

VARIACION Y TIPOS DE DIFERENCIACION EN POBLACIONES DE ROBLE (*NOTHOFAGUS OBLIQUA* (Mirb.) Oerst.)

C. D. Oxf.: (165,59)

Claudio Donoso Z. *

RESUMEN

A lo largo de la distribución latitudinal de Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst), así como en transectos altitudinales en la zona mediterránea de su área de distribución, se analizó la variación y diferenciación genecológica de sus poblaciones. Para el análisis se emplearon dos características morfológicas poco susceptibles de ser modificadas por el medioambiente y más significativas desde el punto de vista de la separación de razas: el peso de las semillas como índice de su tamaño y el número de estambres por flor masculina. Además se usaron características fisiológicas: la capacidad germinativa y el valor germinativo, como respuesta a diferentes períodos de estratificación.

Las diferencias entre poblaciones y tratamientos fueron evaluadas mediante análisis de varianzas y prueba de comparación múltiple entre medidas. Se comprobó una variación clinal bidimensional: latitudinal y altitudinal, de las poblaciones de Roble usando los índices de correlación obtenidos mediante análisis de regresión entre las características empleadas, latitud, altitud, precipitación media anual, temperatura media anual y precipitación durante el período de crecimiento.

Sin embargo, algunas evidencias encontradas en las respuestas fisiológicas, así como la variabilidad del medioambiente en el norte de la zona de distribución, señalan como muy probable el desarrollo de ecotipos y en definitiva una mezcla de variación continua (clinal) y discontinua (ecotípica) en la especie Roble.

SUMMARY

Variation and genecological differentiation in populations of Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst) were analyzed along latitudinal and altitudinal transects in the mediterranean zone of its distribution. The two morphological characteristics of the species used for the analysis, because of their low susceptibility to modification by environmental variation and greater significance from the point of view of separation

of races, were seed weight (size) and number of stamens per male flower. The analysis was also based on consideration of physiological characteristics, germinative capacity and germinative value in response to different periods of stratification.

Analysis of variance and a multiple comparison test were used for assessing differences among populations and treatments. A two-dimensional (latitudinal and altitudinal) clinal variation was determined for the Roble populations using correlation coefficients obtained by effecting regression analysis for the characteristics measured at latitude, altitude and climatic factors such as average annual precipitation, average annual temperature and precipitation during the growing season.

Nevertheless, physiological responses as well as the variation in the northern part of its range suggests the very likely development of ecotypes and definitively a mixture of continuous (clinal) and discontinuous (ecotypic) variation in Roble.

1. INTRODUCCION

Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst) es la especie más común y abundante en gran parte de las regiones central y sur de Chile. Debido a la calidad de su madera y a su rápido crecimiento (WOOD, 1957; NIMMO, 1971; CHRISTIE et al 1974), debe ser considerado como uno de los árboles forestales más importantes del país. Muchas áreas que fueron una vez bosques vírgenes de Roble, mantienen actualmente bosques de segundo crecimiento o renovales en las que, comúnmente se mezcla con Raulí (*N. alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst).

El primer impulso para el manejo del bosque nativo y la reforestación o aforestación con especies nativas, se ha aplicado para Raulí; sin embargo, dado el hecho de que Roble crece naturalmente en un rango geográfico y ecológico mucho más amplio, habrá muchas áreas en un futuro próximo en que será la especie alternativa o complementaria de Raulí. Esto puede ser claramente válido en gran parte de la región andina mediterránea y en todas las áreas bajas que fueron dominadas por Roble, en el pasado, donde la alternativa agrícola o ganadera

* M. Sc., Ingeniero Forestal, Profesor de la Facultad de Ingeniería Forestal de la Universidad Austral de Chile. Casilla 567. Valdivia.

es menos ventajosa que la forestal desde el punto de vista económico.

Todos estos antecedentes, señalan la conveniencia y, más aún la necesidad de conocer la variabilidad de la especie. Este es el paso previo a la recolección de semillas y establecimiento de viveros para la reforestación, así como para futuros trabajos de selección y mejoramiento genético de la especie.

2. ANTECEDENTES GENERALES SOBRE VARIACION

TURESSON encontró que algunas veces la variación en las características de una planta en diferentes habitats se debía simplemente a una respuesta directa de la planta como individuo al medioambiente, fenómeno que hoy se conoce como plasticidad. Pero luego demostró que cuando la variación no se debe simplemente a una respuesta plástica al medioambiente, se puede atribuir a la selección natural que actúa sobre la variabilidad natural de las poblaciones, seleccionando a los genotipos mejor adaptados al medioambiente local (HESLOP-HARRISON, 1964; TURESSON, 1922 b y 1925). De aquí nació el concepto de Genecología (TURESSON, 1923), definido como el "estudio de las especies y sus tipos hereditarios en relación con el medioambiente", o estudio de la diferenciación genecológica (HARBERD, 1956), que puede definirse como la diferenciación ecológica con base genética de las poblaciones de plantas. De la terminología genecológica desarrollada por TURESSON, el concepto que ha tenido mayor relevancia es el de "ecotipo", definido como "el producto que resulta de la respuesta genotípica de una población en un habitat particular" (TURESSON, 1922 a, 1922 b).

Al desarrollar el concepto de ecotipo, TURESSON interpretó la variación intraespecífica como discontinua, concepto que se hace muy claro cuando significa una respuesta a condiciones edáficas, topográficas o bióticas muy específicas de un área. Sin embargo, la idea no es tan clara cuando se trata de variación en grandes superficies, como una respuesta al macro clima. La formación de un ecotipo climático requiere, en general, de cierto aislamiento espacial entre las poblaciones, aunque es posible distinguir ecotipos climáticos contiguos (CLAUSEN et al, 1940; GREGOR, 1944).

Las especies con amplios rangos de distribución geográfica tendrían más probabilidad de mostrar una variación continua que una discontinua, reflejada como un gradiente geográfico en las características de la especie. (LANGLET, 1934; 1959). Esta variación gradual o continua

de una o más características de una especie fue llamada "variación clinal" o "cline" por HUXLEY (1938) y ecocline por GREGOR (1946).

El tipo de diferenciación posible en una especie parece depender de los tres siguientes factores principales (HELSLOP-HARRISON, 1961; SPURR y BARNES, 1973).

- 1.— El rango de distribución total de la especie.
- 2.— El tipo de distribución o distribución ecológica de una especie.
- 3.— La frecuencia de continuidad o discontinuidad en los factores del medioambiente.

3. EL CASO DE *NOTHOFAGUS OBLIQUA*.

El rango de distribución, la distribución ecológica y la forma de variación de los factores medioambientales en el área de distribución de Roble, señalan una alta probabilidad de que es-

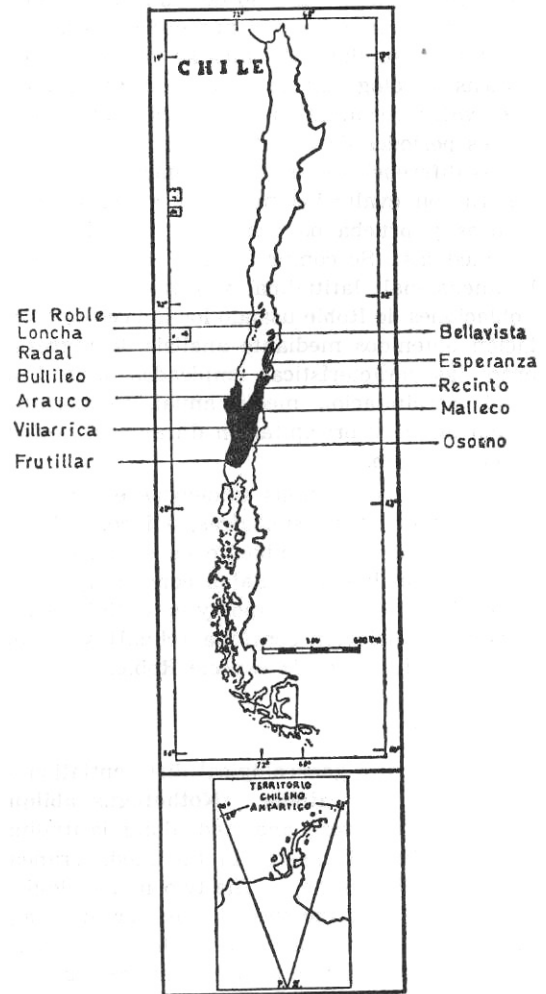


Fig. 1. Distribución de *Nothofagus obliqua* en Chile y áreas que se muestrearán para el estudio genecológico.

ta especie presente algún tipo de diferenciación genecológica.

