de deforestación y fragmentación acaecidos durante la segunda mitad del siglo XX, lo que debilita la hipótesis de que las poblaciones actuales de *N. alessandrii* presenten bajos niveles de diversidad genética.

ESTUDIOS DE DIVERSIDAD GENÉTICA

La evidencia más notable que refuta la hipótesis de que exista altos niveles de endogamia en poblaciones de *N. alessandrii* proviene de cuatro estudios genéticos disponibles a la fecha. Estos estudios han evaluado la diversidad genética de *N. alessandrii* utilizando distintos marcadores moleculares como isoenzimas, proteínas de reserva o microsatélites, y de forma general se ha reportado que los niveles de diversidad son moderados e incluso comparables con los de otras especies del género *Nothofagus* con rangos de distribución más amplios como *Nothofagus dombeyi* Mirb. Oerst., (Premoli, 1997).

En un estudio de Pineda (1998), se encontró de 2 a 4 alelos por *locus*, lo que indica un nivel de diversidad genética moderado. Además, el valor de diferencia genética entre poblaciones (F_{ST}) fue 0,15, lo que sugiere un valor moderado con cierta estructuración genética entre poblaciones. Por su parte, la investigación de Torres-Díaz *et al.* (2007), también basada en análisis de isoenzimas, encontró niveles moderados de diversidad genética, con un número promedio de alelos por *locus* entre 1,3 y 2,4 y entre 2,0 a 2,7 *loci* polimórficos. Sus resultados arrojaron una diferenciación genética considerable entre poblaciones (G_{ST} = 0,257). Y una heterocigosidad esperada media (He) moderada (media 0,182).

Si bien en un estudio realizado por Martin *et al.*, (2010) se encontró un He promedio de 0,122, lo que es un valor de diversidad genética bajo, el trabajo de Torres-Díaz *et al.*, (2021) detectó que la diversidad genética era más bien moderada. En su estudio, el número de alelos promedio por *locus* fue de 4,81 lo que es un valor relativamente alto considerando que *N. alessandrii* es una especie endémica y en peligro de extinción (Santelices-Moya *et al.*, 2023). En cuanto a los valores de heterocigosidad, se encontraron valores similares entre la heterocigosidad observada (Ho) y esperada (He), lo que implica que no hay evidencia de pérdida de heterocigosidad ni endogamia severa en las poblaciones actuales de *N. alessandrii* (Torres-Díaz *et al.*, 2021).

DISCUSIÓN

Los estudios analizados coinciden en que los índices de diversidad genética observados en *N. alessandrii* son moderados, pero es importante resaltar algunas consideraciones relacionadas con las estrategias de reproducción, situación actual de sus poblaciones y posibles escenarios futuros de esta especie. En primer lugar, los remanentes de *N. alessandrii* representan una pequeña muestra de una extensión pasada más amplia, y la mayoría de los árboles actuales son de crecimiento secundario. Si bien, esta estrategia otorga resiliencia a sus poblaciones frente a disturbios puntuales, puede ser inadecuada para sostenerlas a largo plazo (Santelices-Moya *et al.*, 2022), En segundo lugar, *N. alessandrii* es altamente dependiente de fecundación entre distintos individuos y no tanto de la autofecundación (Torres-Díaz *et al.*, 2007) y, aunque esto puede parecer una ventaja adaptativa, los incendios forestales destruyen sus semillas, por lo que en escenarios post incendios la recuperación ocurre principalmente mediante rebrotes (Gómez *et al.*, 2022), lo que acentúa el riesgo de endogamia. Por último, los remanentes de *N. alessandrii* se encuentran fragmentados (Cabrera-Ariza *et al.*, 2025), por lo que es posible que en los próximos años el flujo génico entre remanentes tienda a disminuir, especialmente si no se toman medidas de gestión que favorezcan la conectividad y regeneración sexual entre fragmentos.

