

Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst. del noroeste andino patagónico

Morphology and germination capacity of *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst. in northwest Patagonian Andes

C.D.O.: 232.315-318

ANDREA C. PREMOLI

Department of EPO Biology, University of Colorado at Boulder,
Campus Box 334, Boulder CO 80309, EE.UU.

SUMMARY

Nothofagus antarctica (G. Forster) Oerst. is one of the most tolerant species of the *Nothofagus* genus. It shows great intraspecific differentiation as a response to the variable and extreme conditions of the environment where it is found. This variation is analyzed based on morphological techniques and analysis of the germination capacity of different populations in the northwest Patagonian Andes (Argentina). The results verified the low germination capacity of *N. antarctica* (less than 20%). The highest percentage of germination was reached by the northernmost sampled population (40° 32' S). This same population, belonging to the arboreous morphotype, had also the heaviest seeds. This situation can be related to optimum environmental conditions for the species.

RESUMEN

El ñire, *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst., representa una de las especies del género *Nothofagus* de mayor tolerancia ecológica y gran diferenciación intraespecífica en respuesta a las variadas y a veces extremas condiciones del ambiente físico en el que se encuentra. Se analiza esta variación aplicando técnicas morfológicas y análisis de la capacidad germinativa en poblaciones con diferentes características del noroeste Andino Patagónico (Argentina). Como resultado de este análisis se verificó la baja capacidad germinativa de *N. antarctica* (menor del 20%). El porcentaje de germinación más alto fue alcanzado por la población ubicada al norte del rango de distribución muestreado (40° 32' S). Esta población, perteneciente al morfotipo arbóreo, mostró además poseer las semillas más pesadas. Estas características a su vez pueden relacionarse con condiciones ambientales óptimas para el crecimiento de esta especie.

INTRODUCCION

Dado el carácter dominante de las especies del género *Nothofagus* en los bosques Andino-Patagónicos, es importante el conocimiento de la variación de las distintas especies en relación con la heterogeneidad del ambiente físico y las presiones actuantes sobre las distintas comunidades.

Las características del medio físico, como la presencia de la Cordillera de los Andes y la influencia del océano Pacífico en el Oeste, determinan distintos microclimas, los que en conjunción con variaciones topográficas y edáficas constituyen un ambiente altamente variado (Donoso, 1987).

Procesos modeladores del paisaje como fuego, avalanchas y actividades humanas actuantes en distinta intensidad, frecuencia y escala geográfica,

pueden también explicar la variación observada en estas especies (Veblen, 1983; Veblen, 1989).

Numerosos son los trabajos en distintas especies de *Nothofagus* que documentan la existencia de variaciones en la morfología y comportamiento fisiológico de distintas poblaciones dentro de una misma especie. En particular se conoce la variación intraespecífica de tipo clinal y ecotípica, tanto para las especies sudamericanas (Donoso, 1979, 1987) como para las neocelandesas (Wardle, 1963; Sakai, 1981; Ledgard y Cath, 1983; Wilcox y Ledgard, 1983; Norton y Schönenberger, 1984).

El ñire, *N. antarctica*, se caracteriza por ser una de las especies de *Nothofagus* con mayor tolerancia ecológica (McQueen, 1976).

Se presenta como árbol deciduo que raramente alcanza los 15 m de altura o como arbusto de

crecimiento lento (Weinberger, 1973), y cuya distribución abarca desde los 35° S aproximadamente (desde los 200-300 m hasta los 2.000 msnm) hasta casi los 56° S (desde el nivel del mar hasta los 650 m de altura) (Pisano, 1977).

La amplia distribución del ñire junto con la variada gama de biótotos diferentes en los que se encuentra (McQueen, 1976) explican la gran diferenciación intraespecífica observada en esta especie. De esta manera se pueden reconocer tres grupos poblacionales: un morfotipo arbóreo óptimo, otro arbustivo achaparrado y un tercero camefítico de turbera, los cuales estarían representando adaptaciones diferentes a distintas condiciones ambientales (Ramírez, 1985).

