

ECOFISIOLOGIA DE ESPECIES CHILENAS DEL GENERO *NOTHOFAGUS*Ecophysiology of Chilean species of *Nothofagus*

C.D.O.: 181.2/161.4

MIREN ALBERDI L

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

SUMMARY

The microclimatic conditions under which *Nothofagus* species regenerate in different biotops of South Chile (between 38° - 42°S) are reported. Also, some physiological characteristics of these species related with water balance, drought and frost resistance are mentioned and discussed. The seasonal changes of frost hardiness were related with the minimum air temperatures of the biotops. In *N. dombeyi* a higher frost hardiness of juvenile stages of development were related with an increase of cryoprotective substances as carbohydrates, amino acids and a cold induced polypeptide. These substances have *in vitro* demonstrated a cryoprotective action over thylakoid membranes of this species. That suggests, that they could act together *in vivo*.

RESUMEN

Se informa sobre algunas propiedades ecofisiológicas estudiadas en representantes del género *Nothofagus* ubicados en diversos biotopos del sur de Chile, entre los 38° a 42° S. Se describen las condiciones microclimáticas bajo las cuales estas especies se regeneran espontáneamente y se discute la influencia de ellas sobre algunas propiedades fisiológicas. Se entregan antecedentes sobre el consumo de agua por transpiración, bajo condiciones de aporte hídrico máximo, en algunas especies, como también sobre las variaciones diarias de las presiones osmóticas potenciales. Además, se reporta que, con respecto a resistencia a las bajas temperaturas, ésta es mayor en invierno y en los biotopos térmicamente más fríos. En el caso de *N. dombeyi* se discute el significado ecofisiológico de poseer una mayor resistencia al frío en estados tempranos del desarrollo, la que se asocia con un aumento

en los niveles de sustancias que cumplen *in vitro* un rol crioprotector de membranas tilacoides y se postula que ellas podrían actuar concertadamente *in vivo*.

INTRODUCCION

El género *Nothofagus* es importante en el sur de Australia, Nueva Zelandia y en la parte austral de América del Sur. En Chile está representado por 10 especies, que se distribuyen entre los 33° a 56° S. La distribución más restringida (alrededor de los 35° S), corresponde a *N. glauca* (Roble Maulino), *N. alessandri* (Ruil) y *N. leoni* (Hualo, híbrido entre *N. glauca* y *N. obliqua*), mientras que *N. alpina* (Raulí), *N. obliqua* (Roble), *N. antarctica* (Nirre), *N. pumilio* (Lenga), *N. dombeyi* (Coigüe), *N. betuloides* (Coigüe de Magallanes) y *N. nitida* (Coigüe de Chiloé) poseen una distribución más amplia. Estas últimas poseen un papel fisionómico importante en los bosques del sur de Chile, entre los 37° a 43° S (Weinberger, 1973), ubicándose en diferentes hábitats, tanto en el valle central como en ambas cordilleras (Fig. 1).

El clima de esta región es mediterráneo húmedo con tendencia oceánica (Di Castri y Hajek, 1976). Sin embargo, muchos hábitats están sometidos a situaciones de estrés hídrico y térmico (heladas en invierno, primavera e incluso en verano) (entre otros, Weinberger, 1973; Alberdi *et al.*, 1985; Ramírez *et al.*, 1985). Estas características microclimáticas ejercen una fuerte presión selectiva sobre las fases iniciales del desarrollo de estas especies, como también sobre otras propiedades fisiológicas relacionadas con el balance hídrico y resistencia a los factores ambientales.

En el presente trabajo se informa sobre los

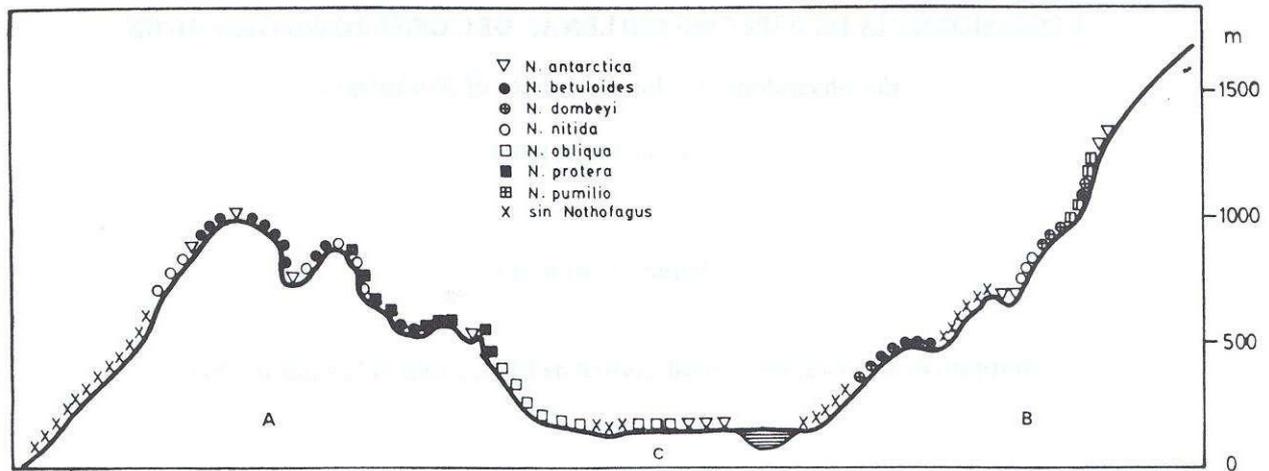


Fig. 1: Esquema de la distribución altitudinal de especies del género *Nothofagus* en un perfil de la Cordillera de la Costa (A), Valle Central (C) y los Andes (B). El perfil costero corresponde a la Cordillera Pelada, (Provincia de Valdivia) sg. Weinberger (1973), y el andino al Parque Nacional Puyehue, (Provincia de Osorno) en la X Región de Chile.

Distribution of species of Nothofagus at different altitudes in the Coast (A), Andean Cordillera (B) and Central Valley (C). The coastal perfil corresponds to the Cordillera Pelada, (Provincia Valdivia) according Weinberger (1973) and the andean Cordillera corresponds to the Parque Nacional Puyehue (Provincia Osorno), X Region of Chile.

resultados disponibles hasta el momento en relación a la ecofisiología de especies del género *Nothofagus*, frecuentes en hábitats del sur chico (38° - 42° S).

MATERIAL Y METODOS

1. Regeneración espontánea y factores microclimáticos

Se seleccionaron hábitats en los cuales las especies se regeneraban espontáneamente. En verano se controlaron, a 25 cm del suelo, las temperaturas y humedad relativa, utilizando termohigrógrafos. Los datos obtenidos fueron procesados tal como lo menciona Weinberger (1973).

2. Transpiración y factores meteorológicos que la influncian

Huber *et al.* (1983) estudiaron el consumo de agua (diario y estacional) por transpiración bajo condiciones de aporte hídrico permanente, utilizando la metodología propuesta por Huber y Ramírez (1978).

3. Valores osmóticos o presiones osmóticas potenciales

Los valores osmóticos se determinaron en jugos celulares extraídos de hojas, tomadas bajo condiciones comparables (altura de inserción, exposición, edad). En ellos se determinó el descenso crioscópico de acuerdo a las indicaciones de Walter (1931). En el trabajo de Kubitzki

(1964) se encuentran mayores antecedentes sobre los procedimientos utilizados, como asimismo las especies investigadas.

4. Resistencia a la sequía

Se averiguó la resistencia plasmática, que se refiere a la capacidad que posee el plasma de resistir un desecamiento intenso sin sufrir daños permanentes. La resistencia plasmática se determinó utilizando el déficit crítico subletal (cantidad de agua que puede perder una hoja sin sufrir lesiones). Detalles sobre esta metodología y referencias respecto a Fagáceas encuentran Weinberger *et al.* (1973).

5. índice de esclerofilia

Este nos indica adaptaciones a sequía a nivel bioquímico (fibra cruda/proteína cruda). Ambas se determinaron de acuerdo a los procedimientos señalados por Alberdi *et al.* (1974).

6. Resistencia al frío

Se estudió el transcurso estacional de la resistencia al frío en hojas, tallos y yemas de especies de *Nothofagus* distribuidas en un gradiente altitudinal (Alberdi *et al.*, 1985). Además, esta propiedad se investigó en diferentes etapas del desarrollo (Meza-Basso *et al.*, 1986). Detalles metodológicos se encuentran en los trabajos mencionados y en Alberdi y Ríos (1983).

7. Resistencia al frío y su asociación con sus tan-

cías crioprotectoras

En material foliar equivalente a aquel en que se determinó la resistencia al frío, se averiguó la relación de esta propiedad con sustancias crioprotectoras tales como azúcares solubles totales y parciales (sacarosa, rafinosa, manosa, etc.), aminoácidos (prolina y otros) y polipéptidos. Mayor información metodológica se encuentra en Meza-Basso *et al.* (1986), Rosas *et al.* (1986), Ríos *et al.*, (1987).

RESULTADOS Y DISCUSION

Las temperaturas a las cuales las especies de *Nothofagus* se regeneran espontáneamente en sus biótopos naturales están representadas en la Fig. 2. En ella se aprecia que la especie más termófila es el Roble, seguida por el Raulí, el que es sobrepasado en las temperaturas del mediodía por el Ñirre. Sin embargo, en los hábitats de esta última especie las temperaturas nocturnas son mucho más bajas. Estas se asemejan a las de los biótopos de la Lengua, que al igual que el Ñirre posee distribución subantártica y andina. A pesar de ello, la Lengua se regenera en lugares más sombríos, en los que las temperaturas del mediodía son más bajas. Más oceánicos que los anteriores son los hábitats de las siempreverdes *N. nitida* y *N. dombeyi*. Estas especies se diferencian ecológicamente en que el Coigüe se regenera en lugares térmicamente más desfavorables (ver más adelante) bajo condiciones de oceanidad. Los hábitats de la otra siempreverde, *N. betuloides*, presentan temperaturas relativamente bajas, reducidas fluctuaciones térmicas y fuertes vientos. Ella forma el límite de bosque marítimo en la patagonia sur. La mayor frecuencia de heladas de verano se produce en los hábitats típicos de *N. antarctica* y *N. pumilio* (Tabla 1), que en los Andes valdivianos forman el matorral andino y el límite de bosque respectivamente. A menor altitud, *N. antarctica* se desarrolla en sitios climática y edáficamente extremos, tales como pantanos (Ñadis, Mallines y Turberas), los que poseen en común la frecuencia de heladas (Ramírez *et al.*, 1985). Las temperaturas desfavorables a que está sujeta esta especie en estos lugares se refleja en la alta resistencia a las bajas temperaturas de sus órganos (Tabla 2). Ramírez *et al.*, (1985) mencionan que esta especie posee la mayor amplitud ecológica de entre las Fagáceas chilenas, lo que se manifiesta en el desarrollo de tres morfotipos:

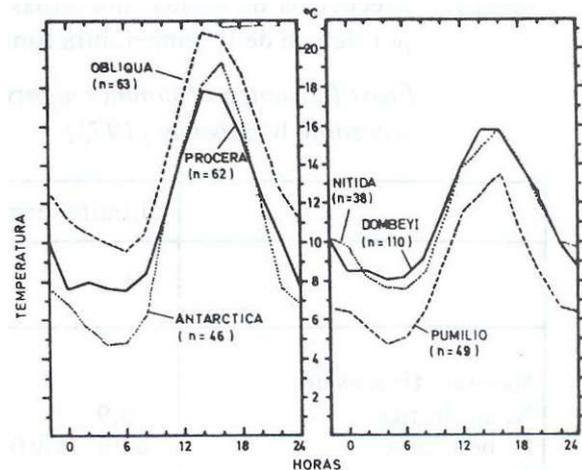


Fig. 2: Temperaturas diarias (a 25 cm del suelo) en los hábitats en que las especies de *Nothofagus* se regeneran óptimamente, n = número de curvas diarias consideradas (Weinberger, 1973).

Daily temperature (25 cm above soil) cycle in summer on "ideal" *Nothofagus* sites, n = number of sites for each species (Weinberger, 1973).

arbóreo, presente en los Ñadis, el arbustivo achaparrado del matorral andino y el camefítico de las turberas (Fig. 3). Algo menor, pero también importante, es la amplitud ecológica de *N. dombeyi* que se desarrolla en los biótopos de las otras Fagáceas, incluso en el límite del bosque andino de *N. pumilio* y a menor altitud en los Ñadis junto a *N. antarctica*. En los "Lahares", sitios formados por escoria volcánica sometidos a intensa radiación y bajas temperaturas nocturnas, el Coigüe es una especie pionera (Mc Queen, 1977). Esta propiedad coincide con una mayor resistencia foliar a las bajas temperaturas de plántulas con respecto a individuos adultos (Fig. 4) y con una alta capacidad de desecación. Esta última se manifiesta en un elevado déficit crítico subletal (78%), el más alto entre 53 especies siempreverdes que investigaran Weinberger *et al.* (1973). Algo menor (71%) es este valor en *N. nitida*.

