

**HIBRIDACION NATURAL ENTRE ESPECIES DE NOTHOFAGUS
SIEMPREVERDES EN CHILE*.**

C. D. O.: 165,71

Claudio Donoso Z., Juan Atienza H.

RESUMEN

Con el objetivo de demostrar la hibridación producida entre *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oesrts. y *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. y entre *N. dombeyi* y *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, se recolectaron muestras de diferentes árboles de supuestos padres de híbridos ubicados en los sectores Antillanca y Anticura en el Parque Nacional Puyehue. Para analizar y comprobar la posible hibridación entre *N. dombeyi* y *N. betuloides* se utilizó el índice de hibridación corroborado por un análisis estadístico, el diagrama pictórico de dispersión y un análisis cromatográfico de compuestos fenólicos de las hojas. Para analizar la hibridación entre *N. dombeyi* y *N. nitida* se empleó el método cromatográfico porque sólo se encontraron supuestos híbridos jóvenes, sin flores ni frutos.

Los métodos empleados confirman la hibridación entre *N. dombeyi* y *N. betuloides* y sugieren que los híbridos encontrados pertenecen a la primera generación producto de un cruzamiento entre 2 especies. El análisis cromatográfico realizado para *N. dombeyi* x *N. nitida* demuestra también la condición de híbridos de los ejemplares analizados; las áreas donde se encuentran estos híbridos permiten adelantar la hipótesis de que la hibridación se desarrolla bajo condiciones de alteración que determinan un habitat híbrido.

SUMMARY

With the purpose of demonstrating hybridization between *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. and *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. and between *N. dombeyi* and *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, material was collected from trees of the supposed parent trees and the hybrids in Antillanca and Anticura sections of the Puyehue National Park. In order to analyze and prove hybridization between *N. dombeyi* and *N. betuloides* the hybrid index, enhanced by a statistic test, was used together with a pictorialized scatter diagram and chromatographic analysis with the phenolic compounds of the leaves. For analyzing hybridization between *N. dombeyi* and *N. nitida* only the chromatographic method was used because only young hybrid trees without flowers and fruits were found.

Results clearly demonstrate hybridization between *N. dombeyi* and *N. betuloides* and suggest that the hybrid trees found, belong to the first generation originated from a crossing between two species. The chromatographic analysis performed for *N. dombeyi* x *N. nitida* also shows the hybrid conditions of the studied trees; the sites where these hybrids were found permit advancing the hypothesis that hybridization occurs under conditions where disturbance has determined a hybrid habitat.

INTRODUCCION

La hibridación entre especies de **Nothofagus** es común y ha sido citada frecuentemente en los últimos 30 años. Poole (1951, 1964), Van Steenis (1953) y Hills y Orman (1958), han demostrado la ocurrencia de hibridación entre las especies **Nothofagus** en Nueva Zelanda que pertenecen a la sección sempervirentes o siempreverdes. En Sudamérica, Donoso y Landrum (1976, 1979) demostraron, a su vez, la hibridación entre los **Nothofagus** caducifolios **N. obliqua** Mirb. (Oerst.) y **N. glauca** (Phil.) Krasser.

Respecto de los **Nothofagus** siempreverdes de Sudamérica ya en 1964, Heusser informa sobre la apariencia de hibridación y la variabilidad observada en los individuos de **N. nitida** (Phil.) Krasser y **N. betuloides** (Mirb.) Oerst que invaden áreas desnudas producidas por la retirada del ventisquero San Rafael en los alrededores de la laguna del mismo nombre; Muñoz (1980), informa también sobre observaciones generales que sugieren hibridación entre **N. dombeyi** (Mirb.) Oerst. y **N. betuloides** en el sector Antillanca del Parque Nacional Puyehue, las que corroboran lo comunicado personalmente por Schlegel (a) y Ramírez (b) con anterioridad.

El primer autor del presente trabajo ha observado también evidencias de hibridación entre **N. nitida** y **N. betuloides** en el Parque Nacional Queulat (en creación), aproximadamente a la latitud del paralelo 44°S y en la Cordillera Pelada (40°S) así como también entre **N. dombeyi** y **N. nitida** en áreas alteradas por deslizamientos de tierra a raíz del terremoto de 1960, en el sector Anticura del Parque Nacional Puyehue, y en lugares devastados por avalanchas de nieve, agua y rocas del ventis-

quero Queulat en el Parque Nacional del mismo nombre. Ambas situaciones constituyen lo que Anderson (1949) llama habitats híbridos.

Los autores del presente trabajo realizaron experiencias tendientes a obtener evidencias que demuestren la hibridación entre las tres especies sudamericanas de **Nothofagus** siempreverdes. En esta publicación se entregará la información que demuestra la hibridación producida entre **N. dombeyi** y **N. betuloides** y evidencias del mismo fenómeno entre **N. dombeyi** y **N. nitida**.

CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES PADRES

Las especies de **Nothofagus** de la Sección Sempervirens Van Steenis (1953) que crecen en Chile son **Nothofagus dombeyi**, **N. nitida** y **N. betuloides**. Sus distribuciones tienen una extensa zona de traslapo entre aproximadamente los 40° y 48°S, por ambas Cordilleras (Bernath, 1940; Donoso, 1978 a), que coincide justamente con la distribución de **N. nitida**. La ocurrencia de un área de distribución geográfica común no indica, sin embargo, que las especies crezcan asociadas en bosques mixtos; por el contrario, los **Nothofagus** siempreverdes parecen más bien excluirse mutuamente, de tal modo que, los límites de los rodales sólo tienden a ponerse en contacto en pocos lugares.