Esta plasticidad ecomorfológica le permite tolerar variadas y rigurosas condiciones físicas con grandes variaciones térmicas diarias y déficits de saturación atmosférica (Weinberger, 1973). Puede encontrársela en sitios ventosos y sobre suelos con bajo drenaje, rocosos y parcialmente cubiertos de vegetación (McQueen, 1976; Veblen, 1977). También, en comparación con otras especies de *Nothofagus*, es capaz de resistir las temperaturas más bajas de congelamiento (-22°C) (Sakai, 1981; Alberdi, 1987).

La presencia de *N. antarctica* en este tipo de ambientes con características extremas estaría además favorecida por su capacidad reproductiva tanto sexual como asexual, pudiendo ser esta última interpretada como una adaptación a condiciones rigurosas del habitat (Cooke, 1979).

El objetivo del presente trabajo es el análisis de la variación intraespecífica de *Nothofagus antarctica*, aplicando técnicas morfológicas y análisis de la capacidad germinativa de distintas poblaciones del noroeste Andino-Patagónico (Argentina).

MATERIAL Y METODO

Se seleccionaron 8 sitios de muestreo dentro de los Parques Nacionales Nahuel Huapi y Lanín (cuadro 1). En cada sitio fueron muestreados entre 10 y 15 individuos con características homogéneas en base a forma y tamaño. Se tomaron muestras de ramas y se coleccionaron lotes de semillas que fueron posteriormente procesados en el laboratorio. Además, se tomaron datos físicos como altitud, pendiente, exposición y grado de alteración del sitio y características poblacionales, tales como hábito y estado sanitario de los individuos.

Las muestras de ramas fueron utilizadas para estudiar la morfología de los individuos. Se seleccionaron al azar 50 hojas representativas de cada población (N = 50 hojas/sitio) y sobre las mismas se midió ancho y largo con un vernier. También se registró el peso seco de hojas sobre 10 muestras de 10 hojas cada una (N = 100 hojas/sitio), elegidas al azar, las que fueron secadas en estufa a 80°C durante 3 días y pesadas en una balanza analítica. Las semillas fueron pesadas tomando 10 muestras de 10 semillas por sitio (N = 100 semillas/sitio). Los valores de las variables morfológicas de cada sitio fueron sometidos al análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis.

Posteriormente muestras de semillas provenientes de todos los sitios fueron sometidas separadamente a distintos ensayos para medir su viabilidad y capacidad germinativa. Para medir viabilidad, lotes de semillas elegidos al azar provenientes de los distintos sitios fueron sometidos a tres pruebas diferentes:

1. *Prueba de Tetrazolium* (Moore, 1966), se consideraron viables las semillas que luego de ser sumergidas en 2,3,5 trifenil tetrazolio e incubadas en estufa a 37°C mostraran embriones color rosado-rojo carmín.

2. *Prueba de Corte* (U.S. Forest Service, 1974), fueron consideradas viables y/o "llenas" aquellas de contenido color blanco o crema y como inviables y/o "vacías" a las huecas, con interior en estado de putrefacción o de color amarillento (Ledgard y Cath, 1983).

Las pruebas 1 y 2 fueron realizadas sobre muestras de semillas sin germinar, a posteriori de los tratamientos de germinación, con el objetivo de investigar la ausencia de germinación de las mismas. Es por ello que el número de semillas analizadas varió en cada caso.

3. *Grado de Infección*, N = 100 semillas por sitio. Se caracterizaron como "atacadas" a aquellas que mostraron poseer perforaciones debido a la herbivoría por insectos. En particular, el orden Lepidoptera ha sido asociado a *N. antarctica* como comedores de semillas (Gentili y Gentili, 1988). Asimismo, las semillas con engrasamientos en los tejidos de la cubierta (tumores) fueron también consideradas como "atacadas", si bien los mismos pueden deberse tanto a la infección por parte de algún agente (bacteria, hongo, virus) como al mismo potencial que poseen las células vegetales de producir este tipo de tejido (Braun, 1969). En ambos casos la inducción de tumores se relaciona

CUADRO 1

Caracterización de los sitios muestreados de *N. antarctica*. Sitios 4 y 6 se ubican en la zona sur del Parque Nacional Lanín, el resto en el Parque Nacional Nahuel Huapi.

