

Variación geográfica en peso de semilla en poblaciones naturales argentinas de "Ciprés de la Cordillera"

Geographic variation in seed weight in Argentine natural populations of "Ciprés de la Cordillera"

MARIO J. PASTORINO¹, LEONARDO A. GALLO^{2*}

¹Universidad de Göttingen, Büsgenweg 2, 37077 Göttingen, Alemania.

E-mail: mariopast@hotmail.com

²INTA EEA Bariloche, CC 277, (8400) S.C. de Bariloche, R.N. Argentina.

E-mail: lgallo@bariloche.inta.gov.ar

SUMMARY

"Ciprés de la Cordillera" is the most important conifer of the Patagonian Andean Forest in Argentina. This study examined the geographic variation in seed weight and germination capacity in 11 natural populations distributed in three latitudinal transects, and corresponding to the three principal forest types in which this species occurs in Argentina. The mean weight of 1000 undamaged, filled seeds was 3.94 g, and the mean germination capacity in the nursery trial without cold-humid pre-treatment was 12.95%. Variability was proved for both variables between populations within forest types, and between families within populations. However, no significant differences could be proved between forest types (precipitation regions), and most of the total variation was caused by variation between families (85%). Although a complementary analysis variability was proved for seed weight according to the latitude of the populations (at least in dry and mesic environments), it was not possible to prove it between populations within a certain latitude. Ecotypic variation is assumed, which might be explained through adaptive processes to high definite "gene flow corridors" and the additional effect of genetic drift.

Key words: *Austrocedrus*, seed weight, germination capacity, Cupressaceae, geographic variation.

RESUMEN

El "Ciprés de la Cordillera" es la conífera nativa más importante del Bosque Subantártico en Argentina. En el presente trabajo se estudia la variación geográfica en el peso de la semilla llena y sana y de su capacidad germinativa en vivero sin tratamiento pregerminativo frío-húmedo. Se utilizaron para ello 11 poblaciones naturales correspondientes a los principales tres tipos forestales en los que esta especie ocurre en Argentina, distribuidas en tres transectas latitudinales. El peso medio de 1000 semillas fue de 3,94 g y la capacidad germinativa media fue de 12,95%. Se probó variabilidad para ambas variables entre poblaciones dentro de los tipos forestales y entre las familias dentro de cada población. Sin embargo, no se verificaron diferencias significativas entre los tipos forestales (regiones de precipitación). Asimismo, se demostró que la mayor parte de la variación total es debida a la variación entre familias (85%). En un análisis complementario se comprobó variabilidad en el peso de semillas según la latitud de las poblaciones (al menos en ambientes secos y méxicos) y en cambio no se pudo probar entre poblaciones dentro de una misma latitud. Se asume el tipo de variación geográfica ecotípica, que podría explicarse por procesos adaptativos diferenciales en "corredores de flujo de genes" altamente definidos y con el efecto adicional de la deriva genética.

Palabras claves: *Austrocedrus*, peso de semilla, capacidad germinativa, Cupressaceae, variación geográfica.

* Autor a quien debe dirigirse la correspondencia.

INTRODUCCION

El "Ciprés de la Cordillera" (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje) es una especie forestal dioica (Brion *et al.* 1993) endémica del Bosque Subantártico. En Argentina, donde presenta su máxima distribución actual, vegeta sobre una franja discontinua de no más de 50 km de ancho, recostada sobre la Cordillera de los Andes, entre los 43° 35' S y los 36° 30' S (Hueck 1978). Esta franja, aunque estrecha, abarca un abrupto gradiente de precipitaciones que va desde más de 2.500 mm anuales en el Oeste hasta menos de 350 mm en el ecotono con la estepa (Pastorino and Gallo 1998). Siguiendo el gradiente de precipitaciones de sitios húmedos a secos, forma bosques mixtos con *Nothofagus* spp., bosques compactos puros (de densos a ralos) y bosques marginales (Dezzotti y Sancholuz 1991).

Los beneficios directos (producción de madera de preciada cualidad estética) e indirectos (formación de paisajes de esencial valor turístico, entre otros) que brinda esta cupresácea nativa le otorgan una gran importancia regional.

Por otro lado, según estimaciones (Schmaltz 1992) la superficie ocupada por el "Ciprés de la Cordillera" ha sido drásticamente reducida en los últimos 100 años. La explotación maderera irracional ha jugado sin dudas un papel importante. Pero seguramente la principal causa han sido grandes incendios naturales e intencionales seguidos de pastoreo abusivo. Partículas de carbón encontradas sobre un margen del río Epuén (42° 07,68' S, 71° 34,84' W) fueron datadas por la técnica del ¹⁴C con edades de entre 100 y 1.200 años, lo que se interpreta como indicios de grandes incendios causados probablemente por vulcanismo (Goddammer *et al.* 1996). A fines del siglo XIX y principios del siglo XX la colonización europea del área adoptó como práctica habitual la quema del bosque en superficies de miles de hectáreas para la habilitación de tierras a la ganadería (Rothkugel 1913 y 1916). Aún hoy, aunque por muy diferentes causas, los incendios forestales siguen siendo una grave amenaza contra esta especie.

Asimismo, gran parte de los bosques actuales correspondientes a los tipos "bosque compacto puro" y "bosque marginal" se encuentran sometidos a fuerte presión antrópica, aun los que se encuentran bajo jurisdicción de Parques Nacionales. En estas poblaciones el riesgo de pérdida de alelos por efecto de la deriva génica es probablemente

mayor, y la restricción a su regeneración natural, o sea a la contribución con sus genes a una próxima generación viable, podría convertirlas en "genéticamente muertas".

Las características descritas y los incipientes proyectos de recuperación de áreas incendiadas han despertado interés sobre la forestación y reforestación con este ciprés nativo y, por consiguiente, en su reproducción artificial en vivero. Este interés se refleja en varios trabajos publicados sobre las semillas y su germinación tanto en ambientes naturales como artificiales (Donoso *et al.* 1980, 1995; López *et al.* 1986; Lebed 1992a y b; Brion *et al.* 1993; Rovere y Sancholuz 1993, 1994; Gobbi 1994; Contardi 1995; Raffaele and Gobbi 1996; Rovere 1996).

La inclusión del "Ciprés de la Cordillera" en futuros programas de conservación y mejoramiento genético conlleva la necesidad de conocer la variación genética y geográfica de la especie. La semilla, objeto de estudio del presente trabajo, representa la etapa básica en cualquiera de estos posibles programas. La identificación de características distintivas de las diversas procedencias tiene en este sentido una importancia fundamental. Sólo se tiene conocimiento de dos trabajos sobre variación geográfica de caracteres métricos de esta especie (Dodd and Rafii 1995; Dodd *et al.* 1998).

El tamaño de la semilla, medido a través de su peso, es un carácter relevante al momento de considerar la aptitud reproductiva de un individuo. Black (1958) observó en *Trifolium subterraneum* que las plántulas emergentes de semillas de mayor tamaño muestran una mayor aptitud reproductiva ya que experimentan un desarrollo más veloz y mayor que llega a suprimir en condiciones de competencia a las emergidas de semillas pequeñas. También Gordon Langdon (1958) encontró en *Pinus elliotii* correlación positiva entre el tamaño de las semillas y el de los plantines. Un efecto similar se comprueba en el caso de las malezas que mimetizan la forma y tamaño de sus semillas con las del cultivo que infestan, de tal modo que son cosechadas y resemebradas junto con él (Wiens 1978, citado en Silvertown 1989). En este caso no un mayor tamaño sino un tamaño igual al de las semillas del cultivo infestado determina la aptitud reproductiva de las malezas.