3.1. Distribución.

La distribución del Roble en Chile abarca ocho grados geográficos, desde el paralelo 33° hasta el paralelo 41° 30' de latitud sur, lo que significa una franja de 1.000 Km. de largo por 300 Km. de ancho (Fig. 1).

La distribución ecológica es muy variable. En el sur se continúa desde el paralelo 41°30' hasta aproximadamente los 38° de latitud Sur (Fig. 1). En ésta área Roble crece en ambas cordilleras hasta los 500 m. s. n. m. y en el Llano Central. Particularmente en este último, sin embargo, las poblaciones de Roble han sido muy alteradas, de tal modo que hoy están representadas sólo por pequeños bosquetes o árboles viejos aislados dejados en los potreros y áreas de cultivo que caracterizan a estas regiones. En las cordilleras los bosques de Roble también han sido alterados por incendios y madereo, pero actualmente están representados por bosques de segundo crecimiento o renovables (YUDELEVICH et al, 1967; DONOSO, 1974).

Hacia el norte del paralelo 38° sur, el tipo de distribución de la especie es más complicada. Desaparece del Llano Central, quedando restringida a las montañas (Fig. 1). Por la Cordillera de la Costa se extiende como especie dominante hasta el paralelo 36°30' en las riberas del río Itata, donde se interrumpe su distribución continua para reaparecer sólo en áreas húmedas muy restringidas y representada por árboles aislados o por pequeños bosquetes. Sin embargo, más al norte, entre los paralelos 34° y 33° sur, se encuentra formando rodales puros aislados en las partes más altas de la Cordillera costera que allí llega hasta poco más de 2.000 metros, rodales que a veces descienden hasta tierras más bajas a lo largo de quebradas y cursos de agua. Por la Cordillera de los Andes, las poblaciones de Roble continúan desarrollándose en forma más o menos continua hasta los 35° de latitud sur. Entre los paralelos 38° y 37° de latitud sur los bosques de Roble tienden a desarrollarse en áreas más elevadas que en el sur. A la altura del volcán Chillán, crecen entre los 300 y los 1.800 m. s. n. m. Aproximadamente entre los 37° y los 35°30' sur se encuentran poblaciones de Roble de altura desde 1.100 hasta 2.500 metros y

poblaciones de tierras más bajas, separadas por rodales de Hualo (*Nothofagus glauca*). Los dos tipos de poblaciones se conectan a veces en las laderas de exposición sur, donde se desarrollan bosques mezclados en que Roble es una de las especies dominantes. En el límite norte de su distribución por la Cordillera de los Andes, hasta los 34°30' sur, las poblaciones de Roble crecen desde los 600 metros hasta el límite de la vegetación arbórea, o como rodales puros, aislados en las cumbres de las montañas, a los 1.800 a 2.000 metros (DONOSO, 1975b; 1978).

3.2. Medioambiente.

3.2.1. Clima.

La amplia distribución latitudinal de Roble, unida a las fuertes influencias marítimas y a la accidentada topografía de Chile, determinan una considerable variación en las características de los habitats de sus poblaciones. Las poblaciones de Roble se encuentran en 3 de las 7 zonas geográficas de Chile según ALMEYDA Y SAEZ (1958): 1—Zona de Matorrales (33° a 35° Lat. S.) 2.—Zona de Parques (36° 30' a 38° 30' Lat. S) y 3— Zona de Bosques (38° 30' a 40° Lat. S.). Las temperaturas medias anuales varían desde alrededor de 14°C en la zona de Matorrales hasta 12° a 10°C en la de Bosques, siendo la variación muy gradual. Más importante es, sin embargo, el aumento que experimentan las temperaturas de verano desde el sur hacia el norte, lo que determinan períodos secos y cálidos muy largos en el norte, y casi nulos en el sur del área de distribución de Roble (DI CASTRI y HAJEK, 1976).

Mucho mayor es la Variación que se produce en la precipitación, tanto de norte a sur, como de oeste a este. La precipitación aumenta gradualmente desde 300 a 1.000 mm anuales en el norte hasta 2.500 a 5.000 mm en el sur, dependiendo en cada caso de la altitud y de la posición respecto del mar.

El clima es templado-frío lluvioso en el sur y experimenta la influencia mediterránea hacia el norte, lo que se manifiesta en veranos muy secos en las regiones más septentrionales. La duración de la estación seca va desde 1 a 2 meses entre los 38° y 39° Lat. S. a 7 u 8 meses, cerca de Santiago. El fotoperíodo varía aproximadamente de 13 horas de luz en el norte a 15 horas en el sur, durante la estación de crecimiento.

3.2.2. Suelo.

De acuerdo con la clasificación de ROBERTS y DIAZ (1960) hay 5 grandes grupos de suelos diferentes dentro del área de distribución de Roble.

- 1.-Suelos pardos no cálcicos, donde bajo condiciones particulares de altitud y relieve, se encuentran los rodales de Roble más septentrionales en la Cordillera de la Costa.
- 2.-Suelos transicionales de pardos no cálcicos a lateríticos pardo-rojizos en la costa, donde Roble se encuentra escasamente representado y la especie dominante es Hualo.
- 3.-Suelos lateríticos pardo-rojizos, en la Cordillera de la Costa, donde se desarrollan bosques con Roble como especie dominante.
- 4.-Suelos trumao, en los faldeos precordilleranos andinos desde Linares a Aysén, donde Roble es una especie importante hasta el paralelo 41° 30' de latitud Sur.
- 5.-Suelos pardos forestales, propios de toda la región mediterránea andina, hasta Malleco, donde se desarrollan la mayoría de las poblaciones de Roble de la zona Mediterránea andina.
Finalmente, en las partes altas de la Cordillera de los Andes, a lo largo de toda la distribución de Roble, hay áreas inexploradas en cuanto a suelos, que probablemente incluyen litosoles, suelos pardos forestales, suelos de pradera alpina y podzoles.

4. METODO DE ESTUDIO Y MUESTREO

Los antecedentes que existen acerca de Roble constituyen una clara evidencia de la variación entre poblaciones de esta especie (DONOSO, 1975; DONOSO y LANDRUM, 1976; 1979). Ello se puede apreciar sintéticamente en la Figura 2. Lo que se pretende mostrar es el tipo de variación existente, es decir, la diferenciación genecológica en Roble. Para lograr esto se puede emplear la experimentación para demostrar respuestas fisiológicas adaptativas de la especie, se pueden buscar correlaciones entre diferentes poblaciones y sus habitats respectivos, o bien realizar experimentos de trasplantes. La mejor manera de demostrar la diferenciación genecológica parece ser mediante los trasplantes o jardines recíprocos, técnica desarrollada principalmente por CLAUSEN, KECK y HIESEY (1940) en California.