N. dombeyi crece entre las provincias de Colchagua (24°40'S) y Aysén (48°S) en la Cordillera de los Andes y desde el río Maule (35°25'S) hasta 48°S en el Llano Central y en la Cordillera de la Costa, hasta cerca de los límites altitudinales de la vegetación arbórea (Bernath, 1940:

(a) Profesor Instituto de Silvicultura, UACH

(b) Profesor Instituto de Botánica, UACH

Donoso, 1978 a). Al norte de los ríos Ñuble e Itata se desarrolla dentro del clima mediterráneo sólo en lugares húmedos, cerca de ríos y quebradas, desde 500 hasta 2.500 m.s.n.m.; hacia el sur, donde la humedad es más alta y uniforme debido a mayores y más continuas precipitaciones, crece tanto en altitudes cordilleranas como en el Llano Central. Prospera generalmente en suelos de origen volcánico y aluviales (Peralta, 1975; Donoso, 1978 b). Crece como bosque puro o asociado generalmente con *Nothofagus alpina*, *Laurelia philippiana*, *Saxegothaea conspicua*, *Dasyphyllum diacanthoides*, *Nothofagus pumilio* y *Araucaria araucana*, entre las especies arbóreas.

Es un árbol de gran tamaño que alcanza corrientemente más de 40 m de altura y 4 m de diámetro. La corteza es lisa y de color gris; el follaje se desarrolla en ramas aplanadas, lo que le da un aspecto estratificado. Las hojas de 2 a 3 cm de largo por 1 a 1,5 m de ancho, son coriáceas, glabras, con pecíolos cortos, base con frecuencia cuneada y ápice agudo, con borde doblemente aserrado (Muñoz, 1980). Las flores masculinas se ubican de a 3 en un pedúnculo en las axilas de las hojas, cada una con alrededor de 10 estambres insertos en su interior; las femeninas crecen de a 3 en una cúpula de 4 valvas y dan origen a 3 nueces, la central bialada y las dos laterales trialadas, de 3 a 4 mm de largo y 2,5 a 3 de ancho (Bernath, 1940; Urran, 1934; Muñoz, 1980).

N. betuloides crece entre los 40°15'S (Antillanca en los Andes y Cordillera Pelada en la Costa) y la Tierra del Fuego e islas australes (Bernath, 1940; Donoso, 1978 a). El área en que se desarrolla se caracteriza por un clima extremadamente húmedo, especialmente en las islas de Magallanes. En su límite norte se encuentra en los límites de la vegetación arbórea donde, al igual que en las áreas

más australes, la precipitación dominante en el invierno es nival. En los sectores ananos de su distribución norte crece sobre suelos de origen volcánico (Peralta, 1975); al sur de los 47°S sobre suelos turbosos o muy orgánicos y delgados, pero no pantanosos, que yacen sobre sustratos rocosos o arenas (Holdgate 1961; Psano, 1977). Forma bosques puros o crece asociado con *Nothofagus pumilio*.

Es un árbol que en buenas condiciones de sitio puede alcanzar hasta 25 m de altura y 1,5 m de diámetro. También adquiere forma arbustiva, enana o achaparrada en los límites altitudinales septentrionales de su área. La corteza es similar a la de *N. dombeyi* aunque a veces algo más lisa. El follaje es estratificado y las hojas son pequeñas, de 0,5 a 2,5 cm de largo por 0,6 a 1,2 cm de ancho, con el envés cubierto con glándulas blancas; de forma aovada-elíptica, glabras y con pecíolos cortos y bordes finamente dentados. Las flores masculinas crecen solitarias en las axilas de las hojas, con pedúnculos cortos y con 10 a 16 estambres en su interior; las femeninas se disponen de a 3 en una cúpula de 4 valvas lineares y dan origen a 3 nueces, la central bialada y las dos laterales trialadas, de 2 a 2,5 mm de ancho y 3 a 4 mm de largo (Bernath, 1940; Donoso, 1978 a; Muñoz, 1980).

N. nitida se desarrolla entre los 40°S y los 48°S aproximadamente (Bernath, 1940; Donoso, 1978 a). Crece en sitios muy húmedos y orgánicos de poca profundidad, asociado generalmente con *Drimys winteri*, *Laurelia philippiana*, *Podocarpus nubigena*, *Weinmannia trichosperma* y *Fitzroya cupressoides*.

Es un árbol que alcanza a más de 35 m de altura y 4 m de diámetro. La corteza es muy similar a la de los otros coigües. El follaje no posee la típica estratificación de las otras dos especies y las hojas son romboidales aovadas o romboidales lan-

ceolatas de 4 a 6 cm de largo y 1 a 35 cm de ancho, glabras, muy brillantes, con bordes dentados y pecíolos rojizos pubescentes que se deslizan sobre el tallo (Donoso, 1978 a; Muñoz, 1980). Las flores masculinas son rojizas y crecen de a 3 en un pedúnculo con 5 a 8 estambres en su interior; las femeninas se disponen de a 3 a 5 en cúpulas de 4 valvas lineales, las que dan origen a 3 a 5 nueces bi y trialadas de 4,5 a 5 mm de largo (Urban, 1934; Bernath, 1940; Muñoz, 1980).

MATERIAL Y METODOS

El área de trabajo se ubicó en dos sectores distintos del Parque Nacional Puyehue: Antillanca, entre los 750 y los 1.000 m.s.n.m., donde bajo condiciones de clima montañoso con alta humedad (Dicastri y Hajeck, 1976), frecuentemente precipitación nivosa durante invierno y en suelos delgados y porosos constituidos por trozos de gravas, casquijos y arenas de escoria volcánica (Peralta, 1975), se desarrolla un bosque de **Nothofagus dombeyi**, **N. betuloides** y el posible híbrido (Muñoz, 1980). En el otro sector denominado Anticura y ubicado a 500 m.s.n.m. hay un área afectada por un extenso deslizamiento de tierra, producido como consecuencia del terremoto de 1960, invadida por individuos aparentemente híbridos entre **N. dombeyi** y **N. nitida**.

Las muestras de los hipotéticos padres fueron recolectadas en áreas donde la especie constituía evidentemente una población pura; las de los supuestos híbridos se obtuvieron en sectores donde las poblaciones de los padres se ponían en contacto y en individuos que presentaban alguna apariencia de híbridos. Se tomó muestras con flores masculinas las que se consideraron un elemento de importancia para caracterizar e identificar las especies. Todas las muestras provenían de la mitad de la

copa de los árboles.