Por otro lado, Silvertown (1989) menciona que en muchas especies silvestres el tamaño de la semilla es una variable fenotípicamente plástica y de

baja heredabilidad, con lo cual concluye que se presentaría la paradoja de tratarse de un carácter de alta aptitud reproductiva pero bajo poder selectivo (referido a selección estabilizante), ya que las plántulas más aptas, que serían las provenientes de semillas grandes, volverían a producir semillas grandes y pequeñas indistintamente.

Sin embargo, la adaptabilidad del carácter también ha sido señalada. Baker (1972), basado en un amplio estudio sobre casi 2.500 taxa de California, infiere que la diferencia en el peso de las semillas es un carácter adaptativo que resulta del compromiso entre mayor reservorio nutricional en semillas grandes y mayor producción y capacidad de dispersión en semillas pequeñas. Wright (1976) postula que la semilla proveniente de sitios áridos es normalmente de mayor tamaño que la de sitios húmedos. Esto estaría indicando una adaptación a la probabilidad de tener que soportar estrés hídrico al germinar (Baker 1972), situación en la que la cantidad de reservas jugaría un rol decisivo en el éxito de la plántula. Los resultados de un estudio de la variación geográfica del peso de semillas en *Nothofagus obliqua* en Chile concuerdan con esta regla general (Donoso 1979). Asimismo, Gallo (1985) en *Populus tremula* y en *P. tremuloides* y Chaisurisri *et al.* (1992) en *Picea sitchensis* comprobaron que el peso de semilla se encuentra bajo moderado control genético.

Del mismo modo, es evidente que la capacidad germinativa es también un carácter determinante de la aptitud reproductiva. También un fuerte control genético fue detectado para esta variable en *Populus* spp. y en *Abies amabilis* (Gallo 1985; Davidson *et al.* 1996).

Una correlación positiva entre peso de la semilla y germinación es un resultado muchas veces encontrado en la literatura (Dunlap and Barnett 1983; Gallo 1985; Tripathi and Khan 1990; Breitenbücher 1998).

En el presente estudio se analiza la variación en el peso de las semillas de poblaciones de "Ciprés de la Cordillera" en los principales tipos forestales en los que ocurre esta especie en Argentina. Ya que peso de la semilla y germinación se encuentran comúnmente relacionados, se analiza también su capacidad germinativa en vivero. La hipótesis de partida es que existe variación entre las diferentes poblaciones y que el nivel de precipitaciones, que representa la variable ambiental más destacable en el área de distribución de la especie

en Argentina, y que coincide gruesamente con los tipos forestales descritos, influye sobre la variación geográfica de ambas variables.

MATERIAL Y METODOS

Cosecha y conservación de estróbilos. De fines de marzo a principios de mayo de 1995 se cosecharon estróbilos de 184 árboles pertenecientes a nueve poblaciones distribuidas en dos transectas ubicadas en el área central de la distribución natural de la especie en Argentina. A fines de marzo de 1996 se realizó una cosecha adicional de 50 árboles correspondientes a dos nuevas poblaciones de una tercera transecta más austral (figura 1). Con estas tres transectas de dirección Oeste-Este se abarca el gradiente de precipitaciones mencionado, de tal modo que las poblaciones también pueden agruparse en tres regiones según su régimen de precipitación: seca, mésica y húmeda. La distancia entre las poblaciones de una misma transecta es de 15 a 35 km. Los datos generales de cada población pueden observarse en el cuadro 1 (los valores de precipitación son interpolados de las cartas de Cordon *et al.* 1993).

Los estróbilos fueron recolectados directamente de cada individuo en diversos sectores de la copa. Se marcó y registró la identidad del árbol madre y la misma se mantuvo en cada lote de semillas a lo largo de todo el trabajo. La distancia entre individuos dentro de cada población fue de al menos 30 m.

Luego de la cosecha de cada población, sus conos fueron expuestos al sol unos cinco días para inducir a su desecación y apertura, y luego fueron dispuestos en bolsas plásticas para su conservación en lugar fresco y oscuro hasta el momento de la extracción de las semillas.

Peso de las semillas. En los meses siguientes a la cosecha se procesó el material del año correspondiente. Dicho procesamiento consistió en la extracción manual de las semillas de los conos, y el conteo de la cantidad necesaria hasta completar las repeticiones programadas para las pesadas. En este conteo visual se descartaron las semillas vanas (identificadas por el menor peso evidente y confirmadas por rotura de su tegumento seminal) y las atacadas por insectos (con orificios, en muchos casos con una pequeña pupa blanca en su interior).

CUADRO 1

Número de árboles cosechados, ubicación, precipitación media anual y región según régimen de precipitación (S = seca, M = mésica, H = húmeda) de las poblaciones estudiadas de *Austrocedrus chilensis*.

Number of harvested trees, location, annual mean precipitation and precipitation region (S = dry, M = mesic, H = humid) of the sampled *Austrocedrus chilensis* populations.

Transecta	Población	N° árb. cosech.	Latitud S	Longitud W	Altitud m.s.n.m.	P.M.A. (mm)
Trafal	CH (P ^{so} Chacabuco)	20	40° 39'	71° 01'	900	400 (S)
	PA (P ^{ma} Araucana)	22	40° 40'	71° 21'	750	1250 (M)
	E (L° Espejo Ch.)	12	40° 36'	71° 43'	750	2450 (H)
Bariloche	P (Pilcañeu)	30	41° 13'	70° 42'	1100	330 (S)
	F (A° La Fragua)	35	41° 05'	70° 57'	1000	490 (S)
	CL (C° Leones)	19	41° 05'	71° 09'	900	670 (S)
	O (C° Otto)	20	41° 08'	71° 20'	900	1000 (M)
	L (Llao-Llao)	20	41° 03'	71° 32'	800	1500 (H)
	B (P ^o Blest)	6	41° 02'	71° 42'	800	2650 (H)
El Bolsón	M (El Maitén)	25	42° 02'	71° 12'	750	490 (S)
	T (Río Ternero)	25	41° 57'	71° 22'	800	870 (M)

Para cada familia (semillas de un mismo árbol madre) se separó una muestra de cinco repeticiones de 100 semillas cada una. En algunos casos en los que no se alcanzaron las 500 semillas necesarias, se redujo el número por repetición hasta 50 y luego el número de repeticiones por familia hasta tres. Las familias con menos de 150 semillas se descartaron, quedando finalmente para la medición de peso 181 familias, de las cuales 162 contaron con cinco repeticiones. Cada muestra se colocó en un envase plástico semihérmico y luego se almacenó a 4 °C hasta el momento de la pesada, unos cuatro meses después de la cosecha.

Para la toma y análisis de los datos se utilizó un diseño de bloques completos aleatorizados (DBCA), pesando un bloque por día (cinco días consecutivos). El bloqueo en el tiempo se decidió por el gran lapso que requiere la pesada de tantas repeticiones y para controlar posibles variaciones en las condiciones de pesada, referidas principalmente a fluctuaciones en las condiciones del tiempo (humedad, presión, temperatura).

Previamente a las pesadas, y para lograr un cierto grado de uniformidad en el porcentaje de humedad de las semillas, éstas se pusieron en estufa a 37 °C durante 21 horas. Luego se dejaron enfriar a temperatura ambiente dentro de desecador por

media hora y finalmente se pesaron hasta la milésima de gramo. Con estos valores se determinó por cálculo el peso de 1.000 semillas.