Considerando estos antecedentes, aunque en la actualidad no haya evidencia que respalde la hipótesis de que existan altos niveles de endogamia en los remanentes de *N. alessandrii*, la combinación de regeneración asexual predominante, la fragmentación de su hábitat y potencial reducción del flujo génico entre remanentes, podrían conducir a un escenario de endogamia real. Por ello, es fundamental que las estrategias de conservación se orienten a fortalecer la conectividad y promover la regeneración sexual. Por último, es importante destacar que esta opinión se basa en tan solo cuatro estudios que han evaluado la diversidad genética en *N. alessandrii*. Además, se desconoce el efecto de los incendios forestales de 2017 sobre los remanentes de esta especie (Valencia *et al.*, 2018), por lo que no es descartable que en un mediano o largo plazo se presente un escenario de alta endogamia que podría sumarse al ya delicado estado de conservación de *N. alessandrii*.

CONCLUSIÓN

La diversidad genética de los remanentes de *N. alessandrii* es, en general, moderada. Sin embargo, ante el panorama actual de la fragmentación de hábitat e incendios forestales, no es descartable que las futuras poblaciones de *N. alessandrii* experimenten una disminución de su diversidad genética y presenten mayores niveles de endogamia. Por ello, es fundamental que futuros estudios amplíen el muestreo de diversidad genética, considerando la edad de los individuos, con el propósito de distinguir entre árboles establecidos antes y después de los procesos de fragmentación, monitorear las estrategias de reproducción y analizar el éxito de reclutamiento de nuevos ejemplares y asociarla con índices de diversidad genética.

REFERENCIAS

Acevedo Tapia, M., Álvarez, C., Cartes Rodríguez, E., Dumroese, R. K., & González Ortega, M. (2020). Production and establishment techniques for the restoration of *Nothofagus alessandrii*, an endangered keystone species in a Mediterranean forest. New Forests, N° 51. Pp: 159–174. https://doi.org/10.1007/s11056-019-09724-x



- Barstow, M., Echeverría, C., Baldwin, H. & Rivers, M.C. (2020). *Nothofagus alessandrii* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T32033A177350927.
- Bustamante, R., & Castor, C. (1998). The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruil (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. Biodiversity & Conservation, N° 7. Pp: 1607-1626. https://doi.org/10.1023/A:1008856912888
- Cabrera-Ariza, A. M., Rivas, C. A., Aguilera-Peralta, M., Navarro-Cerrillo, R. M., & Santelices-Moya, R. (2025).

 Updating the distribution of *Nothofagus alessandrii*: Impact of deforestation, fragmentation and connectivity.