No fue posible dentro del tiempo disponible para este estudio aplicar el método de trasplante recíproco, sin embargo, el material de plantas obtenido se mantiene en vivero y será utilizado en un proyecto específico de largo plazo como continuación y complemento de este estudio.*

El presente trabajo se basa en el análisis de algunas características morfológicas y respuestas fisiológicas y su posible correlación con la variación del habitat.

Se utilizaron como características morfológicas el tamaño de las nueces o semillas y el número de estambres por flor masculina. De acuerdo a STEBBINS (1950) los caracteres que se deben usar en estudios de variación son aquellos que tienen significación en la separación de razas o especies, es decir, que están fijados genéticamente. Estos caracteres se encuentran particularmente en flores y frutos, que son menos susceptibles de ser modificados por el medioambiente que las partes vegetativas de las plantas.

De la variación existente en los caracteres usados se sabe las nueces y el número de estambres por flor de las poblaciones septentrionales son mayores que los de las del sur de Chile (DONOSO, 1975 a). Esto podría ser interpretado como un efecto del medioambiente que favorecería un mayor desarrollo de estos caracteres en el norte. Sin embargo, los mayores rodales de Roble y el mejor crecimiento vegetativo de los árboles en términos de altura, diámetro y forma se encuentran en el sur. Esto sugiere que el tamaño de las nueces y el número de estambres por flor masculina son caracteres genotípicos.

Se optó por emplear respuestas fisiológicas en este estudio, considerando que ellas son más indicativas de la adaptación de las poblaciones a diferentes medioambientes, ya que constituyen una mejor expresión de la reacción del genotipo al habitat que las características morfológicas. Se escogió como respuesta fisiológica la germinación de las semillas, medida como capacidad germinativa en relación con diferentes medioambientes que representan diversas proveniencias de ellas.

Para evaluar la diferenciación genecológica interesa en este estudio el fenómeno de la latencia de las semillas y ruptura.

Se sabe que estos fenómenos tienen significación adaptativa para las especies de zonas

* A la fecha se tienen en vivero en la Facultad de Ingeniería Forestal de la UACH (Isla Teja) 12 diferentes poblaciones de 1 año, algunas de las cuales muestran diferencias significativas ($p > 0.001$) en cuanto a altura, largo y ancho de las hojas.

templadas. Lo corriente es que en la naturaleza liza en primavera por efecto de periodos pro-
 presente una latencia de invierno que fina- longados de bajas temperaturas (FLINT,

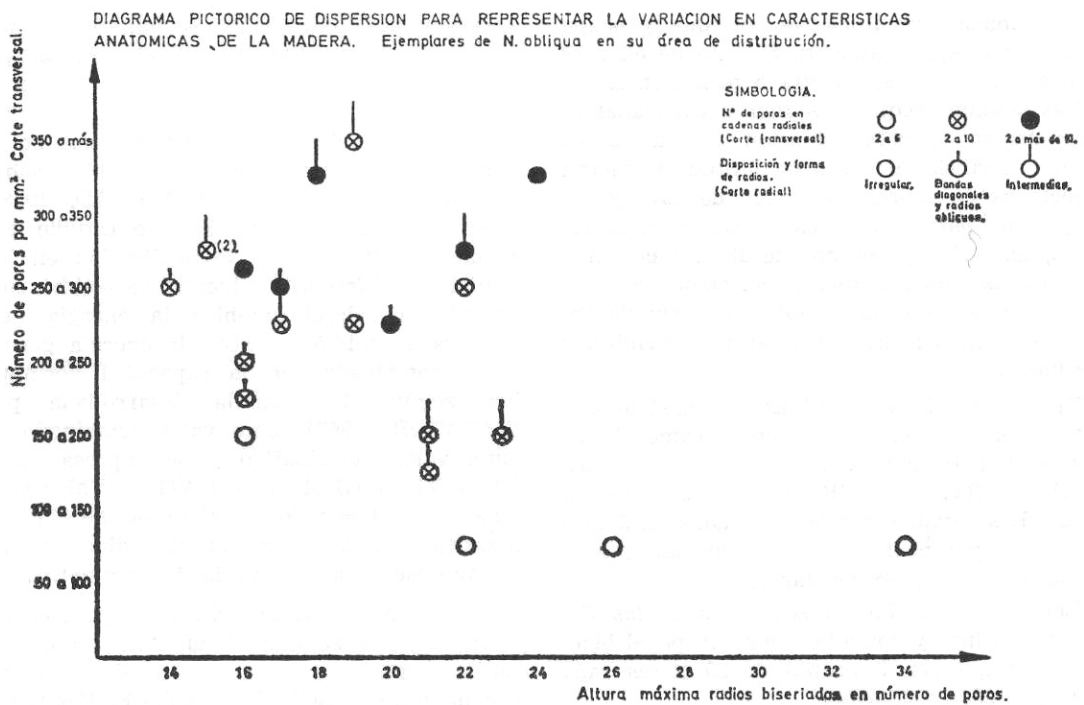
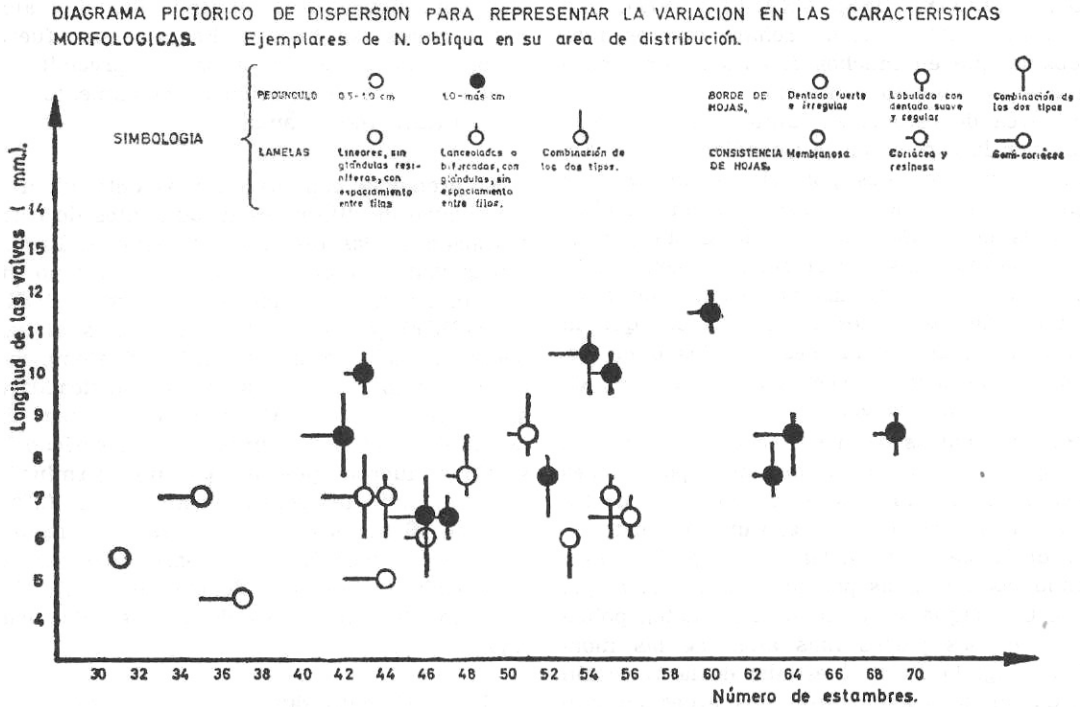


Fig. 2. Diagramas Pictóricos de Dispersión (ANDERSON, 1949.) de características de *N. obliqua* en su área de distribución.
 Arriba: Características morfológicas
 Abajo: Características anatómicas de la madera.

