

## VARIACION NATURAL EN ESPECIES DE *NOTHOFAGUS* EN CHILE

Natural Variation in *Nothofagus* species in Chile

C.D.O.: 181.8

Claudio DONOSO

Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

### SUMMARY

Variability in Chilean *Nothofagus* species, expressed as more or less apparent differences between populations, has its origin on the broad distribution and on the habitat diversity of them. Furthermore they easily hybridize when two different species grow together in ecotones, developing fertile hybrids able to introduce new variation factors derived from introgression phenomena. Based on these factors variation found in *Nothofagus obliqua*, *N. alpina* and *N. dombeyi* is discussed. *N. glauca* and *N. leoni* are also mentioned in relation to *N. obliqua* variation and hybridization and possible introgression in its northern populations. In the same way *N. nitida* and *N. betuloides* are mentioned, because they hybridize each other and with *N. dombeyi*, bringing new variation causes to these *Nothofagus* populations. Finally morphologic types described for *N. pumilio* are pointed out.

### RESUMEN

La amplia distribución de las especies chilenas de *Nothofagus* así como la gran diversidad de hábitats en que se desarrollan dan origen a variabilidad que se manifiesta en diferencias más o menos aparentes entre las poblaciones. A ello se agrega la facilidad de hibridación que se produce entre especies diferentes en las áreas de contacto de poblaciones contiguas y el desarrollo de híbridos fértiles que puede introducir nuevos factores de variación derivados del fenómeno de introgresión. Sobre la base de estos factores se discute la variación encontrada en *Nothofagus obliqua*, *N. alpina* y *N. dombeyi*. Se hace mención también a *N. glauca* y *N. leoni* en relación con la variación de *N. obliqua* y con la hibridación y posible introgresión en sus poblaciones septentrionales. Del mismo modo se menciona a *N. nitida* y *N. betuloides*, por cuanto hi-

bridizan con *N. dombeyi* y entre sí, aportando nuevos elementos a la variación de las poblaciones de estos *Nothofagus* en las áreas de contacto.

Finalmente se señalan los tipos morfológicos encontrados en *N. antarctica* y la enorme potencialidad de variación que puede suponerse en *N. pumilio*.

### INTRODUCCION

En este trabajo se revisará el estado actual del conocimiento sobre la variación que presentan las especies de *Nothofagus* en su distribución en Chile.

Las especies del género *Nothofagus* dominan los bosques templados y subantárticos de Chile desde los 33° hasta los 56° de latitud sur y el sector contiguo argentino desde aproximadamente los 39° latitud sur. Exactamente son 9 especies del género las que crecen en esta región, tres de ellas siempreverdes y las otras seis caducifolias; generalmente se menciona una décima especie, la que en realidad es un híbrido y forma parte, por lo tanto, del complejo de variación de los *Nothofagus*.

Durante mucho tiempo se reconocieron diferentes grados de variación fenotípica en las especies de *Nothofagus*. Así, por ejemplo, se ha señalado durante años que la madera o leño de los árboles de las poblaciones meridionales de *Nothofagus obliqua* y *N. alpina* es diferente de aquella correspondiente a las poblaciones septentrionales; del mismo modo se dice que los individuos de *N. dombeyi* de ciertas exposiciones serían de madera distinta a los de otras. Sin embargo, nada de ello ha sido analizado y documentado científicamente. En el caso de la conocida como variedad *macrosarpa* de *N. obliqua*, su denominación para diferenciarla de

los robles de más al sur deriva de un estudio de tipo botánico sistemático, pero debe ser clasificada desde un punto de vista ecológico y de variación geográfica.

Es muy posible que gran parte de las variaciones observadas puedan corresponder simplemente a plasticidad del fenotipo frente a un medioambiente variado. Sin embargo, buena parte de ellas son frecuentemente producto de la adaptación genética de poblaciones de una especie a ambientes diferentes (Stebbins, 1950; Heslop-Harrison, 1964; Solbrig, 1970; Grant, 1971), tipo de estudio conocido como Genecología (Turesson, 1923), que introduce en el análisis de la variación los conceptos de ecotipo o raza ecológica (Turesson, 1923; Clausen *et al.*, 1940) y, luego, los de cline (Huxley, 1938) y ecocline (Gregor, 1946), conceptos que delimitan las formas de variación que pueden presentar las especies, contribuyendo a una mejor comprensión del problema. Entre los factores de variación entre las poblaciones de una especie está también la hibridación, que a través del fenómeno de introgresión, puede introducir variación en una o más poblaciones (Anderson, 1949; Donoso, 1979a, 1979b).

#### EL GENERO NOTHOFAGUS EN EL TERRITORIO DE CHILE: UNA COMBINACION IDEAL PARA EL ANALISIS DE LA VARIACION Y DIFERENCIACION EN LAS PLANTAS

Si pudiéramos recorrer el territorio de Chile desde el límite norte de la distribución geográfica de las especies de *Nothofagus* y avanzáramos gradualmente, a través de sus poblaciones, hacia el límite sur, nos encontraríamos con todo tipo de variaciones. Con seguridad veríamos que la composición de especies acompañantes o de sotobosque cambiaría, a veces gradual, a veces abruptamente. En algunos casos nos encontraríamos con que lo que parece ser la misma especie, tiene caracteres fenotípicos distintos en un lugar con respecto a otro, siendo abrupto el cambio entre dos poblaciones en algunas oportunidades, y gradual y casi imperceptible en otras.

De manera similar, si en alguna latitud en la Cordillera de los Andes iniciáramos el ascenso desde su base hacia la cumbre, observando la distribución altitudinal continua de *un Nothofagus* nos encontraríamos con que se presenta generalmente una variación continua en algún carácter

fenotípico, especialmente la altura de los individuos. En casos como este último, si es claro que se trata de la misma población, se puede asegurar con algún grado de certeza que nos encontramos frente a una condición de *plasticidad* fenotípica, en que el carácter altura es modificado por el medioambiente (Solbrig, 1970; Spurr y Barnes, 1980). Esta condición se presenta en *N. obliqua* en la región mediterránea, y en *N. pumilio* y *N. betuloides* en la cordillera andina centro - sureña (Fig. 1).

En situaciones como la de las especies que crecen en un rango latitudinal, la distancia o las interrupciones en la continuidad nos indicarán que es posible que se trate de poblaciones diferentes. En este caso es más probable que las diferencias observadas sean propias del genotipo, aún cuando inducidas por los cambios del medioambiente. Nos encontramos aquí con la capacidad de adaptación de las especies a ambientes diferentes, la que es fijada en ellas a través del proceso de selección natural. Si la variación genotípica es continua tendremos un ecocline; si es discontinua, tendremos *ecotipos* o razas ecológicas dentro de la especie. Este tipo de diferenciación conocida como genecológica, depende de tres factores principales: 1) el rango total de distribución de la especie o distribución geográfica; 2) el tipo de distribución o distribución ecológica y; 3) la forma como varían los factores medioambientales a través del rango de distribución de la especie. (Heslop-Harrison, 1969; Spurr y Barnes, 1980).