Para analizar y comprobar la posible hibridación entre las especies **N. dombeyi** y **N. betuloides** se utilizó el índice de hibridación (Anderson, 1949), cuyos resultados fueron corroborados con un análisis estadístico, un diagrama pictórico de dispersión (Anderson, 1949) y un análisis cromatográfico de compuestos fenólicos de las hojas (Heywood, 1968; Donoso y Landrum, 1979). Los datos de las muestras colectadas se señalan en la Tabla 1.

Para calcular el índice de hibridación se seleccionaron 8 características morfológicas que fueron medidas en cada individuo obteniendo luego los rangos promedios por especie (Tabla 2).

El valor 0 fue asignado a cada una de las características de **N. dombeyi** y la unidad a las de **N. betuloides**. Si el carácter mostraba una condición intermedia le fue asignado un valor 0,5. De este modo si un árbol tiene las 8 características de **N. dombeyi** tendrá un valor índice total de 0 y si tiene todas las características típicas de **N. betuloides**, tendrá un valor índice total 8. Los individuos que tengan valores totales intermedios (entre 0,5 y 7,5) deberán ser considerados híbridos.

Cada una de las características utilizadas en el índice de hibridación fue sometida a un análisis de varianza de clasificación simple con el objeto de detectar las posibles diferencias entre los hipotéticos padres y sus híbridos; en el caso de haberlas se utilizó la prueba de comparaciones múltiples entre promedios de Duncan para definir donde se encontraban (Atienza, 1982). No se analizó estadísticamente la característica número de flores masculinas por inflorescencia porque no hay variación en **N. dombeyi** (3) y en **N. betuloides** (1).

TABLA 1: Proveniencias y número de las muestras trabajadas, n = número de muestras.

Especie	n	Lugar	Provincia	Altitud
N. betuloides	6	Antillanca	Osorno	980
N. dombeyi	5	Jardín Botánico	Valdivia	8
N. dombeyi	4	Mehuín	Valdivia	± 100
Híbridos	5	Antillanca	Osorno	900
N. betuloides	4	Punta Arenas	Magallanes	± 20
N. nitida	5	Cord. Pelada	Valdivia	850
Híbridos	8	Anticura	Osorno	± 500

TABLA 2: Valores de las características utilizadas para calcular el índice de hibridación.

Características	N. dombeyi	N. betuloides	Híbridos
1. Largo de hoja (cm)	2,134 - 2,414	1,416 - 1,859	1,885 - 2,008
2. Ancho de hoja (cm)	1,016 - 1,302	0,82 - 1,116	0,934 - 1,019
3. N° estambres por flor	8,74 - 11,48	13,39 - 14,43	10,95 - 11,77
4. N° flores ♂ por inflorescencia	3	1	1,31 - 1,72
5. Tamaño de cúpulas (mm)	2,89 - 2,96	3,11 - 3,24	2,80 - 2,88
6. Peso de semillas (g)	0,55 - 0,061	0,092 - 0,1003	0,0669 - 0,081
7. Relación ancho/largo hoja (cm)	0,436 - 0,626	0,526 - 0,626	0,49 - 0,52
8. N° semillas por cúpula	—	—	—

Para construir el diagrama pictórico de dispersión se utilizaron las características número y estambres por flor en la abscisa y largo de la hoja en la ordenada. Las características, número de flores por inflorescencia, tamaño de frutos, peso de semillas, ancho de la hoja, relación ancho/largo de las hojas y número de semillas por fruto, fueron presentadas en el diagrama.

Para el análisis cromatográfico se empleó el método de cromatografía bidimensional en placas de celulosa. Los compuestos fenólicos de las hojas fueron ex-

traídos mediante una solución de etanol, agua y HCl concentrado (80:19:1) que se aplicó durante 48 horas (Donoso y Landrum, 1974, 1976, 1979). El extracto amílico obtenido después de purificar la solución resultante, se sembró en cromatoplasmas de celulosa y se desarrolló en cámara cromatográfica empleando una solución de n-butanol, ácido acético glacial y agua destilada (5:3:4) (Heywood, 1968; Donoso y Landrum, 1976, 1979; Atienza, 1982). Los cromatogramas se revelaron con luz ultravioleta y con vapo-

res de amoníaco (Donoso y Landrum, 1976, 1979). Las manchas se identificaron de acuerdo con los diferentes colores desarrollados y con los valores Rf o relación de flujo, que representan la posición de cada mancha en la placa (Abbot y Andrews, 1970).

$$R_f = \frac{\text{distancia recorrida por el soluto en la placa}}{\text{distancia recorrida por el solvente en la placa}}$$

RESULTADOS Y DISCUSION

Hibridación entre *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus betuloides*

La Tabla 3 muestra los valores del índice de hibridación por características y el valor índice total para los diferentes individuos de los supuestos padres e híbridos.

Los resultados observados en la Tabla 3, señalan que las características de los supuestos híbridos son uniformemente intermedias entre aquellas de las especies padres, lo que determina un valor índice total intermedio. De las dos características que no son intermedias una, el ancho de

la hoja, corresponde a *N. betuloides* y la otra, relación ancho largo de la hoja, pertenece a *N. dombeyi*. Sólo un híbrido (N° 16) se separa un poco de la norma al presentar el mismo número de estambres por flor que *N. dombeyi* (característica 4), lo que rebaja su valor índice total a 3. Estos resultados del índice de hibridación sugieren que se trata de individuos de la primera generación, ya que en las generaciones posteriores normalmente aparecen valores índices totales muy próximos a alguno de los padres, debido a retrocruzamiento o a segregación en la dirección de uno de ellos. (Stebbins, 1950; Grant, 1971).

El análisis estadístico de los valores promedios de cada característica para los padres y supuestos híbridos determinó que las diferencias entre ellos eran significativas o muy significativas, con excepción de la relación ancho/largo de la hoja entre el híbrido y *N. dombeyi*; y del ancho de la hoja entre el híbrido y *N. betuloides*. Estos resultados estadísticos confirman la validez de lo encontrado con el índice de hibridación y ponen en evidencia la existencia de híbridos entre *N. dombeyi* y *N. betuloides* en Antillanca.

TABLA 3: Valores de índice por característica y total de las especies.

