

Hibridación natural entre roble (*Nothofagus obliqua*) (Mirb) Oerst. y raulí (*N. alpina*) (Poepp. & Endl.) Oerst, en bosques del sur de Chile

Natural hybridization between *Nothofagus obliqua* (Mirb) Oerst. and
N. alpina (Poepp. & Endl.) Oerst in forests of southern Chile

CLAUDIO DONOSO¹, JUAN MORALES¹
y MAGDALENA ROMERO²

¹Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales; ²Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias
Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

RESUMEN

La existencia de híbridos entre *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* se postuló a partir de observaciones de individuos con características intermedias encontrados en "renovales" de la precordillera andina de Talca y en plantas de vivero obtenidas en Valdivia con semillas de raulí de la región. Con muestras obtenidas de ambos tipos se intentó comprobar la hipótesis utilizando las técnicas del índice de hibridación de Anderson y el análisis comparativo de las características anatómicas de las hojas y de la madera y el análisis cromatográfico de flavonoides de las hojas. Los resultados constituyen evidencia de que *N. obliqua* y *N. alpina* hibridizan en forma natural, fenómeno que habría ocurrido preferentemente en áreas donde se han desarrollado "renovales" mixtos por efecto de alteraciones pasadas. Algunos resultados sugieren la posibilidad de introgresión hacia las poblaciones de *N. obliqua*.

Palabras claves: Hibridación natural, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus alpina*, índice de hibridación, flavonoides, introgresión.

ABSTRACT

Hybridization between *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* is suggested from observations of trees with intermediate characteristics in second-growth mixed forest of the Andean mountains of Talca, and among nursery plants of *N. alpina* grown in Valdivia. The hybridization hypothesis was tested for samples from both areas, using the Anderson's Hybrid Index technique, anatomical characteristics of leaves and wood chromatographic analysis of leaf flavonoid compounds. Results support the presence of natural hybridization between *N. obliqua* and *N. alpina*. This seems to have occurred mainly in areas of mixed second-growth forests resulting after human intervention. There is also some evidence for introgression of *N. alpina* into *N. obliqua* populations.

Key words: Natural hybridization, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus alpina*, hybrid index, flavonoids, introgression.

INTRODUCCION

Las evidencias de hibridación entre especies del género *Nothofagus* se han acumulado rápidamente en los últimos años. Se ha demostrado que las especies neozelandesas del género hibridizan casi todas entre sí (Poole 1951, 1964, Van Steenis 1953). Del mismo modo, se ha demostrado en Chile la hibridación entre *Nothofagus dombeyi*, *N. nitida* y *N. betuloides* (Donoso y Atienza 1983, 1984), y entre las caducifolias *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. (Roble)

y *N. glauca* (Phil) Krasser (Hualo) (Donoso y Landrum 1976, 1979). En todos los casos de hibridación descritos en Chile ella coincide con zonas de coexistencia local de poblaciones de las especies parentales.

Las especies de *Nothofagus* chileno-argentinas *Nothofagus alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst. (Raulí) (= *N. procera*) y *N. obliqua* (Mirb.) Oerst. (Roble) figuran entre las más conocidas e importantes; esto debido a su gran valor maderero y a su rango de distribución próxima a zonas pobladas y accesibles. Ellas constituyen poblaciones

normalmente disyuntas que presentan áreas de contacto o ecotonos a lo largo de toda la distribución de *N. alpina*, especie que posee una distribución más restringida que *N. obliqua*. Como consecuencia de la explotación e incendios posteriores ocurridos en estos bosques, así como del abandono de tierras, previamente deforestadas para uso agrícola o ganadero, se han desarrollado bosques de segundo crecimiento, conocidos como "renovales" clasificados en el tipo forestal llamado Roble-Raulí-Coigüe (Donoso 1981), en el que, debido a la alteración antrópica señalada, se han producido numerosos bosques mixtos de *N. alpina*-*N. obliqua*.

A pesar de estas características de la distribución de ambas especies y de similitudes en características fisiológicas como tasa de crecimiento, longevidad, hábito y tamaño, no se tienen antecedentes sobre su posible hibridación en Chile. En Inglaterra, en cambio, existen evidencias de la ocurrencia del fenómeno en plantas de vivero (Wingston 1979). Lennon *et al.* (1982) y Wingston (1983) analizaron las características morfológicas de plántulas y árboles obtenidos de semillas de los supuestos híbridos verificando su condición de tales.