Las características geográficas de Chile, determinadas por la latitud, la proximidad del océano y la Cordillera de los Andes, que le dan una condición insular, permiten el desarrollo de una gran variedad de climas, que pasan desde extremadamente secos a extremadamente húmedos, con una enorme gama de variantes intermedias. A las características señaladas, se agrega una topografía determinada por las cordilleras que forman miles de valles y quebradas, islas, fiordos y archipiélagos. Bajo estas condiciones, diferentes tipos de suelo, en cuanto a material de origen, génesis, drenaje, etc., se han desarrollado.

Cualquier especie que se desarrolle en un rango de distribución más o menos amplio en este territorio, se va a encontrar con este medioambiente en extremo variado. Frente a él, su distribución ecológica va a ser, del mismo modo, muy variada, y se van a dar así los tres factores

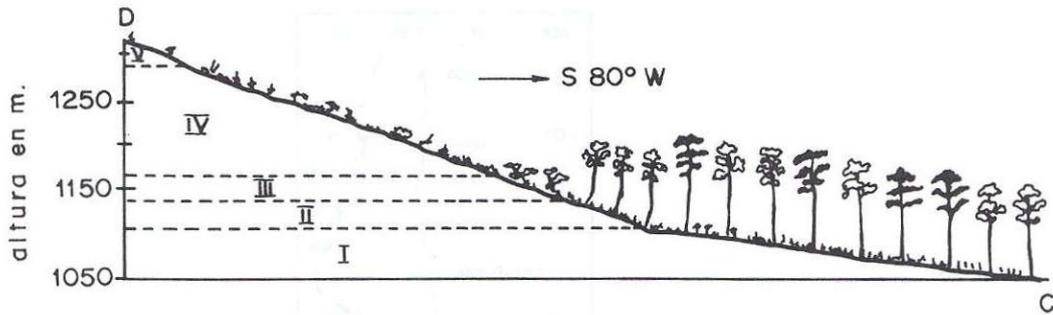


Fig. 1: Variación altitudinal de la altura de los individuos de *N. pumilio* desde la asociación *N. betuloides* hasta la condición de krummholz, pasando por bosques achaparrados (obtenido de Veblen *et al.*, 1977).

*Altitudinal variation of height of N. pumilio trees from N. betuloides - N. pumilio association to N. pumilio krummholz through stunted forest (From Veblen et al, 1977).*

fundamentales que tienden a promover algún tipo de diferenciación genecológica.

Esta es la condición en que se encuentra la mayor parte de las especies de *Nothofagus* en Chile. Especialmente *N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. antarctica*, *N. pumilio* y *N. betuloides* ocupan amplios rangos de distribución en el territorio, mientras *N. glauca* y *N. alessandri* ocupan rangos muy estrechos. *N. nitida* y *N. alpina* se ubican en una posición intermedia. (Fig. 2)

A las consideraciones anteriores es necesario agregar el fenómeno de la hibridación como un factor más de variación. Es conocida la afinidad de las especies del género *Nothofagus*, la que ha determinado, por ejemplo, que prácticamente todos los *Nothofagus* de Nueva Zelanda hibridicen entre sí. La historia de glaciaciones y las modificaciones derivadas de variadas causas de alteración del paisaje chileno han determinado, con mucha probabilidad, aislamientos geográficos entre poblaciones de algunas especies y posteriores reversiones de esas situaciones o viceversa. Estos fenómenos pueden haber transformado a especies alopátricas en simpátricas y viceversa, favoreciendo procesos de hibridación e introgresión, que junto al desarrollo de ecotipos y ecoclines hacen más complejo el cuadro de variación de los *Nothofagus* chilenos.

#### EL ESTADO DEL CONOCIMIENTO EN CHILE

Los estudios concretos sobre variación dentro de una especie se iniciaron a través de un análisis de distribución del género *Nothofagus* en la zona central de Chile en 1970, al encontrarse gran variabilidad en las poblaciones de *N. obliqua* y evidencias de que esa variabilidad podía estar asociada al hallazgo en el área de un posi-

ble híbrido (Van Steenis, 1953; Donoso, 1971). De aquí surgió un estudio de la diferenciación genecológica de *N. obliqua* (Donoso, 1979a, 1979b), y otro sobre hibridación entre *N. obliqua* y *N. glauca* (Donoso, 1979c). El estudio de variación se realizó analizando características morfológicas de los frutos y flores de once poblaciones de *N. obliqua* ubicadas a lo largo de su rango latitudinal, y de cuatro y cinco poblaciones en dos transectos altitudinales efectuados en la región central (Fig. 3). Para las mismas poblaciones se analizó la germinación de las semillas como respuesta fisiológica a distintos períodos de frío. Este estudio demostró que el peso y tamaño de las nueces de *N. obliqua* disminuye clinalmente de norte a sur y desde altas a bajas altitudes y del mismo modo se observa una variación clinal en el número de estambres por flor masculina, que disminuye de norte a sur y desde altas a bajas altitudes (Cuadro 1 y 2).

La variación en estas características está altamente correlacionada con la latitud y con los factores climáticos, lo que es indicativo de adaptación. En relación con la capacidad germinativa como respuesta a las bajas temperaturas, ella muestra una variación clinal en el sentido altitudinal, pero no el latitudinal, donde se perfilan dos poblaciones o posibles ecotipos, una del norte con alta capacidad germinativa que responde bien a la estratificación fría, y otra con baja capacidad y escasa respuesta al frío, correspondiente a las poblaciones meridionales (Cuadro 3).