1974). Además se ha encontrado que las semillas de especies de altas latitudes requieren períodos más largos de bajas temperaturas que las especies de bajas latitudes (KRIEBEL, 1957; WILCOX, 1968; FRASER, 1971). Sin embargo, FLINT (1974) señala que es más probable que en muchos árboles se encuentre un comportamiento contrario.

El área de estudio se limitó a aquella ocupada por la especie en la Cordillera de los Andes. Se incluyen dos poblaciones de las más septentrionales que se desarrollan en las altas cumbres de la Cordillera de la Costa porque se estima que ellas pueden ser más bien la continuación natural de las poblaciones de altas cumbres de los Andes en Colchagua, que la continuación de los árboles aislados o en pequeños grupos que crecen en la Cordillera de la Costa Mediterránea.

Para el análisis de la variación latitudinal de la especie se seleccionaron once poblaciones ubicadas en los faldeos de la Cordillera de los Andes a lo largo de todo el rango de distribución de Roble (Fig. 1). Hacen excepción a esto último las 4 últimas poblaciones, debido a que entre Colchagua y Santiago sólo existen poblaciones en las partes más altas de las montañas (Fig. 1) Para el estudio de la variación altitudinal se seleccionaron dos áreas en que la distribución de Roble es continua y ocupa una ancha faja altitudinal. En una de ellas se seleccionaron 4 y en la otra 5 poblaciones.

Las semillas requeridas fueron colectadas al azar dentro de cada población. Las utilizadas para el análisis de variación latitudinal fueron colectadas en febrero y marzo de 1976 y las empleadas para el análisis de variación altitudinal, en enero y febrero de 1977. Las flores masculinas también fueron colectadas al azar de diferentes árboles, en número mayor de 100 dentro de cada población durante septiembre y octubre de 1976.

El tamaño de las semillas fue medido empleando el peso seco, considerado como el mejor sistema de medición para estos elementos (SALISBURY, 1942; GRIFFIN, 1962; BAKER, 1972). Las semillas fueron separadas en 5 grupos de 20 por población. Este material se secó al horno hasta peso constante.

Los estambres fueron separados de las flores masculinas y contados sobre un papel blanco. Se emplearon 5 grupos de 20 flores cada uno, por cada población.

Las diferencias entre poblaciones en cuanto a las características morfológicas señaladas se evaluaron mediante un Análisis de Varianza de Clasificación simple y la prueba de Student-

Newmann-Keul para comparaciones múltiples entre medias (SOKAL y ROHLF, 1969). Se calculó además, el grado de correlación lineal existente entre los valores de las características morfológicas de la latitud, altitud y algunos factores del habitat. Estos Himes fueron la precipitación media anual, la precipitación media durante la estación de crecimiento y la temperatura media anual.

Se pretendía con los ensayos determinar la efectividad de diferentes tratamientos de estratificación en las distintas poblaciones. Las semillas viables fueron separadas de las no viables mediante la prueba de flotación (DONOSO, 1975 c) y distribuidas en 4 lotes al azar dentro de cada población. Un lote fue empleado como testigo y los otros tres estratificados en arena húmeda a $4^{\circ} C \pm 1^{\circ} C$ por períodos de 30, 60 y 90 días. Cumplido cada período las semillas fueron puestas en un germinador Jacobsen bajo temperaturas alternadas ($25^{\circ} C$ durante 16 horas en el día y $19^{\circ} C$ durante 8 horas en la noche). Se emplearon 300 semillas para cada tratamiento dentro de cada población, con 3 repeticiones de 100 semillas cada una.

El experimento duró 30 días, y se calculó posteriormente capacidad germinativa como porcentaje de semillas germinadas en el período.

La estratificación no sólo tiene efecto sobre la capacidad germinativa, sino también sobre la energía germinativa (SWOFFORD, 1958). Puesto que el propósito de este estudio era evaluar el efecto de la estratificación en las semillas de diferentes orígenes, se estimó conveniente considerar también la energía germinativa, se midió entonces, la energía germinativa combinada con la capacidad germinativa, según la fórmula desarrollada por CZABATOR (1962). Este valor combinado se llama valor germinativo y se expresa como $VG = VM \times GDM$ en que VG = Valor Germinativo; VM = valor máximo de energía germinativa y GDM = germinación diaria media que representa a la capacidad germinativa.

Para evaluar las diferencias entre poblaciones y tratamientos se empleó un Análisis de Varianza anidado y la prueba de Student-Newmann-Keul (SOKAL y ROHLF, 1969). Para evaluar la correlación entre las respuestas fisiológicas y la latitud, altitud y los factores climáticos se calcularon regresiones y los correspondientes coeficientes de correlación.

5. RESULTADOS E INTERPRETACION.

5.1. Variación latitudinal.

En relación con las características morfológicas estudiadas, se pudo comprobar que el tamaño de las semillas y el número de estambres por flor masculina disminuyen en forma gradual desde el norte hacia el sur. (Fig. 3).

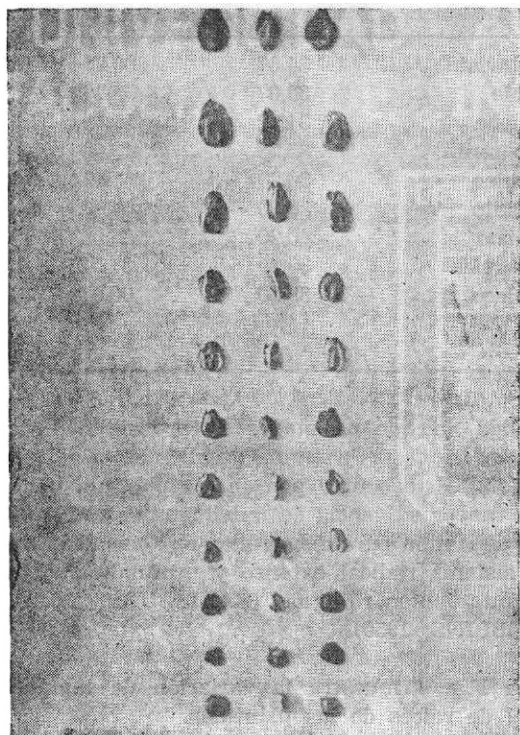


Fig. 3. Variación en el tamaño de las semillas de Roble que están ordenadas de Norte (arriba) a Sur (abajo), siguiendo la misma secuencia del Cuadro N° 1 y que constituyen una evidencia de variación clinal.

La información sobre la variación en el tamaño de las semillas puede ser mejor visualizada como variación en el número de semillas por kilogramo, dato que es por demás interesante para los viveristas. (Cuadro N° 1)

El análisis de varianza para ambas características muestra diferencias muy significativas entre las poblaciones ($p > 0.001$). La comparación de las diferentes poblaciones mediante la prueba de comparación múltiple arroja los resultados que se pueden observar en el cuadro 2.

Se observa en el cuadro 2 que, mientras en cuanto al peso de las semillas prácticamente todas las poblaciones son significativamente diferentes entre sí ($p > 0.01$), en cuanto al número de estambres por flor masculina se segregan tres grupos de poblaciones claramente definidos.

CUADRON° 1 Número de semillas por Kg de las diferentes poblaciones de Roble.