Characterization of sampled sites of *N. antarctica*. Sites 4 and 6 are located in the south of Lanín National Park; the rest in Nahuel Huapi National Park.

Sitio N°	Ubicación	Latitud (°)	Altitud (msnm)	Características de los individuos	Especies acompañantes
1	Camino a Catedral	41.13	800	achaparrado (2 m)*	<i>Lomatia hirsuta</i> <i>Diostea juncea</i>
2	Lago Gutiérrez 1	41.18	1.200	krummholz, matorral bajo, denso (1.5 m)	<i>Maytenus boaria</i> <i>Schinus patagonicus</i>
3	Lago Gutiérrez 2	41.18	1.300	krummholz, matorral bajo, denso (1.5 m)	<i>Maytenus boaria</i> <i>Schinus patagonicus</i> <i>Nothofagus pumilio</i>
4	Lago Hermoso	40.35	1.000	bosque bajo, altamente parasitado (5-8 m)	<i>Chusquea sp.</i> <i>Berberis sp.</i>
5	Lago Machónico	40.32	950	bosque bajo puro en sitio pastoreado	<i>Chusquea sp.</i> <i>Berberis sp.</i>
6	Lago Mascardi	41.33	850	bosque mixto (5-8 m)	<i>Diostea juncea</i> <i>Lomatia hirsuta</i> <i>Schinus patagonicus</i> <i>Austrocedrus chilensis</i>
7	La Veranada	41.35	900	achaparrado (2 m)	<i>Lomatia hirsuta</i> <i>Diostea juncea</i>
8	Lago Villarino	40.45	900	bosque bajo puro (5-10 m)	<i>Chusquea sp.</i> <i>Berberis sp.</i>

*: indica altura media del dosel.

con estados preexistentes de estrés y/o debilidad de la planta (Butcher, 1977), que fue lo que se quiso cuantificar con esta variable para cada sitio.

Para estudiar el comportamiento de cada una de estas variables en los distintos sitios, se aplicó la prueba G de independencia para tablas de contingencia.

A fin de medir la capacidad germinativa, las semillas fueron primeramente sometidas a la prueba de flotación durante 48 horas. Esta prueba demostró ser efectiva en ensayos realizados sobre otras especies de *Nothofagus* (Donoso, 1975). Posteriormente las semillas hundidas fueron estratificadas en arena húmeda, en refrigerador (4°C), durante 30, 60 y 90 días (cuadro 2). Un cuarto lote de semillas de cada sitio no fue estratificado, utilizándose como control.

Finalizados estos pretratamientos, las semillas fueron puestas a germinar en discos de Petri sobre papel de filtro a temperatura ambiente durante 30 días. La capacidad germinativa fue calculada como

el porcentaje de semillas germinadas al día 30. Para evaluar la respuesta a la germinación de los distintos sitios se aplicó el test de G para cada uno de los tratamientos aplicados.

RESULTADOS

1. *Datos morfológicos.* Las variables peso, longitud y relaciones de longitud para los distintos sitios mostraron diferencias significativas ($P < 0.001$) entre los distintos sitios para cada una de las variables consideradas (cuadro 2). Dos de estas variables (peso de semillas y relación largo/ancho de hojas) presentaron un patrón de variación similar, quedando agrupadas y separadas de las demás, los sitios 5 y 8 con semillas más pesadas y hojas alargadas.