De este modo, la diferenciación genecológica de Roble aparece como una mezcla entre variación continua o clinal y variación discontinua o

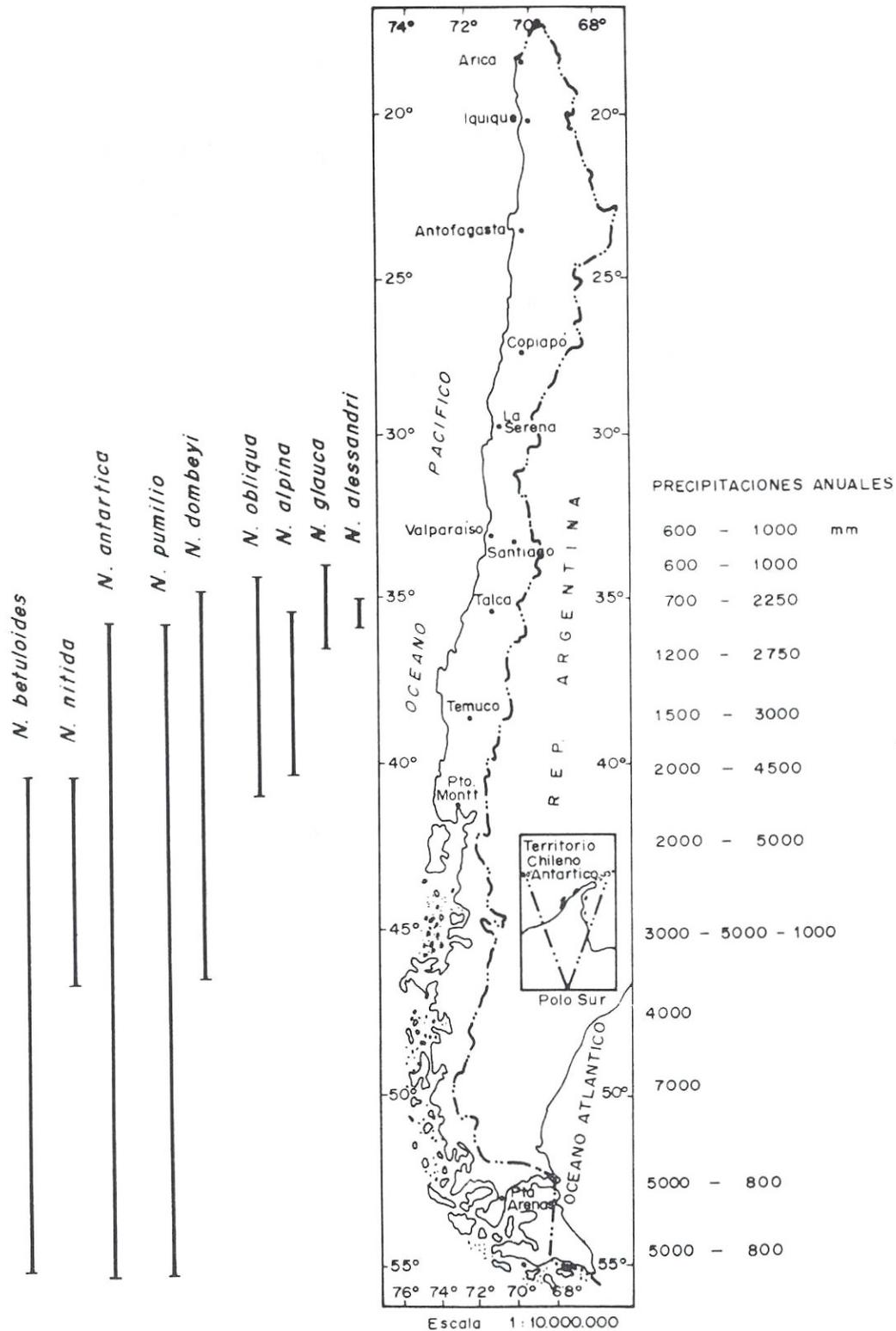


Fig. 2: Distribución geográfica latitudinal de las especies del género *Nothofagus* en Chile y variación de la precipitación tanto latitudinal como longitudinal, factores que facilitan la diferenciación genecológica de las especies.

*Latitudinal geographic distribution of Nothofagus species in Chile and latitudinal and longitudinal variation of precipitation, as factors that facilitate genecological differentiation of species.*

ecotípica (Donoso, 1979a, 1979b).

El segundo estudio concluyó que *N. leoni*, hasta entonces conocido como especie de muy

reducida área de distribución, correspondía en realidad a un híbrido entre *N. glauca* y *N. obliqua*, que se puede encontrar dondequiera las

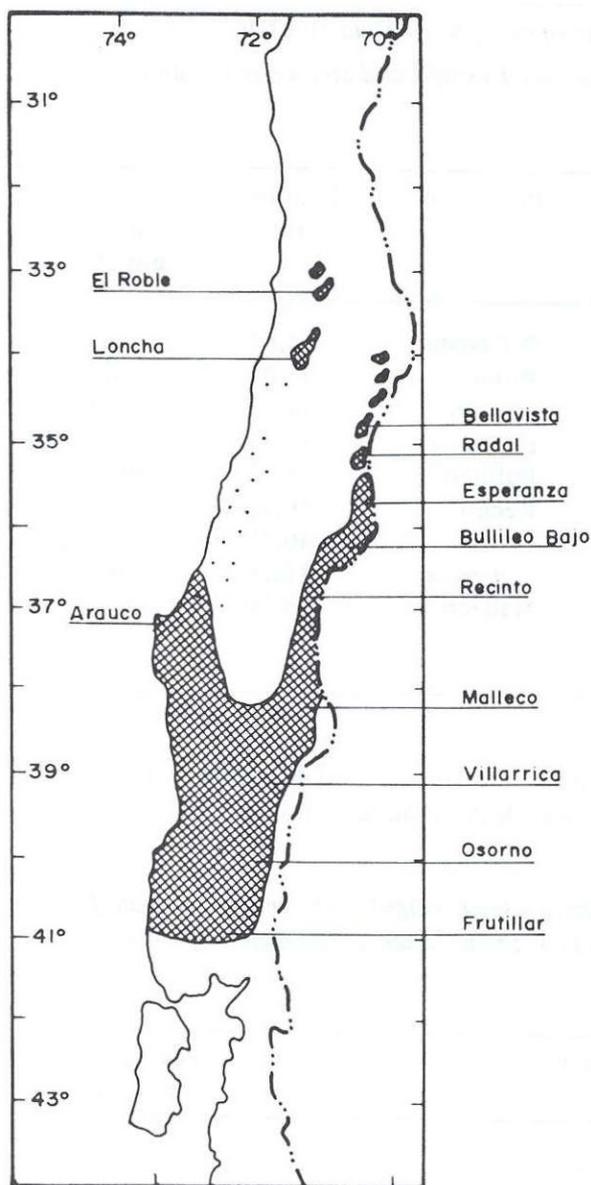


Fig. 3: Poblaciones de *N. obliqua* analizadas para un estudio de diferenciación genecológica a lo largo de su distribución geográfica.

*N. obliqua* populations analyzed for a gene-cological differentiation study through its geographic distribution.

poblaciones de *N. glauca* y *N. obliqua* se tras-lapan (Fig. 4).

Las observaciones de terreno agregadas a aque-llas realizadas en descendientes de individuos hí-

bridos, sugieren la ocurrencia de hibridación in-trogresiva, que está haciendo más compleja la variabilidad ya señalada de las poblaciones de *N. obliqua* de la región mediterránea, derivada de la presencia de ecoclines y ecotipos (Donoso, 1979c).