Variación latitudinal

Localidad	Latitud Sur	Número semillas por Kg*
C° EL Roble	33°07'	50,000
Loncha	34°12'	40,816
Bellavista	34°47'	69,444
Radal	35°15'	68,027
Esperanza	35°75'	72,993
Bullileo	36°20'	120,482
Recinto	36°80'	100,000
Malleco	38°20'	128,205
Villarrica	39°20'	142,857
Osomo	40°20'	142,857
Frutillar	41°08'	142,857

Variación altitudinal

Localidad	Altitud (m)	Número semillas por Kg*
Bullileo (36° Lat. S)		
Sta. Filomena	350	94.340
Embalse Bullileo	700	72.464
Alturas Picaso	1.100	66.225
Alturas Corrales	1.400	65.784
Los Césares	1.550	47.619
Chillán (37° Lat. S).		
Pinto	350	113.636
Los Lleuques	700	75.758
Las Trancas	1.400	67.114

* Basado en peso húmedo de las semillas

El primer grupo está integrado por aquellos rodales puros aislados que crecen en los sectores más altos, como poblaciones marginales en el norte. El segundo grupo está formado por las poblaciones que se ubican en los faldeos de los Andes mediterráneos, donde las asociaciones típicas están constituídas por los bosques abiertos de Roble-Hualo (DONOSO, 1975b). El tercer grupo está compuesto por las poblaciones meridionales que crecen en el Llano Central y en los faldeos de las montañas hasta los 500 metros, en la zona higromórfica, constituyendo asociaciones con especies latifoliadas siempreverdes.

Se demostró una alta correlación con la Latitud tanto en el peso de las semillas ($r = 0.828$;

CUADRO N° 2. Significación de las diferencias en características morfológicas entre las poblaciones de Roble a lo largo de su distribución en Chile. Los valores unidos por una barra vertical, no son significativamente diferentes entre sí, según la prueba de Student-Newmann-Keul ($p > 0.01$).

Población	Latitud ° Sur	Peso semillas (20 semillas)	Población	Latitud ° Sur	Número Estambres por flor	
Loncha	34,12	0,426	Bellavista	34,87	60,36	Norte
Roble	33,07	0,352	Roble	33,07	58,77	
Bellavista	34,87	0,248	Loncha	34,12	55,15	Centro
Radal	38,15	0,248	Esperanza	35,75	46,68	
Esperanza	35,75	0,236	Bullileo	36,20	46,19	
Recinto	36,80	0,172	Recinto	36,80	44,70	
Bullileo	36,20	0,142	Osorno	40,20	35,08	Sur
Malleco	38,20	0,142	Villarrica	39,20	34,52	
Osorno	40,20	0,132	Malleco	38,20	30,97	
Frutillar	41,08	0,128				
Villarrica	39,20	0,124				

$p > 0.001$) como en el número de estambres ($r = 0.915$; $p > 0.001$). Del mismo modo se comprueba una alta correlación de los factores climáticos utilizados, con la latitud ($r = 0.73$; $p > 0.01$ para precipitación media anual; $r = 0.97$, $p > 0.001$ para precipitación durante la estación de crecimiento y $r = 0.97$, $p > 0.001$ para temperaturas media anual). A su vez, las características morfológicas muestran una buena correlación que fluctúa entre $r = 0.66$ ($p > 0.5$) y $r = 0.9$ ($p > 0.001$) con aquellos factores de hábitat. No se usaron los datos de temperaturas máximas y mínimas por estar incompletos, pero la tendencia de variación es la misma que la de temperaturas medias.

Según HESLOP-HARRISON (1968), la existencia de correlaciones entre características morfológicas y factores del hábitat puede ser interpretada como una evidencia de divergencia adaptativa, cuando las significaciones fisiológicas no han sido explicadas. Se justifica esta aseveración porque la única explicación razonable para estas divergencias comprobadas es el efecto diferencial de la selección debido a la adaptación de una especie a hábitats diferentes.

En este estudio se puede intentar una explicación fisiológica fundamentada en relación con la variación encontrada en el tamaño de las semillas. El tamaño de las semillas aumenta claramente desde el sur hacia el norte (Cuadros 1 y 2) al igual que la sequedad. En coincidencia con lo estudiado por BAKER (1972) se observa aquí también una clara tendencia de las semillas a aumentar su peso (tamaño) en la

medida en que es mayor la probabilidad de quedar expuestas a sequía después de la germinación. Esto ocurre por que la plántula tiene una mayor exigencia de nutrientes en condiciones de sequía para desarrollar en forma rápida un sistema radical extenso y profundo que le permita obtener agua (SALISBURY, 1942; STEBBINS, 1950).

La Fig. 4 muestra la variación de tamaño total de raíces de las plántulas.

Una explicación similar no se tiene aún para el aumento en el número de estambres. Lo más probable es que la posible explicación esté relacionada con aspectos de la polinización en medioambientes diferentes.

Analizando la variación desde el punto de vista genecológico no parece haber duda que en relación con los caracteres morfológicos analizados hay una variación continua o clinal en Roble en el sentido latitudinal, a lo largo de la Cordillera de los Andes. Según lo señalado por GREGOR (1944, 1946), esta variación se puede clasificar como topocline (o geocline), esto es, una variación clinal que implica una amplia separación geográfica. En el caso del número de estambres por flor masculina, no cabe duda de que hay una variación continua pero también se hace evidente una tendencia a la discontinuidad que podría estar insinuando la formación de ecotipos (Cuadro 2). Por lo demás, es interesante recordar aquí que clines y ecotipos no son conceptos excluyentes, sino que sólo formas de aproximación al mismo problema (STEBBINS, 1950).

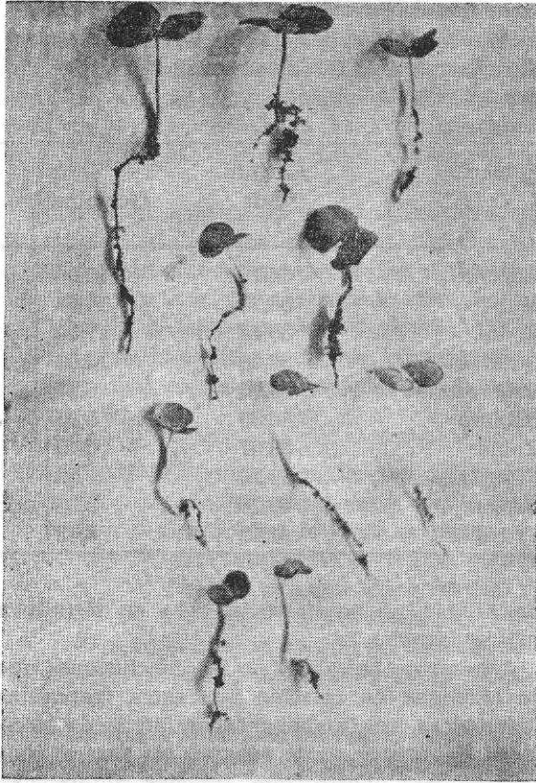


Fig. 4. Plántulas de Roble de diferentes poblaciones en que se observa que el desarrollo radicular tiende a ser mayor en las poblaciones del norte y en las más altas (semillas más grandes). De arriba hacia abajo y de izquierda a derecha: El Roble, Loncha, Bellavista, Bullileo (700 m) Bullileo (1.100m), Pinto (350m), Recinto (700m), Las Trancas (1.400m), Villarrica y Frutillar. El efecto puede estar enmascarado por el medioambiente y el riego uniforme de todas estas plántulas, cultivadas en maceta.