Planta Número	Especie	C A R A C T E R I S T I C A ¹							Valor Ind. total
		1	2	3	4	5	6	7	
1 - 9	<i>N. dombeyi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
10-15	<i>N. betuloides</i>	1	1	1	1	1	1	1	7
16	Híbrido	0,5	1	0	0	0,5	0,5	0,5	3
17	Híbrido	0,5	1	0	0,5	0,5	0,5	0,5	3,5
18	Híbrido	0,5	1	0	0,5	0,5	0,5	0,5	3,5
19	Híbrido	0,5	1	0	0,5	0,5	0,5	0,5	3,5
20	Híbrido	0,5	1	0	0,5	0,5	0,5	0,5	3,5

1 : Las características pueden verse en Tabla 2.

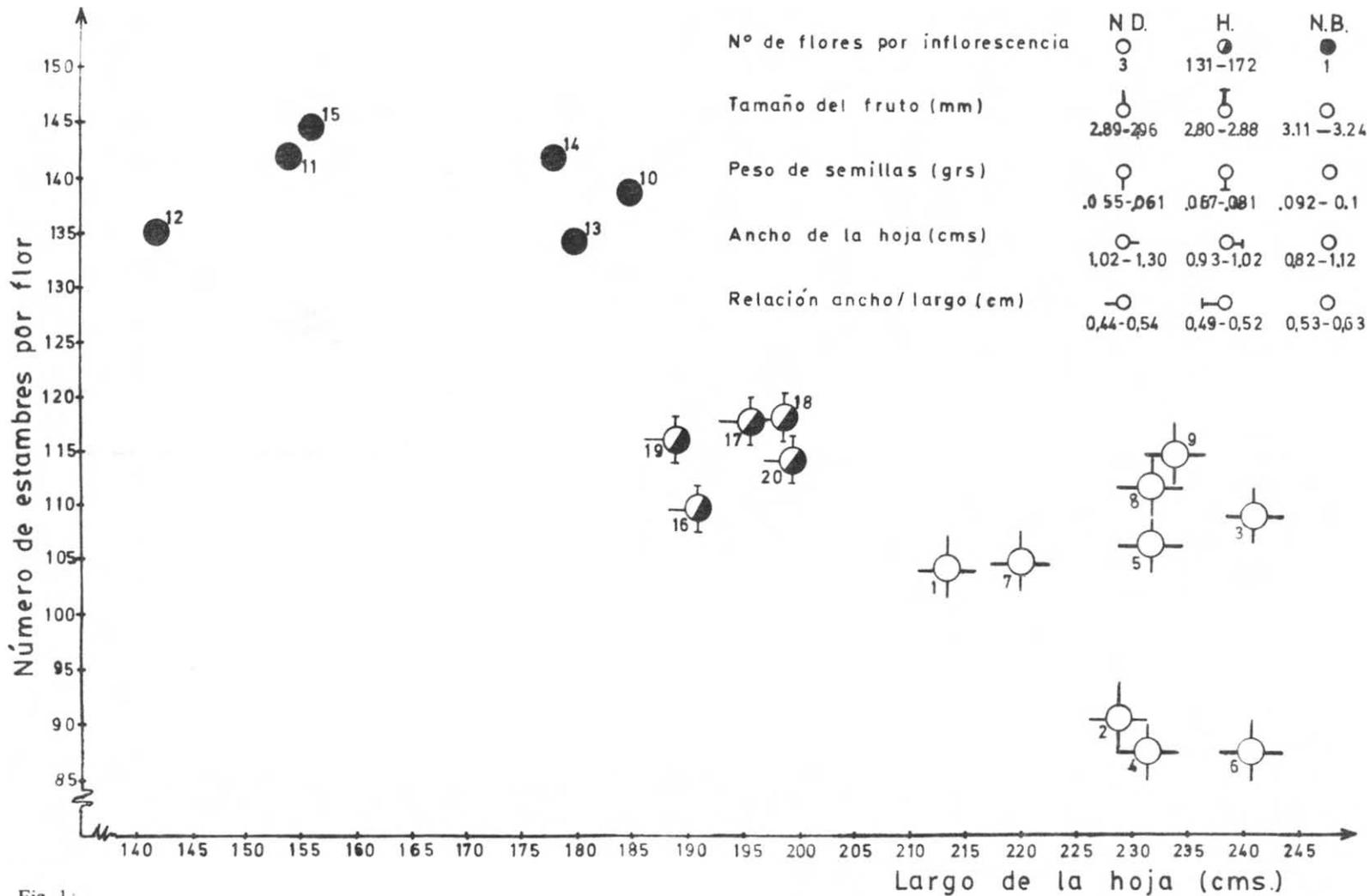


Fig. 1:
 Diagrama pictórico de dispersión de características de *N. dombeyi* (Nd), *N. betuloides* (N. b)
 e híbridos (H). Los números de las muestras se ubican en la Tabla 2.

El diagrama pictórico de dispersión presentado en la figura 1 muestra una diferencia muy clara entre los individuos de **N. dombeyi** y **N. betuloides**, en todas las características analizadas. Lo mismo ocurre con los individuos supuestamente

híbridos, los que en todas las características adoptan una posición intermedia que representa una mezcla entre las de los padres, confirmando la hipótesis ya señalada por el índice de hibridación.