Recién se ha encontrado que *N. obliqua* y *N. alpina* también hibridizan, probablemente a lo largo de toda la distribución de *N. alpina*, pe-ro con alto grado de certeza en la región medi-terránea, en el límite norte de la distribución de *N. alpina* (Morales *et al.*, 1986). (Fig. 5)

Puesto que los híbridos pueden tener fuerte parecido con *N. obliqua*, ello está determinando un nuevo factor de variabilidad y de confusión en las poblaciones mediterráneas de esta especie.

En *N. alpina* se presentan ciertos elementos de variación similares a los encontrados en *N. obliqua*. El tamaño de las semillas, por ejemplo, experimenta una disminución perfectamente gradual de norte a sur(paralelo 35° a 40° latitud sur), lo que puede asimilarse a un ecocline simi-lar al de *N. obliqua* (Werner, 1987) (Cuadro 4).

También se observa una variación similar en la capacidad germinativa, pero con mucho me-nor claridad. En el cuadro 5 se observa una ma-yor capacidad germinativa y respuesta a la estra-tificación fría de las poblaciones del norte, indi-cando la probabilidad de ocurrencia de 2 ecoti-pos. Es bastante probable que el patrón de va-riación en el sentido altitudinal sea similar al de *N. obliqua*.

Para *N. dombeyi* se encuentra el mismo tipo de variación que los encontrados en *N. obliqua* y *N. alpina*, en las características tamaño de semillas, en poblaciones entre los 37° y los 40° latitud sur, lo que representa sólo una pequeña porción del rango de distribución latitudinal de la especie. Efectivamente, el tamaño de las se-millas disminuye gradualmente de norte a sur (Ordoñez, 1986) (Cuadro 6). También se obser-va la misma tendencia en la viabilidad y la capa-cidad germinativa (Cuadro 7). Es muy probable que el mismo patrón se encuentre a lo largo de toda la distribución de la especie, desde el parale-lo 35° hasta el 45° latitud sur, así como en el sentido altitudinal, en el que *N. dombeyi* posee un rango más amplio que cualquier especie. Nue-vamente podemos sugerir en este caso la ocurrencia de una variación clinal de tipo genecológico.

A partir de los 39° 30' latitud sur aparecen en la vegetación forestal las especies siempre-

*Cuadro 1:* Variación latitudinal, de tipo clinal, en las características peso de semillas y número de estambres por flor masculina, en poblaciones de *N. obliqua* en Chile.

*Clinal latitudinal variation of characteristics seed weight and stamen per mole flower in N. obliqua populations in Chile.*

Población	Latitud Sur	Peso semillas (20 semillas)	Población	Latitud Sur	Número Estambres por flor
Loncha	34,12	0,426	Bellavista	34,87	60,36
Roble	33,07	0,352	Roble	33,07	58,77
Bellavista	34,87	0,248	Loncha	34,12	55,15
Radal	38,15	0,248	Esperanza	35,75	46,68
Esperanza	35,75	0,236	Bulileo	36,20	46,19
Recinto	36,80	0,172	Recinto	36,80	44,70
Bulileo	36,20	0,142	Osorno	40,20	35,08
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			

Norte  
Centro  
Sur

*Cuadro 2:* Variación altitudinal de tipo clinal, en las características, peso de semillas y número de estambres por flor masculina en poblaciones de *N. obliqua* en transecciones altitudinales en la región mediterránea de Chile.

*Clinal altitudinal variation for characteristics seed weight and stamen per male flower in N. obliqua populations throug transects in the mediterranean region of Chile.*

a) *Transecto 1 a 36° Latitud S.*

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

verdes *N. nitida* y *N. betuloides*, las cuales producen híbridos entre sí y con *N. dombeyi* (Donoso y Atienza, 1983, 1984) (Fig. 6 y 7). Es-

tos híbridos, a veces muy difíciles de distinguir a simple vista, se presentan en casi todas las áreas de contacto de las poblaciones de las tres espe-

**Cuadro 3:** Variación latitudinal de la capacidad y valor germinativos después de distintos tratamientos de estratificación fría de semillas de *N. obliqua*. Si se asimila la población de Malleco a las de más al norte, se puede visualizar el probable desarrollo de dos ecotipos en este carácter, uno de Malleco al norte y otro de Malleco al sur.

*Latitudinal variation of germination capacity and value after different cold stratification treatments of N. obliqua seeds. If Malleco populations is integrated to northern populations it is possible to interpret the development of two ecotypes for this character.*

Población	Estratificación (m)	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

**Cuadro 4:** Variación latitudinal, de tipo clinal, del tamaño de semillas por Kg. de *N. alpina*

*Clinal latitudinal variation for the seed size of N. alpina in terms of number of seeds per kg.*

Procedencia	Latitud	Promedio Semillas / Kg.
Vilches (Talca)	35° 40'	75.658
Ralco (Ñuble)	36° 45'	92.030
R. For. (Malleco)	38°	121.369
Coñaripe (Cautín)	39° 20'	132.732
Remeco (Valdivia)	39° 50'	134.459
Chihuío (Lago Ranco)	40° 25'	144.376
Raulintal (La Unión)	40° 25'	149.011

cies y en sitios alterados por fenómenos naturales. Nuevamente, la ocurrencia de híbridos, unida a la probabilidad de introgresión está introduciendo elementos de variación importantes de considerar por lo menos desde Valdivia a Taitao. Si se considera por ejemplo que las semillas de *N. betuloides* son mucho más pesadas, y las de *N. nitida*, mucho más livianas que las de *N. dombeiy*, las variaciones al sur del paralelo 39° 30' S. podrían ser importantes. Algo similar es predecible en cuanto a capacidad germinativa (Ordóñez, 1986).

