

EL GENERO *NOTHOFAGUS* Y SU IMPORTANCIA EN CHILE

The genus *Nothofagus* and his importance in Chile

C.D.O.: 165.1 : (0.81)

Carlos RAMIREZ G.

Instituto de Botánica, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

SUMMARY

The idea that the *Nothofagus* genus formed part of the Chilean southern-temperate floristic elements which originated in the southern end of the Gondwana continent about 45 million years ago is discussed. Both the present and the past distribution of the genus in South America and Australasia are given; the latter is not in agreement with the small dispersive capacity of the genus. Therefore, *Nothofagus*' possible origin is discussed. The Chilean taxa are named, describing the reproductive and vegetative morphology. On the basis of this information, three ecological groups are presented: deciduous species of large leaves typical of the Mediterranean region of Central Chile, deciduous species of small leaves from the subantarctic region and perennials of small leaves that live in the Valdivian region. The names of the participants in the "Biology of the *Nothofagus* Genus" symposium are listed. The Symposium was held during the IV National Congress of Botany in Valdivia (Chile) in September 1986.

RESUMEN

Se presenta al género *Nothofagus*, como integrante del elemento florístico austral-templado, desarrollado en el extremo sur del continente de Gondwana hace unos 45 millones de años. Se expone su distribución actual y pasada en América y Australasia, que no concuerda con su escasa capacidad de dispersión, discutiéndose además, un posible origen. Se enumeran los taxa chilenos, describiendo su morfología reproductiva y vegetativa. En base a esta última, se distinguen tres grupos ecológicos: especies caducas de hoja grande propias de la región mediterránea chilena, especies caducas de hojas pequeñas, de la región subantártica y especies de hojas pe-

queñas y perennes, que colonizan la región Valdiviana. Finalmente, se presenta a los participantes en el Simposio sobre "Biología del género *Nothofagus*", realizado en el marco de la VI Reunión Nacional de Botánica, celebrada en Valdivia (Chile) en el mes de septiembre de 1986.

INTRODUCCION

La flora de Chile tiene un origen mixto de tres elementos: neotropical, austral-templado y subantártico. El primero llegó a nuestro país en el Cretáceo, hace unos 60 millones de años, desde América tropical, gracias a la ausencia de los macizos andinos, que se formaron con posterioridad. De este grupo son los géneros *Weinmannia* y *Drimys*, entre otros. El elemento austral-templado, se desarrolló en el extremo sur del continente de Gondwana, hace unos 45 millones de años, extendiéndose por Sudamérica, Antártica, Australia, Nueva Zelandia, Tasmania y Nueva Guinea. A este contingente pertenecen los géneros *Araucana* y *Nothofagus*, cuya actual distribución recuerda antiguas conexiones entre estos territorios, hoy día tan distanciados. El último elemento, subantártico, se originó en el Mioceno, en cuyas postrimerías se separaron los territorios de Australasia y Sudamérica y se levantaron Los Andes. Este elemento carece de especies arbóreas y entre sus géneros destacan. *Colobanthus*, *Oreobolus* y *Uncinia* (Van der Hammen y Cleef, 1983).

El género *Nothofagus* ha sido designado como clave para la fitogeografía, debido a su especial distribución disyunta (Darlington, 1965; Van Steenis, 1972). Las aproximadamente 40 especies que lo forman, se encuentran distribuidas en Sudamérica y Australasia (Cuadro 1), con un 25% y un 75% respectivamente (Fig.1).

De las 31 especies presentes en Australasia, sólo una, *Nothofagus gunni* de Tasmania, es caducifolia y el resto son perennifolias. En cambio, en Sudamérica dominan las caducifolias, y sólo 3 son perennes.

La distribución actual contrasta con la de los numerosos fósiles descritos, y de los que se continúan descubriendo (Nishida *et al.*, 1986). En efecto, los fósiles más antiguos, que se remontan al Cretáceo, se encuentran en Australia y Nueva Zelanda, con un total de 40 especies (Keast, 1972). En el Eoceno sudamericano se encuentran 20 especies, igual que en la Antártica. En el Mioceno de Nueva Guinea se han descrito 15 especies. Por último, en Nueva Caledonia no hay fósiles de *Nothofagus* (Del Moral, 1978).