Lennon *et al.* (1987) sugieren incluso que el nombre correcto de Raulí sería *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil y que el epíteto "alpina" se aplicaría en realidad a *Nothofagus x alpina* (Poepp & Endl.) Oerst. (pro. sp.) Raulí x Roble, siendo sus padres *N. nervosa* x *N. obliqua*. En Chile y Argentina se habla sólo de *N. alpina* (= *N. procera*). Se prefiere, entonces, no usar el nombre *N. nervosa* hasta que esté aceptado taxonómicamente en Chile.

Recientemente, a raíz de un muestreo de renovales de *N. obliqua* y *N. alpina* realizado a lo largo de toda su distribución en Chile, se encontraron individuos y pequeñas poblaciones que podrían representar híbridos. Los supuestos híbridos presentaban características de ambas especies en hojas, yemas y cortezas. Estas poblaciones fueron encontradas en la precordillera de la región mediterránea de Chile, entre los 35 y 36° Lat. Sur. Poste-

riormente se detectaron individuos con características de híbridos en plantas de vivero de 2 años en platabandas de *N. alpina* en Valdivia (40° Lat. Sur). Estas plantas correspondían a diversas procedencias en la región. El propósito de esta investigación es obtener evidencias que comprueben la ocurrencia de híbridos entre *N. obliqua* y *N. alpina* en poblaciones naturales adultas y en sus descendientes en vivero.

Caracterización de las especies padres

Nothofagus obliqua y *N. alpina* pertenecen a la sección Calucechinus (Hombr. & Jacq.) Krasser y a la subsección Antarcticæ (van Steenis 1953) del género *Nothofagus*.

Nothofagus obliqua es un árbol caducifolio de 30 a 40 m de alto, de tronco recto cilíndrico, de hasta más de 2 m de diámetro. Presenta hojas simples y alternas, de borde más o menos ondulado y forma ovalada a oval-lanceolada. Florece de septiembre a octubre, dependiendo de la latitud donde se le encuentre. La corteza es variable y se caracteriza por desprenderse en placas irregulares. (Donoso 1972, Donoso y Landrum 1973, Hoffmann 1978, Rodríguez *et al.* 1983, Donoso 1984). Se distribuye por la cordillera de los Andes desde Colchagua (33°S) a Llanquihue (41°S) y por la cordillera de la Costa desde el sur del río Aconcagua hasta Llanquihue. Desde Malleco al sur se le encuentra frecuentemente en el llano central (Donoso 1972, 1974, Donoso y Landrum 1973). En el área septentrional de su distribución el clima es mediterráneo y al sur se desarrolla un clima templado húmedo (Di Castri y Hajek 1976). La precipitación a lo largo de toda la distribución varía en el sentido latitudinal y altitudinal. *N. obliqua* crece normalmente en suelos franco arcillosos profundos y en suelos trumao, derivados de cenizas volcánicas; sin embargo, puede crecer en suelos muy pedregosos en los riscos o filos de montañas, en las riberas de ríos y cerca del límite altitudinal de la vegetación arbórea, en cuyo caso tiende a achaparrarse (Van Steenis 1953, Muñoz 1965, Nimmo 1971, Donoso 1979). En la cordillera de los Andes ocupa diferentes altitudes, dependiendo de la

latitud. En muchos sectores forma ecotonos con raulí. Roble presenta una clara variación clinal latitudinal y altitudinal y muy probablemente ecotipos de altura (Donoso 1979a, 1979b, 1981).

Nothofagus alpina es un árbol caducifolio, de hasta 40 m de alto, cuyo tronco puede sobrepasar los 2 m de diámetro. Presenta hojas simples, alternas de forma aovada elípticas, de borde suavemente aserrado. La corteza se caracteriza por presentarse agrietada longitudinalmente. Florece de septiembre a octubre, algunos días después que roble (Donoso y Landrum 1973, Hoffmann 1978, Rodríguez *et al.* 1983). Se presenta en ambas cordilleras desde el río Teno, provincia de Curicó (35°S), hasta el sur de la provincia de Valdivia (40°30'S) en los Andes y desde el río Itata (36°30') hasta el norte de la localidad de Fresia (41°30'S) por la Costa (Donoso 1974, 1978). Se desarrolla en un clima principalmente templado húmedo (Di Castri y Hajek 1976) en que el período seco disminuye en forma paulatina hacia el sur. Altitudinalmente raulí se encuentra entre 500 y 1.000 m s.n.m. aproximadamente. Crece de preferencia en altitudes medias, en que no se producen temperaturas muy bajas; es por lo tanto, una especie más termófila que roble (Weinberger 1973, Donoso 1978, 1986). Los suelos de la cordillera de los Andes son generados por rocas volcánicas y basálticas, que en erupciones sucesivas han sido cubiertas por material y cenizas volcánicas (Donoso 1978, 1981). En la cordillera de Nahuelbuta se desarrolla en cambio en suelos desarrollados sobre roca granítica (Donoso *et al.* 1981).