Finalmente, en *N. antarctica* se encontraron tres morfotipos en su distribución entre Cautín y Osorno en ambas cordilleras: uno arbóreo que crece en condiciones óptimas en los ñadis del llano central, otro camefítico de turberas, y un tercero arbustivo o achaparrado que crece generalmente en sitios pedregosos y de clima riguroso (Ramírez *et al.*, 1985) (Fig. 8). Esta especie presenta la más amplia distribución de los *Nothofagus*, de tal modo que es posible encontrar otros morfotipos, y quizás algunos de ellos pueden ser ecotipos. Existen algunas evidencias de

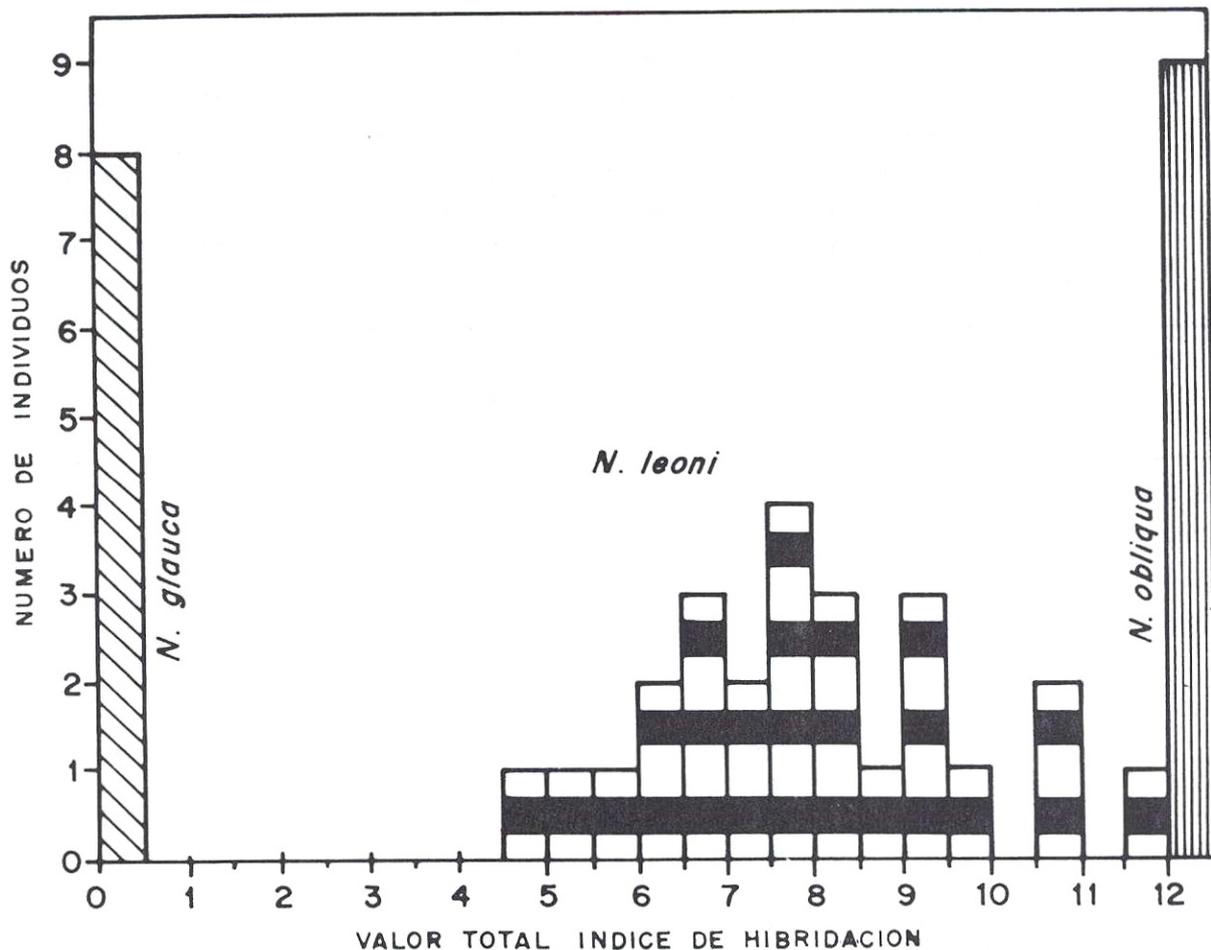


Fig. 4: Distribución de frecuencia de los valores índice de hibridación totales para 42 individuos de *N. glauca*, *N. obliqua* y el híbrido *N. leoni*. Se aprecia la tendencia de los híbridos hacia las características de *N. obliqua*, lo que podría interpretarse como una evidencia de introgresión de los genes de *N. glauca* hacia las poblaciones de *N. obliqua*.

*Frequency distribution of total hybrid index values for 42 specimens of N. glauca, N. obliqua and the hybrid N. leoni. It can be noted that hybrids tend to N. obliqua characteristics, what could be interpreted as an evidence of introgression of N. glauca genes in N. obliqua populations.*

posible hibridación entre *N. antarctica* y *N. pumilio*, lo que de ser efectivo puede ser responsable de parte de la variabilidad encontrada en *N. antarctica*; sin embargo, ello debe definirse científicamente.

NECESIDAD DE CONTINUAR LA INVESTIGACION EN EL CAMPO DE LA VARIACION ENTRE POBLACIONES

Sin duda las características del medioambiente físico donde se distribuyen las especies de *Nothofagus* chilenos y los amplios rangos latitudinales y altitudinales en que se encuentran, favorecen la diferenciación genecológica de sus poblaciones.

Si el bosque chileno ha de utilizarse y, por lo tanto, manejarse con un correcto criterio conser-

vacionista forestal, el problema de la variación entre poblaciones es un primer paso fundamental. Cualquier investigación, de tipo básica o aplicada, que se realice en una especie, pierde amplitud y posibilidad de generalización si no se conoce su forma y grado de variación. Así es cuando hablamos, por ejemplo, de la dinámica regenerativa de *N. obliqua* en los bosques de la región de Los Lagos ¿es la misma acaso que la del posible ecotipo o parte de la ecocline de la zona mediterránea? Si nos referimos al crecimiento de una especie, no podemos generalizar cuando hay posibilidad de diferenciación genecológica, porque una raza ecológica puede ser radicalmente distinta de otra en este carácter fisiológico, así como en muchos otros. Si desea-