2. *Viabilidad, presencia de embrión y ataque sobre las semillas.* De las tres variables analizadas sólo grado de ataque por patógenos resultó depen-

CUADRO 2

Valores promedio de las variables morfológicas y porcentaje de semillas atacadas (grado de infección) analizadas en cada sitio. Para cada variable N indica el número de muestras analizadas en cada uno de los sitios

Mean values for the morphological variables analyzed at each plot and percentages of attacked seed.
For each variable N indicates the number of samples analyzed at each site

Sitios	Peso Hojas (mg) N= 100	Largo Hojas (cm) N = 50	Ancho Hojas (cm) N = 50	Lar/Anch. Hojas (cm) N=50	Peso Semillas (mg) N = 100	Ataque Semillas % N= 100
1. Catedral	95.4	1.3	1.0	1.3	13.5	46
2. Gutiérrez 1	161.5	1.6	1.3	1.3	11.4	69
3. Gutiérrez 2	235.3	1.8	1.3	1.4	13.6	41
4. Hermoso	210.1	2.3	1.7	1.3	9.9	68
5. Machonico	162.7	2.0	1.2	1.7	17.0	21
6. Mascardi	146.5	2.4	1.6	1.4	11.3	29
7. Veranada	122.8	1.2	0.9	1.4	6.7	1
8. Villarino	136.5	1.9	1.3	1.5	13.6	14
	***	***	***	***	***	*** GS

***: $P < 0.001$ en el test no paramétrico de análisis de varianza de Kruskal-Wallis.

***: GS: $P < 0.001$ en el test de independencia para tablas de contingencia de G.

der significativamente del sitio ($P < 0.001$) (cuadro 2). El porcentaje de semillas con embrión y de embriones viables fue muy bajo en todas las poblaciones consideradas. Sin embargo, el sitio 5 (Machónico) mostró la proporción más alta de semillas con embrión (13%).

Se pudo observar que los sitios 5, 6, 7 y 8 mostraron menor grado de ataque con respecto a los demás sitios. Para estudiar esta asociación entre sitios con similar grado de ataque se aplicó el test STP a posteriori. Al agrupar sitios se pudo comprobar que la variable grado de ataque tuvo un comportamiento homogéneo entre los siguientes grupos de sitios: 5, 6 y 8; 1 y 3; 2 y 4 y el sitio 7 separado de los demás.

3. *Capacidad Germinativa.* La respuesta a la germinación de los distintos sitios resultó no depender significativamente del sitio para los ensayos sin estratificación y con 30 y 90 días de estratificación (cuadro 3). Bajo dichos tratamientos la capacidad germinativa fue muy baja para todos los sitios y las semillas se comportaron como procedentes de una misma población.

Sin embargo, el comportamiento fue diferente con 60 días de estratificación, y el mismo fue analizado para los sitios de los que se tenía información (1, 5, 6 y 8). Nuevamente se aplicó el test de G y la respuesta a la germinación dependió significativamente del sitio ($P < 0.001$). Dado que para estos 4 sitios se contaba con datos de los

cuatro tratamientos aplicados, se estudió la capacidad germinativa de los mismos, considerándolos en un mismo análisis. Para ello se aplicó el método no-paramétrico de análisis de varianza de dos factores de Friedman. Las semillas con distintas procedencias difirieron significativamente ($P < 0.01$) en su respuesta a la germinación, considerando todos los tratamientos aplicados. Esto estaría indicando la dependencia entre capacidad germinativa con tipo de tratamiento y procedencia de las semillas.

A fin de analizar el comportamiento de cada sitio separadamente, bajo los distintos tratamientos, se aplicó la prueba de G para los sitios Machónico y Villarino. Sólo resultó significativamente diferente para Machónico ($P < 0.05$).

DISCUSION

Del análisis de las variables morfológicas se desprende que en el primer grupo de sitios (5 y 8) resultaron agrupados aquellos con semillas más pesadas, con hojas alargadas y pertenecientes al morfotipo arbóreo, que a su vez puede relacionarse con condiciones óptimas de desarrollo (Ramírez, 1985). El segundo, a los sitios con semillas más livianas, hojas redondeadas y pertenecientes al morfotipo achaparrado, que se corresponde con características extremas del ambiente físico, las

CUADRO 3

Tratamientos aplicados sobre las semillas y capacidad germinativa de las semillas provenientes de los distintos sitios, expresada como el porcentaje de semillas germinadas al día 30

Pretreatments and germination capacities of seeds from different provenances as the percentage of seeds germinated on day 30

SITIOS	TRATAMIENTO								GS	
	s/estrat		30	d/estrat		60	d/estrat			90
	N	% Germ	N	% Germ	N	% Germ	N	% Germ		
1. Catedral	50	0	50	0	36	0	69	0		
2. Gutiérrez 1	50	0	31	0	-	-	27	0		
3. Gutiérrez 2	50	2	35	0	-	-	17	0		
4. Hermoso	50	0	33	3.0	-	-	33	0		
5. Machónico	50	6	42	7.1	49	18.4	52	4.5	*	
6. Mascaradi	50	0	47	0	34	0	26	0		
7. Veranada	50	2	53	3.8	-	-	49	2.6		
8. Villarino	50	0	37	0	15	0	50	2.9	NS	
GS	NS		NS		***		NS			

- : no data.

GS: grado de significación en el test de independencia de G.

NS: no significativo; * P < 0.05; *** P < 0.001.

que estarían afectando directamente la vitalidad y capacidad reproductiva de los individuos. El sitio 4, si bien pertenece al morfotipo arbóreo, en este caso se comportó como achaparrado.

La variable grado de ataque mostró tener el mismo comportamiento en sitios morfológicamente similares. Esto resultó consistente para los sitios 5, 6 y 8 correspondientes al morfotipo arbóreo, los cuales presentaron "bajo" grado de ataque. Los sitios correspondientes al morfotipo achaparrado mostraron "alto" grado de ataque. El sitio 4 nuevamente tuvo un comportamiento similar al del morfotipo achaparrado. Esto puede relacionarse con el estado general de este sitio que mostró poseer un alto grado de infección por distintos tipos de patógenos sobre distintos órganos de los individuos (presencia de *Cytaria* sp., *Misodendron* sp., líquenes y evidencia de herbivoría por insectos). Esto sería una consecuencia de condiciones físicas rigurosas del hábitat, entre las que la altitud podría estar jugando un rol importante.

El sitio 7, que corresponde al morfotipo achaparrado, tuvo el más bajo grado de ataque y, por otro lado, fue en el que se detectó una alta producción de semillas. Esto podría ser una estrategia para asegurar la supervivencia de al menos algunas semillas al saturar la capacidad de herbivoría por parte de los depredadores (Janzen, 1976). Asimismo, este comportamiento se puede relacionar con

la variación existente en la producción de semillas encontrada en especies de *Nothofagus*, considerando distintos años y regiones (Poole, 1948).

En general, se observó que la respuesta a la germinación de todas las poblaciones a los distintos tratamientos fue muy baja, debido principalmente a la ausencia de embriones viables. En estos casos las semillas se habrían desarrollado partenocárpicamente por tratarse probablemente de un año de escasa floración (Poole, 1950).

Sin embargo, la estratificación resultó ser efectiva al producir un aumento en el porcentaje de semillas germinadas. Esto indicaría la existencia de algún tipo de latencia en las semillas (del embrión, la cubierta o ambas). La población que presentó mayor capacidad germinativa (18.4%) fue la más cercana al límite N de distribución de la especie (Machónico), con un nivel máximo de germinación después de 60 días de estratificación en arena húmeda a 4°C (figura 1). Esto coincidiría con lo encontrado en *Nothofagus obliqua* (Donoso, 1979), donde la capacidad germinativa se relaciona con la latitud. Por otro lado, una mayor capacidad germinativa para Machónico puede relacionarse con la producción de semillas más pesadas, como fue citado anteriormente para otras especies forestales (Tripathi y Khan, 1990). Asimismo, esta población mostró poseer mayor proporción de semillas con embrión.