SIMBOLOGIA

- AA Amarillo anaranjado
- AF Amarillo fluorescente
- AI Amarillo intenso

- C Café
- Ce Celeste
- P Púrpura
- Pd Púrpura débil

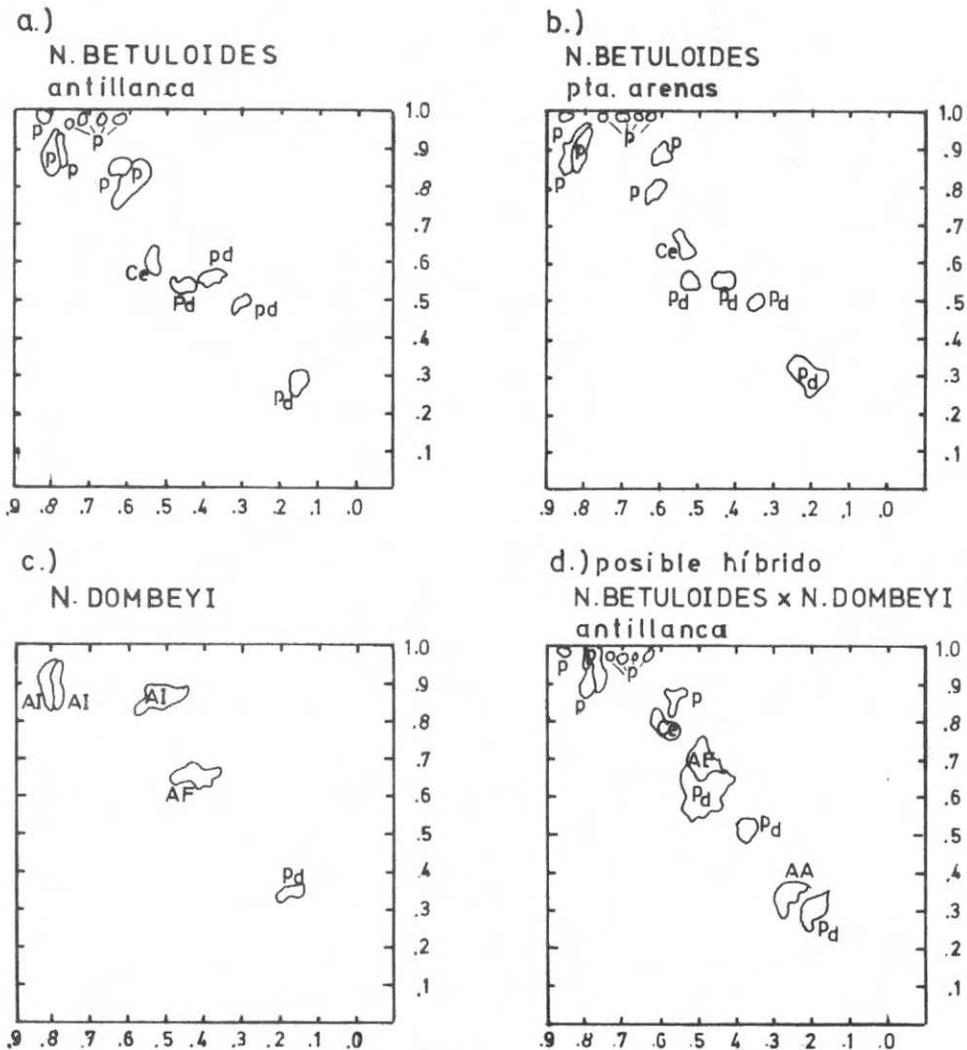
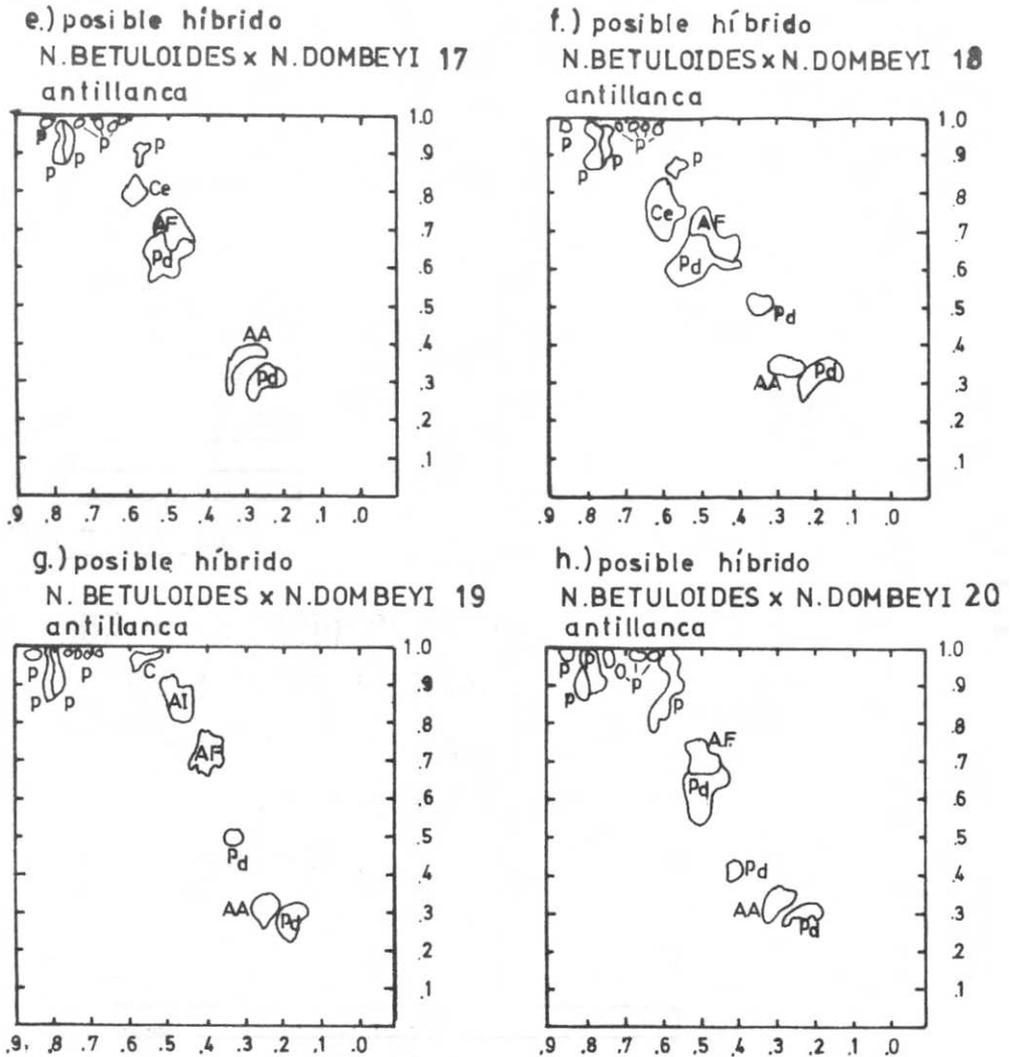


Fig. 2
Cromatograma de las muestras



Continuación Fig. 2.