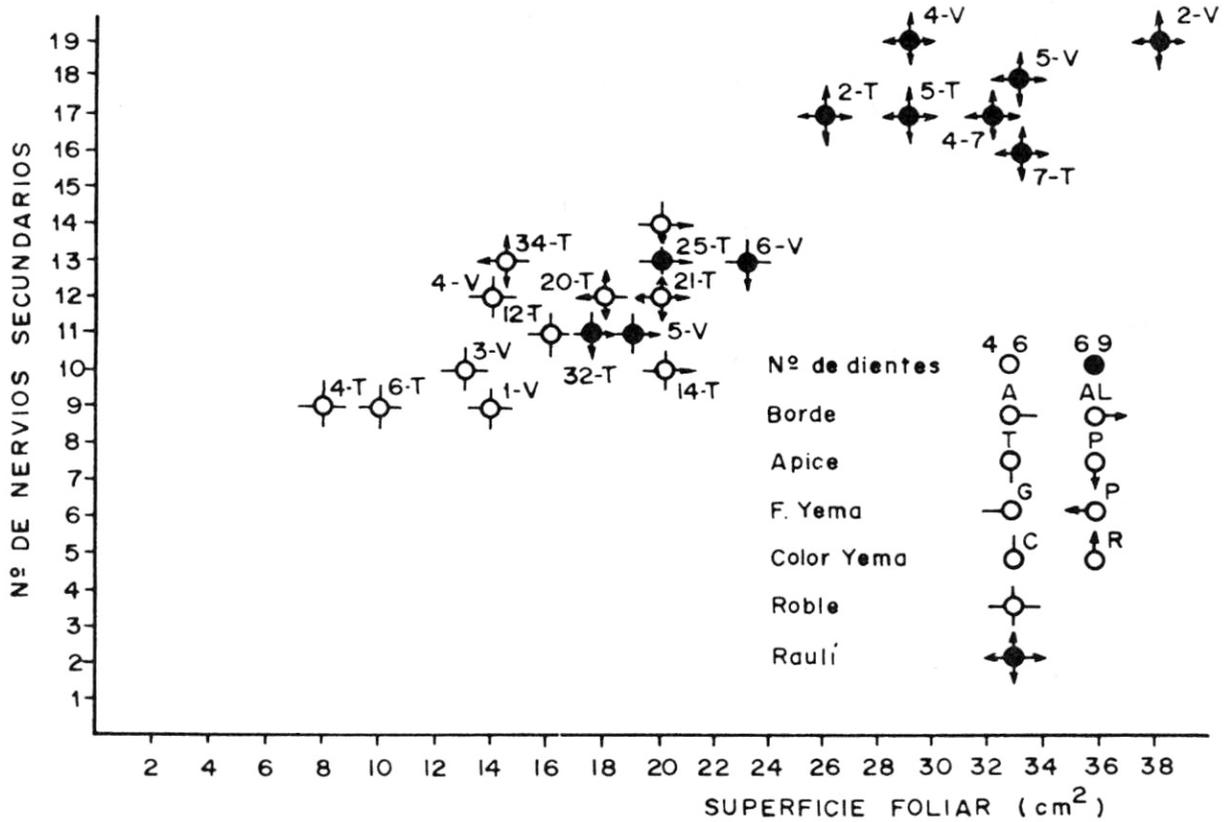


Fig. 5: Diagrama pictórico de dispersión que muestra la condición intermedia típica de los híbridos, en este caso entre *N. obliqua* y *N. alpina*. (Con permiso de Morales *et al.*, 1988).

*Pictorialized scatter diagram showing the typical intermediate condition of hybrids, in this case between N. obliqua and N. alpina (Whith permission of Morales et al, 1988).*

**Cuadro 5:** Variación de la capacidad germinativa de *Nothofagus alpina* de Norte a Sur para muestras testigo y sometidas a 60 días de estratificación fría. Se aprecia la tendencia a formación de dos ecotipos: uno de norte con alta capacidad germinativa y buena respuesta a la estratificación fría y otro del Sur, opuesto.

*Latitudinal variation of germination capacity of N. alpina for samples submitted to 60 days of cold stratification. Tendency to form two ecotypes is appreciated: a northern one of high germination capacity and good response to stratification and an apposite southern one.*

Procedencia	Latitud Sur	Capacidad germinativa en %	
		Testigo	60 días estrat.
Vilches (Talca)	35° 40'	45,3	80,0
Ralco (Ñuble)	36° 45'	42,6	62,0
Reserva Forestal (Malleco)	38°	30,6	38,0
Coñaripe (Cautín)	39° 20'	7,3	10,6
Remeco (Valdivia)	39° 50'	23,3	24,0
Chihuio (Lago Ranco)	40° 25'	51,3	50,6
Raulintal (La Unión)	40° 25'	54,0	43,3

*Cuadro 6:* Variación del peso de las semillas de *N. dombeyi* en términos de número de semillas por Kg. de norte a sur, en parte de su rango de distribución latitudinal, que sugiere un ecocline.

*Seed weight variation of N. dombeyi in terms of number of seeds per kg. from north to south, suggesting an ecocline.*

Procedencia	Latitud	Nº de semillas/kg.
Atacalco (Ñuble)	36° 52'	283.688
Los Cipreses (Ñuble)	37° 35'	229.884
Nueva Etruria (Cautín)	39° 08'	478.804
San Pablo (Valdivia)	39° 36'	482.273
Llancacura (Osorno)	40° 16'	497.310

*Cuadro 7:* Variación de la viabilidad y capacidad germinativa (testigo y estratificación 90 días) de *N. dombeyi* de norte a sur en parte de su rango de distribución latitudinal. La continuidad de la variación sugiere una ecocline, aún cuando falta parte importante del rango de distribución.

*Viability and germination capacity of N. dombeyi from north to south, suggesting an ecocline.*

Procedencia	Latitud	Viabilidad	Capacidad germinativa %	
			Testigo	Estat. 90 días
Atacalco (Ñuble)	36° 52'	81,25	51,25	61,75
Los Cipreses (Ñuble)	37° 35'	83,00	19,00	71,00
Nueva Etruria (Cautín)	39° 08'	31,25	2,50	17,00
San Pablo (Valdivia)	39° 36'	23,00	5,25	22,25
Llancacura (Osorno)	40° 16'	29,50	0,50	10,00

mos plantar en un área determinada, debemos hacerlo con la procedencia correspondiente, porque es muy probable que esa procedencia corresponda a una forma de diferenciación genecológica dentro de una variación clinal o ecotípica de una especie, y que, por lo tanto, posee diferentes requerimientos del sitio.

La variación en los *Nothofagus* chilenos es medianamente clara hasta el nivel del conocimiento adquirido; debe profundizarse mucho más en ella. Una proposición de una línea de investigación que satisfaga esta necesidad puede ser la siguiente: 1) Análisis de las características anatomomorfológicas de flores y frutas en un muestreo extensivo latitudinal de las poblaciones de *Nothofagus* de amplia distribución. 2) El mismo análisis realizado en sentido longitudinal-altitudinal en aquellas especies que tengan ese tipo de distribución. 3) Análisis de capacidades germinativas y respuesta a la estratificación fría

en los gradientes latitudinales y altitudinales. 4) Análisis de crecimiento en los gradientes indicados. 5) Estudios anatomomorfológicos y fisiológicos de poblaciones aisladas y de poblaciones extremas, con el objeto de definir la posible ocurrencia de ecotipos locales o ecotipos dentro de ecoclines. 6) Ejecución de ensayos de jardines recíprocos o ensayos de procedencia con las distintas muestras ensayadas, en el norte y en el sur de los rangos de distribución, y en áreas bajas y altas cuando corresponda.

Concretamente deben completarse, de acuerdo con los puntos indicados, los trabajos empezados, e iniciarse un estudio de variación en *N. pumilio*, de muy amplia distribución latitudinal y de *N. betuloides*. También deberá despejarse la incertidumbre planteada por la posibilidad de hibridación introgresiva en los bosques de *Nothofagus* de la región mediterránea.