El género *Nothofagus* está formado por plantas leñosas, micorrícicas, que no resisten el fuego, con baja capacidad de dispersión y corta viabilidad de sus semillas. Todo esto hace difícil suponer en sus especies un transporte a grandes distancias por el mar (Tanai, 1986). Por ello su disyunción sólo puede ser explicada, admitiendo una conexión en el pasado, entre Sudamérica y Australasia, a través de la Antártica, lo cual ha sido corroborado por la presencia de fósiles en este último continente, por la teoría de la deriva de los continentes, en el pasado, y por la de tectónica de placas, en la actualidad (Melville, 1973).

Por la mayor cantidad de especies y una mayor diferenciación de ellas, se supone que el origen de los *Nothofagus* está en el paleotrópico asiático, sin embargo, en Chile se presenta la especie más primitiva del género, *Nothofagus alessandri* (Van Steenis, 1953; Fig. 2). El reciente hallazgo del género *Trigonobalanus*, un supuesto antecesor de *Nothofagus*, en el trópico colombiano, también pone en duda ese centro de origen (Lozano *et al.*, 1979; Hernández *et al.*, 1980; Melville, 1982; Van der Hammen, 1983).

Recientes estudios morfológicos y sistemáticos, aún no publicados (Nixon, 1987, comunicación personal), han establecido profundas diferencias a nivel de corteza, estípulas, polen y cúpula, entre los géneros *Fagus* y *Nothofagus*. Esto pone en duda el parentesco de los *Nothofagus* con las *Fagaceae*, lo cual ha sido solucionado creando una nueva familia para el género, *Nothofagaceae*, cuyo pariente vivo más próximo, serían las *Betulaceae*. Según este plantea-

Cuadro 1: Distribución actual de las especies de *Nothofagus* en el mundo

Lugar	Especies	Porcentaje
Sudamérica	10	25,64
Nueva Guinea	16	41,02
Nueva Caledonia	5	12,82
Nueva Zelanda	5	12,82
Australia	2	5,12
Tasmania	1	2,56
Total	39	99,98

miento, la cúpula que protege los frutos sería sólo una convergencia entre *Fagaceae* y *Nothofagaceae*.

Los *Nothofagus* chilenos son plantas leñosas que pueden alcanzar hasta 45 m de altura, en el caso de *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. dombeyi*. El resto son árboles más pequeños que llegan a 30 m. con excepción de *N. antarctica*, cuyo tamaño máximo no supera los 12 m. Esta especie presenta además, morfotipos arbustivos y subarbustivos (Ramírez *et al.*, 1985).

Se trata de plantas con flores unisexuales, monoicas. Las flores masculinas son muy simples, pues constan de un perigonio inconspicuo, de varios tépalos verdosos, parcialmente unidos que rodean varios estambres, cuyas anteras cuelgan de largos filamentos, denunciando así una polinización anemófila. Las flores femeninas son sésiles, desnudas y constan únicamente de un gineceo paracárpico, que puede ser bi- o tricarpelar. Ellas se presentan agrupadas, generalmente, en inflorescencias protegidas por una cúpula de origen caulinar. El número de valvas de la cúpula, los apéndices de las mismas y el número de flores que encierran, varían en las distintas especies, como se indica en la Fig. 2. Los frutos son nueces trógonas o aplanadas, según provengan de un gineceo tri- o bicarpelar (Muñoz, 1959; Rodríguez y Calvo, 1981).

La mayoría de los bosques nativos chilenos están dominados por especies de *Nothofagus* (Oberdorfer, 1960; Klötzli, 1984). De ahí la enorme importancia de este género para nuestro país, pues constituye uno de sus principales recursos naturales. En el territorio chileno exis-



Fig. 1: Área disyunta del género *Nothofagus* en el hemisferio sur.
Disjunct areal of the *Nothofagus* genus in the southern hemisphere.