 Forest Ecosystems, 12, 100272. https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100272
- Coopman, R. E., Reyes-Díaz, M., Briceño, V. F., Corcuera, L. J., Cabrera, H. M., & Bravo, L. A. (2008). Changes during early development in photosynthetic light acclimation capacity explain the shade to sun transition in Nothofagus nitida. Tree Physiology, 28(10): 1561-1571. https://doi.org/10.1093/treephys/28.10.1561
- Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J. M., Lara, A., & Newton, A. (2006). Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. Biological Conservation, 130(4): 481-494. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.017
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. Nature Reviews Genetics, 17(7): 422-433. https://doi.org/10.1038/nrg.2016.58
- Espinosa M. (1928). Dos especies nuevas de Nothofagus. Revista Chilena de Historia Natural 22:171-197
- Gómez, P., Espinoza, S., Garrido, P., Martín, J. S., & Ormazábal, Y. (2022). Post-fire tree regeneration from seed of the endangered *Nothofagus alessandrii* Espinosa in the Maule region of central Chile. Southern Forests: a Journal of Forest Science, 84(1): 75-82. https://doi.org/10.2989/20702620.2022.2039044
- Hill, R., & Jordan, G. (1993). The evolutionary history of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*). Australian Systematic Botany, 6(2): 111-126. https://doi.org/10.1071/SB9930111
- Mace, G. M., Gittleman, J. L., & Purvis, A. (2003). Preserving the tree of life. Science, 300(5626): 1707-1709. https://doi.org/10.1126/science.1085510
- Martín, M., Muñoz, S., Muñoz, F., Uribe, M., Molina, J., Herrera, M., ... & Álvarez, J. (2010). Primeros resultados en el desarrollo de un marcador genético basado en las proteínas de reserva en dos especies del género *Nothofagus*. Bosque (Valdivia), 31(3): 252-257. https://doi.org/10.4067/S0717-92002010000300010
- **Ministerio de Agricultura. (1974).** Fija régimen legal de los terrenos forestales o preferentemente aptos para la forestación, y establece normas de fomento sobre la materia. En: https://bcn.cl/27n2x (Consulta: julio, 2025).
- Miranda, A., Altamirano, A., Cayuela, L., Lara, A., & González, M. (2017). Native forest loss in the Chilean biodiversity hotspot: revealing the evidence. Regional Environmental Change, N° 17. Pp. 285-297. https://doi.org/10.1007/s10113-016-1010-7
- **Pineda G. (1998).** Determinación de los patrones de variabilidad genética en poblaciones de raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. *et* Endl.) Oerst.) y ruil (*Nothofagus alessandrii* Espinosa), por medio de electroforesis horizontal en geles de almidón. Tesis Ingeniería Forestal. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile.
- **Premoli, A.C. (1997).** Genetic variation in a geographically restricted and two widespread species of South American *Nothofagus*. Journal of Biogeography, 883-892. *https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1997.00115.x*
- San Martín, J, Figueroa, H., & Ramírez, C. (1984). Fitosociología de los bosques de ruil (*Nothofagus alessandri*i Espinosa) en Chile Central. Revista Chilena de Historia Natural, N° 57. Pp: 171-200.
- Santelices, R., Espinoza, S., & Cabrera, A. (2019). Abastecimiento de semillas de *Nothofagus alessandrii* con consideraciones genéticas. Ciencia & Investigación Forestal, 25(1): 39–54. https://doi.org/10.52904/0718-4646.2019.509



- Santelices-Moya, R., Gibson-Carpintero, S., Cabrera-Ariza, A., Santini-Junior, L., & Venegas-González, A. (2022). Reduced rainfall variability reduces growth of *Nothofagus alessandrii* Espinosa (*Nothofagaceae*) in the Maule Region, Chile. Forests, 13(8), 1184. https://doi.org/10.3390/f13081184
- Santelices-Moya, R., Cabrera-Ariza, A., Silva-Flores, P., & Ramos-Campos, P. (2023). Variación intraespecífica en *Nothofagus alessandrii* una especie endémica en peligro de extinción de los bosques mediterráneos de Chile. Bosque (Valdivia), 44(2): 315-327. https://doi.org/10.4067/s0717-92002023000200315
- Torres-Díaz, C., Ruiz, E., González, F., Fuentes, G., & Cavieres, L. A. (2007). Genetic diversity in *Nothofagus alessandrii* (Fagaceae), an endangered endemic tree species of the Coastal Maulino Forest of Central Chile. Annals of Botany, 100(1): 75-82. https://doi.org/10.1093/aob/mcm073
- Torres-Díaz, C., Valladares, M. A., Molina-Montenegro, M. A., & Mora-Poblete, F. (2021). Isolation and characterization of microsatellites for the endangered endemic tree *Nothofagus alessandrii* (Nothofagaceae). Molecular Biology Reports, 48(4): 3877-3883. https://doi.org/10.1007/s11033-021-06291-3
- Valencia, D., Saavedra, J., Brull, J., & Santelices, R. (2018). Severidad del daño causado por los incendios forestales en los bosques remanentes de *Nothofagus alessandrii* Espinosa en la Región del Maule de Chile. Gayana. Botánica, 75(1): 531-534. https://doi.org/10.4067/S0717-66432018000100531