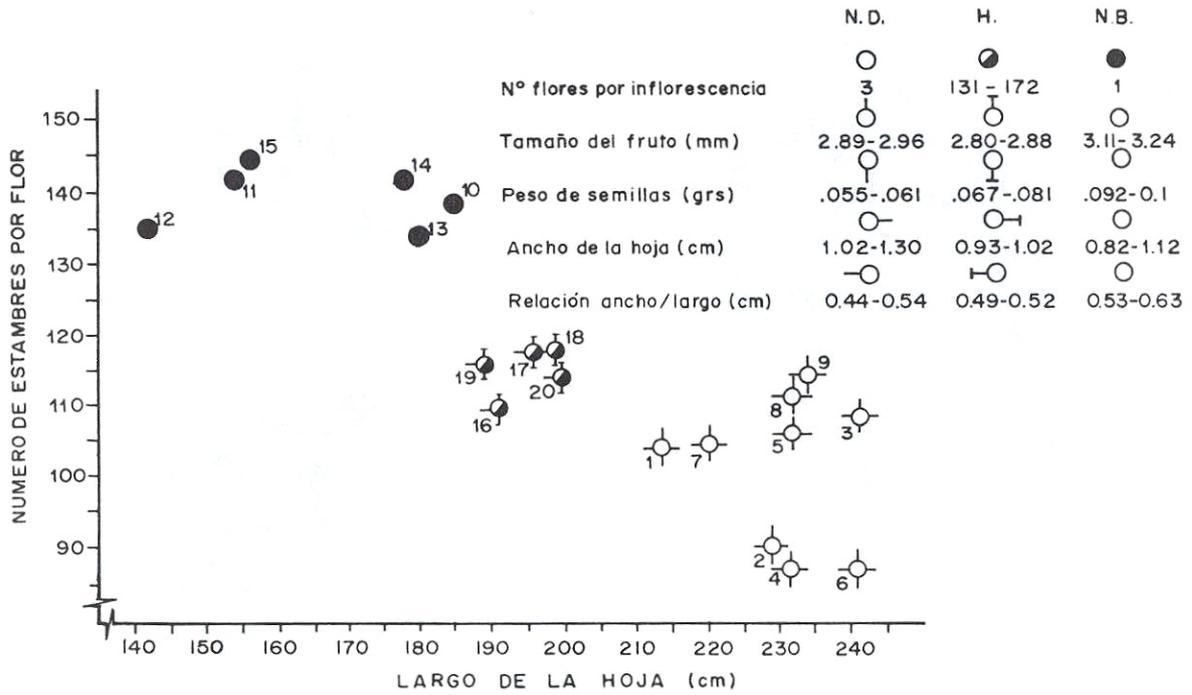


Fig. 6: Diagrama pictórico de dispersión de características de *N. dombeyi* (N.d), *N. betuloides* (N.a.) e híbridos (H). El mismo fenómeno se produce entre *N. dombeyi* y *N. nitida*.

*Pictorialized scattered diagram of characteristics of N. dombeyi (N.d.), N. betuloides (N.a.) and hybrids (H). The same phenomenon is produced between N. dombeyi and N. nitida.*

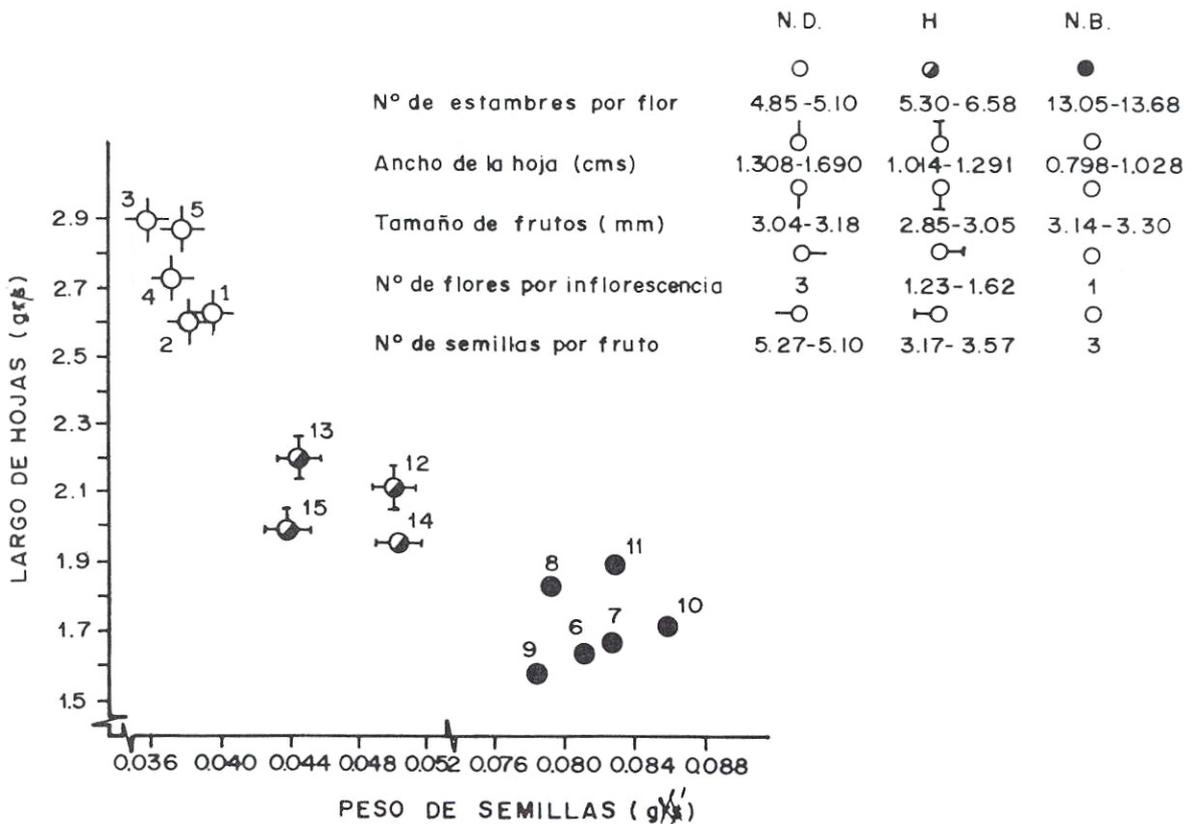


Fig. 7: Diagrama pictórico de dispersión de características de *N. nitida* (N.n.) y *N. betuloides* (n.b.) e híbridos (H).