ten 11 taxa del género *Nothofagus*, correspondientes a 9 especies, un híbrido y una variedad. Las especies son: *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser, *Nothofagus alessandri* Espinosa, *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Blume, *Nothofagus antarctica* Forst) Oerst., *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser, *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus nitida* (Phil.) Reiche y *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Blume. El híbrido es *Nothofagus leoni* Espinoza, resultante de un cruce natural entre *N. glauca* y *N. obliqua* (Donoso y Landrum, 1979). Completa el grupo *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. var. *macrocarpa* DC., considerada sólo como una diferenciación genecológica de la especie (Donoso, 1979). Estos dos últimos taxa han llegado a un grado tal de diferenciación que pueden considerarse buenas especies. En algunos trabajos extranjeros se continúa aceptando a la especie *Nothofagus procera* Oerst. como una entidad distinta a *N. alpina*, de la cual es sinónimo (Tanai, 1986), lo que entorpece las interpretaciones filogenéticas.

Estos taxa prosperan en forma natural desde la V Región (Parque Nacional La Campana) hasta las cercanías del Cabo de Hornos (Rundel y

Weisser, 1975; Pisano, 1977). Como la distribución no es uniforme, es posible separar tres grupos de *Nothofagus* chilenos: el primero está formado por especies de hoja grande y caduca que se desarrollan en un clima de tipo mediterráneo, como son *N. glauca*, *N. alessandri*, *N. alpina*, *N. leoni*, *N. obliqua* y su variedad *N. obliqua* var. *macrocarpa*. El segundo lo integran *N. antarctica* y *N. pumilio*, especies de hoja chica y caduca, propias de climas subantárticos fríos, y secos. El último grupo lo forman las tres especies de hoja chica y perenne, que prosperan en climas húmedo-templados, y corresponden a *N. dombeyi*, *N. nitida* y *N. betuloides* (Fig. 3).

El primer grupo ocupa la parte norte del área del género, creciendo en las cordilleras de Chile central y avanza hacia el sur, por la depresión intermedia, que es más seca. El segundo ocupa el extremo sur del área en la región magallánica, y avanza hacia el norte, por las cumbres cordilleras, que son más frías. El tercero es típico del centro-sur de Chile, en la región Valdiviana, y penetra hacia el norte por altitudes medias y valles cordilleros, y hacia el sur, por el centro del territorio, en la región de los canales (Ramírez *et al.*, 1988).