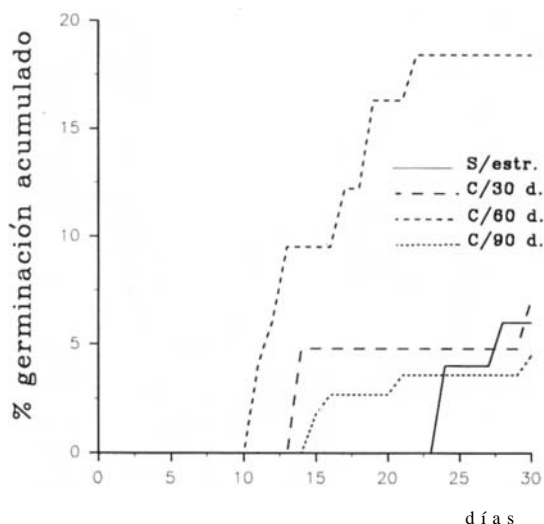


Fig 1. Capacidad germinativa acumulada de la población ubicada en Lago Machónico, bajo distintos pretratamientos (sin estratificación y con 30, 60 y 90 días de estratificación en arena húmeda a 4°C).

Accumulated germination capacity of a Machónico Lake populaton under different pre-treatments (without stratification, and with 30, 60, and 90 days of stratification in wet sand at 4°C).

1978) (cuadro 4). De esta forma, el ñire representaría una de las especies de *Nothofagus* con menor capacidad germinativa. Esto a su vez estaría compensado con la capacidad que posee esta especie de reproducirse vegetativamente (McQueen, 1976).

Por último, la variación observada a lo largo de las variables morfológicas y de capacidad germinativa analizadas podrían deberse a numerosos factores actuantes sobre las poblaciones de *Nothofagus antártica* estudiadas, como variación genética intraespecífica, variación en la edad y/o tamaño de los individuos y variaciones en el ambiente físico.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado como parte de la Beca de Iniciación otorgada por el CONICET. Agradezco a C. Donoso y T. Veblen y T. Kitzberger por sus valiosas críticas, a las autoridades de Parques Nacionales por permitirme tomar las mues-

CUADRO 4

Capacidad germinativa para distintas especies de *Nothofagus* (según Donoso y Cabello, 1978)

Germination capacities for different species of *Nothofagus* (after Donoso and Cabello, 1978)

Especie	C.G.S/T	Tratamiento	C.G.c/T
<i>N. antarctica</i> *	6.0%	E.A. a 4 °C durante 60 días	18.4%
<i>N. antarctica</i>	1.7%	E.A. a 5 °C durante 90 días	20.6%
<i>N. dombeyi</i>	3.0%	E.A. a 4 °C durante 60 días	24.0%
<i>N. alessandri</i>	8.7%	E.A. a 5 °C durante 30 días	50.7%
<i>N. obliqua</i>	40.0%	E.A. a 4 °C durante 60 días	59.0%
<i>N. leoni</i>	14.3%	E.A. a 5 °C durante 30 días	82.4%
<i>N. glauca</i>	9.0%	E.A. a 3 °C durante 45 días	92.0%
<i>N. alpina</i>	46.6%	E.A. a 5 °C durante 60 días	95.6%

*: datos de este trabajo.

C.G.s/T: capacidad germinativa sin tratamiento.

C.G.c/T: capacidad germinativa con tratamiento.

Para el caso de Villarino, si bien esta población se ubica a una latitud cercana a Machónico, la disminución en su capacidad germinativa podría relacionarse con falta de madurez de las semillas al tiempo de colección, y el consiguiente retardo en la germinación. Este mismo comportamiento fue también descrito para especies neocelandesas de *Nothofagus* (Bibby, 1953).

Para finalizar se compararon los datos de este trabajo con los valores obtenidos para otras especies del género *Nothofagus* (Donoso y Cabello,

tras necesarias para este estudio y a profesionales de la Universidad Nacional del Comahue, sede Bariloche, por su continuo apoyo.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI, M. 1987. "Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*", *Bosque* 8: 77-84.
- BIBBY, K.M. 1953. "Laboratory germination tests on *Nothofagus* seed", *Forest Research Notes* 1(7): 1-8. Forest Research Institute, New Zealand Forest Service, Rotorua.