El consumo de agua por transpiración, bajo condiciones de óptimo aporte hídrico es mayor en *N. obliqua* (293,8-1 .m² .año) que en *N. dombeyi* (191,2-1.m² .año), lo que se asociaría con una estructura foliar menos xeromorfa y pérdida otoñal de la capacidad de cierre estomático en la especie caducifolia con respecto a la siempreverde. En ambas especies la intensidad transpiratoria diaria fue significativamente afectada por la radiación solar, temperaturas y humedad

Tabla 1: Frecuencia de heladas nocturnas de verano, en que las temperaturas mínimas se sitúan por debajo de la temperatura límite señalada. Datos tomados de Weinberger (1975).

Frost frequency of summer nights with minimum temperatures below given limit values, according Weinberger (1975).

	Límite térmico				
	-1,0	0,0°	1,0°	2,0°	3,0°
Hábitats típicos de:					
<i>N. antarctica</i>	10,9	17,9	27,7	37,9	49,4
<i>N. betuloides</i>	datos insuficientes. Probablemente entre <i>N. pumilio</i> y <i>N. betuloides</i> .				
<i>N. dombeyi</i>	0,9	1,9	3,9	7,0	11,7
<i>N. nitida</i>	0,5	1,5	3,6	7,6	14,3
<i>N. obliqua</i>	--	0,1	0,4	0,9	2,2
<i>N. procera</i>	1,1	2,6	5,4	10,0	17,0
<i>N. pumilio</i>	7,9	13,3	20,6	29,9	40,5

Tabla 2: Resistencia estacional a las bajas temperaturas (TL_{50} , en °C) en órganos de Fagáceas, creciendo en diferentes altitudes en la X Región (Chile). En paréntesis, resistencia de las yemas, D: decíduo/SD: semidecíduo, + daño letal. Valores tomados de Alberdi *et al.*, (1985).

*Seasonal changes of frost resistance (TL_{50} , in °C) in organs of Fagaceae, at different altitudes in the X Region (Chile). In parenthesis, frost resistance of buds, D: deciduous; SD: semideciduous; +: lethal injury. Values from Alberdi *et al.* 1985.*

Especies	Altitud (m)	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
		Hojas	Tallos (zona cambial)	Hojas	Tallos (zona cambial)	Hojas	Tallos (zona cambial)	Hojas	Tallos (zona cambial)
<i>N. antarctica</i>	120	D		(-20,0)	-16,0	-3,5	-7,5	-2,5	-4,5
	220	D		(-17,5)	-9,5	-2,5	-4,5	-4,0 ⁺	-3,5
	700	D		(-22,0)	-17,0	-4,5	-8,0	-3,0	-4,5
	1080	D		(-22,0)	-21,0	-4,0	-6,0 ⁺	-4,0	-2,0
<i>N. pumilio</i>	1040	D		(-18,0)	-18,0	-2,5	-3,0	-3,0	-2,0
<i>N. betuloides</i>	1000	-8,6		-10 (-13,0)	-13,0	-4,0	-9,0	-5,5	-4,0
<i>N. dombeyi</i>	500	-4,5		-8,5 (-1)	-8,0	-3,0	-8,0	-2,0	-5,5
	1000	-8,0		-10,5(-13,5)	-16,0	-2,0	-9,0	-3,5	-7,5

relativa del aire, pero no por la velocidad del viento (Fig. 5). Con respecto a transpiración cuticular, ésta fue algo mayor en *N. dombeyi* que en *N. nitida* 18,24 y 13,47 mg/gp.f. respectivamente, lo que concuerda con el grado de esclerofilia (fibra/proteína) de estas especies, que fue notablemente más alto en *N. nitida* (482) que en *N. dombeyi* (250) (Alberdi *et al.*, 1974).

Las presiones osmóticas potenciales diarias del jugo celular permiten establecer que las caducifolias *N. antarctica* y *N. pumilio* son hidroestables, ya que ellas prácticamente no presentaron fluctuaciones diarias en estos valores. Esto indicaría que la regulación estomática es eficiente.