Dada la enorme importancia del género *No-*

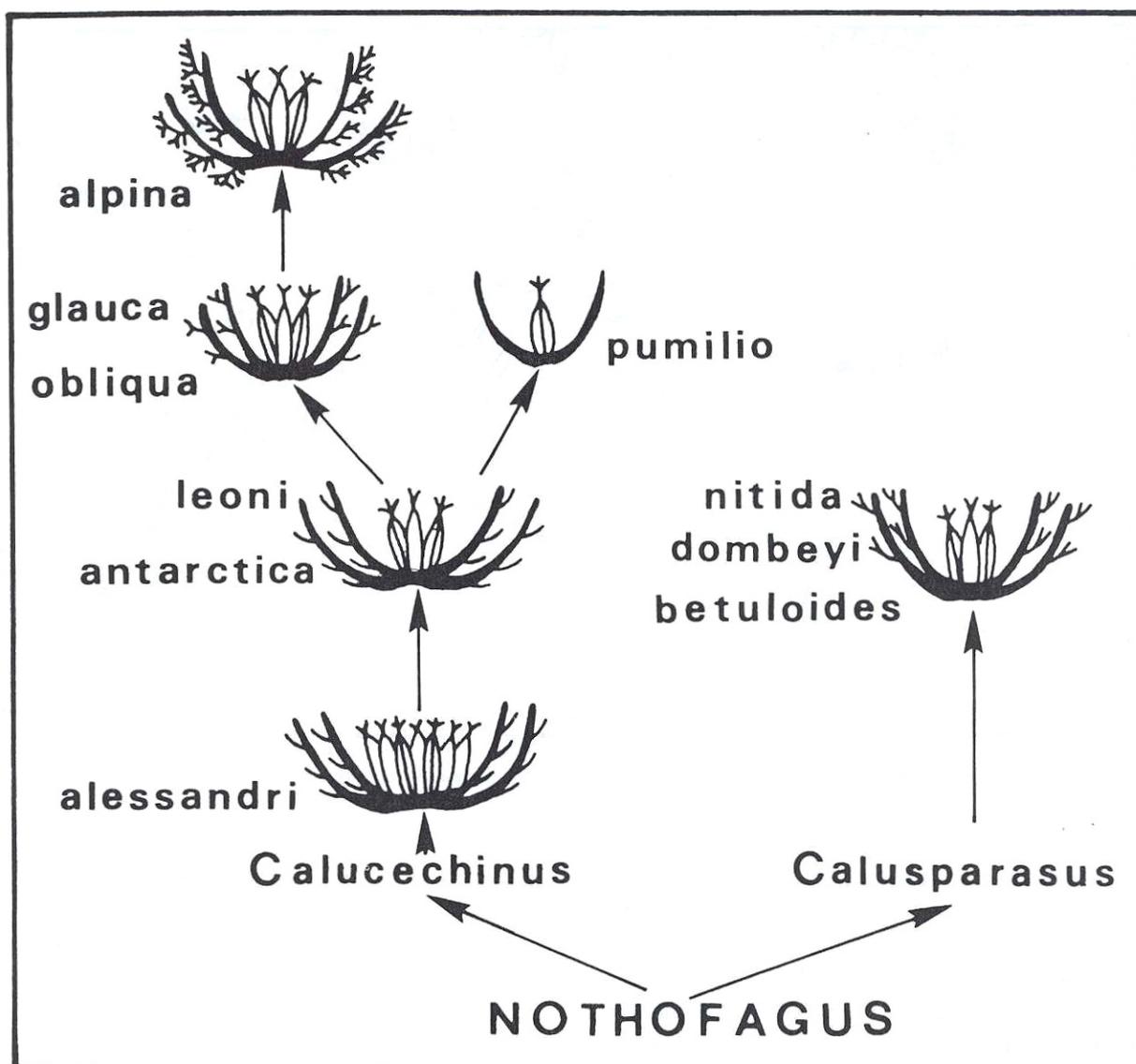


Fig. 2: Evolución de la infrutescencia en las especies chilenas del género *Nothofagus*.
Evolution of the aggregate fruits in the Chilean species of the Nothofagus genus.

thofogus para Chile se organizó un simposio sobre su biología en el marco de la VI Reunión Nacional de Botánica, celebrada en la ciudad de Valdivia en Septiembre de 1986. A ese simposio se invitó a participar a destacados especialistas, para que presentaran resúmenes de los logros alcanzados en el conocimiento de *los Nothofagus*, en sus distintas especialidades. Por lo anterior, las ponencias presentadas no tienen la estructura tradicional de un trabajo científico, ya que no son el resultado de una investigación concreta, sino más bien la puesta al día de conocimientos. Su preparación implicó revisar la literatura, reordenar los propios resultados y aplicar la experiencia adquirida en años de activi-

dad científica.

El primer trabajo entrega una revisión de la ecofisiología del género *Nothofagus* en Chile, haciendo énfasis en los efectos de estrés hídrico y térmico, y en las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que permiten superarlos. Esta conferencia fue preparada por Miren Alberdi L., del Instituto de Botánica de la Universidad Austral de Chile.

El segundo trabajo fue presentado por Claudio Donoso Z., del Instituto de Silvicultura de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Austral de Chile. El Prof. Donoso, especialista en nuestro bosque nativo y en el género *Nothofagus*, analiza la variación morfológica en

las especies chilenas, así como también la variación genecológica y la hibridación natural entre ellas.

El tercer trabajo fue presentado por Roberto Carrillo Ll., especialista entomólogo del Instituto de Producción y Sanidad Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias, de la Universidad Austral de Chile, quien contó con la valiosa colaboración de Luis Cerda M., del Instituto de Silvicultura de la Facultad de Ciencias Forestales de la misma universidad. Ellos analizan los zoofitófagos que atacan los *Nothofagus* chilenos, poniendo énfasis en las convergencia con Australasia.

Hernán Peredo L., fitopatólogo del Instituto de Silvicultura de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Austral de Chile, reúne en el cuarto trabajo, los problemas causados por los fitoparásitos en los *Nothofagus* chilenos poniendo énfasis en el aspecto fitosanitario, en diversos tipos de pudriciones, y en el género *Cytaria*.

El quinto trabajo fue preparado por dos especialistas del Departamento de Areas Silvestres Protegidas de la Corporación Nacional Forestal de Chile (CONAF), César Ormazábal P. e Iván Benoit C. Ellos actualizaron, con gran detalle, la distribución geográfica de las especies de *Nothofagus* en Chile, determinando el estado de conservación, su presencia en áreas silvestres protegidas y proponiendo medidas para aquellas con problemas.

José San Martín A., de la Sede Talca de la Pontificia Universidad Católica de Chile, especialista en fitosociología, en colaboración con el coordinador del simposio, presenta una recopilación de las asociaciones vegetales de la zona central de Chile, donde dominan *Nothofagus*, que por demás, son escasamente conocidas.

Carlos Ramírez G., académico del Instituto de Botánica de la Universidad Austral de Chile y coordinador del simposio, en colaboración con Heriberto Figueroa S., del Instituto de Estadística de la misma universidad, actualiza y resume los conocimientos que se tienen sobre las asociaciones boscosas dominadas por *Nothofagus* en el sur de Chile.

El último trabajo fue preparado por Tom Vebler, ecólogo del Departamento de Geografía de la Universidad de Colorado (USA), quien en colaboración con Claudio Donoso Z., presenta

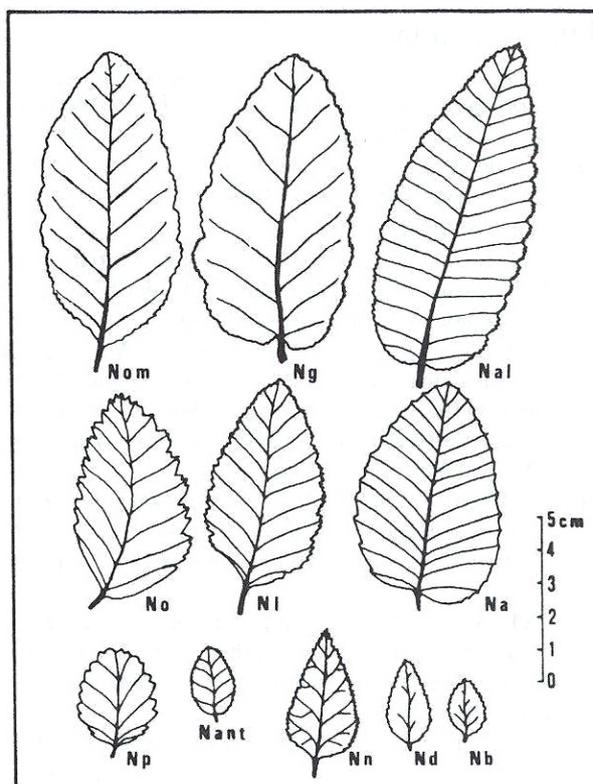


Fig. 3: Hojas de los taxa chilenos del género *Nothofagus*. Nom = *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa*, Ng = *Nothofagus glauca*, Nal = *Nothofagus alpina*. No = *Nothofagus obliqua*, Nl = *Nothofagus leoni*, Na = *Nothofagus alessandri*, Np = *Nothofagus pumilio*, Nant = *Nothofagus antarctica*, Nn = *Nothofagus nitida*, Nd = *Nothofagus dombeyi*, Nb = *Nothofagus betuloides*.

Fig. 3: Hojas de los taxa chilenos del género *Nothofagus*.
Leaves of the Chilean taxa of the *Nothofagus* genus. For abbreviations see Spanish text.

una completa revisión de las estrategias regenerativas de los *Nothofagus* chilenos, ante alteraciones naturales, las que al parecer regulan dichos procesos.

Para todos estos colegas, vayan los más sinceros agradecimientos del Coordinador del Simposio, por su gentil predisposición a colaborar en él, entregando el fruto de su valiosa experiencia. Creo que esta actividad científica, contribuirá a mejorar el conocimiento de nuestros recursos naturales renovables y los procesos y presiones a que están sometidos. Vayan también los agradecimientos al Comité Editor de la prestigiosa Revista *Bosque*, de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Austral de Chile, por acoger en sus páginas los trabajos del Simposio.