MATERIAL Y METODOS

El estudio y la recolección de material se llevaron a efecto en tres áreas diferentes. 1) Área de Protección Radal-7 Tazas, ubicada en la precordillera de los Andes de Curicó y Talca (35°23'-35°33' Lat. Sur y 70°56'-71°05' Long. W.); 2) Área de Protección Vilches en la precordillera de Talca (35°29'-35°39' Lat. Sur y 70°58'-71°08' Long. W.); 3) Vivero de la Facul-

tad de Ciencias Forestales de la Universidad Austral de Chile, ubicado en el acceso norte de Valdivia. Las áreas 1 y 2 se ubican en un clima templado cálido con estación seca prolongada (Fuenzalida 1965), pero con una alta concentración de la precipitación que llega hasta los 2.000 mm anuales. Sobre 800 m, parte de la precipitación en el invierno es de tipo nival. Los suelos en que se desarrollan los bosques de *Nothofagus* de donde se obtuvieron muestras son de tipo trumao. En el pasado estos bosques fueron sobreexplotados y cortados como parte de un proceso de agricultura migratoria de extracción de madera, leña y carbón, lo que determinó el desarrollo de renovales de *Nothofagus* que hoy continúan siendo alterados. En ambas áreas se encontraron individuos posiblemente híbridos. En vivero, en platabandas sembradas con semillas de *N. alpina* de diferentes procedencias, se reconocieron individuos con características intermedias entre *N. obliqua* y *N. alpina*.

Debido a que las especies de *Nothofagus* no florecieron en el año en que se efectuó el estudio, se trabajó sólo con muestras de hojas y madera. En las Áreas de Protección se obtuvieron muestras de hojas de una sola exposición y de la parte más baja de la copa de los árboles (5 robles, 10 raulíes y 37 supuestos híbridos de los bosques de Radal-7 Tazas, y 4 robles, 3 raulíes y 9 supuestos híbridos de Vilches). En el vivero se recolectaron todas las hojas de 10 robles, 10 raulíes y 20 supuestos híbridos.

Se seleccionaron características de las hojas que presentaban diferencias claras entre las dos especies (Tablas 1 y 2). Ellas fueron utilizadas para obtener los índices de hibridación (Anderson 1949). Se asignó un valor 1 a cada característica típica de *N. alpina* y un valor 0 a cada característica de *N. obliqua*. Si una característica presentaba una condición intermedia se le asignó un valor 0,5. De este modo cada individuo resultó con un valor determinado por la suma de los valores asignados a sus características y que es conocido como índice de hibridación total (Tablas 1 y 2).

Para complementar la información entregada por el índice de hibridación, para el caso de las muestras de vivero, se efectuó

TABLA 1

Valor de índice de hibridación total y por cada característica foliar de individuos de *N. obliqua*, *N. alpina* y supuestos híbridos de Areas de Protección.

Values of the hybridization index for leaf characteristics of *N. obliqua*, *N. alpina*, and possible hybrids from protected areas.

Características foliares	<i>N. obliqua</i>			HIBRIDOS *							<i>N. alpina</i>		
	N = 9	19	20	Radal-Siete			Tazas		Vilches		9	N = 13	
				21	25	26	33	34	35	1	6		
Nº nervios secundarios	0	0	0	0	0,5	0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0	1
Nº dientes	0	1	1	1	1	0,5	1	1	1	1	0	1	1
Borde	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Apice	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Forma yema foliar	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Color yema foliar	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Pelos nervios secundarios	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1
Pelos lámina envés	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Pelos lámina haz	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
Pelos glandulares	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Superficie foliar	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0	0	0	0	0,5	0	1
Indice de hibridación	0	5,5	6,5	6,5	7,0	5,0	5,0	7,5	5,5	5,5	6,0	6,0	11

(*) Los números corresponden a la numeración de los individuos híbridos (1 a 37 en Radal - 7 Tazas y 1 a 9 en Vilches).

TABLA 2

Valor índice de hibridación total y por cada característica foliar de plantas de vivero de *N. obliqua*, *N. alpina* y supuestos híbridos.