Las Figuras 2a y 2b muestran los cromatogramas obtenidos para las proveniencias de Antillanca y Punta Arenas (Magallanes) de *Nothofagus betuloides*; con ellos se demuestra que los individuos seleccionados en Antillanca corresponden efectivamente a esa especie. El análisis de los cromatogramas de ambos padres (Fig. 2a, b y c) muestra que hay diferencias claras entre *N. dombeyi* y *N. betuloides*, especies que tienen manchas específicas. Los cromatogramas de los supues-

tos híbridos (Fig. 2d, e, f, g, h) también poseen manchas específicas, híbridas, que los hacen diferentes a los padres. Un análisis más detallado de estos cromatogramas muestra claramente la condición de híbridos de esos individuos ya que todos son desiguales, particularmente en el caso del cromatograma de la Fig. 2g que posee una mancha híbrida café que le es exclusiva, además de la de color amarillo-anaranjado que también se encuentra en los otros híbridos. Además, el cromato-

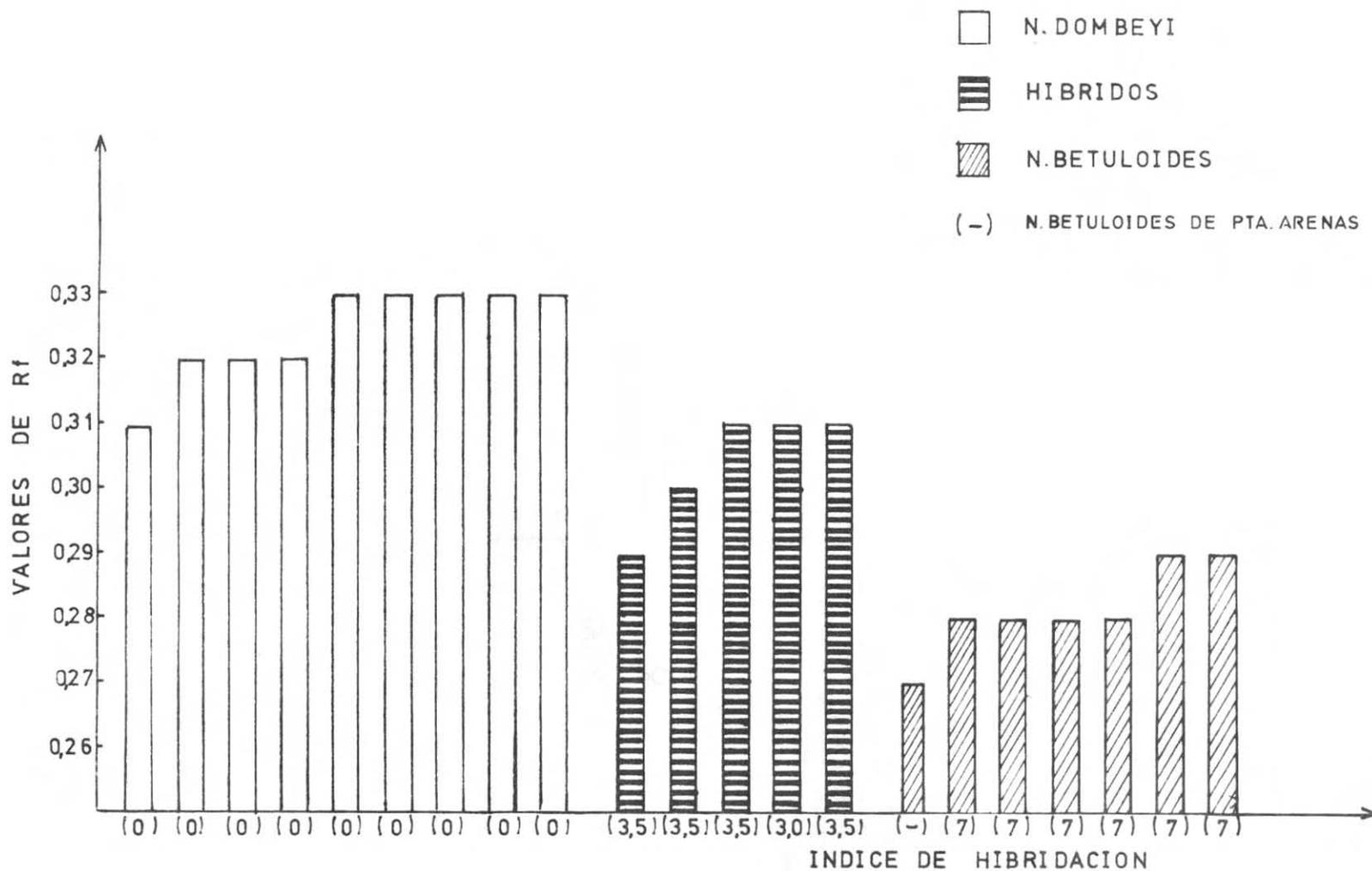


Fig. 3. Posición relativa de la mancha de color púrpura débil común a *N. dombeyi*, *N. betuloides* e híbridos, de acuerdo a los valores Rf en los cromatogramas.

grama de la Fig. 2g posee la mancha amarillo intenso propia de *N. dombeyi* que no tienen los otros híbridos y el de la Fig. 2h la mancha celeste, propia de *N. betuloides*. Finalmente todos los híbridos presentan manchas amarillo-fluorescente propias de *N. dombeyi* y manchas púrpura típicas de *N. betuloides*. La mancha de color púrpura débil es común a los padres y supuestos híbridos y los valores de Rf de esta mancha, graficados en la Figura 3 poseen una posición claramente intermedia entre los padres. Esto confirma, una vez más, la hibridación producida entre estos dos *Nothofagus*.

Hibridación entre *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus nitida*.

En la Fig. 4a y b se muestran los cromatogramas de *N. dombeyi* y *N. nitida* que son diferentes entre sí. Las Figs. 4c, e, f y g muestran los cromatogramas de los

supuestos híbridos. El análisis particular de cada uno de ellos demuestra su condición híbrida, puesto que todos ellos presentan distintas combinaciones de manchas específicas (o híbridas) que reflejan la recombinación de caracteres propios de la hibridación.