Sin duda, la propiedad fisiológica más estu-

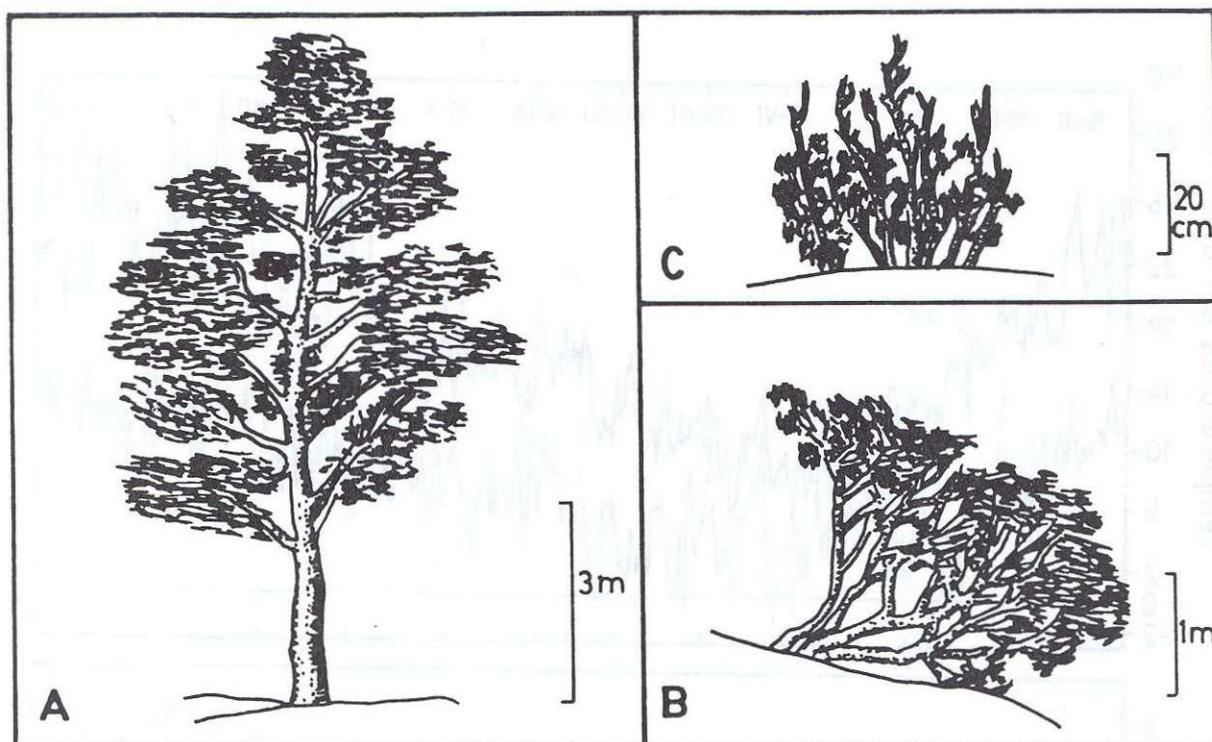


Fig. 3: Representación esquemática de los tres morfotipos descritos para *N. antarctica* por Ramírez *et al.* (1985) A = arborescente (Bosque de Ñirre, Ñadis), B = arbustivo achaparrado (matorral andino) y C = amefítico de turbera.

Diagram of the vegetative aerial body of three morphological types established for *N. antarctica* (Ramírez *et al.* 1985). A = arboreal morphotype (Bosque de Ñirre, Ñadis), B = shrubby dwarf morphotype (Andean matorral) and C = chaemaephytic morphotype of bog-lands.

Tabla 3: Resistencia foliar al frío (TL_{50}) y niveles de carbohidratos totales y prolina en diferentes estados del desarrollo de la siempreverde *N. dombeyi*, en invierno y verano. Datos tomados de Ríos *et al.* (1987) y Meza-Basso (1986).

Winter and summer values of frost resistance of leaves (TL_{50}) and total carbohydrates and proline levels at different developmental stages of the evergreen *N. dombeyi*.

Etapas del desarrollo	Invierno			Verano		
	TL_{50} (°C)	Carbohidratos (mg/g p.f)	Prolina (u moles/g p.f)	TL_{50} (°C)	Carbohidratos (mg/g p.f)	Prolina (u moles/g p.f)
Plántula	-7,5	30,3	0,63	-4,0	9,2	-----
Juvenil	-5,9	22,6	0,056	-3,0	7,2	-----
Adulto	-5,5	15,4	0,041	-3,1	5,4	8

diada en estas especies es la resistencia a las bajas temperaturas. Se han encontrado valores máximos en invierno y a mayores altitudes y menores en primavera-verano y a menor elevación -siempre que no se trate de biótopos extremos— los que se relacionan con temperaturas mínimas descendentes y ascendentes del hábitat respectivamente. En invierno, tallos y ye-

mas de especies caducifolias son más resistentes que los de las siempreverdes (Tabla 2), siendo *N. antarctica* la que resiste temperaturas más bajas. Estos resultados, como también los de Sakai *et al.* (1981), confirman la hipótesis de que especies del hemisferio sur serían más sensibles al frío que las del hemisferio norte, pues el clima oceánico no provee el estímulo térmico ne-