El modelo estadístico utilizado para la comparación de las medias de peso de semilla de las diversas poblaciones es un modelo anidado mixto. El factor "región" es el de mayor jerarquía y se considera fijo, ya que su selección partió de identificar determinadas zonas fijas según su régimen de precipitaciones. Tres fueron los niveles para este factor: seco, mésico y húmedo (cuadro 1). Dentro de estas zonas fijas se escogieron al azar las poblaciones a muestrear, por lo que el factor "población", además de ser aleatorio, está anidado dentro de "región". Del mismo modo el factor "familia" es aleatorio y está anidado dentro de "población".

El modelo propuesto puede explicitarse simbólicamente de la siguiente manera:

$$Y_{ijkl} = \mu + \varphi_i + \beta_j + \varphi_i * \beta_j + \pi_k(\varphi_i) + \pi_k(\varphi_i) * \beta_j + \alpha_1(\pi_k(\varphi_i)) + \varepsilon_{ijkl}$$

donde

Y_{ijkl} es la observación *ijklésima*. de la variable, μ es la media general de la variable,

φ_i es el efecto (fijo) de la *i*ésima región, o sea del régimen de precipitaciones, sobre la variable,
 β_j es el efecto (fijo) del bloque *j*ésimo sobre la variable,

$\varphi_i * \beta_j$ es el efecto (fijo) de la interacción entre la región *i*ésima y el bloque *j*ésimo,

$\pi_k(\varphi_i)$ es el efecto (aleatorio) de la población *k*ésima anidada en la región *i*ésima,

$\pi_k(\varphi_i) * \beta_j$ es el efecto (aleatorio) de la interacción entre la población *k*ésima y el bloque *j*ésimo,

$\alpha(\pi_k(\varphi_i))$ es el efecto (aleatorio) de la familia *l*ésima anidada dentro de la población *k*ésima,

ε_{ijkl} es el término de error aleatorio con distribución $N(0, \sigma^2)$.

Luego de testear los supuestos requeridos para la validez del análisis de la varianza (ANOVA), se utilizó esta prueba para testear diferencias significativas entre las medias de las regiones y entre las medias de los bloques (o sea, significancia del bloque), variabilidad entre los tratamientos del factor "población" anidado en "región" y entre los del factor "familia" anidado en "población", y la existencia de interacción entre los bloques y los factores "región" y "población" ($\alpha = 0,05$).

Seguidamente y para saber qué proporción de la variación total en el peso de semilla está determinada por la variación entre familias dentro de cada población y cuál por la variación entre las poblaciones, se procedió a calcular los componentes de la varianza. Se analizó también la existencia de correlación (Spearman) entre el peso de semilla y la capacidad germinativa de la misma.

Debido a que las poblaciones de la transecta El Bolsón fueron cosechadas y pesadas el año posterior al resto de las poblaciones, fueron analizadas en forma separada. Todas las pruebas fueron llevadas a cabo con el paquete estadístico SAS (1989).

Ensayo de germinación. Con parte del material de la cosecha '95 utilizado para determinar el peso de las semillas se realizó complementariamente un ensayo de germinación en el vivero de la Estación Experimental Agropecuaria del INTA Bariloche (41° 07' 25" S, 71° 15' 10" W). Las tres primeras repeticiones para peso de cada familia fueron llevadas al ensayo de germinación, por lo cual, al igual que para las pesadas, la mayoría de las repeticiones estuvieron conformadas por 100 semillas, y sólo algunas por un número entre 100 y 50 (en

total se ensayaron 152 familias, de las cuales 144 contaron con tres repeticiones).

Las semillas no recibieron el tratamiento pregerminativo tradicionalmente recomendado por la literatura, es decir, frío-húmedo. Sin embargo, la permanencia de la semilla por un período de algunos meses a temperatura de 4 °C con un contenido de humedad aproximado del 9% pudo haber tenido algún efecto sobre la latencia. Durante el mes de septiembre de 1995 se sembraron en surquillos de aproximadamente 1 cm de profundidad. Cada surquillo fue ocupado por una repetición completa de una familia. El riego fue provisto de tal modo de mantener un apropiado nivel de humedad en el suelo. Las temperaturas medias de los tres primeros meses desde la siembra registradas en la misma Estación Experimental pueden verse en el cuadro 2.

CUADRO 2

Temperaturas medias registradas en la Estación Experimental Agropecuaria Bariloche para los meses de septiembre, octubre y noviembre de 1995.
 Mean temperatures registered at Estación Experimental Agropecuaria Bariloche in September, October and November 1995.

	Septiembre	Octubre	Noviembre
Media General	6,6 °C	8,6 °C	10,3 °C
Mínima Media	1,5 °C	4,4 °C	3,5 °C
Máxima Media	11,8 °C	12,8 °C	17 °C

Se utilizó un diseño de bloques completos aleatorizados (DBCA) (tres bloques). En el bloque N° 1 se utilizó un suelo preparado de textura franco arenosa, y fue sembrado entre el 6 y el 11 de septiembre. Este almacigo, además, se hallaba en un lugar con mayor resguardo de los vientos. Los otros dos bloques se ubicaron sobre el suelo natural del vivero, que es de textura francolimosa. En este caso el suelo se laboreó y desmalezó en forma mecánica previamente a la siembra (no se utilizó ningún tipo de agroquímico). El bloque N° 2 se sembró entre el 11 y el 14 de septiembre y el N° 3 entre el 14 y el 22 del mismo mes.

El recuento de semillas germinadas se llevó a cabo en tres oportunidades: fines de noviembre, primera quincena de enero (1996) y primera quincena de junio. La variable germinación se expresa

como fracción de las semillas germinadas sobre las sembradas. El modelo estadístico para la comparación de la germinación media de las distintas poblaciones fue el mismo que el usado para la variable peso de semillas (anidado mixto). El bloque se realizó principalmente por la heterogeneidad entre los distintos almacigos (suelo y condiciones generales) y por el distinto momento de siembra, que influyó fundamentalmente en el número de días de frío-húmedo recibidos previo a la germinación. También se calcularon los componentes de la varianza.

RESULTADOS

El peso medio de 1.000 semillas sanas y llenas y la capacidad germinativa media para cada población y para el conjunto de las poblaciones pueden verse en el cuadro 3.

El casi nulo valor de capacidad germinativa de la población E, claramente contrastante con los valores del resto de las poblaciones, indica una

acentuada anormalidad de esta población. Observando los datos se destaca una de entre las ocho familias, con valores de porcentaje de germinación bajos, pero dentro de lo esperable, y que corresponde a las semillas de mayor peso. Sus 1.000 semillas fueron alrededor de 1 g más pesadas que las de las siete familias restantes de E, las que a su vez presentaron (excepto una de ellas) una capacidad germinativa nula. Esta anormalidad nos llevó a descartar a esta población de los análisis siguientes, tanto para capacidad germinativa como para peso de semilla.

Peso de semillas. El valor medio general del peso de 1.000 semillas sanas y llenas fue de 3,940 g (lo que representa unas 253.800 semillas por kg), el mínimo fue de 1,830 g, que correspondió a una muestra de la familia CL22, y el máximo fue de 5,850 g, correspondiente a una de la familia M2. El coeficiente de variación entre las muestras de cada familia se encontró para todas las familias dentro del rango comprendido entre 0,27% (familia M12) y 13,64% (familia L12).

CUADRO 3

Peso medio de 1.000 semillas sanas y llenas en [g] y capacidad germinativa media en vivero (C.G.) en % (y sus respectivos coeficientes de variación en %) de las poblaciones en estudio de *Austrocedrus chilensis*.

Mean weight of 1000 undamaged, filled seeds in (g) and mean germination capacity in the nursery trial (%) (and its respective variation coefficients in percent) of the sampled *Austrocedrus chilensis* populations.

Población	Peso [g]	C.V. [%]	C. G. [%]	C.V. [%]
CH	4,594	7,58	16,32	54,97
PA	4,065	17,50	9,02	61,75
E	3,593	13,63	0,33	275,1
P	3,683	12,26	18,15	72,46
F	3,653	16,51	10,36	80,91
CL	3,512	21,82	10,89	63,64
O	3,629	16,51	11,41	76,46
L	4,180	12,98	12,34	94,73
B	4,426	13,43	15,22	37,67
M	4,602	10,56	-	-
T	4,454	10,62	-	-
Tot*	3,940	4,24	12,95	58,63

*Los valores totales no incluyen a la población E.

*Total values do not include those of E population.

No pudieron comprobarse diferencias significativas entre las regiones consideradas (tipos forestales) correspondientes a la transecta Bariloche y Traful ($P = 0,3471$). En cambio sí se probó que existe variación en el peso de semilla según la población de la que provenga ($P = 0,0003$), e incluso dentro de cada población según el árbol madre de la que provenga ($P < 0,0001$). También se observaron diferencias entre los bloques ($P = 0,0034$) y en cambio se descartaron las interacciones entre los bloques y las regiones ($P = 0,8170$) y entre los bloques y las poblaciones ($P = 0,4824$).

En el cálculo de los componentes de la varianza se reveló que el 85,45% de la variación total en el peso de 1.000 semillas se debe a la variación ocurrida entre los árboles dentro de cada población, mientras que sólo el 6,63% a la ocurrida entre las poblaciones. El 7,92% restante correspondió al error.

Considerando las poblaciones de la transecta El Bolsón, se comprobó variabilidad entre las familias de cada población ($P < 0,0001$), pero no entre las poblaciones ($P = 0,4915$) (lo que en esta transecta implica obviamente la falta de diferencias significativas entre las regiones). Tampoco se pudieron probar diferencias significativas entre los bloques ($P = 0,8184$), y como en las transectas anteriores no se verifica interacción entre poblaciones y bloques ($P = 0,2941$).

Capacidad germinativa. El valor medio general de la capacidad germinativa en vivero sin tratamiento pregerminativo frío-húmedo fue de 12,95%. El máximo fue del 67% y se registró en una muestra de la familia L12 en el bloque N° 1 (en el otro extremo la germinación fue nula en alguna repetición de cada población). La gran variación de esta variable dentro de cada población queda expresada por su alto coeficiente de variación (ver cuadro 3). Pero también la variación entre las muestras dentro de cada familia presenta valores altos, observándose varios casos en los que el coeficiente de variación supera el 100%.

Los datos crudos debieron ser transformados para evitar la heterocedasticidad y poder así utilizar el test del ANOVA. Se eligió la transformación del arcoseno ya que es la recomendada para variables binomiales expresadas como fracción (Montgomery 1997). Luego de la transformación, la varianza se mostró aceptablemente homogénea y la distribución de los datos fue normal (test de

Shapiro-Wilk: $P = 0,9566$; histograma de residuales de forma campanular y ploteo de probabilidad normal satisfactorio). El modelo propuesto presentó un aceptable ajuste a los datos ($R^2 = 0,7083$).

No pudieron probarse diferencias significativas entre las regiones de precipitación (tipos forestales) ($P = 0,6223$). Se rechazó la falta de variabilidad entre las poblaciones ($P = 0,0010$) y entre las familias ($P < 0,0001$). Se comprobaron diferencias significativas entre los bloques ($P < 0,0001$) y en cambio no se probaron interacciones bloque-región ($P = 0,9544$) ni bloque-población ($P = 0,6315$).

El análisis de los componentes de la varianza mostró que la mayor proporción de la variación queda comprendida en el término de error (46,33%). Del resto, 38,18% se explica por la variación entre familias y el 15,49% entre poblaciones.

Al analizar la relación entre el peso de la semilla y el porcentaje de germinación se encontró una baja correlación positiva entre ambas variables ($R = 0,2710$; $P < 0,0001$).

Maduración, producción y ataque de las semillas: El momento de maduración plena de las semillas se presentó en forma irregular según el sitio. En la transecta Traful, la más al Norte de las tres, los estróbilos se encontraron el 28 de marzo en la población CH algo sobremaduros (unos pocos días), o sea, en etapa de diseminación, y, en cambio, al día siguiente en su justo punto en la población PA. En cuanto a la E (el extremo húmedo de la transecta) los estróbilos eran de color verde el 30 de marzo al momento de ser cosechados. Una semana más tarde y un poco más al Sur, las poblaciones secas de la transecta Bariloche (P, F y CL) fueron cosechadas en plena madurez. La población L, en cambio, de carácter húmedo pero no extremo, fue cosechada quizás con unos días de anticipación al óptimo, pero sin embargo no inmaduras. El extremo húmedo de la transecta (B) contrastantemente fue cosechado plenamente maduro recién un mes más tarde. Al año siguiente la fecha de maduración plena se adelantó unos días, de tal modo que ya para el 25 de marzo la población seca de la transecta más austral se hallaba madura.

La producción de semilla varió también según los sitios y según los años. El año 1995 fue un año de semillazón extraordinaria, donde la generalidad de los sitios presentaron una gran producción. Al año siguiente el efecto fue el contrario, o sea que en la generalidad de los sitios se verificó una

producción casi nula, por lo que resultó imposible encontrar una población húmeda con semilla y muy difícil una métrica, en el rango de latitud por el que pasa la transecta El Bolsón.

El daño por ataque de insectos seminívoros se comprobó en todas las poblaciones, aunque algunas presentaron un grado mayor. Un severo ataque en la población CH transformó su alta producción de semilla en prácticamente desechos estériles. De 20 árboles cosechados sólo ocho tuvieron el número de semillas sanas suficientes para formar parte de este estudio. En el otro extremo, la población B tuvo un nivel de sanidad en sus semillas sumamente alto entrando en la categoría de menos de 10% de estróbilos atacados.

DISCUSION

Maduración, producción y ataque de las semillas. La casi nula capacidad germinativa de la población E posiblemente se haya debido a que sus semillas fueron cosechadas inmaduras. La fecha de su cosecha (fines de marzo) sabemos ahora que no es la indicada para una población de su latitud con un nivel de precipitación tan alto (2.450 mm). Ya dijimos que los estróbilos cosechados eran de color verdoso, y revisando el remanente no procesado se comprobó que, contrariamente a los de las otras poblaciones, habían colapsado durante el secado luego de la cosecha (o sea que no se habían abierto). Las semillas, incluso, en vez de turgentes y de color ocre claro eran rugosas y blancuecinas.

Edwards (1980) (citado en Davidson *et al.* 1996) describe los siguientes efectos que produce habitualmente la inmadurez de las semillas: a) tienden a ser más livianas (por lo que habría acarreado un seguro error el no descartarlas), b) germinan más lentamente, c) tienen una capacidad germinativa menor (con consecuencias evidentes en el ensayo de germinación si se las hubiera considerado), y d) son más susceptibles a enfermedades. Por estos motivos es que la cosecha de los estróbilos en el momento justo de madurez tiene gran importancia. En el caso del ciprés podemos sumarle el efecto negativo sobre la extracción de las semillas de los conos. Los estróbilos verdes colapsarán pese al suministro de calor y la extracción de las semillas será sólo posible a mano, rompiendo cada uno de los conos.

El momento de maduración plena de las semillas, como ya fue dicho y como pudo comprobarse en años posteriores, es irregular, variando según el sitio y también de año en año. Sin embargo, puede señalarse que se anticipa de sitios secos a húmedos y de Norte a Sur. En forma general, para el área central de la distribución del ciprés en Argentina puede indicarse fines de marzo como la época de maduración plena de la semilla de las poblaciones secas y fines de abril de la de las poblaciones húmedas. En el extremo Norte de la distribución argentina de la especie (Huinganco, en el Norte de la provincia de Neuquén) con una precipitación media de 300 mm al año, la maduración se verifica ya a fines de febrero-comienzos de marzo. Esta fecha se asemeja con la que citan Donoso *et al.* (1995) para la generalidad de Chile. Esto probablemente se deba a que la mayor distribución de la especie en Chile corresponde a latitudes menores que en la Argentina, o sea más similares a las del extremo Norte de la distribución en Argentina. No pueden establecerse, entonces, fechas fijas de cosecha, pero sí por lo menos relativas. De tal modo que si, por ejemplo una población seca o una norteña aún no han alcanzado la madurez, seguramente otra más húmeda o más sureña tampoco lo habrá hecho.

Pero también el momento de madurez de las semillas presenta una cierta variación de árbol a árbol para una misma población, e incluso dentro de un mismo individuo según el lugar que ocupan en la copa las semillas (las de zonas soleadas maduran antes que las de partes sombrías de la copa). Edwards (1980) (citado en Davidson *et al.* 1996) incluso señala para otras coníferas que pueden existir diferencias de madurez no sólo entre semillas de conos de un mismo árbol, sino también entre las semillas de un mismo cono. Por lo tanto, se hace imprescindible un indicador adecuado para la cosecha en el óptimo de madurez de las semillas. Ese indicador es el cambio de color de los estróbilos al virar del verde amarillento al amarillo-café, con las aristas de las brácteas de color marrón. De este modo pueden seleccionarse individuos a cosechar dentro de cada población o también qué partes de la copa de un individuo cosechar.

Del nivel de producción de semilla puede decirse que varía también según los sitios y según los años. Hay años de semillazón extraordinaria (tanto positiva (1995) como negativa (1996)), pero más regulares parecen ser los años en los que la

producción es media-alta en algunos sitios y media-baja en otros (1994, 1997, 1998 y 1999).

El grado de ataque de insectos seminívoros parece repetirse en los distintos años para las mismas poblaciones. La población CH presentaba un alto grado de ataque tanto en el año 1994 como en el 1995. Ataques medios también se repitieron para los mismos años en poblaciones como P, O y CL, en las que se observó diferente grado de ataque según los individuos.

Gómez y Klasmer (1997) describen un causante de la perforación de las semillas identificado como un microlepidóptero del género *Nanodacna* de la familia Agonoxenidae. El Dr. A. Roques¹ identificó en nuestras muestras al menos otras tres especies de lepidópteros atacando semillas de "Ciprés de la Cordillera", pertenecientes a las familias Gelechiidae, Tortricidae y Plutellidae (este último posiblemente del género *Argyresthia*) (com. pers.). Las pupas blancas encontradas dentro de las semillas corresponden a un microhimenóptero del género *Bracon*, familia Braconidae (Gómez y Klasmer, 1997; A. Roques, com. pers.) que no es responsable de la perforación de la semilla sino que por el contrario es un hectoparasitoide de los lepidópteros.

Peso de semillas. La variación del peso de semilla sana y llena pudo ser probada estadísticamente. Sin embargo, una de las hipótesis originales referida a que el nivel de precipitaciones determinaría de por sí la variación geográfica de la especie, es descartada a la luz de los resultados obtenidos. Desde esa hipótesis cabría esperar diferencias significativas entre las regiones de precipitación, lo que no pudo probarse. Diferencias de ese tipo habrían abonado la idea de una variación ecotípica de la variable referida a ecotipos de regímenes de precipitación. Sin embargo, poblaciones como CH y F, o CH y P que están sometidas a regímenes de precipitaciones muy similares presentan una gran disimilitud en el peso de sus semillas. Asimismo en poblaciones como M y T con regímenes seco la primera y mésico la segunda no pudieron probarse diferencias significativas para el carácter antedicho. También podría haberse esperado una variación clinal, lo que tampoco se comprobó. Por ejemplo, la población CL con va-

lores de precipitación intermedios entre F y O presentó un peso de sus semillas por debajo del de ambas. Y también en la población O, que perteneciendo a la clase de precipitación intermedia (mésica), sus semillas no acusan un peso intermedio entre las de las clases extremas, sino menor que el de ambas.

Sin embargo, y más allá de la variabilidad significativa entre poblaciones dentro de regiones de precipitación, no debe olvidarse que la mayor variabilidad del peso de semilla se encuentra entre las familias dentro de cada población. También Hamrick (1976) encontró para plantines de *Abies concolor* que en promedio el 80% del total de la varianza en 13 caracteres cuantitativos se debía a la variación dentro de cada población.

Esta característica, o sea mayor variación dentro que entre poblaciones, es lo que comúnmente se verifica en los inventarios genéticos de especies forestales a través de marcadores isoenzimáticos y en infinidad de ensayos de procedencias en diferentes características morfológicas (v.g. Hattemer *et al.* 1993; Wright 1976; Zobel y Talbert 1988). Los árboles se encuentran entre los seres vivientes más longevos y corren con la desventaja de no poder desplazarse buscando el medio para el cual están adaptados. Es por esto que la única posibilidad de perdurar en un medio que cambia en el lapso que abarca su ciclo de vida, es tener un gran potencial adaptativo, lo que logran a través de una gran variabilidad genética. Esta variabilidad genética es, además, tanto más efectiva cuanto más se concentra dentro de la población, definiéndola por lo tanto no sólo por sus relaciones intrínsecas y extrínsecas de flujo de genes, sino además por su función como unidad adaptativa. Asimismo, en el caso del "Ciprés de la Cordillera", la imposibilidad de la autofecundación contribuye seguramente al mantenimiento de diversidad genética, incluso a nivel individual.

La diferencia hallada entre los bloques tiene consecuencias de tipo metodológico. Condiciones aparentemente iguales de medición probaron en definitiva ser diferentes, lo que indica que este tipo de diseño ya utilizado en otros trabajos sobre características seminales (Gallo 1985) debe ser tenido en cuenta en experiencias similares en las que sólo el momento de medición parece ser lo que varía.

Capacidad germinativa. Al hablar de capacidad germinativa deben distinguirse claramente las

¹ Station de Zoologie Forestière, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Centre de Recherches d'Orleans, Francia.

condiciones bajo las cuales se llevan a cabo las experiencias para su determinación. Condiciones de laboratorio, como las encontradas en la literatura, arrojarán valores indicadores de la potencialidad de la especie, mientras que condiciones de campo simuladas tendrán mayor proximidad a lo que en los hechos ocurriría en el bosque en forma natural.

Muchos de los resultados para esta variable repiten resultados de peso de semilla: falta de diferencias significativas entre regiones de precipitación y, en cambio, variabilidad entre poblaciones dentro de regiones y entre familias dentro de poblaciones.

También aquí resulta difícil aceptar una variación clinal, ya que si bien el porcentaje de germinación en la transecta Bariloche disminuye gradualmente desde el extremo húmedo (población B) hacia las poblaciones secas hasta F, súbitamente se observa un salto en esta tendencia, transformando la esperable menor capacidad germinativa del extremo seco en la mayor de la transecta (población P).

Sin embargo, antes debe destacarse que el ajuste del modelo a los datos no es óptimo. Un R^2 de 0,7083 nos indica que casi un 30% de los datos quedan sin explicar por este modelo. El mismo resultado queda evidenciado en el análisis de los componentes de la varianza, donde se observa que más del 45% de la varianza no corresponde a la variación entre poblaciones ni entre familias, sino que está dado por la variación dentro de las familias.

Observando los datos por bloques, vemos una gran diferencia del N° 2 y el N° 3 con respecto al N° 1. La media de porcentaje de germinación del N° 1 es un 50% mayor que la de los otros dos bloques (N° 1: 16,58%, N° 2: 10,46%, N° 3: 11,61%). Esta variación debida a bloques forma parte del término de error en el análisis de los componentes de la varianza.

Las diferencias registradas entre los bloques responden a las diferencias de suelo, pero también, y quizás en mayor grado, a la distinta cantidad de días de frío-húmedo recibidos en forma previa a la germinación. Contardi (1995) observó en condiciones de laboratorio una gran diferencia en los porcentajes de germinación de "Ciprés de la Cordillera" según los días de estratificación en frío-húmedo (4 °C). Mientras 30 y 45 días con este tratamiento pregerminativo arrojaron resultados de 34% y 36% de germinación respectivamente, con

60 días el resultado saltó hasta el 68% (ninguna semilla germinó en el testigo sin estratificación).

En el presente estudio, considerando el día de inicio de siembra de cada bloque, se cuenta una diferencia de cinco días entre el N° 1 y el N° 2 y de ocho entre el N° 1 y el N° 3. Teniendo en cuenta los valores medios de temperatura (cuadro 2), sólo en el mes de septiembre y probablemente en los comienzos de octubre se registraron valores equivalentes a un tratamiento controlado de estratificación. Presumiblemente el número de días de frío-húmedo no alcanzó a romper la latencia de todas las semillas, especialmente en los últimos bloques sembrados. Es por esto también que el porcentaje medio de germinación resulta sumamente bajo en comparación con resultados obtenidos en condiciones de laboratorio.

De todos modos el análisis de los componentes de la varianza muestra un resultado análogo al de peso de semillas, o sea que la variación entre familias es marcadamente mayor que la variación entre poblaciones. A esto mismo llegaron Davidson *et al.* (1996) para *Abies amabilis* bajo condiciones de laboratorio, tanto para semillas estratificadas como no estratificadas.

Nueva hipótesis. Si se descarta la variación clinal y también la ecotípica, sólo resta evaluar la posibilidad de una variación aleatoria. Wright (1976) ensaya tres posibles explicaciones para este tipo de variación geográfica. La primera se refiere a que en realidad la variación sería aleatoria en apariencia y que no se habría detectado el factor ambiental que la estaría determinando. La segunda hace referencia a que los factores ambientales a los que la especie se habría adaptado corresponderían a un pasado remoto. La tercera postula a la deriva genética como causa de la variación aleatoria, de tal modo que pequeñas poblaciones aisladas fijarían al azar el grado de un cierto carácter.

La tercera hipótesis de Wright podría ser la respuesta acertada (al menos en parte) en el caso del "Ciprés de la Cordillera". Los recurrentes incendios forestales masivos mencionados por Gollammer *et al.* (1996) habrían sometido a la especie a recurrentes cuellos de botella, reduciendo en forma repentina, aleatoria y drástica su variación genética. La recolonización a través de los pocos individuos supervivientes de la catástrofe implicaría sin dudas un proceso de deriva genética. De acuerdo con esta hipótesis sería esperable encon-

trar diferencias significativas entre "corredores de flujo de genes", que podrían estar determinados en "Ciprés de la Cordillera" por las distintas cuencas lacustres o, para expresarlo en forma más general, por los valles transversales a la Cordillera, o sea con la misma dirección que la de los fuertes vientos predominantes, que se asume que es la dirección preponderante del flujo génico. La comprobación de esta hipótesis requeriría un nuevo muestreo acorde con ella.

Sin embargo, la deriva genética resulta un factor evolutivo demasiado endeble para explicar por sí solo el patrón de variación de una especie cuya área de distribución (en Argentina) tiene un desarrollo latitudinal de unos 7°. Los tipos de variación preliminarmente descartados ameritan ser revisados.

La variabilidad probada entre poblaciones anidadas dentro de las regiones de precipitación y la falta de diferencias significativas entre dichas regiones nos está indicando la posibilidad de una estructuración de la variación en el sentido latitudinal, o sea en el contrario al de la hipótesis de partida, ya que las regiones de precipitación se disponen *grosso modo* en el sentido longitudinal. Esto mismo puede intuirse también al observar los valores medios de peso de semilla en el cuadro 3, pero dejando fuera de consideración las poblaciones húmedas que se hallan representadas en una única transecta. Esto lleva a la formulación de una nueva hipótesis en la que la variación entre las poblaciones estaría determinada por la latitud de las mismas. En *Nothofagus obliqua* se halló que tanto el peso de las semillas como el número de estambres por flor están altamente correlacionados con la latitud en la que se encuentran las poblaciones (Donoso 1979).

Para testear esta nueva hipótesis se propuso un nuevo modelo, semejante al anterior pero con la excepción de que el factor fijo "región" fue reemplazado por el factor aleatorio "transecta".

Como el muestreo no había sido realizado de acuerdo a esta hipótesis, seguramente no es el óptimo. Sin embargo, el resultado de este análisis marcaría una tendencia. Las poblaciones húmedas de la transecta Bariloche fueron descartadas en este nuevo análisis con el objetivo de homogeneizar el muestreo respecto a las condiciones ambientales externas al efecto de latitud, y así poder evaluar mejor la posible variabilidad entre transectas. La transecta El Bolsón fue preliminarmente analizada en conjunto con las otras dos.

Con el nuevo ANOVA se comprobó variabilidad entre las transectas ($P < 0,0001$) y, al igual que antes, entre las familias dentro de poblaciones ($P < 0,0001$); en cambio no se pudo probar variabilidad entre las poblaciones dentro de cada transecta ($P = 0,3454$). Las interacciones transecta-bloque y población-bloque y la variación dentro de los bloques fueron descartadas ($P = 0,2284$, $P = 0,7062$ y $P = 0,3024$). Los resultados fueron los mismos al analizar únicamente las transectas más septentrionales, las que habían sido cosechadas y pesadas en un mismo año.

Un nuevo análisis de los componentes de la varianza dio como resultado que el 51,95% de la variación en el peso de semillas se explica por la variación entre transectas y un 44,54% por la variación entre árboles dentro de las poblaciones, mientras que la varianza entre poblaciones no pudo probarse que fuera distinta de cero (el 3,51% restante de la variación correspondió al término del error). El análisis sin la transecta El Bolsón arrojó resultados similares (entre transectas: 34,09%, entre poblaciones dentro de transectas: 0%, entre árboles dentro de poblaciones: 60,61%, error: 5,30%).

Con estos resultados tampoco puede hablarse de una variación clinal, ya que la latitud intermedia acusa el extremo inferior de valores. Sin embargo, estarían indicando una variación ecotípica del peso de la semilla, no ya asociada a niveles de precipitación sino a la latitud en la que se ubiquen las poblaciones.

Este tipo de variación podría explicarse en *A. chilensis* por: a) el efecto ya mencionado de la deriva genética y posterior recolonización a través de corredores de flujo génico (asociados a valles transversales), o b) adaptación a condiciones ambientales determinadas por la latitud. Probablemente ambas causas habrían actuado en conjunto, ya que el solo efecto de la adaptación habría producido una variación clinal antes que ecotípica (y como ya fue dicho, la deriva por sí sola no alcanzaría para explicar el patrón encontrado).

Dodd and Rafii (1995) interpretaron a la variación geográfica encontrada en el contenido de ácidos grasos de semillas de *A. chilensis* también como de carácter ecotípico, aunque en este caso sí asociada a los niveles de precipitación. Sin embargo, pese a abarcar la distribución latitudinal completa de la especie (en Chile y Argentina) los grupos se redujeron sólo a dos, discriminando entre las 13 poblaciones estudiadas únicamente xéricas

y mésicas. La inclusión del grupo de las húmedas habría permitido obtener una conclusión más fidedigna sobre la influencia de los niveles de precipitación en la composición de ácidos grasos de las semillas. Tampoco se analiza en el estudio la altitud de las poblaciones muestreadas como factor de variación, siendo que varía entre los 300 m s n m y los 1.850 m s n m. Un efecto de compromiso entre altitud y latitud podría explicar alguna de las asociaciones que fueron explicadas por los niveles de humedad. En todo caso las asociaciones más estrechas parecen estar ligadas a la ocupación de una región en común (Norte de la distribución en Chile, cuenca del Lago Nahuel Huapi, Sur de la distribución en Argentina, Sur de la distribución en Chile) independientemente de las características ambientales observadas, lo que podría dar pie a interpretar a los ecotipos en función de la latitud.

En un trabajo posterior (Dodd *et al.* 1998), la variación geográfica en la composición de hidratos de carbono en la cutícula de hojas de "Ciprés de la Cordillera" también es explicada por el doble efecto de adaptación y deriva genética. De este modo la variación geográfica de la especie en esta variable es caracterizada como ecotípica y aleatoria simultáneamente. A través de un análisis de agrupamiento en base a 17 hidratos de carbono, se conformaron los siguientes grupos de poblaciones: 1) poblaciones esteparias de la Argentina, 2) poblaciones chilenas mediterráneas (estos dos grupos ligados entre sí), 3) poblaciones argentinas mésicas, 4) poblaciones méxico-húmedas (también estos dos grupos ligados entre sí), y tres pequeñas poblaciones aisladas del Norte de la distribución en Chile que no se agrupan ni siquiera entre sí, en las que se reconoce el efecto de la deriva genética. Acá las evidencias resultan más contundentes para interpretar que el factor de selección es el nivel de precipitación, y no la latitud.

Correlación entre el peso de la semilla y la capacidad germinativa. Consideradas ambas variables en conjunto, varios autores han encontrado una correlación positiva para diversas especies forestales (Gallo 1985; Tripathi and Khan 1990; Breitenbücher 1998), mientras que otros no encontraron relación (Shoulders 1961; Ackerman and Gorman 1969). En el caso del presente estudio esta correlación, aunque significativa, es muy baja.

Chaisurisri *et al.* (1992) encontraron para *Picea sitchensis* en condiciones de laboratorio que el

tamaño de semilla no tenía un efecto significativo sobre la capacidad germinativa en semillas no estratificadas, pero sí en cambio lo tenía sobre las estratificadas. Posiblemente la falta de una estratificación controlada en el presente estudio sea entonces una causa de la baja correlación encontrada.

Al hablar de capacidad germinativa es necesario precisar la duración del ensayo, o mejor dicho la finalización del mismo por el cese de aparición de plántulas germinadas. En *Pinus taeda*, Dunlap and Barnett (1983) observaron correlación del peso de las semillas con la velocidad de germinación, mientras que no encontraron relación entre el peso y la capacidad germinativa al final del ensayo (28 días). Una evaluación temprana del mismo ensayo habría arrojado como resultado una correlación con la capacidad germinativa también. En nuestro ensayo de "Ciprés de la Cordillera" un cierto número de semillas (escaso) se observaron germinadas y apenas emergiendo del suelo al final del ensayo, al momento de realizar el repique a envase. Estas semillas, que no hubieran sido consideradas germinadas en un clásico ensayo de germinación de alrededor de 30 días, pudieron haber correspondido a la fracción de semillas más pequeñas que, aunque muy tardíamente, habrían verificado una germinación efectiva. Este hipotético efecto pudo también haber influido en el bajo valor de correlación encontrado.

CONCLUSIONES

Es preciso cosechar el "Ciprés de la Cordillera" en el justo momento de madurez plena de las semillas. En todo caso es conveniente una cosecha tardía antes que una anticipada, ya que con la primera sólo se reducirá la cantidad de semilla disponible (por el comienzo de la diseminación), pero con la segunda la semilla cosechada presentará una capacidad germinativa incierta y la extracción de la semilla de los conos será por demás trabajosa y económicamente inconveniente.

Es importante al momento de realizar una cosecha con propósitos comerciales (y en muchos casos con fines científicos también) mantener el máximo de diversidad genética, o sea que la muestra incluya la mayor cantidad posible de variantes genéticas. Frente a los resultados aquí presentados la mayor diversidad se encontraría cosechando varios árboles de pocas poblaciones antes que

pocos árboles de varias poblaciones También los supuestos ecotipos latitudinales deberían ser tenidos en cuenta, de tal modo que es recomendable cosechar semillas de las poblaciones con la misma latitud que la del sitio que se desea forestar (esto referido a ambientes secos y mésicos).

Asimismo la falta de diferencias significativas entre regiones de precipitación nos indica que no sería correcto establecer zonas de transferencia de semillas basadas en los niveles de precipitación. En cambio sí podrían establecerse basadas en supuestos corredores de flujo génico (iguales latitudes), al menos en ambientes secos y mésicos.

Para finalizar, estas tres últimas conclusiones obtenidas en base a sólo dos caracteres cuantitativos que además no son independientes, deberían ser validadas a través de estudios con marcadores genéticos

AGRADECIMIENTOS

Debemos un especial agradecimiento a quienes colaboraron con parte de la tediosa tarea de separar y contar las 78.330 semillas sanas que fueron analizadas L Borrelli, L. Oudkerk y C. Segovia. También a A Wameling y P. Williams por la infatigable buena predisposición para evacuar nuestras dudas estadísticas, a H. Moraga por la ayuda en la confección del mapa, al guardaparques H. Ferioli por su valiosa colaboración en las tareas de campo correspondientes a Pto. Blest, a la Delegación Técnica Regional Patagonia de Parques Nacionales por su apoyo y a dos correctores anónimos por las oportunas sugerencias aportadas. Durante la realización de las tareas generales de este trabajo el primer autor se hallaba becado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la Argentina (CONICET), y en la actualidad por el Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD).

BIBLIOGRAFIA

ACKERMAN, R. F. and J. R. GORMAN. 1969. "Effect of seed weight on the size of Lodgepole Pine and White Spruce container-planting stock" *Pulp Paper Mag. Can.* 70:167-169.

BAKER, H. G. 1972. "Seed weight in relation to environmental conditions in California", *Ecology* 53(6): 997-1010.

BLACK, J. N. 1958. "Competition between plants of different initial seed sizes in swards of Subterranean Clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and

light microclimate", *Australian Journal of Agricultural Research* 9 (3): 299-318.

BRION, C., D. GRIGERA, P. ROSSO. 1993. "The reproduction of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutleje. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris", *Sciences de la vie* 316: 721-724.

BREITEMBÜCHER, A. 1998. Variación individual y geográfica en frutos y semillas de Raulí (*Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim Et Mil.). Tesis de grado Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue (Argentina), 55 p.

CONTARDI, L. 1995. Morfología, estructura y calidad de semillas de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Flor. et Boutl. Publicación Técnica 23 CIEFAP, 41 p.

CORDON, V., J. FORQUERA, J. GASTIAZORO. 1993. Estudio microclimático del área cordillerana del sudoeste de la provincia de Río Negro "cartas de precipitación" Universidad Nac. del Comahue (Argentina), 19 p.

CHAISURISRI, K., D. G. W. EDWARDS, Y. A. EL-KASSABY. 1992. "Genetic control of seed size and germination in Stika Spruce", *Silvae Genetica* 41 (6): 348-355.

DAVIDSON, R. H., D. G. W. EDWARDS, O. SZIKLAI, Y. A. EL-KASSABY. 1996. "Genetic variation in germination parameters among populations of Pacific Silver Fir", *Silvae Genetica* 45 (2-3): 165-171.

DEZZOTTI, A., L. SANCHOLUZ. 1991. "Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina ubicación, estructura y crecimiento", *Bosque* 12 (2): 43-52.

DODD, R. S., Z. A. RAFII. 1995. "Ecogeographic variation in seed fatty acids of *Austrocedrus chilensis*", *Biochemical Systematics and Ecology* 23 (7-8): 825-833.

DODD, R. S., Z. A. RAFII, A. B. POWER. 1998. Ecotypic adaptation in *Austrocedrus chilensis* in cuticular hydrocarbon composition", *New Phytol.* 138: 699-708.

DONOSO, C. 1979. "Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. in Chile", *Forest Ecology and Management* 2: 53-66.

DONOSO, C., M. CORTES, L. SOTO. 1980. "Antecedentes sobre semillas y germinación de alerce, ciprés de las Guaitecas, ciprés de la cordillera y tino" *Bosque* 3 (2): 96-100.

DONOSO ZEGERS, C., B. ESCOBAR RODRIGUEZ, M. GONZALEZ CANGAS. 1995. Técnicas de vivero y plantación para Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis*). Chile Forestal, CONAF, documento técnico 88. 11 p.

DUNLAP, J. R., J. P. BARNETT. 1983. Influence of seed size on germination and early development of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) germinants", *Can. J. For. Res.* 13: 40-44.

GALLO, L. 1985. "Über genetisch und umweltbedingte Variation bei Aspen. I. Keimung und Gewicht der Samen", *Silvae Genetica* 34 (4-5): 171-181.

GOBBI, M. 1994. "Regeneración de la vegetación en incendios recientes de bosques de 'ciprés de la cordillera' (*Austrocedrus chilensis*) en el área del Parque Nacional Nahuel Huapi", *Medio Ambiente* 12(1): 9-15.

GOLDAMMER, J. G., P. CWIELONG, N. RODRIGUEZ, J. GOERGEN. 1996. One thousand years of fire history of Andino-Patagonian Forests recovered from sediments of the Rio Epuén River, Chubut Province, Argentina In LEVINE, J. S. (ed.). *Biomass Burning and Global Change*, Vol II: 653-659. Cambridge, London. MIT Press.

GOMEZ C., P. KLASMER. 1997. "Ciclo biológico de un lepidóptero que ataca los frutos y semillas del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (Don) Flor. et Boutl.)", *Bosque* 18(1): 31-37.

GORDON LANGDON, O. 1958. "Cone and seed size of South Florida Slash Pine and their effects on seedling size and survival", *Journal of Forestry* 56 (2): 122-127.

- HAMRICK, J. L. 1976. "Variation and selection in western montane species II. Variation within and between populations of White Fir on an elevation transect", *Theoretical and Applied Genetics* 47: 27-34.
- HATTEMER, H. H., F. BERGMANN, M. ZIEHE. 1993. *Einführung in die Genetik* Frankfurt a. M. 2^{da} edición. Ed. J.D. Sauerländer's Verlag, 492 pp.
- HUECK, K. 1978. *Los bosques de Sudamérica: ecología, composición e importancia económica*. Eschborn. Ed. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ), 476 p.
- LEBED, O. 1992a. "Reproducción de plantas nativas, parte I. INTA", *Presencia* 25 (6): 19-24.
- LEBED, O. 1992b. "Reproducción de plantas nativas, parte II. INTA", *Presencia* 26 (6): 18-24.
- LOPEZ, J. H., M. G. JIMENEZ, F. B. REYES. 1986. Algunos antecedentes sobre cosecha, procesamiento y viverización de varias especies nativas (II parte). Chile Forestal, Conaf, documento técnico 15.
- MONTGOMERY, D. 1997. *Design and analysis of experiments* New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, Weinheim 4^{ta} edición. Ed. John Wiley and Sons, 704 p.
- PASTORINO, M., L. GALLO. 1998. "Inheritance of Isozyme variants in *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje", *Silvae Genetica* 47(1): 15-20.
- RAFFAELE, E., M. E. GOBBI. 1996. "Seed bank composition and variability in *Austrocedrus chilensis* forest sites in Patagonia, Argentina Internat", *Jour. Ecology and Environmental Sciences* 22: 59-72.
- ROTHKUGEL, M. 1913. Los incendios en los Andes Patagónicos Boletín N° 3. Buenos Aires. Ed. Direc. Gral. de Agricultura y Defensa Agrícola.
- ROTHKUGEL, M. 1916. *Los bosques patagónicos*. Buenos Aires. Ed. Talleres Gráficos del Min. de Agricultura de la Nación.
- ROVERE, A. E. 1996. "Técnicas de vivero para el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*)", *Patagonia Silvestre* (SNAP) 3. p 22.
- ROVERE, A. E., L. A. ANCHOLUZ. 1993. Relación entre lluvia, banco de semillas y regeneración del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) (resumen). En actas Reunión Argentina de Ecología N° 16. Pto. Madryn. p. 218.
- ROVERE, A. E., L. A. SANCHOLUZ. 1994. Efecto del riego y de la sombra sobre la sobrevivencia de juveniles de ciprés de la cordillera *Austrocedrus chilensis* (resumen). En: actas Congreso Latinoamericano de Botánica N° 6. Mar del Plata, p. 598.
- SAS INSTITUTE INC., SAS/STAT® USER'S GUIDE, Version 6, Fourth Edition, Volume 2, Cary, NC. SAS Institute Inc. 1989, 846 p).
- SCHMALTZ, J. 1992. La reconquista de la estepa por el bosque de ciprés - Descripción de un caso estudiado Primer informe CIEFAP, publicación técnica 11, 7 p.
- SHOULDERS, E. 1961. "Effect of seed size on germination, growth, and survival of Slash Pine", *J. For.* 59: 363-365.
- SILVERTOWN, J. 1989. "The paradox of seed size and adaptation", *Trends in Ecology and Evolution* 4(1): 24-26.
- TRIPATHI, R. S., M. L. KHAN. 1990. "Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling aptitud reproductive in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest", *Oikos* 57 (3): 289-296.
- WRIGHT, J. W. 1976. Introduction to forest genetics New York, San Francisco, London: Ed. Academic Press, 463 pp.
- ZOBEL, B., J. TALBERT. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. México D. F.: Ed. Limusa, 545 pp.