En cuanto a las respuestas fisiológicas el Análisis de Varianza muestra que hay diferencias muy significativas tanto entre las poblaciones como entre los tratamientos de estratificación dentro de las poblaciones cuando se trata de los valores de capacidad germinativa ($p > 0.001$), mientras que las diferencias son significativas ($p > 0.05$) entre poblaciones y muy significativas ($p > 0.001$) entre tratamientos cuando se miden los valores germinativos. La comparación entre los valores medios de las diferentes poblaciones en relación con la capacidad germinativa y el valor germinativo, mediante la prueba de comparación múltiple, se muestra en el Cuadro 3.

Las diferencias son significativas entre las poblaciones del norte y las del sur, siendo más clara la diferencia en cuanto a capacidad germinativa. La observación de los datos y el uso combinado de ambos valores (capacidad y valor germinativo), permiten apreciar una discontinuidad alrededor del paralelo 38° de latitud sur. Un grupo de poblaciones meridionales aparece claramente separado de otro septentrional, por sus diferentes respuestas a la estratificación de las semillas. La estratificación aparece aumentando significativamente ($p > 0.001$) la capacidad y la energía germinativa de las poblaciones ubicadas al norte del paralelo 38° , en tanto que no hay aumento significativo de ningún tipo en las poblaciones meridionales (Cuadro 4).

La correlación de estos valores con la latitud y con los factores climáticos es relativamente pobre, fluctuando los coeficientes de correlación entre $r = 0.21$ ($p > 0.9$) y $r = 0.56$ ($p > 0.1$)

Aunque no es sencillo explicar el modelo de variación experimentado por Roble en cuanto a aspectos germinativos desde el punto de vista del valor adaptativo de esas variaciones, es posible intentar una discusión al respecto. Normalmente se espera encontrar mayores requerimientos de frío para la germinación de semillas de altas latitudes que para aquellas de origen septentrional, aunque se ha encontrado que no siempre es así (MERGEN, 1963; FOWLEY y DWIGHT, 1964). Sin embargo en las altas latitudes se produce una corta estación de crecimiento, la que puede conducir a una maduración incompleta de semillas, lo que naturalmente deriva en baja capacidad y energía germinativa. La baja calidad de las semillas en estas regiones puede ser causada por escasa cantidad de polen funcional, que produce un gran porcentaje de semillas vacías, o por pobre e incompleta madurez de la semilla, que resulta en bajos porcentajes de germinación (STERN y ROCHE, 1974). Por otro lado MORGENSTERN (1969) señala que la nutrición de las semillas es más favorable en hábitats secos y frescos (como los septentrionales en Chile) que en sitios húmedos (como los meridionales en Chile), lo que afecta a la calidad y germinación de ellas. Igualmente cabe señalar que en las áreas donde se desarrollan las poblaciones meridionales al sur del paralelo 38° , las condiciones de temperatura durante el período invernal son más benignas que en las áreas septentrionales, donde Roble crece cada vez más alto en las montañas, encontrándose por lo tanto, con largos períodos de

CUADRO N° 3. Significación de las diferencias entre las características fisiológicas en poblaciones de Roble a lo largo su distribución geográfica. Los valores unidos por una barra vertical no son significativamente diferentes entre sí, según la prueba de Student-Newmann-Keul ($p > 0.01$).

Población	Latitud °Sur	Capacidad germinativa (% promedio)	Población	Latitud °Sur	Valor Germinativo
Malleco	38,20	53,38	Loncha	34,12	13,00
Loncha	34,12	47,33	Malleco	38,20	11,63
Bullileo	36,20	46,91	Radal	35,40	11,00
Radal	35,40	46,66	Bullileo	36,20	10,02
Recinto	36,80	41,91	Esperanza	35,75	6,84
Esperanza	35,75	39,42	Recinto	36,80	5,68
El Roble	33,07	36,83	Roble	33,07	5,10
Osorno	40,20	15,42	Villarrica	39,20	0,59
Frutillar	41,12	14,41	Osorno	40,20	0,58
Villarrica	39,20	12,00	Frutillar	41,12	0,43

CUADRO N° 4. Capacidad y valor germinativo después de distintos períodos de estratificación en semillas de poblaciones de Roble del Norte, Malleco y del Sur.

Población	Estratificación (días)	Capacidad Germinativa %	Valor Germinativo
Norte	0	30,00	1,62
	30	44,28	5,34
	60	48,39	10,37
	90	48,72	17,17
Malleco	0	30,66	1,37
	30	62,66	9,93
	60	56,33	13,63
	90	64,66	21,54
Sur	0	15,00	0,40
	30	12,67	0,41
	60	14,89	0,82
	90	11,44	0,52

bajas temperaturas y con nieve. Si se acepta esto último, naturalmente las semillas de las poblaciones del norte deben responder mejor a la estratificación que las del sur. Para comprobarlo se requiere información sobre temperaturas durante el invierno para las diferentes poblaciones de Roble.

La discontinuidad observada en cuanto a germinación a la altitud del paralelo 38 puede interpretarse como una evidencia de variación ecotípica, evidencia que en parte se ve reforzada por la variación encontrada en el número de estambres por flor masculina. Sin embargo no parece haber todavía suficiente base para concluir que existen dos ecotipos discretos. La

posibilidad no se descarta pero se requieren más evidencias.

A pesar de la validez de las conclusiones que se obtengan en relación con estas respuestas fisiológicas, es fundamental enfatizar la necesidad de repetir estos ensayos en varios años posteriores, puesto que muchas diferencias entre poblaciones podrían deberse a factores climáticos o bióticos no considerados en este estudio.

5. 2. Variación altitudinal

El cuadro 6 muestra que la variación en el peso de las semillas y el número de estambres por flor masculina es perfectamente gradual en relación con los cambios en altitud. Esta variación se puede apreciar también en la figura 5.

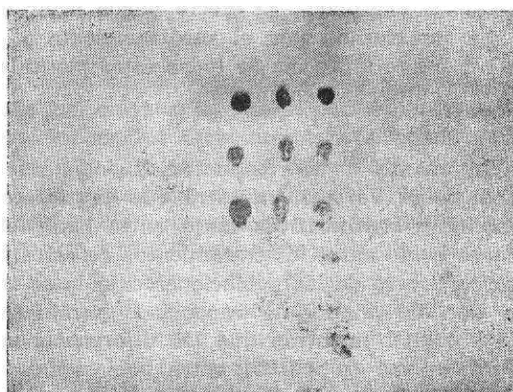


Fig. 5. Variación en el tamaño de las semillas de Roble en una transección altitudinal en Chillán (paralelo 37), que sigue el siguiente orden: arriba 1.400 m. al centro 700 m. abajo 350 m. y que constituyen una evidencia en variación clinal.

La correlación en las características incremento de peso de las semillas y del número de estambres con el aumento de alturas sobre el nivel del mar es muy significativa en la Cordillera de los Andes de la zona mediterránea ($r = 0.9$ $p > 0.001$ y $r = 1.0$ $p > 0.001$, respectivamente).

Además, el análisis de varianza muestra que las poblaciones de las distintas altitudes son significativamente diferentes entre sí en relación con las dos características morfológicas ($p > 0.001$). La prueba de comparación múltiple refuerza la evidencia de que la variación es muy gradual en las transecciones altitudinales (Cuadro 5).

CUADRON° 5. Significación de las diferencias morfológicas entre poblaciones de roble a lo largo de transecciones altitudinales. Los valores unidos por una barra vertical no son significativamente diferentes entre sí, según la prueba Student-Newmann-Keul ($p > 0.01$).

a) Transecto 1 a 36° Latitud Sur.