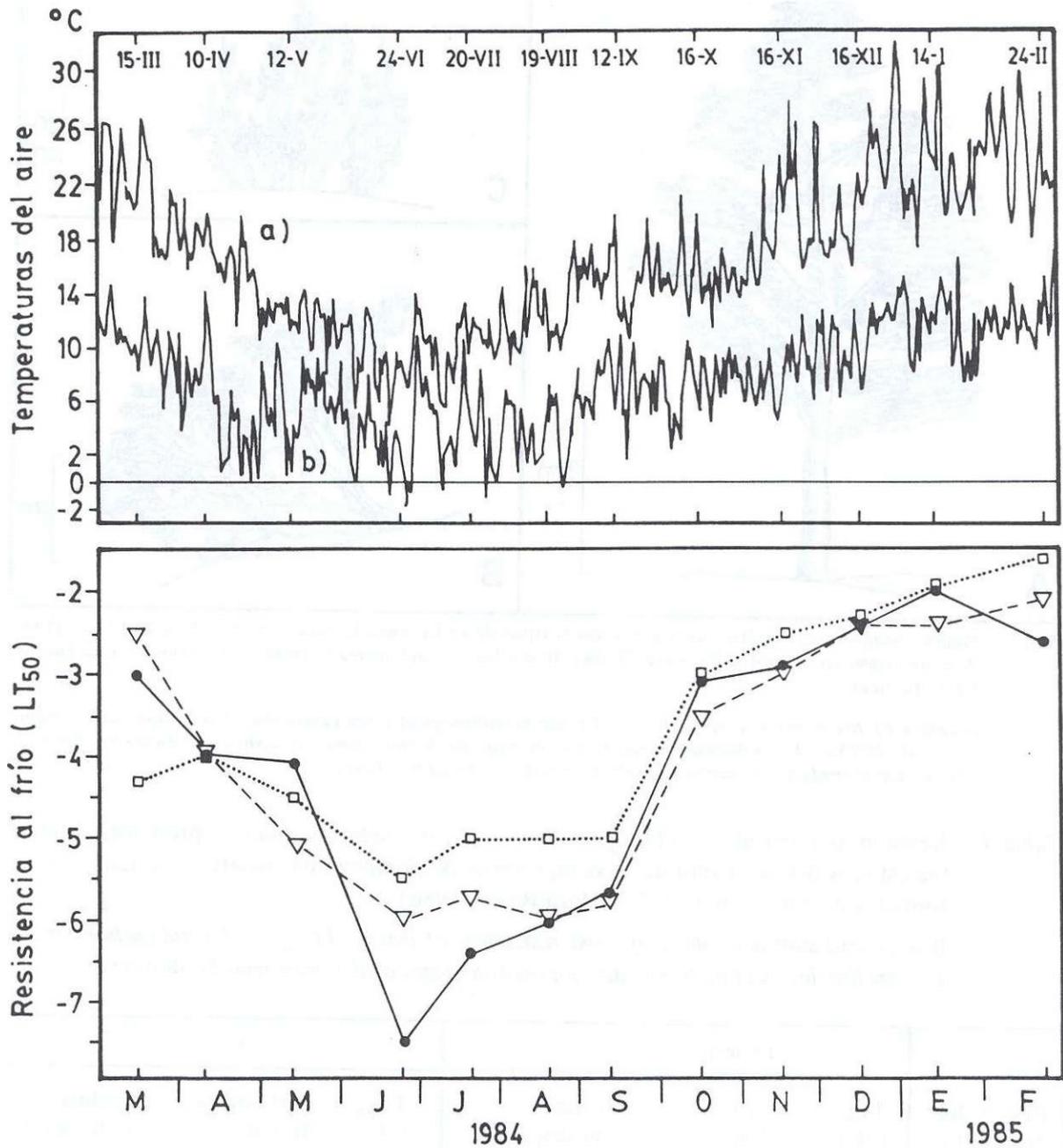


Fig. 4: Curso estacional de la resistencia foliar al frío de *N. dombeyi* en diferentes estados del desarrollo. ● plántula, ▽ juvenil, □ adulto.

Seasonal course of the frost resistance of leaves of *N. dombeyi* at different developmental stages. ● seedling, ▽ juvenile, □ adult.

cesario para el desarrollo de una mayor resistencia a las bajas temperaturas (comparar Sakai *et al.*, 1981).