Un estudio posterior más detallado de esta situación permitirá considerar características de flores y frutos que no se pudieron analizar en esta oportunidad, debido a la escasa edad de los árboles muestreados. De ese modo, además del análisis cromatográfico, podría reafirmarse la hipótesis mediante el índice de hibridación y el diagrama pictórico de dispersión.

Considerando las áreas donde han sido detectadas poblaciones híbridas entre *N. dombeyi* y *N. nitida*, podría adelantarse la hipótesis de que esta hibridación se desarrolla bajo condiciones de alteración que determinan un habitat híbrido.

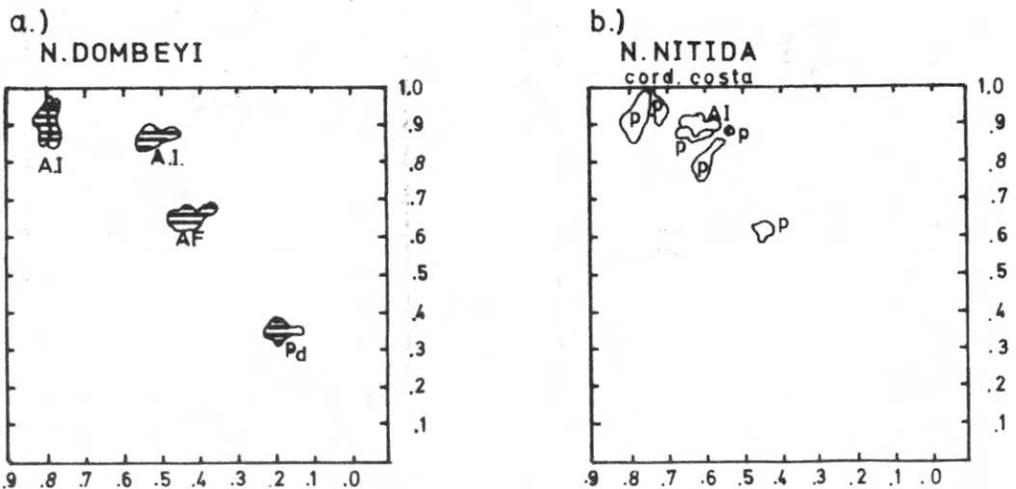
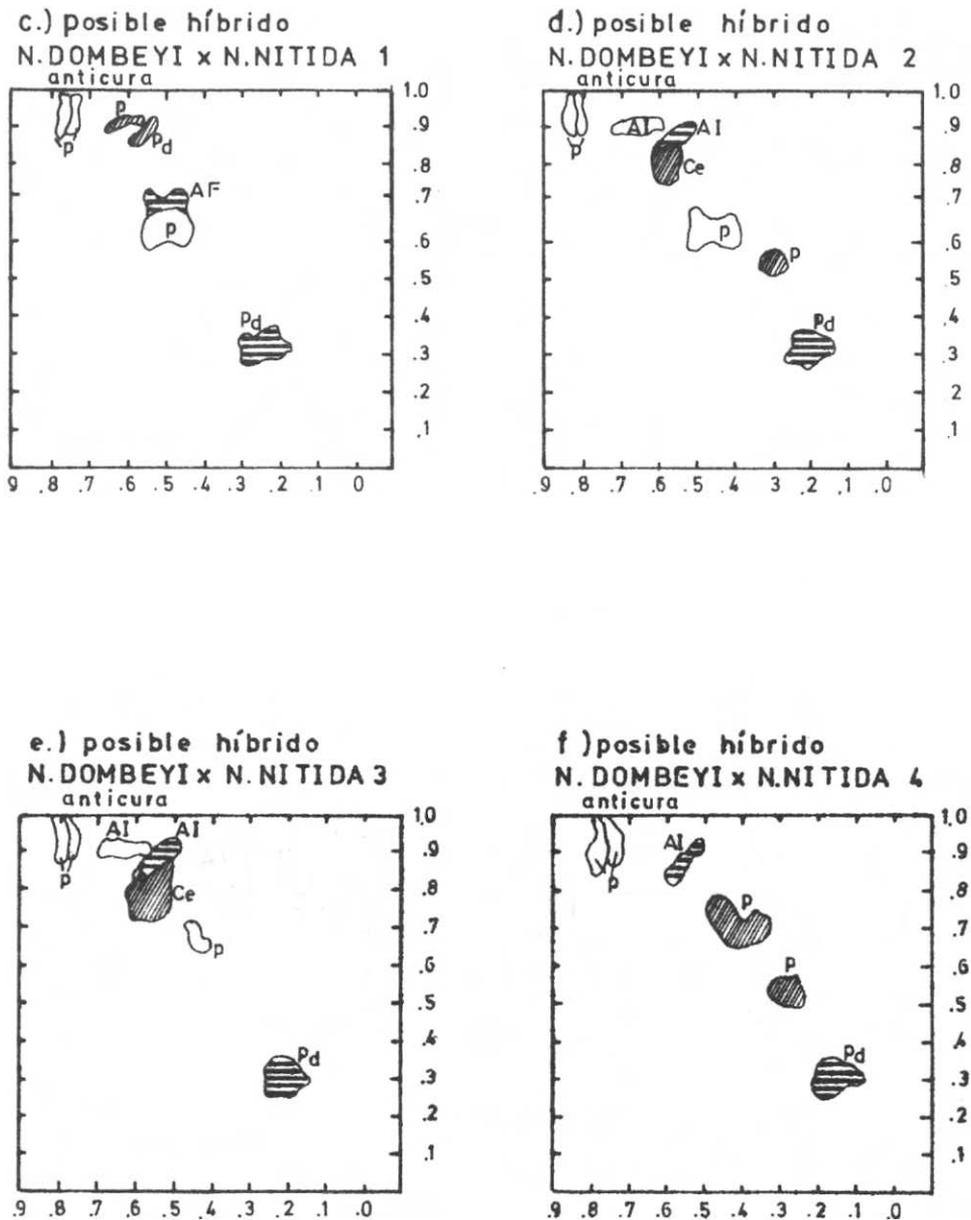
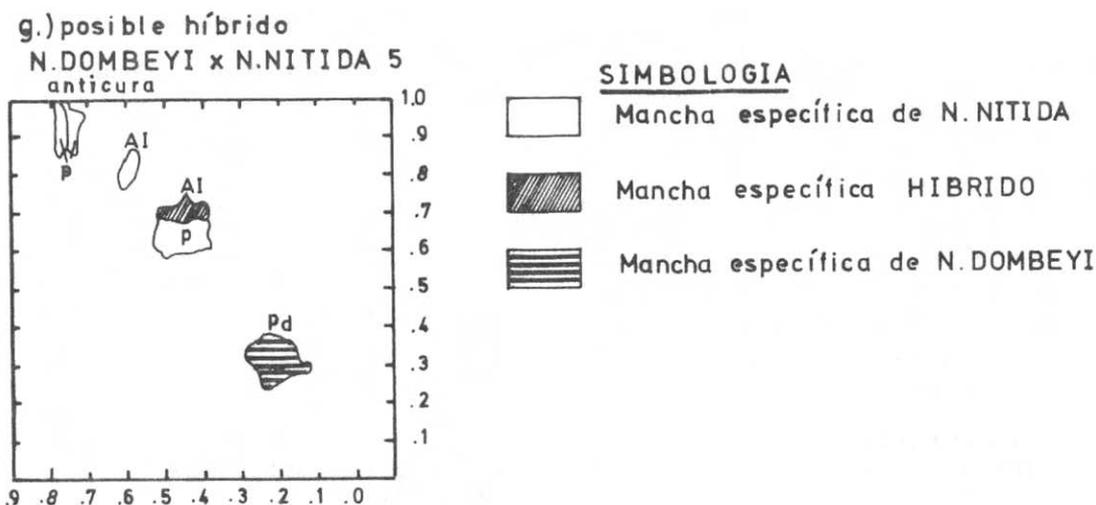