BIBLIOGRAFIA

- DARLINGTON, P.J. 1965. "Geographic history of *Nothofagus*". En: *Biogeography of the Southerend of the world*. Harvard Univ. Press, pp. 140-148.
- DEL MORAL, R. 1978. "Biogeographic patterns in the southern beeches (*Nothofagus*)". *U. W. Arboretum Bulletin* 41 (1): 2-6.
- DONOSO, C. 1979. "Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., in Chile". *Forest Ecology and Management* 2:53-66.
- DONOSO, C. y LANDRUM, L. 1979. "*Nothofagus leoni* Espinosa, a natural hybrid between *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. and *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser". *New Zealand Journal of Botany* 17: 353-360.
- HERNANDEZ, I.; LOZANO, G. y HENAO, J. 1980. "Hallazgo del género *Trigonobalanus* Forman, 1962 (*Fagaceae*) en el neotrópico II". *Caldasia* 13 (61): 9-43.
- KEAST, A. 1972. "Contemporary biotas and the separation sequence of the southern continents". En: *Implications of Continental drift to the earth sciences* 1: 309-343.
- KLÖTZLI, F. 1983. "Standörtliche Grenzen von Fagaceen - Ein Vergleich in beiden Hemisphären". *Tuexenia* 3: 47-65.
- LOZANO, G.; HERNANDES, J. y HENAO, J. 1979. "Hallazgo del género *Trigonobalanus* Forman 1962 (*Fagaceae*) en el neotrópico I". *Caldasia* 12 (60): 517-537.
- MELVILLE, R. 1973. "Continental drift, Mesozoic continents and the migrations of the angiosperms". *Nature* 2211: 116-120.
- MELVILLE, R. 1982. "The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the *Fagaceae*". *Bot. Jour. linnean Soc. of London* 85: 75-88.
- MUÑOZ, C. 1959. *Sinopsis de la flora chilena*. Edic. Universidad de Chile, Santiago, 840 pp.
- NISHIDA, M.; NISHIDA, H. y NASA, T. 1986. "A synopsis of *Nothofagoxylon* from South America with special reference to the species from Ultima Esperanza and Tierra del Fuego, Chile". *Res. Inst. Evolut. Biol. Sci. Rep.* 3: 22-32.
- OBERDORFER, E. 1960. "Pflanzensoziologische Studien in Chile - Ein Vergleich mit Europa". *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- PISANO, E. 1977. "Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S". *Ans. Inst. Pat.* 8: 121-250.
- RAMIREZ, C.; FIGUEROA, H. y SAN MARTIN, J. 1988. "Comportamiento ecosociológico de los *Nothofagus* sudamericanos". *Anales Academia Nacional Ciencias Exactas y Naturales* (en prensa).
- RAMIREZ, C.; CORREA, M.; FIGUEROA, H. y SAN MARTIN, J. 1985. "Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el sur de Chile". *Bosque* 6 (2): 55-73.
- RODRIGUEZ, R. y CALVO, F. 1981. *Clave ilustrada para identificar las especies de Nothofagus chilenas*. Edit. Univ. Concepción, 32 pp.
- RUNDEL, P. y WEISSER, P. 1975. "La Campana, a new national Park in central Chile". *Biol. Conserv.* 8: 35-46.
- TANALT. 1986. "Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. (*Fagaceae*) in the southern hemisphere". *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser.* 21(4): 505-582.
- VAN DERHAMMEN, T. 1983. "*Trigonobalanus* and the tropical amphi-pacific element in the North Andean forest". *Jour of Biogeography* 10: 437-440.
- VAN DERHAMMEN, T. y CLEEF, A.M. 1983. "Datos para la historia de la flora andina". *Revista Chilena de Historia Natural* 56 (2): 97-107.
- VAN STEENIS, J. 1953. "Result of the Archbold expeditions Papuan *Nothofagus*". *Journal of the Arnold Arboretum* 4: 301-374.
- VAN STEENIS, J. 1972. "*Nothofagus*. key genus to plant geography". En: *Taxonomy, phytogeography and Evolution*. Academic Press, pp. 274-289.