Finalmente, en cuanto a estrategias de adaptación bioquímica al estrés frío, estados de desarrollo temprano de *N. dombeyi* han revelado un incremento de resistencia asociado a un aumento de los niveles de carbohidratos totales

(Tabla 3), parciales (sacarosa y rafinosa Fig. 6), aminoácidos, prolina libre (Tabla 3) y valina, y un polipéptido inducido por el estrés frío. Estas sustancias crioprotegen membranas tilacoides *in vitro* y se postula que podrían actuar concertadamente *in vivo*. Los argumentos anteriores explicarían también la capacidad colonizadora de hábitats desfavorables que posee esta especie.

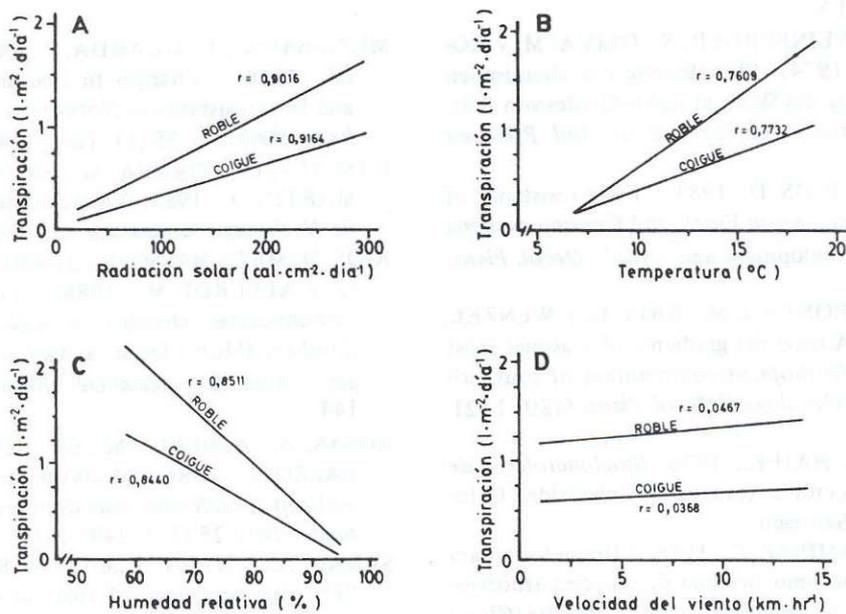


Fig. 5: Correlaciones entre la transpiración diaria y factores meteorológicos de *N. obliqua* y *N. dombeyi*, según Huber *et al.* (1983). A = radiación solar, B = temperatura, C = humedad relativa del aire y D = velocidad del viento.

Correlations between the daily transpiration and meteorological factors of *N. obliqua* and *N. dombeyi*, according Huber *et al.* (1983). A = radiation, B = temperature, C = air relative humidity and D = wind velocity.