Población	Altitud (m)	Peso semillas (20 semillas)
Los Césares	1,550	0,358
Corrales	1,400	0,274
Picasso	1,100	0,270
Embalse Bullileo	750	0,248
Sta. Filomena	350	0,192

b) Transecto 2 a 37° Latitud Sur.

Población	Altitud (m)	Peso semillas (20 semillas)	Número estambres por flor
Las Trancas	1,400	0,268	52,20
Recinto	700	0,238	44,75
Pinto	350	0,158	40,72
Arauco	10	—	37,90

Se necesita información cuantitativa de la variación altitudinal de los factores climáticos. Sin embargo se puede considerar que es efectivo que la temperatura decrece y la precipitación aumenta más o menos gradualmente desde las partes bajas a las mayores altitudes, lo que permite señalar como muy probable que exista una buena correlación entre las características estudiadas y los factores climáticos en relación con los cambios altitudinales.

La explicación fisiológica respecto del mayor tamaño de las semillas de las mayores alturas puede tener el mismo fundamento que la dada en el caso de la variación latitudinal. La condición de mayor sequedad que promueve un mayor tamaño de la semilla, se encontraría dada a mayores altitudes por factores topográficos y mayor evaporación que contribuyen a una mayor sequedad del suelo que en las áreas bajas (SALISBURY, 1942; BAKER, 1972).

El análisis de varianza realizado para evaluar las respuestas fisiológicas en las diferentes altitudes muestra diferencias significativas entre poblaciones ($p > 0.025$) y muy significativas entre tratamientos dentro de las poblaciones ($p > 0.001$) en relación con la capacidad germinativa, mientras que las diferencias en ambos casos son muy significativas ($p > 0.001$) cuando se trata de los valores germinativos. Las diferencias entre las medias de cada población para capacidad y valor germinativo que se muestran en el cuadro 6 en conjunto con los significativos coeficientes de correlación de ambos factores con los cambios de altitud ($r = 0.999$, $p > 0.001$ para capacidad germinativa y $r = 0.976$, $p > 0.001$ para valor germinativo), implica una clarísima gradación en la variación de estas respuestas fisiológicas, que decrecen gradualmente con la altitud.

CUADRON° 6. Significación de las diferencias de los parámetros de germinación entre poblaciones de diferentes altitudes en el paralelo 37° Lat. S. como respuesta a diferentes períodos de estratificación en frío. Los valores unidos por una barra vertical no son significativamente diferentes entre sí según la prueba de Student-Newmann-Keul ($p > 0.01$).

Población	Altitud	Capacidad Germinativa (% promedio)	Valor Germinativo promedio
Pinto	350	48,17	9,55
Recinto	700	41,92	5,55
Las Trancas	1,400	26,92	1,95

Una explicación tentativa desde el punto de vista adaptativo es más difícil para la variación altitudinal que para la latitudinal en cuanto a las respuestas de las semillas a la estratificación. La explicación basada en MORGENSTERN (1969), así como aquellas basada en las diferencias de temperatura no son válidas para esta situación, y aún más, aparecen como contradic-

torias. La explicación que puede servir a los dos tipos de variación es aquella relacionada con la baja calidad de las semillas debido a deficiencias del polen o de la maduración (STERN y ROCHE 1974) y atribuibles a la más corta estación de crecimiento, propia de las altas latitudes y también de las mayores altitudes.

En el sentido altitudinal se aprecia con mucha claridad una variación en relación tanto con los caracteres morfológicos como las respuestas fisiológicas. Esta variación existe obviamente, donde hay un rango de altitudes más o menos considerable, situación que se da en la zona mediterránea. Siguiendo la clasificación de GREGOR (1944, 1946), se puede señalar que estamos aquí en presencia de ecoclines, es decir, un cline relacionado con gradientes ecológicos dentro de un área restringida. Siguiendo también los conceptos de GREGOR se puede señalar la presencia de ecotipos edáficos en los extremos de altitud de estas transecciones.

6.— CONCLUSIONES.

De acuerdo con STERN y ROCHE (1974), los factores climáticos son las principales fuentes de la variación clinal producida en áreas extensas, lo cual puede ser demostrado mediante análisis de correlación con los factores del clima, particularmente con las medidas de temperatura, precipitación y duración de la estación de crecimiento. El procedimiento óptimo para demostrar variación clinal es la obtención de intercorrelaciones de las características de la planta y factores medioambientales (JEFFERS y BLACK, 1963).

De acuerdo con estos criterios y considerados los caracteres morfológicos y fisiológicos analizados, así como los factores medioambientales se puede hablar de una clara variación clinal en las poblaciones de Roble, la cual queda manifestada en el Cuadro N° 7.

CUADRO N° 7. Correlaciones entre las características de la planta, los factores climáticos, la latitud y altitud, para las poblaciones de Roble en su área de distribución.

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉
X ₁ Peso de semillas.	1.0	0.78 ^a	0.43 ^b	0.50 ¹	0.87 ¹	0.78 ²	0.75 ²	0.83 ²	0.90 ¹
X ₂ Número de estambres		1.0	0.34 ^b	0.31 ⁵	0.90 ¹	0.85 ²	0.66 ²	0.92 ¹	1.0 ¹
X ₃ Capacidad germinativa			1.0	0.95 ¹	0.38 ⁵	0.21 ⁷	0.56 ²	0.56 ²	1.0 ¹
X ₄ Valor germinativo				1.0	0.38 ⁵	0.24 ⁸	0.51 ³	0.52 ⁴	0.98 ¹
X ₅ Pp. media anual					1.0	0.96 ¹	0.72 ²	0.73 ²	—
X ₆ Pp. durante período crec.						1.0	0.88 ¹	0.97 ¹	—
X ₇ Temp. media anual							1.0	0.97 ¹	—
X ₈ Latitud Sur								1.0	—
X ₉ Altitud									1.0

Niveles de significación: r¹ p > 0.001 r² p > 0.01 r³ p > 0.1
 r⁴ p > 0.2 r⁵ p > 0.4 r⁶ p > 0.5
 r⁷ p > 0.9 (De la Loma, 1955)

Además, siendo Roble una especie anemófila y de fecundación cruzada, es natural que se produzca con mayor probabilidad una variación clinal (STEBBIS, 1950; BAKER, 1953). De acuerdo con los resultados obtenidos esta variación es de dos dimensiones, una latitudinal, en que se habla de topo o geocline, y una altitudinal, en que se hace referencia a un ecocline.

Los datos obtenidos en la transección desde Arauco hasta Termas de Chillán, así como los resultados obtenidos en un ensayo de germinación paralelo efectuado con semillas de Valdivia (germinación promedio 69,33%), también sugieren la existencia de una variación longitudinal.

La variación clinal señalada para Roble es clara, pero antes de poner punto final a esta

conclusión es importante señalar la posibilidad de existencia de ecotipos y establecer algunas pautas que puedan motivar la futura investigación al respecto.

El medioambiente de las poblaciones sureñas de Roble es más homogéneo que el de la región mediterránea en cuanto a clima, topografía y probablemente suelos, lo que para el tipo de poblaciones de esta especie, sugiere la posible acción de una selección estabilizadora, de modo que las características de la especie se mantengan alrededor de sus valores medios óptimos con respecto a la adaptación (GRANT, 1971).