- BRAUN, A.C. 1969. "Abnormal growth in plants". En: *Plant Physiology*, a Treatise, vol. VB, F.C. STEWARD (Ed.). Academic Press, New York: 379-420.
- BUTCHER, O.N. 1977. "Secondary products in tissue culture". En: *Applied and Fundamental aspects of Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, J. REINERT & Y.P.S. BAJAJ (eds.). Springer-Verlag, Berlin: 668-693.
- COOKE, R.E. 1979. "Asexual reproduction: a further consideration", *American Naturalist* 113: 769-772.
- DONOSO, C. 1975. "Aspectos de la fenología y germinación de las especies de *Nothofagus* de la zona mesomórfica", *Boletín Técnico de la Facultad de Ciencias Forestales*. Universidad de Chile N° 34, 32 pp.
- _____. 1979. "Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. in Chile", *Forest Ecology and Management* 2: 53-66.
- _____. 1987. "Variación natural en especies de *Nothofagus* en Chile", *Bosque* 8: 85-97.
- DONOSO, C. y CABELLO, A. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales* 1: 31-41.
- GENTILI, M. y GENTILI, P. 1988. "Lista comentada de los insectos asociados a las especies sudamericanas del género *Nothofagus*. 1988". *Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas y Naturales (Buenos Aires)* 4: 85-106.
- JANSEN, D.H. 1976. "Why bamboos wait so long to flower", *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- LEDGARD, N.J. y CATH, P.W. 1983. "Seed of New Zealand *Nothofagus* species", *New Zealand Journal of Forestry* 28: 150-161.
- MC QUEEN, D. 1976. "The ecology of *Nothofagus* and associated vegetation in South America", *Tuatara* 22: 38-68.
- MOORE, R.P. 1966. "Tetrazolium tests for diagnosing causes for seed weaknesses and for predicting and understanding performance", *Proceedings of the Association of Official Seed Analysts of North America* 56: 70.
- NORTON, D.A. y SCHÖNENBERGER, W. 1984. "The growth forms and ecology of *Nothofagus solandri* at the alpine timberline, Craigieburn Range, New Zealand", *Arctic and Alpine Research* 16: 361-370.
- PISANO, E. 1977. "Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S", *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-250.
- POOLE, A.L. 1948. "The flowering of beech", *New Zealand Journal of Forestry* 5: 422-427.
- _____. 1950. "Studies of the New Zealand *Nothofagus* species. 2. Nut and cupule development", *Trans. Roy. Soc. N.Z.* 78: 502-508.
- RAMIREZ, C., CORREA, D.M., FIGUEROA, H. y SAN MARTIN, J. 1985. "Variación del hábito y hábitats de *Nothofagus antarctica* en el centro-sur de Chile", *Bosque* 6: 55-73.
- SAKAI, A., PATON, D.M. y WARDLE, P. 1981. "Freezing resistance of trees of the south temperate zone, especially subalpine species of Australasia", *Ecology* 62: 563-570.
- TRIPATHI, R.S. y KHAN, M.L. 1990. "Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest", *Oikos* 57: 289-296.
- U.S. FOREST SERVICE. 1974. "Seeds of woody plants in the United States", *Agric. Handbook* N° 450. Forestry Service, United States Department of Agriculture, Washington, D.C.: 146.
- VEBLEN, T.T., ASHTON, D.H., SCHLEGEL, F.M. y VEBLEN, A.T. 1977. "Plant succession in a timberline depressed by volcanism in south-central Chile", *Journal of Biogeography* 4: 275-294.
- VEBLEN, T.T., SCHLEGEL, F.M. y OLTREMARI, J.V. 1983. "Temperate broad-leaved evergreen forest of South America". En: OVERTON, J.D. (ed.). *Temperate Broad-Leaved Evergreen Forest*. Elsevier, Amsterdam: 5-31.
- VEBLEN, T.T. 1989. "Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient", *Ecology* 70: 541-543.
- WARDLE, P. 1963. "Growth habits of New Zealand subalpine shrubs and trees", *New Zealand Journal of Botany* 1: 18-47.
- WEINBERGER, P. 1973. "The regeneration of the Araucano-Patagonian *Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions", *Flora* 162: 157-179.
- WILCOX, M.D. y LEDGARD, N.J. 1983. "Provenance variation in the New Zealand species of *Nothofagus*", *New Zealand Journal of Ecology* 6: 19-31.