Fig. 3:

Posición relativa de la mancha de color púrpura débil común a *N. dombeyi*, *N. betuloides* e híbridos, de acuerdo a los valores Rf en los cromatogramas.



Continuación Fig. 4



Continuación Fig. 4

BIBLIOGRAFIA

- ABBOT, D. y R.S. ANDREWS. 1970. Introducción a la cromatografía. Editorial Alhambra, S.A. Madrid. 121 pp.
- ANDERSON, E. 1949. Introgressive hybridization. Hafnes Publ. Co. New York and 109 pp.
- ATIENZA, J. T. 1982. Determinación de hibridación en Coigues. Tesis Facultad Cs. Forestales, Univ. Austral de Chile, Valdivia, 165 pp.
- BERNATH, L. E. 1940. Las hayas australes o antárticas de Chile. Ed. Ercilla S.A. Santiago de Chile. 41 pp.
- DI CASTRI, E. y E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica, Univ. Católica, Santiago, 128 pp.
- DONOSO, C. 1978 a). Dendrología. Árboles y arbustos chilenos. Manual N° 2, Fac. de Cs. Forestales, Univ. de Chile, 142 pp.
- DONOSO, C. 1978 b). La silvicultura de *Nothofagus* en Chile. Depto. Silvicultura y Conservación, Univ. de California, Berkeley. 102 pp.
- DONOSO, C. y L. R. LANDRUM. 1974. Un híbrido entre *Myrceugenia exsucca* y *M. lanceolata* y entre *Sophora macrocarpa* y *S. microphylla*. Bol Téc. N° 30. Fac. Cs. Forestales. Univ. de Chile. 13 pp.
- DONOSO, C. 1976. *Nothofagus leoni*: hibridación e introgresión en poblaciones de *N. obliqua* y *N. glauca*. Bol. Téc. N° 36 Gac. Cs. Forestales, Univ. de Chile. 29 pp.
- DONOSO, C. 1979. *Nothofagus leoni* Espinoza, a natural hybrid between *N. obliqua* (Mirb.) Oerst and *N. glauca* (Phil.) Krasser. New Zealand Journal of Botany Vol 17: 353 -360.
- GRANT, V. 1971. Plant speciation. Columbia University Press. New York and London. 432 pp.
- HEUSSER, C. T. 1964. Some pollen profiles from the Laguna San Rafael área, Chile. American geographic society. New York. 95-114.
- HEYWOOD, V.H. 1967. Taxonomía vegetal. Ed. Alhambra. S.A. Madrid. 102 pp.
- HILLIS, W. E. y H. R. ORMAN. 1958. The extractives of New Zealand *Nothofagus* species. J. Linn. Soc. 175 - 184.
- HOLDGATE, M. W. 1961. Vegetation and soils in the south chilean islands. Journal of Ecology 49 (3). 559 -580.

- MUÑOZ, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Ed. Univ. S.A. 557 pp.
- PERALTA, M. 1975. Ecología y silvicultura del bosque nativo. Suelos. Bol. Técn. N° 31. Fac. Cs. Forestales Univ. de Chile. 50 pp.
- PISANO, E. 1977. Fitogeografía de Tierra del Fuego y Patagonia chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. Anales Instituto de la Patagonia. Punta Arenas, vol. 8:121-250.
- POOLE A. L. 1951. Hybrid southern beeches. N.Z.J. of Forestry. New Zealand 6: 250 - 253.
- POOLE, A. L. 1964. The flowering, seeding and hybridization of beeches. N. Z. Forest Service. Beech Forestry in the N. Zealand Symposium 2 (5): 71 -71.
- STEBBINS, G. L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University press. New York.
- URBAN, O. 1934. Botánica de las plantas endémicas de Chile. Soc. Impr. y Litografía Concepción, Concepción, 291 pp.
- VAN STEENIS, G.G.I. 1953. Results of the Archbold expeditions Papuan *Nothofagus*. Journal of the Arnold Arboretum. 375 pp.

LOS AUTORES

- DONOSO, C. M. Sc. Ingeniero Forestal, Profesor Facultad de Ciencias Forestales.
Universidad Austral de Chile, Casilla 567 Valdivia - Chile.
- ATIENZA, V. Ingeniero Forestal.