En la región mediterránea el medioambiente es heterogéneo y la especie ocupa un rango más discontinuo, determinado por clima, topografía

y tal vez suelo. En algunos lugares se desarrollan poblaciones de altura separada de otras de tierras bajas, mientras que en áreas cercanas la distribución altitudinal es continua y, las poblaciones más septentrionales consisten sólo en rodales de altura muy aislados. De acuerdo con estas tan diferentes condiciones ambientales, la probabilidad de selección diferencial ya sea disruptiva o direccional, es muy alta (WRIGHT, 1943; BAKER, 1953; GRANT, 1971). Además es importante tomar en consideración las evidencias de introgresión derivadas de la hibridación entre *Nothofagus glauca* y *N. obliqua*

en estas poblaciones, lo que complica aún más la variabilidad en Roble en la región mediterránea (DONOSO y LANDRUM, 1976; DONOSO y LANDRUM, 1979).

Como consecuencia de estos antecedentes, es muy probable el desarrollo de ecotipos en Roble. Seguramente la futura investigación en este campo va a demostrar que en las poblaciones de Roble se produce una mezcla de variación continua (clinal) y discontinua (ecotípica). La primera queda demostrada con la presente contribución.

REFERENCIAS

- ALMEYDA, E. y SAEZ, F. 1958. Recopilación de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos. Min. Agricultura. Chile.
- ANDERSON, E. 1929. Variation in *Aster anomalus*. Ann. Missouri Bot. Gard. 16: 129-144.
- ANDERSON, E. 1949. Introgresive hybridization, New York: John Wiley & Sons.
- BAKER, H.G. 1953. Race formation and reproductive methods in flowering plants. Cold Spring Harbor Symposia on Quant. Biol. 24.
- BAKER, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California, Ecology Vol. 53 N° 6.
- CLAUSEN, J. KECK, D. D. & HIESEY, W. M. 1940. Experimental studies on the nature of species. Effects of varied environments on western northamerica plants. Publ. Carnegie Inst. N° 520.
- CHRISTIE, J. M. MILLER, A. C. & BRUMM, L. E. 1974. *Nothofagus* yield tables Forestry commission research and development. Paper 106.
- CZABATOR, F. S. 1962. Germination value, and index combining speed and completeness of pine seed germination. Forest Science. Vol. 9 N° 4.
- DE LA LOMA, J. L. 1955. Experimentación agrícola. Uteha, México.
- DI CASTRI, F. y HAJEK, E. 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica U. Católica de Chile.
- DONOSO, C. 1974. Dendrología. Arboles y arbustos chilenos. Manual N° 2. Fac. Ciencias Forestales Universidad de Chile.
- DONOSO, C. 1975.a. Variabilidad de las poblaciones de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) en su área de distribución geográfica. Bol. Tecn. N° 32 Fac. Ciencias Forestales U. de Chile.
- DONOSO, C. 1975 b. Distribución ecológica de las especies de *Nothofagus* en la zona mesomórfica. Bol. Tec. N° 33 Fac. Ciencias Forestales, U. de Chile.
- DONOSO, C. 1975 c. Aspectos de la fenología y germinación de las especies de *Nothofagus* de la zona mesomórfica. Bol. Técn. N° 34 Fac. Ciencias Forestales, U. de Chile.
- DONOSO, C. 1978. Relaciones vegetación-altitud y exposición en la formación forestal bosque andino abierto en el área de Bullileo Bol. Técn. N° 54. Fac. Ciencias Forestales U. de Chile.
- DONOSO, C. & LANDRUM, L. R. 1976. *Nothofagus leoni*: Hibridación e introgresión en poblaciones de *Nothofagus obliqua* y *N. glauca*. Bol. Técn. N° 36 Fac. Ciencias Forestales U. de Chile.
- DONOSO, C. & LANDRUM, L. R. 1979 (In press). *Nothofagus leoni* (Espinosa), a natural hybrid between *N. obliqua* (Mirb.) Oerst. and *N. glauca* (Phil.) Krasser. N° 2. J. of Botany.
- FLINT, H. L. 1974. Genecology of woody plants. In Ecological studies N° 8. Phibiology and seasonality modeling Ed. by H. Lieth. Springer-Verlag. New York, Heilderberg. Berlin.
- FOWLEY, I. P. & DWIGHT, I. W. 1964. Provenance differences in the stratification requirements of White pine. Can. J. Bot. 42:669-675.
- FRASER, J. W. 1971. Cardinal temperatures for germination of six provenances of White spruce seed. Canadian Forestry Service Publ. N° 1290.
- GRANT, V. 1971. Plant Speciation. Columbia University Press. New York and London.
- GREGOR, J. W. 1944. The ecotype. Biol. Review 19.
- GREGOR, J. W. 1946. Ecotypic differentiation New Phytol. 45.
- GRIFFIN, J. R. 1962. Intraspecific variation in *Pinus sabiniana* Compl. Ph. D. Thesis U. of California, Berkeley.
- HARBERD, D. J. 1956. The within population variance in genecological trials. Nee. Phytol. 56:269-280.

- HESLOP-HARRISON, J. 1964. Forty years of genecology. *Adv. Ecol. Res.* 2.
- HUXLEY, J. S. 1938. Clines, an auxiliary taxonomic principle. *Nature, Lond.* 142: 219.
- JEFFERS, J. N. and BLACK, T. M. 1963. An analysis of variability in *Pinus contorta*. *Forestry* 36: 199-218.
- KRIEBEL, H. B. 1957. Patterns of genetic variation in Sugar maple. *Ohio Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 791.
- LANGLET, O. 1934. On variationen hos tallen *Pinus sylvestris* och dess samband med klimstet. *Meddel. Skegssforssoxsant, Stockh.* 27:87-93.
- LANGLEST, 1959. A cline or not a cline. A question of Scot Pine. *Silvae Genetica* 8: 12-22.
- MERGEN, F. 1963. Ecotypic variation in *Pinus strobus* L. *Ecology* 44: 716-721.
- MORGENSTERN, E. K. 1969. Genetic variation in seedling of *Picea mariana* (Mill.) B.S.P.I.— Correlation with ecological factors. *Silvae Genetica* 18: 151-161.
- NIMMO, I. 1971. Nothofagus Forestry Commission. Research and development paper, Great Britain.
- ROBERTS, R. & DIAZ, C. 1960. The great groups of scils of Chile. *Apartado de Agricultura Técnica. Vol. 19 y 20 Chile.*
- SALISBURY, E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. London, Bell.
- SOKAL, R. & ROHLF, F. J. 1969. *Biometry.* W. H. Freeman & Co. San Francisco.
- SPURR, Z. H. & BARNES B. V. 1973. *Forest Ecology.* The Ronald Press Co. New York.
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and evolutions in plants.* Columbia University Press. New York.
- STERN, K. and ROCHE, L. 1974. *Genetics of Forest Ecosystems.* Springer Verlag. New York, Helderberg, Berlin.
- SWOFFORD, T. E. 1958. Stratification harmful to some loblolly and stark pine seed U.S. Forest Service. *Tree Planter's Notes* 32.
- TURESSON, G. 1922 a. The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3: 100-113.
- TURESSON, G. 1922 b. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3: 211-350.
- TURESSON, G. 1923. The scope and import of genecology.
- TURESSON, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* 6: 147-236.
- WILCOX, J. P. 1968. Sweetgum seed stratification requirements related to winter climate and seed source. *Forestry Science* 14:16-19.
- WOOD, R. F., 1957. Exotic forest trees in Great Britain. *Bull.* N° 30. London p. 155-157.
- WRIGHT, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
- YUDELEVICH, M. BROWN, CH. H. ELGUETA, H. and CALDERON, S. 1967. Clasificación preliminar del bosque nativo de Chile. *Instituto Forestal. Chile.*