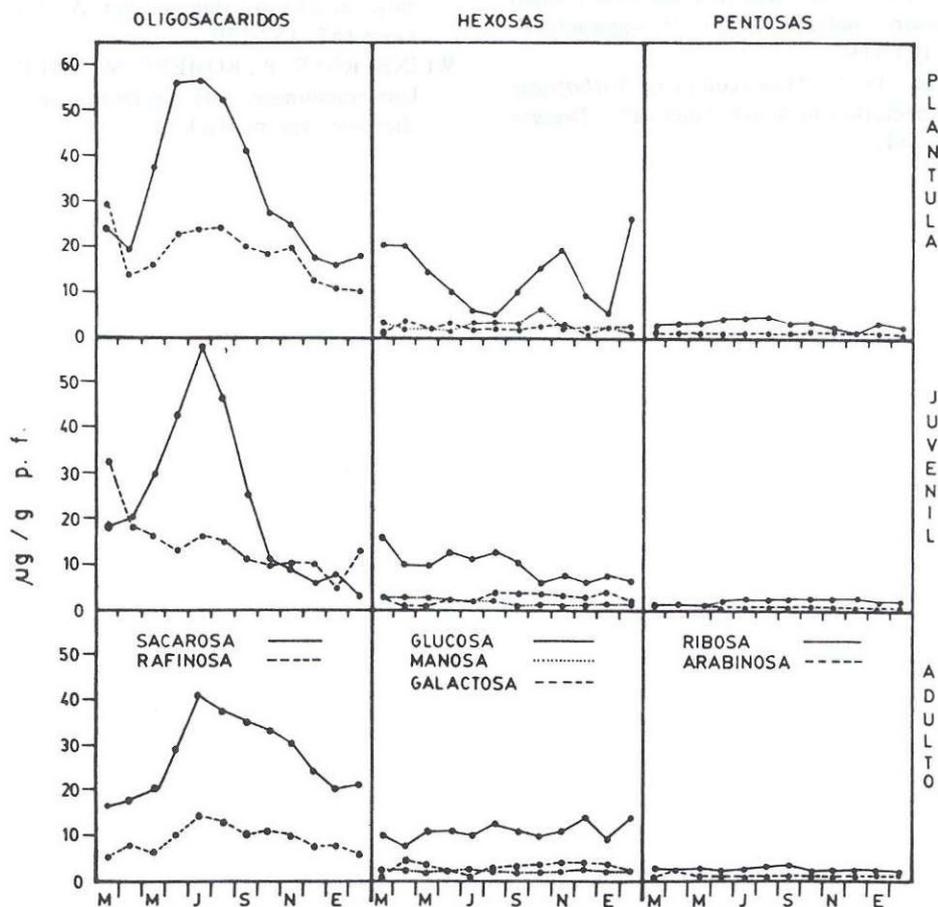


Fig. 6: Cambios estacionales en los niveles de carbohidratos parciales de hojas de diferentes estados del desarrollo de *N. dombeyi* (Ríos *et al.*, 1988).

Seasonal changes of individuals carbohydrates contents of leaves of *N. dombeyi* at different developmental stages (Ríos, *et al.* 1988).

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI, M.; WEINBERGER, P.; OLIVA, M. y ROMERO, M. 1974. "Ein Beitrag zur chemischen Kennzeichnung des Skleromorphie-Grades von Blättern immergrüner Gehölze". *Beitr. Biol. Pflanzen* 50: 305-320.
- ALBERDI, M. y RIOS, D. 1983. "Frost resistance of *Embothrium coccineum* Forst. and *Gevuina avellana* Mol. during development and aging". *Oecol. Plant.* 4 (18): 3-9.
- ALBERDI, M.; ROMERO, M.; RIOS, D. y WENZEL, H. 1985. "Altitudinal gradients of seasonal frost resistance in *Nothofagus* communities of southern Chile". *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 6(20) 1: 21-30.
- DI CASTRI, F. y HAJEK., 1976. *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile, Santiago.
- HUBER, A. y RAMIREZ, C. 1978. "Un método para estudiar el consumo de agua de especies arbóreas. I. Principios y posibilidades de uso". *Bosque* (Chile) 2 (2): 83-87.
- HUBER, A.; OYARZUN, C; RAMIREZ, M. y FIGUEROA, H. 1983. Influencia de algunos factores meteorológicos en el consumo de agua por transpiración de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. y *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.
- KUBITZKI, K. 1964. "Zur Kenntnis der osmotischen Zustandgrößen südchilenischer Holzgewächse". *Flora* 155: 101-116.
- McQUEEN, D.R. 1977. "The ecology of *Nothofagus* associated vegetation in South America". *Tuatara* 22 (3): 233-244.
- MEZA-BASSO, L; GUARDA, P.; RIOS, D. y ALBERDI. 1986. "Changes in free amino acid content and frost resistance in *Nothofagus dombeyi* leaves". *Phytochemistry* 25 (5): 1843-1846.
- RAMIREZ, C; CORREA, M.; FIGUEROA, H. y SAN MARTIN, J. 1985. Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile.
- RIOS, D.; MEZA-BASSO, L.; GUARDA, F.; PERUZZO, G. y ALBERDI, M. 1988. "Frost hardness and carbohydrates changes in leaves of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. at various ontogenetic stages". *Acta Oecologica Oecologia Plant.* 9(2): 135-144.
- ROSAS, A.; ALBERDI, M.; DELSENY, M. y MEZA-BAZZO, L. 1986. "A cryoprotective polypeptide isolated from *Nothofagus dombeyi* seedlings". *Phytochemistry* 25 (11): 2497-2500.
- SAKAI, A.; PATON, D.M. y WARDLE, P. 1981. "Freezing resistance of trees of the South temperate zone, specially subalpine species of Australasia". *Ecology* 62 (3): 563-570.
- WALTER, H. 1931. "Die krioskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen". *Abderh. Hdb. d. Biol. Arbeitsmeth. Abt. XI, T.4*, 353-371.
- WEINBERGER, P. 1973. "Beziehungen zwischen mikroklimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukano-patagonischer *Nothofagus*-Arten". *Flora* 157: 157-179.
- WEINBERGER, P.; ROMERO, M. y OLIVA, M. 1973. Untersuchungen über die Dürresistenz patagonischer immergrüner Gehölze.