*Pictorialized scatter diagram of characteristics of N. nitida (N.n.), N. betuloides (N.a.) and hybrids (H).*

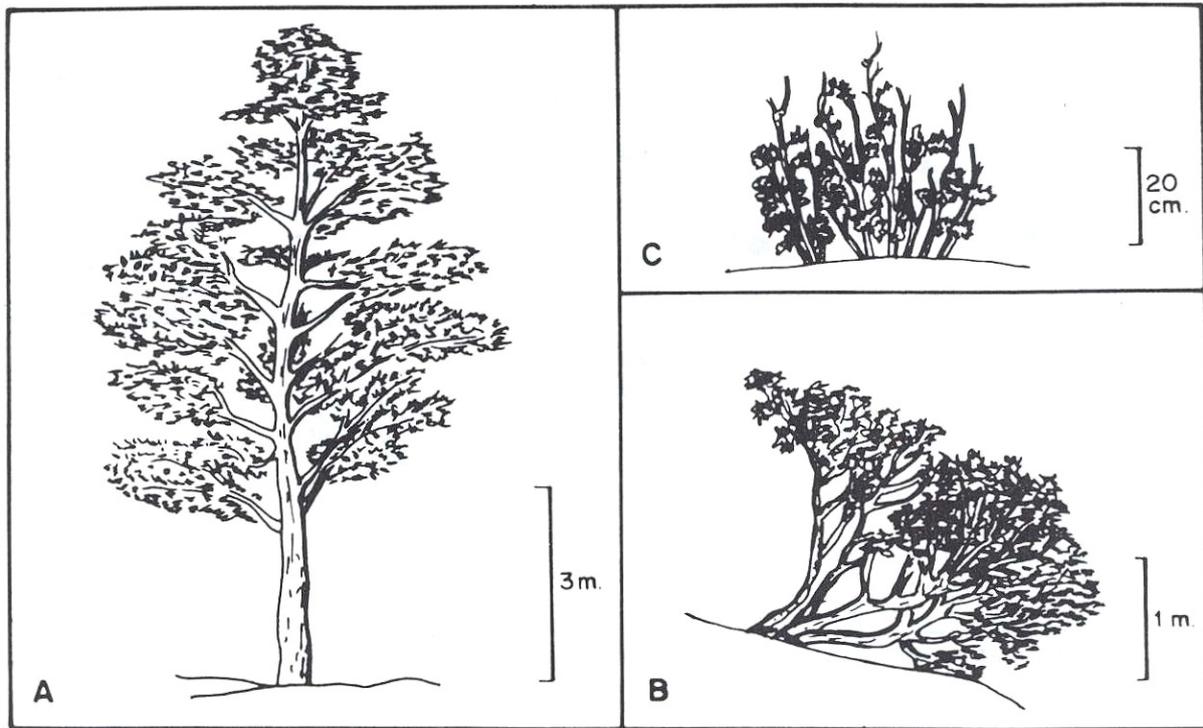


Fig. 8: Representación esquemática de los tres tipos morfológicos encontrados para *N. antarctica*, A = morfotipo arborescente. B = morfotipo arbustivo o achaparrado. C = morfotipo camefítico. Con permiso de Ramírez *et al.*, 1985).

Schematic representation of the tree morphological types described for *N. antarctica*, A = tree form type. B = shrub form type, C = camephytic type. (With permission of Ramírez *et al.*, 1985).

#### BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, E. 1949. *Introgressive hybridization*. Hafner Publishing Co., New York and London.
- CLAUSEN, J.; D.O. Keck y W.M. Hiesey. 1949. *Experimental studies on the nature of species. Effect of varied environments on western northamerican plants*. Publ. Carnegie Inst. N° 520.
- DONOSO, C. 1971. "*Nothofagus leoni* Espinosa: nuevos antecedentes y una interrogante". *Boletín U. de Chile* 112: 57-61.
- DONOSO, C. 1979a. "Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.)" *Bosque* 3: 1-14.
- DONOSO, C. 1979b. "Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. in Chile". *Forest Ecol. and Manag.* 2: 53-66.
- DONOSO, C. 1979c. "*Nothofagus leoni* Espinosa, a natural hybrid between *N. obliqua* (Mirb.) Oerst. and *N. glauca* (Phil) Krasser". *New Zealand J. of Botany* 17: 353-60.
- DONOSO, C. y J. ATIENZA. 1983. "Hibridación natural entre especies de *Nothofagus* siempreverdes en Chile". *Bosque* 5:21-34.
- DONOSO, C. 1984. "Hibridación natural entre *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. y *N. nitida* (Phil.) Krasser". *Medio Ambiente* 7:9-16.
- GRANT, V. 1950. *Plant speciation*. Columbia University y Press. New York and London, 432 pp.
- GREGOR, J.W. 1946. "Ecotypic differentiation". *New Phytol.* 45: 254-270.
- HESLOP-HARRISON, J. 1964. "Forty years of genealogy". *Arch. Ecol. Res.* 2: 159-247.
- HUXLEY, J.S. 1983. "Clines, an auxiliary taxonomic principle". *Nature* (London) 142: 219.
- MORALES, J.; C. DONOSO y M. ROMERO. 1986. *Hibridación natural entre Nothofagus obliqua y N. alpina*. In Resúmenes Simposio Biología del género *Nothofagus*. VI Reunión de Botánica. Sección Botánica Sociedad de Biología de Chile.
- ORDOÑEZ, A.E. 1986. *Germinación de las tres especies de Nothofagus siempreverdes, y variabilidad en la germinación de procedencias de Nothofagus dombeiy (Mirb.) Oerst.* Facultad de Ciencias Forestales Universidad Austral de Chile, 144 pp.
- RAMIREZ, C.; M. CORREA; H. FIGUEROA y J. SAN MARTIN. 1985. "Variación del hábito y hábitats de *Nothofagus antarctica* en el centro-sur de Chile". *Bosque* 6: 55-73.
- SOLBRIG, O. T. 1970. *Principles and methods of plant biosystematics*. The Macmillan Co. London, 226 pp.
- SPURR, S.H. y B. V. BARNES. 1980. *Forest Ecology*. John Wiley and Sons. N. York, 687 pp.

- STEBBINS, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press. New York, 643 pp.
- TURESSON, G. 1923. "The scope and import of geneecology". *Hereditas* 4: 171-176.
- VAN STEENIS, G.G.J. 1953. "Results of the Archold Expedition Papuan *Nothofagus*". *Arnold Arbor. Harvard Univ.* 9 XXXIV: 301-373.
- VEBLEN, T.T.; D.H. ASHTON; F.M. SCHLEGEL; A. T. VEBLEN. 1977. "Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile". *J. of Biogeography* 4: 275-294.
- WERNER, J. 1987. *Determinación de períodos óptimos de estratificación para semillas de diferentes procedencias de Raulí*. Tesis Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile.