

Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes

ANDREA C. PREMOLI[✉] & PAULA MATHIASSEN

Laboratorio Ecotono. Universidad Nacional del Comahue CRUB - CONICET INIBIOMA. Bariloche, Río Negro

RESUMEN. Los ambientes de montaña imponen variadas presiones de selección sobre las especies. Esto, juntamente con las características del clima regional, determina que las especies de amplia distribución que habitan gradientes altitudinales desarrollen respuestas ecofisiológicas complejas. *Nothofagus pumilio* es la especie nativa de hojas caducas de importancia forestal de mayor rango de distribución en ambientes altoandinos de Patagonia, donde por lo general forma bosques puros. En el norte crece bajo climas mediterráneos, con un régimen de inviernos húmedos y veranos secos. Realizamos una revisión de estudios previos de bosques secos de *N. pumilio* en el norte de su distribución a fin de realizar una síntesis sobre las respuestas ecofisiológicas en condiciones naturales a campo, en jardín común y en experimentos de trasplantes recíprocos. El objetivo fue evaluar si las respuestas ecofisiológicas y funcionales a las variables ambientales que se modifican con la altura resultan de la plasticidad o la adaptación. Las tasas de fotosíntesis máxima a campo y en invernadero fueron significativamente mayores en plantas provenientes de mayor altitud. Esto sugiere un control genético de la fotosíntesis y que a nivel de hoja no existirían limitantes para la fijación de carbono en poblaciones de altura. Por lo tanto, las diferencias en crecimiento se relacionarían con otros factores como las condiciones edáficas y la corta duración de la estación de crecimiento. En cambio, los caracteres relacionados al uso del agua mostraron respuestas plásticas con la altitud, lo que sería ventajoso en una especie cuya estación de crecimiento coincide con la época de mayor déficit hídrico. El jardín común mostró diferencias genéticas para caracteres arquitecturales de los individuos, morfología y fenología foliar. El trasplante recíproco indicó que las plantas provenientes de menor altitud tienen las mayores tasas de crecimiento relativo y mayor variación genética molecular. Los años más secos y con mayor temperatura resultarían en menor crecimiento pero mayor producción de ramas. Estos resultados sugieren que las características ecofisiológicas de *N. pumilio* combinan respuestas genéticas y plásticas. Aquellas fijadas genéticamente limitarían la capacidad de ajuste a cambios ambientales, principalmente de las plantas de mayor altitud. Por otro lado, la plasticidad y mayor diversidad genética de las plantas de menor altitud favorecería su persistencia y potenciales ascensos altitudinales bajo escenarios de calentamiento global.

[Palabras clave: cambio climático, ecofisiología, gradiente altitudinal, Patagonia, trasplante recíproco]

ABSTRACT. **Adaptive vs. plastic ecophysiological responses in dry montane habitats: *Nothofagus pumilio*, the tree that took over the Southern Andes:** Mountain areas impose variable selection pressures on plant species in relation with heterogeneous conditions of the physical environment along altitudinal gradients. These together with the regional climate influence widespread species inhabiting such gradients which may develop complex ecophysiological responses. *Nothofagus pumilio* is a deciduous native forest species with the largest distributional range in Patagonia. It

✉ Laboratorio Ecotono. Universidad Nacional del Comahue CRUB - CONICET INIBIOMA. Quintral 1250, (8400) Bariloche, Río Negro.
andrea.premoli@gmail.com

Recibido: 31 de agosto de 2010; Fin de arbitraje: 6 de enero de 2011; Revisión recibida: 25 de enero de 2011; Aceptado: 22 de agosto de 2011

is the dominant species of high-elevation forests where most often occurs in pure stands. At its northern range, inhabits climates of Mediterranean regime, with wet winters and dry summers. We reviewed a series of previous studies on dry forests of *N. pumilio* at its northern range to provide a synthesis on ecophysiological responses under natural conditions in the field, common gardens, and reciprocal transplants. We evaluated the extent to which ecophysiological and functional traits of *N. pumilio* result from distinct selection pressures with elevation by means of plasticity or genetically-based adaptation. Photosynthetic rates were higher in plants from the upper altitudinal limit under field conditions which were maintained in the common garden. This suggests a genetic control on net photosynthesis and also that no shortage for carbon assimilation exist at high elevation. Therefore, photosynthetic responses and morphological traits are probably related to nitrogen economy and a shorter growing season at high elevations. In contrast, conductance and stomatal density showed plastic responses which will be advantageous for a deciduous species like *N. pumilio* given that the growing season coincides with drought. Additionally, plants from contrasting elevations had significant differences in terms of architectural features of individuals, as well as leaf morphology and phenology under the common gardens suggesting strong genetic control. Reciprocal transplants between contrasting elevations indicated that plants of low-elevation origin, which in turn were the most genetically diverse by molecular markers, outgrew high-elevation ones. Bioclimatic data showed that drought and high temperatures result in limited growth and more profused branching. These results suggest that ecophysiological characteristics in *N. pumilio* combine genetic and plastic responses. Nevertheless, genetically fixed traits will probably limit adjustments particularly of high-elevation plants under changing conditions. On the other hand, plasticity in combination with greater genetic variation of low-elevation plants may favor their performance and thus they may ascend in elevation under warmer climates.

[Keywords: climate change, ecophysiology, altitudinal gradient, Patagonia, reciprocal transplant]

INTRODUCCIÓN

Los gradientes se consideran "experimentos naturales" a lo largo de los cuales se pueden analizar las respuestas de los organismos a las variaciones en las condiciones físicas del ambiente. En particular, los gradientes altitudinales han sido objeto de numerosos estudios en distintas regiones montañosas del globo. Usualmente, a medida que se asciende en altitud, el ambiente presenta variaciones suficientemente significativas como para generar divergencia genética a través de la adaptación local a distintas porciones del gradiente. Esto puede ocurrir a pesar del potencial flujo génico entre poblaciones contiguas de las especies que habitan de manera continua en dichos gradientes. Por lo tanto, estos escenarios naturales permiten analizar los efectos de procesos evolutivos con efectos contrapuestos, por ejemplo la selección diversificadora y el flujo genético, actuantes sobre poblaciones separadas por escasos cientos de metros. Sin embargo, las variaciones en el ambiente regional pueden

superponerse a los factores que afectan a las plantas de modo más local, e.g. por diferencias en altura, lo que dificulta el análisis de éstos últimos. De ahí que sea necesario controlar por dichos factores al estudiar gradientes altitudinales, como por ejemplo analizar gradientes con precipitación homogénea y/o comparar gradientes con distintos niveles de precipitación y de esa manera poder separar los efectos de ambos factores (Körner 2007). El impacto de las variaciones térmicas en gradientes altitudinales interactúa con la arquitectura de las plantas, la topografía y la exposición, que juntamente con la radiación solar afectan la fisiología de las plantas.

La diferenciación genética entre poblaciones de plantas que habitan gradientes ambientales ha sido documentada para distintos caracteres estructurales y funcionales juntamente con marcadores genético-moleculares, los cuales han arrojado patrones de variación significativos a escalas espaciales reducidas (Linhart & Grant 1996). Estos pueden resultar de respuestas adaptativas a gradientes

ecológicos y/o restricciones al flujo génico. En particular, si los genes están sujetos a la selección natural, altas tasas de flujo génico pueden ser superadas por los efectos de la selección en ambientes heterogéneos produciendo ecotipos cuando las variaciones son discretas, o ecoclinas cuando existen gradientes (Huxley 1938; Mitton 1995). El flujo de genes en especies leñosas suele ser alto particularmente en especies con dispersión anemófila de polen y semillas (Hamrick et al. 1992). Sin embargo, la polinización efectiva podría ser limitada debido a las diferencias fenológicas que ocurren a lo largo de gradientes. Esto resultaría en el aislamiento reproductivo de las poblaciones ocupando distintos ambientes. De la misma manera, algunas especies de árboles poseen semillas cuya morfología resulta en una dispersión muy localizada. El agrupamiento de semillas medio-hermanas en la cercanía del árbol semillero se traduce en la formación de grupos familiares (Linhart et al. 1981) y por lo tanto en una estructuración genética espacial significativa.

Los gradientes altitudinales imponen limitaciones severas para la reproducción y el establecimiento. En particular, esto es crítico en los ambientes de altura debido a la estación de crecimiento corta, a las bajas temperaturas, elevados vientos, radiaciones UV y a una mayor persistencia de la cobertura de nieve. Así, las poblaciones cercanas al límite altitudinal superior del bosque pueden considerarse reproductivamente pequeñas y se encuentran relativamente aisladas. Como consecuencia, es probable que las poblaciones de altura sean afectadas por la endogamia (cruza entre parientes) y la deriva genética (efecto del muestreo aleatorio de genes que ocurre en poblaciones pequeñas) por lo que tenderán a estar genéticamente empobrecidas. En consecuencia, se espera que las especies que habitan gradientes altitudinales posean una estructura genética compleja y una combinación de respuestas adaptativas (i.e., de base genética) y plásticas a las condiciones cambiantes del ambiente (Oleksyn et al. 1998). Conocer el tipo de respuesta, genética vs. plástica, permite dilucidar si los distintos fenotipos se corresponden a genotipos

mantenidos como resultado de las presiones diferenciales de selección, o si las respuestas ecofisiológicas son producto de la plasticidad que posee la especie, expresando distintos fenotipos en respuesta a las condiciones contrastantes del gradiente altitudinal.

Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser es la especie nativa de hojas caducas de importancia forestal de mayor rango de distribución en ambientes altoandinos de Patagonia. En este trabajo, realizamos una revisión de estudios previos en bosques secos de *N. pumilio* en el norte de su distribución a fin de elaborar una síntesis sobre las respuestas ecofisiológicas en condiciones naturales a campo, en jardín común y en experimentos de trasplantes recíprocos. El objetivo fue evaluar en qué grado las respuestas ecofisiológicas y funcionales a las presiones de selección variables con la altura resultan de los efectos del ambiente o poseen base genética.

Se espera que la plasticidad fenotípica se asocie a caracteres que respondan a condiciones cambiantes e impredecibles del ambiente físico, como por ejemplo plantas ocupando hábitats marginales o con elevados niveles de estrés. Sin embargo, los niveles de plasticidad podrían variar con el tipo de ambiente: son menores en aquellos muy predecibles donde la selección probablemente favorecería la fijación de determinados fenotipos (Alpert & Sims 2002). Así, en ambientes más o menos estables a lo largo de la vida de los individuos, que en el caso de plantas longevas puede alcanzar los cientos de años, se espera que ciertos caracteres se encuentren fijados genéticamente. En este caso, las poblaciones tendrían una variación genética escasa, lo cual limitaría su capacidad de responder a los cambios ambientales, en especial si los mismos son de mayor magnitud y/o si ocurren a tasas más elevadas a las que las especies respondieron en el pasado.

Bajo escenarios de cambio climático existen tres mecanismos que facilitarían la persistencia local de las poblaciones: dispersión (y así rastrear espacialmente su ambiente preferido), evolución adaptativa (i.e., genética) en el nuevo ambiente o plasticidad fenotípica. Se ha postulado que las especies

de ambientes de montaña sufrirían cambios en su distribución incluyendo ascensos altitudinales (e.g., Peñuelas & Boana 2003). Por lo tanto, resulta importante conocer la capacidad y tipo de respuesta (adaptativa o plástica) principalmente de especies que forman bosques puros ya que la permanencia de los mismos sería dependiente de una única especie.

La especie *N. pumilio* domina los ambientes altoandinos a lo largo de los más de 2000 km de extensión latitudinal de los bosques templados del sur de Argentina y Chile. Estos bosques cubren más de 500 m de desnivel en el norte y 300 m ó menos hacia su extremo austral de distribución. Independientemente de la latitud y de la extensión del gradiente altitudinal, *N. pumilio* presenta marcada variación en rasgos arquitecturales, morfológicos y ecológicos en respuesta a las distintas condiciones cambiantes con la altura (Barrera et al. 2000; Cuevas 2000; Premoli 2004). En este trabajo realizamos una revisión de estudios ecofisiológicos de años recientes en bosques secos de *N. pumilio* del norte de la Patagonia (Premoli & Brewer 2007; Premoli et al. 2007; Mathiasen 2010). Además incluimos nuevos análisis de los datos ecofisiológicos originalmente publicados por Premoli & Brewer (2007) que juntamente con los trabajos antes mencionados buscan analizar la hipótesis de si la variación de *N. pumilio* con la altura posee una base genética.

Variación intraespecífica

Es ampliamente reconocido que por lo general las especies consisten de poblaciones que presentan variación en distintos tipos de caracteres. Gran parte de la diferenciación entre poblaciones para dichos caracteres ocurre en relación con las modificaciones del medio físico y, por lo tanto, evidencian los efectos de la selección natural (Linhart & Grant 1996). Sin embargo, otras fuerzas evolutivas consideradas neutras como la deriva genética y el aislamiento también pueden explicar en muchos casos el grado de divergencia entre las poblaciones. Ambos efectos, neutros y

adaptativos, sobre las poblaciones habitando gradientes pueden analizarse combinando distintos tipos de caracteres. Los marcadores moleculares son en su mayoría caracteres neutros. Es decir, permiten estudiar el aislamiento y la deriva genética afectando el grado de divergencia entre poblaciones ubicadas en distintos pisos altitudinales. Estos marcadores proporcionan también una cuantificación de la diversidad genética. Es decir, permiten analizar si las poblaciones de los pisos altitudinales inferiores mantienen mayor polimorfismo y heterocigosis reflejo de una más elevada capacidad reproductiva y mayores tamaños efectivos. Esto en contraposición a lo que ocurre en las de mayor altitud que consistirían de poblaciones relativamente más pequeñas y aisladas, las que, por lo tanto, sufrirían los efectos de la deriva genética y el restringido flujo génico espacial y/o temporal resultando en poblaciones genéticamente menos diversas. Los análisis moleculares permiten además analizar fenómenos de «arrastré» selectivo («selective sweep»). Los mismos consisten en mutaciones neutras que se expanden en el acervo genético de la población por estar ligados a otros genes que le confieren ventajas adaptativas (mayor reproducción y/o supervivencia) a los organismos portadores. De esta manera, la selección positiva sobre estos últimos llevan «a dedo» («genetic hitchhiking») a otros genes. En este trabajo de revisión incluimos estudios que analizan la base genética de los caracteres ecofisiológicos en experimentos de jardín común y trasplantes recíprocos. Los trasplantes recíprocos permiten diferenciar potenciales respuestas adaptativas de aquellas plásticas influenciadas por el ambiente.

Hábitats montanos de Patagonia

Las comunidades vegetales de los ambientes de montaña poseen un origen relativamente reciente en relación con la evolución geológica de los terrenos que las sustentan. Los interrogantes acerca de los rasgos del paisaje que albergaron la evolución de las plantas son numerosos. Esto es relevante

en el caso de las especies de *Nothofagus* que habitan la Patagonia, cuya divergencia y adaptación se remonta al Terciario, bajo climas y una paleogeografía que diferían considerablemente de las actuales (Mathiasen & Premoli 2010).

La historia geológica del sur de Sudamérica muestra una evolución compleja. La misma es el resultado de diferentes procesos que comenzaron a lo largo del margen occidental del supercontinente de Gondwana cuando la Patagonia comenzó a separarse de la Antártida. En el límite Eoceno/Oligoceno ocurrió un gran cambio climático donde los regímenes cálidos o de invernadero se transformaron en fríos o de iglú (Huber & Nof 2006). De esta manera, hacia fines del Oligoceno, la Antártida quedó aislada térmicamente, se produjo un enfriamiento generalizado y se formaron glaciares sobre el continente que anteriormente se encontraba cubierto por bosques (Poole et al. 2003). Como consecuencia, la flora que habitaba dichos lugares, incluido *Nothofagus*, migró hacia el norte a las áreas libres de hielo y donde los climas eran más templados (Cantrill & Poole 2005). Durante el Mioceno tuvo lugar el levantamiento final de los Andes Patagónicos, lo que generó una gran barrera para la circulación atmosférica de los vientos húmedos provenientes del Océano Pacífico. En consecuencia, se incrementaron las diferencias oeste-este en el gradiente de precipitación produciéndose un gran cambio climático y ecológico al este de la Cordillera de los Andes (Blisniuk et al. 2005). En el Plioceno tardío, culmina la retracción de las zonas climáticas con sus floras asociadas, y en Sudamérica los bosques templados quedaron restringidos al margen suroeste del continente. El clima se fue enfriando progresivamente y hacia fines del Mioceno-Plioceno temprano (Cuaternario, ~7 y 5 Ma antes del presente) tuvieron lugar las más antiguas glaciaciones conocidas para Patagonia (Rabassa et al. 2005). A continuación ocurrieron varios eventos glaciarios fríos, con sus respectivos períodos interglaciarios cálidos. Por lo tanto, linajes antiguos como *Nothofagus* muestran adaptaciones a condiciones del ambiente físico que cambiaron a la largo de su historia evolutiva.

El clima del Terciario medio hace aproximadamente 40 Ma en Patagonia era cálido y de régimen tropical (Miller et al. 2005; Thorn & DeConto 2006). Fósiles pertenecientes al subgénero *Nothofagus* que agrupa a las especies de mayor rango latitudinal en el sur de Sudamérica están presentes en bajas densidades en Patagonia al menos desde el Eoceno con edades de 47 Ma (Wilf et al. 2005; Volkheimer 2010; CRICyT, Mendoza, comunicación personal). Esa edad coincide con la divergencia del subgénero *Nothofagus* datada en base a marcadores nucleares de ITS (Premoli et al., 2011) lo cual indica la presencia temprana del subgénero en Patagonia. Si bien la divergencia en base a ITS de la especie actual más basal del subgénero ocurrió durante el Mioceno hace 23 Ma, los linajes de ADN del cloroplasto de las cinco especies actuales y extintas del subgénero *Nothofagus* datan del límite Eoceno-Oligoceno aproximadamente 32 Ma AP (Premoli et al. 2011). Por lo tanto, se puede postular que la tolerancia al frío podría haberse desarrollado una vez que el clima se enfrió hacia el Oligoceno. A partir de entonces los linajes de *Nothofagus* habrían evolucionado y expandido su rango bajo climas templados a templado-fríos. Los rangos de distribución, rasgos funcionales y morfológicos de las hojas (Premoli 1996; Premoli et al. 2007) juntamente con evidencia ecofisiológica (Alberdi 1987; Premoli 1994; Reyes-Díaz et al. 2005; Zuñiga et al. 2006) sugieren que las especies del subgénero *Nothofagus* serían tolerantes al frío (i.e., microtérmicas). Así lo refleja la presencia de cuatro de las cinco especies del subgénero en latitudes australes. Por otro lado, hacia latitudes más cálidas y secas del norte de la Patagonia, las especies microtérmicas del subgénero *Nothofagus* fueron exitosas al colonizar los ambientes de montaña. Tal es el caso de las especies de hoja caduca de amplia distribución latitudinal *N. pumilio* y *N. antarctica*. El ñire, *N. antarctica*, habita una gran variedad de ambientes y posee una gran diversidad fenotípica y genotípica (Steinke et al. 2008). La lenga, *N. pumilio*, si bien es común en el sur, es la especie que caracteriza los bosques altoandinos del norte de Patagonia donde posee relativamente escasa diversidad genética en comparación con sus congéneres (Mathiasen & Premoli

2010). En particular, *N. pumilio* forma bosques monoespecíficos a lo largo de su distribución. Los rangos de altura ocupados por los bosques de lenga varían con la latitud. Así por ejemplo, hacia el límite austral de su distribución, los bosques de lenga se encuentran tanto a nivel del mar como ocupando laderas entre los 300 y 600 m.s.n.m., mientras que hacia el norte ocupa ambientes de montaña entre los 1000 y 2000 m. A pesar de las condiciones térmicas contrastantes asociadas a los efectos frío y seco que requieren de adaptaciones metabólicas y de desarrollo diferentes, se ha sugerido una relación entre la evolución a la tolerancia al frío y a la desecación (Larcher 1995). Por lo tanto, los ambientes de montaña bajo climas secos del norte de la Patagonia habitados por *N. pumilio* ofrecen el escenario natural para analizar respuestas ecofisiológicas complejas.

Particularidades de *Nothofagus pumilio*

La lenga posee una amplia distribución geográfica. Abarca desde los 35°35' S en el sector chileno occidental de la Cordillera de los Andes y desde los 36°50' S en el sector argentino oriental de la misma cordillera, hasta el extremo austral insular de Sudamérica a los 56° S (Tortorelli 1956; Donoso 1974, 1993). Es el elemento característico de los bosques ubicados a altas latitudes y en zonas de altura a lo largo de su extensa distribución; usualmente forma el límite altitudinal del bosque y domina el ecotono entre los bosques y la vegetación subalpina (Veblen et al. 1996). Su rango altitudinal de distribución en el sur de Chile y sudoeste de Argentina se extiende desde el nivel del mar hasta los 2000 m.s.n.m. Sin embargo, éste disminuye de norte a sur en consonancia con la disminución de las temperaturas y la merma de la altura de los Andes. El límite inferior de la distribución pasa de una altura de 1600 m en Patagonia norte hasta el nivel mismo del mar en Tierra del Fuego.

La distribución latitudinal de *N. pumilio* parece indicar una enorme amplitud ecológica o rango de tolerancia de la especie (Donoso

1993). A lo largo de sus más de 2000 km de extensión, los bosques de *N. pumilio* se encuentran sometidos principalmente a dos gradientes de variación climática (Bava 1999). El gradiente latitudinal varía desde un clima en el norte con una marcada estacionalidad en las precipitaciones (más de 60% en invierno), a un clima en su extremo austral con una distribución homogénea de la precipitación en el que no existiría déficit hídrico durante el año (Donoso 1981; Frangi & Richter 1994). La precipitación por lo general disminuye hacia el sur, de tal manera que a los 55° S *N. pumilio* ocurre bajo regímenes de precipitación anual entre 400 y 500 mm (Tukhanen 1992). Allí, la escasa oscilación térmica anual sumada con una elevada nubosidad y humedad determina un ambiente de baja evaporación, explicando el desarrollo de bosques bajo precipitaciones de <500 mm (Puigdefábregas et al. 1988).

Por otro lado, la lenga habita un empinado gradiente longitudinal. A lo largo de una distancia menor de 100 km es posible encontrar una diferencia en la precipitación que puede superar los 4000 mm/año. Esto se debe a la influencia de los vientos predominantes desde el Pacífico y el efecto sombra de la Cordillera de los Andes. Así, cerca del centro de su distribución (41° S) la precipitación anual supera los 5000 mm sobre las laderas oeste de los Andes (5600 mm en Antillanca) (Muñoz-Schick 1980) y menos de 800 mm en los sitios más orientales en Argentina (Veblen et al. 1977; Barros et al. 1983). Este gradiente afecta también la profundidad de la nieve acumulada en las altas cumbres sobre las distintas laderas de los Andes (Daniels 2000). De la misma manera que ocurre en el gradiente altitudinal, esto puede influir sobre la fenología de las plantas aislando reproductivamente las poblaciones y estableciendo barreras temporales al flujo genético.

La dispersión de polen y semillas de *N. pumilio* es anemófila. Sin embargo, las semillas de *N. pumilio* son relativamente más pesadas que las de las otras especies del subgénero *Nothofagus* lo que juntamente con las alas rudimentarias que poseen determina que la gran mayoría sean dispersadas por gravedad. Como consecuencia, las distancias de dispersión

resultan inferiores a 110 m y solamente 20 m en sitios de altura (Cuevas 2000). Si bien no existen estudios del sistema reproductivo de *N. pumilio*, otras especies del subgénero *Nothofagus* mostraron ser autoincompatibles (Riveros et al. 1995). Análisis de progenies (segregación de polimorfismos genéticos analizados en semillas resultantes de la polinización abierta de un dado árbol madre) indicaron que las especies del subgénero *Nothofagus* poseen principalmente fecundación cruzada aunque tendrían mecanismos que permitirían cierto grado de autofecundación (Premoli 1996). Por lo tanto, existen elevadas tasas de flujo genético potencial. Sin embargo, los gradientes locales determinan variaciones fuertes en las condiciones del ambiente físico, capaces de causar diferencias fenológicas que determinarían un flujo genético efectivo limitado.

Las temperaturas extremadamente bajas y la extrema sequedad son los factores restrictivos principales para el desarrollo de especies forestales y favorecen la existencia de bosques puros (Donoso 1993). Los bosques de *N. pumilio* son producto de una combinación de ambos factores. En su amplia distribución, estos bosques se encuentran en los límites altitudinales de la vegetación arbórea en la Cordillera de los Andes, donde la precipitación en forma de nieve y las temperaturas bajas inhiben el desarrollo de otras especies; una condición similar se encuentra en la latitud de Aysén, Magallanes y Tierra del Fuego (Donoso 1995). En particular, a bajas latitudes el régimen de precipitaciones es de tipo Mediterráneo, con una estacionalidad asociada con la presencia en el verano de un centro de alta presión subtropical en el SE del Pacífico (Veblen et al. 1996). Esto determina que la estación de crecimiento corresponda a la estación seca, lo que afecta probablemente en mayor grado a las especies de follaje caduco que habitan el norte del bosque templado y que ocupan ambientes de altura. Por lo tanto, el efecto combinado de los climas fríos de altura y estacionalmente secos del norte de la Patagonia resultará en respuestas complejas asociadas a tolerar el congelamiento y la deshidratación.

Variación genética neutral

Los caracteres selectivos tienen patrones de variación muy distintos a los de los caracteres neutrales (Linhart & Grant 1996). Esto se debe a que además de tener modos de herencia distintos, principalmente reflejan fuerzas evolutivas que no necesariamente covarían temporal y espacialmente. Los caracteres adaptativos son aquellos que pueden medirse de manera cuantitativa y son afectados en gran medida por los efectos del ambiente que impactan directamente sobre la aptitud de los individuos como su supervivencia, capacidad competitiva y/o reproductiva o ambos. En cambio, los caracteres neutros, que se evalúan mediante marcadores moleculares, revelan patrones de divergencia genética producidos por efectos de la deriva génica y el aislamiento. Sin embargo, distintos ambientes generan presiones diferentes de selección que resultan en diferencias genéticas en los caracteres adaptativos de manera directa y en los caracteres neutros indirectamente (Linhart & Grant 1996).

La variación ambiental, como se dijo, puede afectar la fenología y generar barreras significativas al flujo génico, aumentando la divergencia entre poblaciones y la heterogeneidad genética en poblaciones naturales (Linhart & Grant 1996). El efecto de las barreras al flujo génico entre poblaciones que habitan de manera continua en gradientes altitudinales, sin barreras aparentes al flujo génico vía polen, fue analizado en bosques puros de *N. pumilio* del norte de la Patagonia. En cada uno de tres cerros, el diseño consistió en el muestreo de poblaciones en cuatro pisos altitudinales. Los resultados en base a 14 loci isoenzimáticos indicaron que las poblaciones de menor altitud poseen una diversidad genética mayor, probablemente como producto de poblaciones más grandes y continuas (Premoli 2003). La disminución de la diversidad genética con la altura podría sugerir que hacia el límite superior de la vegetación arbórea las poblaciones poseen menor tamaño efectivo debido al reclutamiento limitado de plántulas (Cuevas 2000). Por lo tanto, las poblaciones de mayor altitud son más afectadas por la deriva

genética que erosiona el grado de variación genética de las poblaciones. Las frecuencias de los alelos variaron significativamente con la altura, siendo mayor la diferencia entre poblaciones más distantes en el gradiente altitudinal dentro de cada cerro (Premoli 2003). Las restricciones al flujo génico fueron interpretadas en relación con las barreras reproductivas impuestas por las diferencias fenológicas existentes principalmente entre poblaciones ubicadas a alturas contrastantes; se concluyó que es mayor la probabilidad de intercambio genético entre poblaciones que habitan pisos altitudinales equivalentes ubicados en distintos cerros que entre poblaciones a distintas alturas dentro de un mismo cerro. La evidencia en base a marcadores neutros sugiere que existe una marcada estructuración genética en *N. pumilio* a lo largo de gradientes altitudinales que se explican principalmente por los efectos de la deriva y las limitaciones al flujo génico.

Sin embargo, habría otras dos explicaciones complementarias al empobrecimiento genético neutral observado en poblaciones de mayor altitud. Por un lado, podría también relacionarse con el efecto de la selección, ya sea debido a fuertes presiones de selección sobre variantes perjudiciales mantenidas por mutación ("background selection") o por la substitución de alelos beneficiosos a los cuales se encuentran ligados los loci neutros analizados ("genetic hitchhiking") (Stephan 2010). Por otro lado, el grado de diversidad genética de las poblaciones puede ser producto de eventos históricos ocurridos a distintas escalas temporales. A escala evolutiva, la especie tolerante al frío *N. pumilio* resultó empobrecida genéticamente debido a los repetidos cuellos de botella genéticos sufridos a lo largo de su historia biogeográfica (Mathiasen 2010; Mathiasen & Premoli 2010). Estos resultan de los efectos sinérgicos de persistencia *in situ* en paisajes fragmentados de la Patagonia del Terciario caracterizados por un sistema de grandes cuencas sedimentarias y transgresiones marinas de los océanos Atlántico y Pacífico (Ramos 1982; leRoux & Elgueta 2000; Folguera & Ramos 2002; Suárez & Márquez 2007). Además, las glaciaciones de valle del Cuaternario del norte de la

Patagonia afectaron significativamente las poblaciones de *N. pumilio* cuyas migraciones altitudinales resultaron en un acervo genético empobrecido.

A escalas ecológicas, sobre las laderas son comunes los disturbios de gran extensión como el vulcanismo y los deslizamientos de tierra, que afectan las poblaciones de árboles (Veblen et al. 1977; Daniels & Veblen 2003). Los disturbios masivos como los incendios, frecuentes al norte de la Patagonia, tienden a erosionar la diversidad genética de los *Nothofagus* cuya regeneración postdisturbio depende del establecimiento de semillas. En estas especies, en particular *N. dombeyi* y *N. pumilio*, la recolonización ocurre a través del establecimiento de los propágulos producidos por los escasos árboles remanentes que sobreviven el disturbio. En consecuencia, los rodales postfuego de *N. dombeyi* consisten de cohortes generalmente coetáneas y homogéneas genéticamente (Premoli & Kitzberger 2005). A pesar de ser semilla-dependiente como *N. dombeyi*, los rodales postdisturbio de *N. pumilio* muestran estructuras etarias y genéticas complejas. Así, por ejemplo, rodales postfuego de baja altitud resultaron diversos genéticamente, con una estructura genética espacial dependiente de la clase etaria considerada [i.e., sólo significativa a escalas espaciales reducidas (<20-30 m) para edades entre 50-80 años]. En cambio, los rodales coetáneos cercanos al límite altitudinal superior, si bien tuvieron escasa diversidad genética mostraron un agrupamiento de genotipos similares (grupos familiares) a escalas espaciales entre 20-30 m (Mathiasen 2010). Por lo tanto, a diferencia de la correspondencia encontrada entre la estructura etaria y genética en *N. dombeyi* (homogéneas en rodales coetáneos postfuego y complejas en rodales multietáneos maduros), una mayor limitación por micrositios disponibles a baja altitud (Heinemann et al. 2000) y la capacidad de rebrote conservando la estructura genética original en poblaciones de altura (Martinez Pastur et al. 1997) explicarían el agrupamiento espacial de genotipos significativamente similares de *N. pumilio*. De la misma manera, una especie resiliente a disturbios masivos como el ñire (*N. antarctica*)

Tabla 1. Caracteres de crecimiento y morfología foliar promedio (± 1 DS) de plántulas de *N. pumilio* provenientes de poblaciones en alturas contrastantes del Valle del Challhuaco, cultivadas en jardín común. Tadas las pruebas de ANOVA arrojaron diferencias significativas $P < 0.05$. Datos simplificados en base a Premoli et al. (2007).

Table 1. Average growth rates and leaf morphological traits (± 1 DS) of *N. pumilio* seedlings from contrasting elevations of Challhuaco Valley cultivated under common gardens. All ANOVA tests yielded significant differences $P < 0,05$. Summarized data from Premoli et al. (2007).

Condiciones de crecimiento	Campo			Jardín común		
	1100 m s.n.m	1540 m s.n.m	Significancia	Abajo	Arriba	Significancia
Elevación Altitud de origen	1100 m s.n.m	1540 m s.n.m	Significancia	Abajo	Arriba	Significancia
Densidad estomática (estomas/mm ²)	180.7 (43.3)	278.8 (63.5)	$P < 0.001$	131.1 (27.4)	119.4 (26.5)	ns
Fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	10.5 (2.3)	18.3 (2.7)	$P < 0.001$	6.3 (1.4)	7.7 (1.5)	$P < 0.05$
Conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	111.0 (27.4)	248.2 (73.8)	$P < 0.001$	128.2 (50.5)	134.9 (48.6)	ns
Eficiencia uso agua ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$)	97.1 (20.2)	77.0 (14.3)	$P < 0.001$	52.6 (13.4)	61.7 (16.1)	ns

posee una estructura genética compleja y diversa mantenida en poblaciones postfuego por rebrote (Premoli & Steinke 2008). Estos resultados muestran que las respuestas a los disturbios de *Nothofagus* dominantes de los bosques secos del norte de la Patagonia y sus consecuencias genéticas son especie-específicas.

Evidencias de jardín común

Los experimentos de jardín común consisten en el cultivo de plantas de distintas procedencias bajo condiciones ambientales homogéneas. Esto permite determinar si las diferencias entre procedencias para distintos caracteres medibles poseen base genética o si son producto del efecto del ambiente. Este tipo de experimentos fueron utilizados en estudios de genética clásica y en especies de valor agronómico, pero son menos frecuentes en aquellas especies cuyas características imponen limitaciones al cultivo (como por ejemplo por su lento crecimiento, producción esporádica de semillas o baja capacidad germinativa). En estos casos, las técnicas moleculares son comúnmente utilizadas para analizar las posibles diferencias genéticas observables en

caracteres fenotípicos a lo largo de gradientes ambientales. Sin embargo, los estudios experimentales a campo y/o invernadero son irremplazables para discernir entre los efectos del ambiente y los del componente genético sobre el fenotipo de los individuos. Estudios sobre la variación de *N. pumilio* con distintas procedencias altitudinales a campo y en jardín común permitieron analizar tales efectos.

Los efectos de la altitud de origen sobre caracteres ecofisiológicos de *N. pumilio* fueron analizados a campo en el Valle del Challhuaco, Prov. Río Negro (41°15' S; 71°18' O) a 1100 y 1540 m.s.n.m. Además se colectaron plántulas de dichas procedencias y de otros dos sitios también ubicados dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (cerros Otto y López) a fin de incluirlas en un experimento ecofisiológico de jardín común establecido en el invernadero del Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche. Los experimentos en jardín común de *N. pumilio* consistieron en el cultivo bajo condiciones ambientales homogéneas de luz, temperatura, humedad y nutrientes durante cuatro años. Las plantas cultivadas en invernadero procedentes del Valle del Challhuaco fueron objeto de

mediciones morfológicas y fenológicas realizadas anualmente sobre cada una de las plantas. Estas consistieron de caracteres que describen la arquitectura de las plantas, morfométricos de las hojas y de la brotación de hojas al inicio de la estación de crecimiento. Una vez terminado el experimento de invernadero las mismas fueron trasladadas de nuevo al campo con un diseño de trasplantes recíprocos.

La influencia del ambiente y el control genético sobre la densidad estomática, la tasa fotosintética máxima, la conductancia estomática y la eficiencia en el uso del agua se evaluó comparando plantas creciendo en condiciones naturales con plántulas mantenidas en el jardín común. En ambos casos se analizó el efecto de altitud de origen contrastante. Los resultados mostraron que las hojas de plantas de baja altitud creciendo bajo condiciones naturales tuvieron menor densidad estomática que las de altura (Tabla 1). Sin embargo, estas diferencias resultaron no significativas en el jardín común. Las tasas fotosintéticas máximas fueron mayores en las plantas de altura tanto a campo como en el jardín común; en este segundo caso, la diferencia fue menor pero -de todos modos- significativa. Las plantas de menor altitud a campo tuvieron menor conductancia estomática y mayor eficiencia en el uso del agua que las plantas de mayor altitud pero estas diferencias no se mantuvieron en el jardín común (Tabla 1). Estos resultados indican que las tasas fotosintéticas de *N. pumilio* estarían bajo control principalmente genético mientras que los caracteres ecofisiológicos relacionados con el uso del agua parecerían responder además a señales ambientales (Premoli & Brewer 2007).

En general, se espera que respuestas fijadas genéticamente ocurran en relación a condiciones que no cambian a lo largo de la vida de los organismos (Cordell et al. 1998). Así, la variación genética observada en las tasas fotosintéticas podría relacionarse con los suelos volcánicos que habita *N. pumilio*. Los nutrientes en hojas senescentes de *N. pumilio* del valle del Challhuaco mostraron un porcentaje de lignina mayor (26 y 15%) y

una relación lignina/N (45 y 30) más elevada en los individuos de mayor que en los de menor altitud (Premoli 2004). Por lo tanto, las poblaciones de altura de *N. pumilio* poseerían mecanismos de conservación de nitrógeno que se ven reflejado en una elevada concentración de lignina y una alta relación lignina/N en la hojarasca de estas poblaciones. La escasez de nitrógeno a mayor altura podría resultar en mayor concentración de carbohidratos que pueden ser almacenados o utilizados en el metabolismo secundario como en la producción de lignina (Larcher 1995). Esto, a su vez, resultaría en mayores niveles de Rubisco y otros componentes enriquecidos en nitrógeno del aparato fotosintético que explicarían las mayores tasas de fotosíntesis en poblaciones de mayor altura (Field & Mooney 1986).

Las mayores tasas fotosintéticas podrían también interpretarse como mecanismos de compensación en relación con la tolerancia a la herbivoría (Strauss & Agrawal 1999). El mayor grado de ataque de semillas de *N. pumilio* por insectos en poblaciones de menor altitud (P. Soares datos no publicados, Universidad Nacional del Comahue) llevó a plantear que distintas presiones de selección existirían sobre *N. pumilio*, preponderando los factores abióticos hacia el límite superior del bosque y los bióticos (e.g., la herbivoría) hacia el límite altitudinal inferior (Premoli 2004). Resultados similares fueron obtenidos a nivel de hoja. Plántulas de *N. pumilio* de menores alturas sufrieron mayor daño foliar y tuvieron mayores cargas de insectos que las de mayor altitud aunque el efecto del ambiente local fue significativamente mayor que el genotipo del origen de las plantas (Garibaldi et al. 2011). Por lo tanto, las condiciones extremas en los pisos altitudinales superiores, incluidos los fuertes vientos y la corta estación de crecimiento, pueden afectar las características foliares de *N. pumilio* que en combinación con los suelos pobres en nitrógeno favorecerían el mantenimiento de tasas fotosintéticas mayores. Por el contrario, ajustes plásticos podrían ocurrir de modo de favorecer el uso oportunista del agua disponible. Esto es particularmente crítico para especies de hoja caduca como *N. pumilio* cuya estación

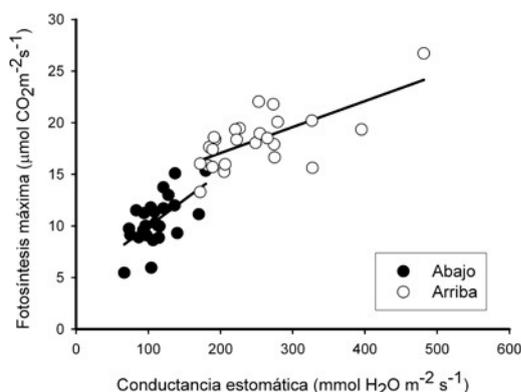


Figura 1. Regresión lineal de la tasa fotosintética máxima con la conductancia estomática de árboles adultos de *N. pumilio* creciendo en condiciones altitudinales contrastantes (menor ● y mayor ○ altura) en el Valle del Challhuaco. Se utilizó la variable dependiente (Y: tasa fotosintética máxima) y una serie de variables independientes: conductancia estomática (X_1), y dos conjuntos de variables creadas artificialmente: X_2 correspondiente a $X_2=0$ y 1, y $X_3=0$ y X_1 (para pares de variables de alturas contrastantes). Modelo general: menor altitud $Y=\beta_0+\beta_1X_1+\beta_2X_2+\beta_3X_3$, mayor altitud $Y=(\beta_0+\beta_2)+(\beta_1+\beta_3)X_1$ arrojó diferencias significativas entre plantas de distinta altitud.

Figure 1. Linear regression of maximum photosynthetic rate and stomatal conductance of adult trees of *N. pumilio* growing at contrasting altitudes (low ● and high ○ altitude) in Challhuaco Valley. A dependent variable (Y: maximum photosynthetic rate) and several independent variables: stomatal conductance (X_1), and two groups of artificial variables: X_2 corresponding to $X_2=0$ and 1, and $X_3=0$ and X_1 (for pairs of variables of contrasting elevations). General model: low altitude $Y=\beta_0+\beta_1X_1+\beta_2X_2+\beta_3X_3$, high altitude: $Y=(\beta_0+\beta_2)+(\beta_1+\beta_3)X_1$ yielded significant differences between plants from distinct elevations.

de crecimiento tiene lugar bajo regímenes de veranos secos que caracterizan los climas de tipo mediterráneo del norte de la Patagonia.

Las variaciones genéticas versus ambientales en las respuestas ecofisiológicas intraespecíficas a lo largo de gradientes pueden ser analizadas a través de las pendientes de las rectas de regresión entre la tasa de fotosíntesis

y la conductancia estomática (Schulze & Hall 1982). Se interpreta que pendientes similares sugerirían respuestas plásticas mientras que pendientes significativamente distintas indicarían diferencias genéticas entre las plantas provenientes de ambientes contrastantes. Utilizando los datos de fotosíntesis máxima y conductancia estomática de *N. pumilio* publicados por Premoli & Brewer (2007), aquí analizamos la hipótesis de Schulze & Hall (1982) mediante regresiones múltiples. Las pendientes de la relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática resultaron significativamente distintas solamente para plantas creciendo a alturas contrastantes bajo condiciones naturales ($t_{(46)}=2.4$; $P<0.05$). La pendiente de la regresión resultó el doble en las plantas de menor ($\beta=0.052$; $r^2=0.37$) que en las de mayor altitud ($\beta=0.025$; $r^2=0.47$) (Figura 1).

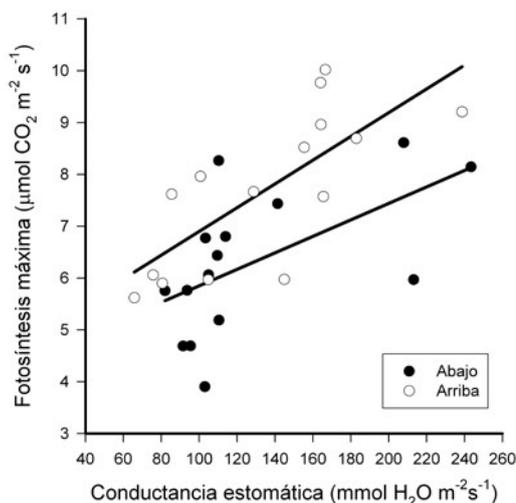


Figura 2. Regresión lineal de la tasa fotosintética máxima con la conductancia estomática de plántulas de *N. pumilio* provenientes de alturas contrastantes (menor ● y mayor ○ altura) cultivadas en jardín común; las diferencias entre pendientes resultaron no significativas estadísticamente.

Figure 2. Linear regression of maximum photosynthetic rate and stomatal conductance of *N. pumilio* seedlings from contrasting elevations (low ● and high ○ elevation) cultivated in a common garden; differences between slopes were not statistically significant.

Por lo tanto, las plantas de *N. pumilio* que crecen a campo a menores alturas tuvieron una tasa fotosintética mayor para una dada conductancia estomática y, por lo tanto, mayor eficiencia en el uso del agua. A pesar que la fotosíntesis mostró una relación significativa con la conductancia en las plantas cultivadas en jardín común (abajo $\beta=0.016$; $r^2=0.28$ y arriba $\beta=0.023$; $r^2=0.51$) no fue posible rechazar la hipótesis nula de pendientes similares entre distintos orígenes altitudinales (Figura 2). Si bien este resultado apoya la hipótesis de Schulze & Hall (1982), la falta de diferencias equivalentes para plantas de jardín común sugiere la influencia de factores ambientales (i.e., plasticidad) controlando los caracteres relacionados con el uso del agua. La falta

de solapamiento en los rangos de valores de fotosíntesis máxima y conductancia estomática (Figura 1) sugiere que el efecto del ambiente produce el corrimiento significativo de las normas de reacción fenotípicas en condiciones ambientales contrastantes.

Los resultados del estudio de jardín común de plantas provenientes del Valle del Challhuaco indicaron que la altitud de origen tiene un efecto significativo sobre varios caracteres morfológicos y arquitecturales de las plantas. Además de ser más altas, las plantas originarias de sitios de menor altura produjeron mayor número de entrenudos en el eje principal (Tabla 2). Además, las plantas cosechadas en sitios de altura presentaron los mayores valores de probabilidad de ramificación y ángulos de inserción en el eje vertical (Tabla 2). Por otro lado, los resultados de morfología foliar indicaron que las plantas de sitios de baja altitud presentaron hojas de mayor área foliar y más largas y anchas, mientras que las plantas de mayor altura tuvieron hojas más angostas y alargadas (Tabla 2). Los resultados de fenología foliar mostraron que la brotación de las hojas en las plantas de altura está retrasada significativamente dos semanas con respecto a las plantas de baja altitud. Las yemas de plantas de altura permanecieron hinchadas sin abrirse por un periodo más prolongado; en cambio, las yemas y la expansión completa de las hojas de plantas de baja altitud ocurrió más temprano en la estación de crecimiento (Premoli et al. 2007).

Dado que *N. pumilio* es una especie relativamente tolerante a la sombra (Donoso 1981; Veblen 1985), en sitios de baja altitud la selección operaría a favor del crecimiento vertical del tallo debido a que las plántulas crecen en claros abiertos bajo el dosel (Heinemann et al. 2000). Por el contrario, el patrón de ramificación y los ángulos de inserción detectados serían más favorables en sitios de altura con mayor irradiación solar. Además, estos caracteres arquitecturales, en combinación con hojas más pequeñas y angostas (Tabla 2), podrían evitar el auto-sombreamiento logrando una mayor eficiencia de la fotosíntesis (Givnish 1987). Asimismo, la preponderancia de fuertes vientos en sitios de

Tabla 2. Caracteres ecofisiológicos promedio ($\pm 1DS$) de *N. pumilio* de alturas contrastantes. El experimento a campo consistió de plantas adultas creciendo en el valle del Challhuaco bajo condiciones naturales. El ensayo de jardín común se basó en el cultivo durante cuatro años de plántulas provenientes de Challhuaco, López y Otto. ns: ANOVA no significativo. En base a datos de Premoli y Brewer 2007.

Table 2. Average ecophysiological characters ($\pm 1DS$) of *N. pumilio* from contrasting elevations. Field experiment consisted of adult plants growing in Challhuaco Valley under natural conditions. Common garden trials included seedlings collected from Challhuaco, López and Otto mountains which were maintained under cultivation for four years. ns: non significant ANOVA. Based on data from Premoli and Brewer 2007.

Variable	Altura de Origen	
	Abajo 1100 m	Arriba 1540 m
Altura promedio (cm)	34.2 (8.4)	26.4 (8.5)
Numero de entrenudos	16.0 (3.1)	14.5 (3.9)
Probabilidad de ramificación	0.42 (0.02)	0.51 (0.02)
Ángulo de inserción de ramas (°)	76.08 (1.28)	83.96 (1.34)
Área foliar (cm ²)	5.19 (0.19)	3.40 (0.14)
Largo de la hoja (cm)	3.08 (0.06)	2.53 (0.05)
Ancho de la hoja (cm)	2.21 (0.04)	1.76 (0.04)
Forma	0.42 (0.004)	0.44 (0.004)

Tabla 3. Caracteres de morfología foliar y tasa de crecimiento vegetativo de las plantas (RGR) medidos en plántulas de *N. pumilio* para los distintos tratamientos (destino x origen) del trasplante recíproco en el Valle del Challhuaco. Letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA y análisis *a posteriori* de Tukey $P < 0,05$). En base a datos de Mathiasen (2010).

Table 3. Leaf morphology and relative growth rate (RGR) of *N. pumilio* seedlings for distinct treatments (destiny x origin) of the reciprocal transplant experiment between contrasting elevations in Challhuaco Valley. Distinct letters indicate significant differences (ANOVA and Tukey *a posteriori* test, $P < 0,05$). Based on data from Mathiasen (2010).

Variable	Sitio experimental			
	Abajo		Arriba	
	Origen Abajo	Origen Arriba	Origen Abajo	Origen Arriba
Área (cm ²)	2.71a	2.12b	1.03c	0.90c
Largo (cm)	2.47a	2.13b	1.38c	1.32c
Ancho (cm)	1.61a	1.43b	1.03c	0.96c
Dentición	5.92a	5.79a	4.92b	4.90b
Forma	0.37a	0.39a	0.52b	0.53b
RGR (cm cm ⁻¹ año ⁻¹)	0.30a	0.20ab	0.09ab	0.07b

altura podría incrementar el daño de las yemas, lo cual favorecería una ramificación profusa. El tamaño menor de las hojas sería una ventaja adaptativa en sitios de altura donde la estación de crecimiento es más corta que a baja altitud. La forma de crecimiento lateral o achaparrado en altura y la iniciación más tardía de la foliación, estarían proporcionando un hábito favorable para ese tipo de ambientes.

Experimentos de trasplantes recíprocos

Numerosos estudios han documentado efectos genéticos y plásticos sobre la variación que presentan algunas especies de plantas a lo largo de gradientes altitudinales (e.g., Ohsawa & Ide 2008). Las diferencias para ciertos caracteres pueden persistir aún cuando plantas provenientes de distintas procedencias y ambientes crecen bajo condiciones uniformes (i.e., jardines comunes), lo cual indica que estas

diferencias son genéticas y que no se deben a plasticidad fenotípica. Sin embargo, esto por sí mismo no provee información del valor adaptativo de tales diferencias. Por ello, los trasplantes recíprocos (i.e., experimentos en donde plantas y/o semillas de ambientes contrastantes son retiradas de su ambiente natural para ser trasladadas recíprocamente a un ambiente distinto al de origen) permiten comparar la capacidad de adaptación de los individuos a condiciones ambientales diferentes a las de origen. Con ese objetivo, Mathiasen (2010) realizó un experimento de trasplantes recíprocos en el Valle del Challhuaco (Parque Nacional Nahuel Huapi, Bariloche, Río Negro).

Plantas de orígenes distintos (de menor y mayor altitud) utilizadas en los experimentos de jardín común por Premoli et al. (2007) fueron trasplantadas de forma recíproca y luego monitoreadas a lo largo de tres períodos de crecimiento. Se realizaron mediciones de caracteres de crecimiento, de mortalidad, de morfología foliar, fenológicos y ecofisiológicos. Además, se instalaron sistemas automáticos de adquisición de datos que fueron programados para registrar mediciones de temperatura (T) y humedad relativa (HR). Los resultados encontrados en este experimento mostraron que el origen de las plantas determina su tasa de crecimiento. Las plantas creciendo en su sitio de origen presentaron diferencias significativas siendo mayor en el sitio experimental de baja altitud (Tabla 3). El hecho que el crecimiento de las plantas trasplantadas no difirió del de las plantas locales sugiere adaptación local en las locales y cierto grado de plasticidad en las trasplantadas. Las plantas situadas en el sitio experimental de mayor altitud produjeron hojas significativamente más pequeñas y alargadas y menos dentadas que las hojas en el sitio experimental de menor altitud (Tabla 3). Además, en el sitio experimental de menor altitud, las plantas locales presentaron mayores valores que las trasplantadas para las variables de tamaño foliar. Sin embargo, en cada sitio experimental no hubo diferencias significativas en la forma de las hojas entre locales y trasplantadas (Tabla 3). La homogeneidad encontrada

entre plantas de distintos orígenes creciendo a cada altitud para las variables de forma de las hojas sugiere cierto grado de plasticidad en las transplantadas fuertemente controlado por el ambiente. El mayor tamaño de las hojas (observable bajo condiciones favorables, en este caso de baja altitud) para las poblaciones provenientes de hábitats más benignos vs. el menor tamaño foliar para las de hábitats menos benignos (originarias de altura) suele interpretarse en términos del compromiso crecimiento-tolerancia (e.g., Lambers et al. 1998). De acuerdo con este marco, las poblaciones de altura serían pobres competidoras bajo las condiciones de baja altitud, y las adaptadas a baja altitud serían incapaces de tolerar las condiciones extremas que frecuentemente se dan a mayor altura.

Las plantas con distintos orígenes presentaron diferencias fenológicas entre tratamientos en los sitios experimentales de menor y mayor

altitud. Durante las observaciones realizadas en el primer año (octubre a diciembre de 2005) el experimento de menor altitud no arrojó diferencias entre orígenes. Por el contrario, en el experimento de altura las plántulas locales mostraron un inicio más tardío (7 días) de la expansión foliar en comparación con las transplantadas. Durante el segundo año de observación (octubre-diciembre de 2006) también se encontró un retraso de 7 días en la expansión foliar de las plantas de mayor altitud en el sitio experimental de menor altitud, pero una mayor similitud en los tiempos fenológicos entre plántulas de ambos orígenes en el sitio experimental de mayor altitud (Mathiasen 2010). Es probable que se requiera un monitoreo más prolongado para concluir si existen diferencias genéticas en la fenología.

El crecimiento y la producción de ramas en las plantas de *N. pumilio* variaron a lo largo

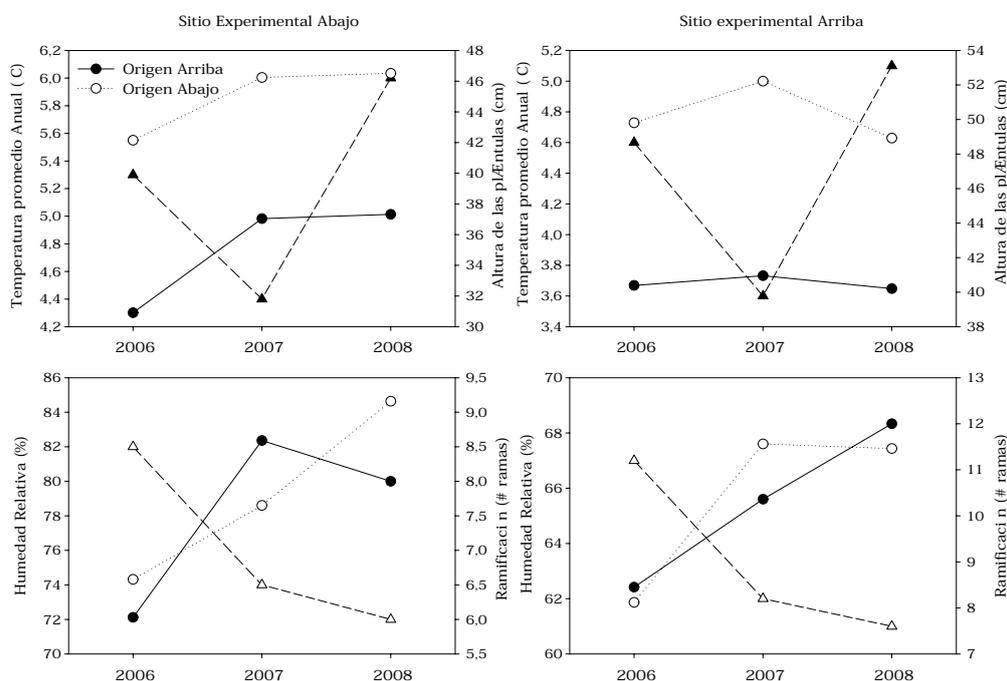


Figura 3. Relación entre las variables de crecimiento medidas en plántulas de *N. pumilio* y las variables bioclimáticas (temperatura promedio anual -▲- y porcentaje de humedad relativa -△-) en tres años para los sitios experimentales de menor (izquierda) y mayor (derecha) altitud del trasplante recíproco en el Valle del Challhuaco.

Figure 3. Relationship between growth variables measured in *N. pumilio* seedlings and bioclimatic variables (mean annual temperature -▲- and percentage of relative humidity -△-) in three years for low (left) and high (right) elevation experimental sites of the reciprocal transplant experiment in Challhuaco Valley.

de los años del experimento y estuvieron estrechamente relacionados con las variables bioclimáticas. Si bien el sitio de mayor altitud tuvo mayor porcentaje anual de días con temperaturas menores a cero grado, los valores encontrados para las temperaturas máximas, mínimas y media para el período cálido/seco (verano) fueron similares entre los sitios experimentales. Sin embargo, la longitud del tallo de las plantas de abajo transplantadas arriba mostró una relación significativa negativa con la temperatura, cuando la temperatura promedio anual es menor la altura de las plántulas es mayor (Figura 3, paneles superiores). Por otro lado, la producción de ramas estaría además relacionada con el déficit hídrico (Figura 3, paneles inferiores). En años más secos y con mayor temperatura promedio el crecimiento de las plántulas de *N. pumilio* sería menor y producirían mayor número de ramas que en años más húmedos.

Las plantas de *N. pumilio* que habitan el límite altitudinal superior del bosque han mostrado estar adaptadas localmente a ambientes de altura. Sin embargo, poseen una capacidad de respuesta más o menos limitada cuando las condiciones climáticas son favorables, como se observa en el menor crecimiento de las plantas transplantadas a menores altitudes. En cambio, las plantas de menor altitud parecerían tener mayor capacidad para responder a ambientes cambiantes. Estudios en curso encontraron, además, una mayor respuesta aclimatativa de la fotosíntesis en las plantas de menor altitud al ser transplantadas a mayor altura (Arbetman et al. 2010). Por lo tanto, las poblaciones originarias de ambientes más benignos (menor altura) tendrían mayor tasa potencial de ajuste a condiciones cambiantes. Esto podría relacionarse con la mayor diversidad genética medida en poblaciones de *N. pumilio* de baja altitud en base a marcadores neutros (Premoli 2003). La varianza genética mayor para distintos caracteres favorecería la persistencia bajo situaciones ambientales cambiantes ya que permitiría que la población rastree de cerca su óptimo fenotípico. Por otro lado, la menor capacidad de respuesta de las poblaciones provenientes de mayor altitud muestra que la plasticidad fenotípica puede

alcanzar límites fisiológicos y saturar en ambientes extremos (Chevin et al. 2010). Esto, juntamente con la escasa diversidad genética cuantificada en estas poblaciones, sugiere que serían propensas de sufrir extinciones locales bajo escenarios de calentamiento.

CONCLUSIONES

Experimentos en jardines comunes y de transplantes recíprocos juntamente con la evidencia molecular que resumimos a continuación contribuye a comprender las respuestas actuales y plantear potenciales escenarios de cambio bajo calentamiento de *N. pumilio*, la especie dominante de ambientes montanos de Patagonia.

La especie *N. pumilio* posee un acervo genético empobrecido. Este resultado surge de compararla con sus especies congéneres del subgénero *Nothofagus* en base a marcadores genéticos neutros con distinta tasa de mutación, i.e. que reflejan los cambios ocurridos a distintas escalas temporales. Esto sugiere que *N. pumilio* ha sufrido reiterados cuellos de botella a lo largo de su historia evolutiva y contemporánea. Sin embargo, la capacidad de combinar respuestas plásticas y adaptativas probablemente ha contribuido a su persistencia "in situ" en ambientes cambiantes.

Las poblaciones de menores altitudes mantienen mayor diversidad genética, casi seguramente por tener mayor tamaño efectivo producto de condiciones más propicias para la reproducción y el establecimiento. La menor variación genética en las poblaciones de mayor altitud reflejaría un mayor impacto de la deriva genética y la endogamia.

Poblaciones separadas por escasos cientos de metros ubicadas en distintos pisos altitudinales de un mismo cerro mostraron diferencias genéticas comparables a las existentes entre poblaciones distanciadas horizontalmente a varios kilómetros. Si bien se espera un flujo génico elevado en especies anemófilas, las diferencias fenológicas que existen con la altura pueden explicar el aislamiento reproductivo entre poblaciones contiguas las que serían

reforzadas por la selección diversificadora en ambientes variables con la altura.

Los rodales postdisturbio de *N. pumilio* muestran estructuras genéticas significativas (formación de grupos familiares) a escalas espaciales reducidas. Las mismas estarían muy controladas por la disponibilidad de micrositios para el establecimiento a menor altitud y con la capacidad de rebrote en sitios de mayor altitud.

Los bosques secos de *N. pumilio* del norte de su distribución poseen respuestas ecofisiológicas complejas a lo largo de gradientes altitudinales. Experimentos de jardín común muestran que existen diferencias genéticas en caracteres ecofisiológicos asociados a la fotosíntesis, morfología foliar, crecimiento y fenología de los individuos. Es probable que estas diferencias hayan surgido como resultado de presiones de selección diferenciales en ambientes contrastantes y que hayan sido reforzadas por el flujo génico restringido a causa de un desacople de la fenología entre poblaciones distanciadas escasos cientos de metros en el gradiente altitudinal. Por otro lado, *N. pumilio* mostró respuestas plásticas asociadas a condiciones del medio físico como la disponibilidad de agua que puede variar a lo largo de la estación de crecimiento (cálida y seca). Además, los trasplantes recíprocos sugieren que para distintos caracteres ecofisiológicos las plantas originarias de menores alturas tendrían mayor capacidad de respuesta a condiciones ambientales cambiantes que las provenientes de mayores alturas.

Uno de los interrogantes de la ecofisiología de especies leñosas habitando gradientes altitudinales se relaciona con las limitaciones al avance en altitud bajo escenarios de calentamiento. Aquí se han discutido distintos factores, entre ellos los climáticos y las limitaciones a la fijación de carbono. Los resultados presentados, producto de trabajos publicados recientemente, indican que las plantas de altura de *N. pumilio* poseen características morfométricas y fisiológicas típicas de especies con hojas esclerófilas y con alta capacidad fotosintética. Estas

características parecen ser el resultado de presiones diferenciales de selección y de la corta estación de crecimiento, y no de limitaciones para la adquisición de carbono (Körner 1998). Por otro lado, la mayor respuesta al trasplante recíproco de las plantas de baja altitud al crecer en el límite altitudinal superior sugiere que los ascensos altitudinales predichos bajo calentamiento, de ocurrir, es probable que no tengan lugar a partir de la expansión local de las poblaciones cercanas al límite altitudinal superior de la vegetación arbórea (Daniels & Veblen 2003), sino a través del ascenso gradual de genotipos provenientes de menores altitudes. Se podría plantear que la mayor diversidad genética de las poblaciones de los pisos altitudinales inferiores le conferirían ventajas adaptativas para responder de ese modo ante la relajación de presiones de selección en altura.

AGRADECIMIENTOS

A la Administración de Parques Nacionales por permitir el desarrollo de los estudios en el Valle del Challhuaco, Parque Nacional Nahuel Huapi en especial el establecimiento de las parcelas permanentes del trasplante recíproco. Agradecemos a la Dra. N. Baccalá del Departamento de Estadística de la Universidad Nacional del Comahue por el desarrollo del modelo de regresiones múltiples. Roberto Fernández realizó valiosos comentarios y contribuciones editoriales que mejoraron nuestro manuscrito. ACP y PM son miembros del CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERDI, M. 1987. Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*. *Bosque* 8:77-84.
- APLERT, P & EL SIMS. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285-297.
- ARBETMAN, MP; P MATHIASSEN; AC PREMOLI & C NUÑEZ. 2010. Ecofisiología de *Nothofagus pumilio*: respuestas adaptativas y plásticas a trasplantes recíprocos entre alturas contrastantes. IV Reunión Binacional de Ecología, Agosto 2010. Buenos Aires, Argentina.

- BARRERA, MD; JL FRANGI; LL RICHTER; MH PERDOMO & LB PINEDO. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* **11**:179-188.
- BARROS, VR; VH CORDON; CL MOYANO; RJ MÉNDEZ; JC FORQUERA; ET AL. 1983. *Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén*. Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional del Comahue.
- BAVA, JO. 1999. Los bosques de Lengua en Argentina. En: Donoso, ZC & A Lara (eds.). *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- BLISNIUK, PM; LA STERN; CP CHAMBERLAIN; B IDLEMAN & PK ZEITLER. 2005. Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth and Planetary Science Letters* **230**:125-142.
- CANTRILL, DJ & I POOLE. 2005. Taxonomic turnover and abundance in Cretaceous to Tertiary wood floras of Antarctica: implications for changes in forest ecology. *Palaeogeography Palaeoclimatology* **215**: 205-219.
- CHEVIN, L-M; R LANDE & GM MACE. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol.* **8**(4):e1000357. doi:10.1371/journal.pbio.1000357
- CORDELL, S; G GOLDSTEIN; D MUELLER-DONBOIS; D WEBB & PM VITOUSEK. 1998. Physiological and ecological variation in *Metrosideros polymorpha* a dominant Hawaiian tree species along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia* **113**:188-196.
- CUEVAS, JG. 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* **88**:840-855.
- DANIELS, LD. 2000. *The dynamics of altitudinal treelines in northern Patagonia: spatio-temporal influences of climate*. Ph.D Thesis Department of Geography, University of Colorado, Boulder, USA.
- DANIELS, LD & TT VEBLEN. 2003. Regional and local effects of disturbance and climate on altitudinal treelines in northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* **14**:733-742.
- DONOSO, C. 1974. Dendrología: Árboles y Arbustos Chilenos. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales. *Manual* N° 2.
- DONOSO, C. 1981. *Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DONOSO, C. 1993. *Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. Ed. Universitaria, Santiago, Chile.
- DONOSO, C. 1995. *Bosques templados de Chile y Argentina*. 3ra ed. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- FIELD, C & HA MOONEY. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. Pp. 25-55 en: Givnish, T (ed.). *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press: Cambridge.
- FOLGUERA, A & VA RAMOS. 2002. The effects produced by the approaching, collision and subduction of Pacific ridges in the Patagonian Andes. *Acta Geologica Hispanica* **37**:329-353.
- FRANGI, JL & LL RICHTER. 1994. Balances hídricos de bosques de *Nothofagus* de Tierra del fuego, Argentina. *Revista Facultad de Agronomía* **70**:65-79. La Plata.
- GARIBALDI, LA; T KITZBERGER & EJ CHANETON. 2011. Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-011-1978-0.
- GIVNISH, TJ. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* **106**:131-160.
- HAMRICK, JL; MJW GODT & SL SHERMAN-BROYLES. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* **6**:95-124.
- HEINEMANN, K; T KITZBERGER & TT VEBLEN. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 25-31.
- HUBER, M & D NOF. 2006. The ocean circulation in the southern hemisphere and its climatic impacts in the Eocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **231**:9-28.
- HUXLEY, J. 1938. Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdragen tot de Dierkunde (Leiden)* **27**: 491-520.
- KÖRNER, CH. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* **115**:445-459.
- KÖRNER, CH. 2007. The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:569-574.
- LAMBERS, H, F CHAPIN & T PONS. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer.
- LARCHER, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*, 3ra ed. Springer, New York.
- LEROUX, JP & S ELGUETA. 2000. Sedimentologic development of a Late Oligocene-Miocene forearc embayment, Valdivia Basin Complex, southern

- Chile. *Sedimentary Geology* **130**:27-44.
- LINHART, YB & MC GRANT. 1996. Evolutionary Significance of Local Genetic Differentiation in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**:237-277.
- LINHART, YB; JB MITTON; KB STURGEON & ML DAVIS. 1981. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity* **46**:407-426.
- MARTÍNEZ PASTUR, G; L PINEDO & C FERNÁNDEZ. 1997. Germinación de semillas y sistemas de propagación clonal en bosques de Tierra del Fuego. *Actas II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Tomo Bosques Nativos y Protección Ambiental*. Posadas, Argentina. Pp. 141-147.
- MATHIASSEN, P. 2010. *Variación y estructura genética en Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser "lenga" a lo largo de diferentes gradientes ambientales*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, S.C. de Bariloche, Rio Negro, Argentina.
- MATHIASSEN, P & AC PREMOLI. 2010. Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in Austral South America. *Molecular Ecology* **19**:371-385.
- MILLER, KG; MA KOMINZ; JV BROWNING; JD WRIGHT; GS MOUNTAIN; ET AL. 2005. The Phanerozoic Record of Global Sea-Level Change. *Science* **310**: 1293-1298.
- MITTON, JB. 1995. Enzyme heterozygosity and developmental stability. *Acta Theriologica supplement* **3**:33-54.
- MUÑOZ-SCHICK, M. 1980. *Flora del Parque Nacional Puyehue*. Editorial Universitaria, Santiago.
- OHSAWA, T & Y IDE. 2008. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Global Ecology and Biogeography* **17**:152-163.
- OLEKSYN, J; MG TJOELKER & PB REICH. 1998. Adaptation to changing environment in Scots pine populations across a latitudinal gradient. *Silva Fennica* **32**:129-140.
- PEÑUELAS, J & M BOANA. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* **9**:131-140.
- POOLE, I; AMW MENNEGA & DJ CANTRILL. 2003. Valdivian ecosystems in the late Cretaceous and Early Tertiary of Antarctica: further evidence from myrtaceous and eucryphiaceous fossil Wood. *Review of Palaeobotany and Palynology* **124**:9-27.
- PREMOLI, AC. 1994. *Genetic, morphological, and ecophysiological variation in geographically restricted and widespread species of Nothofagus from southern South America*. Unpublished D. Phil. Thesis, University of Colorado, Boulder, USA.
- PREMOLI, AC. 1996. Allozyme polymorphisms, outcrossing rates, and hybridization of South American *Nothofagus*. *Genetica* **97**:55-64.
- PREMOLI, AC. 2003. Isozyme polymorphisms provide evidence of clinal variation with elevation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Heredity* **94**:218-226.
- PREMOLI, AC. 2004. Variación en *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga). Pp. 145-166 en: Donoso, C; AC Premoli; L Gallo & R Iliniza (eds.). *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- PREMOLI, AC & C BREWER. 2007. Environmental vs. genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. *Australian Journal of Botany* **55**:585-591.
- PREMOLI AC; KITZBERGER T. 2005. Regeneration mode affects spatial genetic structure of *Nothofagus dombeyi* forests. *Molecular Ecology* **14**:2319-2329.
- PREMOLI, AC & L STEINKE. 2008. Genetics of sprouting: effects of long-term persistence in fire-prone ecosystems. *Molecular Ecology* **17**:3827-3835.
- PREMOLI, AC; P MATHIASSEN; MC ACOSTA & VA RAMOS. 2011. Phylogeographically concordant chloroplast DNA divergence in sympatric *Nothofagus* s.s. How deep can it be? *New Phytologist* doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03861.x.
- PREMOLI, AC; E RAFFAELE & P MATHIASSEN. 2007. Morphological and phenological differences in *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. *Austral Ecology* **32**:515-523.
- PUIGDEFÁBREGAS, J; G DEL BARRIO & R ITURRASPE. 1988. Régimen térmico estacional de un ambiente montañoso en la Tierra del fuego, con especial atención al límite superior del bosque. *Pirineos* **132**:37-48. JACA.
- RABASSA, J; AM CORONATO & M SALEMME. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* **20**:81-103.
- RAMOS, VA. 1982. Las intrusiones del Terciario en el Norte de la Patagonia. *III Congreso Geológico Chileno (Concepción)*, Actas I(A). Pp. 262-288.
- REYES-DÍAZ, M; M ALBERDI; F PIPER; LA BRAVO & LJ CORCUERA. 2005. Low temperature responses of *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus nitida*, two evergreen species from south central Chile. *Tree Physiology* **25**:1389-1398.
- RIVEROS, M; MA PARADES; MT ROSAS; E CARDENAS; J ARMESTO; ET AL. 1995. Reproductive biology in species of the genus *Nothofagus*. *Environmental and Experimental Botany* **35**:519-524.
- SCHULZE, ED & AE HALL. 1982. Stomatal responses,

- water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. Pp. 181-230 en: Lange, OL; PS Nobel; CB Osmond & H Ziegler (eds.). *Encyclopedia of plant physiology* 12B. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- STEINKE, L; AC PREMOLI; CP SOUTO & M HEDRÉN. 2008. Adaptive and neutral variation of the resprouter *Nothofagus antarctica* growing in distinct habitats in north-western Patagonia. *Silva Fennica* **42**: 177-188.
- STEPHAN, W. 2010. Genetic hitchhiking versus background selection: the controversy and its implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**:1245-1253.
- STRAUSS, SY & AA AGRAWAL. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:179-185.
- SUÁREZ, M & M MÁRQUEZ. 2007. Cuenca de retroarco toarciana en Patagonia central (Chubut), Argentina: cierre, migración del arco y ambiente tectónico durante el Jurásico Medio. *Revista Geológica de Chile* **34**:63-79.
- THORN, VC & R DECONTO. 2006. Antarctic climate at the Eocene/Oligocene boundary-climate model sensitivity to high latitude vegetation type and comparisons with the palaeobotanical record. *Palaeogeography and Palaeoecology* **231**:134-157.
- TORTORELLI, L. 1956. *Maderas y Bosques Argentinos*. Ed. Acme, S.A.I. Buenos Aires.
- TUKHANEN, S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennicae* **145**:1-64.
- VEBLEN, TT. 1985. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forest of Chile. *National Geographic Research* **1**:161-184.
- VEBLEN, TT; DH ASHTON; FM SCHLEGEL & AT VEBLEN. 1977. Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile. *Journal of Biogeography* **4**:275-294.
- VEBLEN, TT; C DONOSO; T KITZBERGER & AJ REBERTUS. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: Veblen, TT; RS Hill & J Read (eds.). *Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press.
- WILF, P; KR JOHNSON; NR CÚNEO; ME SMITH; BS SINGER; ET AL. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* **165**:634-650.
- ZUÑIGA, R; M ALBERDI; M REYES-DÍAZ; E OLIVARES; S HESS; ET AL. 2006. Seasonal changes in the photosynthetic performance of two evergreen *Nothofagus* species in south central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **79**:489-504.