Values of the hybridization index for leaf characteristics of nursery plants of *N. obliqua* and *N. alpina*

Características foliares	<i>N. obliqua</i>		HIBRIDOS *									<i>N. alpina</i>	
	N = 10	2	4	5	6	14	15	16	17	18	19	20	N = 10
Nº nervios secundarios	0	0	0,5	0,5	0,5	1	0,5	0,5	0	0,5	0,5	0	1
Nº dientes	0	1	1	1	1	1	1	0,5	1	1	1	1	1
Borde	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0,5	1
Forma ápice	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0,5	1
Pelos nerv. princ. envés	0	0,5	0,5	0,5	0	0,5	1	0	0,5	0,5	1	0,5	1
Pelos nerv. secund. envés	0	0,5	0,5	0	0	0,5	1	0	0,5	0,5	1	0,5	1
Pelos lámina envés	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
Pelos glandulares	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pelos nerv. princ. haz	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pelos nerv. secund. haz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	1
Pelos lámina haz	0	0	0	0	0	0,5	1	0	0,5	0,5	1	0	1
Superficie foliar	0	0,5	0,5	0,5	0,5	1	0,5	1	0	0,5	0,5	0	1
Indice de hibridación	0	7,5	7,0	5,0	5,0	5,5	10,0	5,0	6,5	7,5	8,5	5,0	12,0

(*) Los números corresponden a la numeración de los individuos híbridos (1 a 20 en vivero).

un análisis de características anatómicas de las hojas en tres zonas (ápice, borde y nervio medio). En general, este tipo de características de las hojas pueden ser modificadas por el medioambiente (Esau 1959). Por esa razón se analizaron sólo las hojas de vivero, puesto que las plantas se

desarrollaban bajo condiciones homogéneas, lo que hace posible inferir que las diferencias que se encuentren podrían obedecer a variación genética.

Las ocho características comparadas fueron: (1) Número de células parenquimáticas en relación con número de células

epidérmicas, (2) Estratos de células parenquimáticas de empalizada, (3) Proporción en grosor del parénquima de empalizada en relación con el parénquima esponjoso, (4) Presencia de cavidades lisígenas en la epidermis superior e inferior, (5) Grosor de la epidermis superior e inferior (u), (6) Grosor de la hoja (u), (7) Grosor de la cutícula (u), (8) Presencia de haz conductor con tejido mecánico en borde interepidérmico.

Con las muestras de madera obtenidas en los bosques de las Areas de Protección, se realizó una caracterización anatómica de la madera de primavera. Se evaluaron las características siguientes: (1) Poros por mm², (2) Número de poros solitarios, (3) Número de poros agrupados, (4) Número de poros múltiples, (5) Radios por mm², (6) Composición porcentual de elementos celulares, (7) pH, (8) Extraíbles (sustancias secundarias de la madera que se extraen mediante un solvente), (9) Lignina (%), (10) Holocelulosa (%).

Finalmente se efectuó un análisis cromatográfico bidimensional en placas de celulosa (Domínguez 1975) en los flavonoides de las hojas. Estos compuestos fueron extraídos en una solución de etanol, agua y HCl concentrado (80:19:1) que se aplicó durante 48 horas. El extracto amílico obtenido después de purificar la solución resultante se sembró en las placas de celulosa y se desarrolló en cámara cromatográfica empleando una solución de n-butanol, ácido acético glacial y agua destilada (5:3:4) (Donoso y Landrum 1979, Donoso y Atienza 1983). Los cromatogramas se revelaron con luz ultravioleta y con vapores de amoníaco, y se compararon aquellos obtenidos para los padres putativos con aquellos de los hipotéticos híbridos.

RESULTADOS

Análisis morfológico-anatómico

A través del índice de hibridación se muestran en forma comparada las características morfológicas externas de las hojas de las especies padres y de algunos supuestos híbridos correspondientes a

individuos de bosques de las Areas de Protección (Tabla 1) y a individuos de vivero (Tabla 2). En ambos casos se observa que algunas características de los híbridos son iguales a las de una u otra especie padre y varias de ellas son intermedias entre aquellas propias de las especies padres. En las Areas de Protección 7 ejemplares tuvieron valores índice de 5, 5,5 y 6, que corresponden a valores exactamente intermedios, mientras que 4 individuos mostraron valores más altos (Tabla 1). Entre las jóvenes plantas de vivero sólo 2 presentaron valores estrictamente intermedios (5,5 y 6,5), mientras que 4 mostraron valores menores y 5, valores entre 7 y 10 (Tabla 2).

Las Figs. 1 y 2 muestran la distribución de frecuencia del índice de hibridación en todos los individuos de terreno y vivero analizados. Las figuras sugieren hibridación entre *N. alpina* y *N. obliqua* y cierta tendencia a segregación e incluso posible retrocruzamiento hacia la especie padre *N. obliqua* en el caso de los bosques de las Areas de Protección (Fig. 1), puesto que los índices se concentran hacia el índice de *N. obliqua* (0) (Stebbins 1950, Grant 1971).

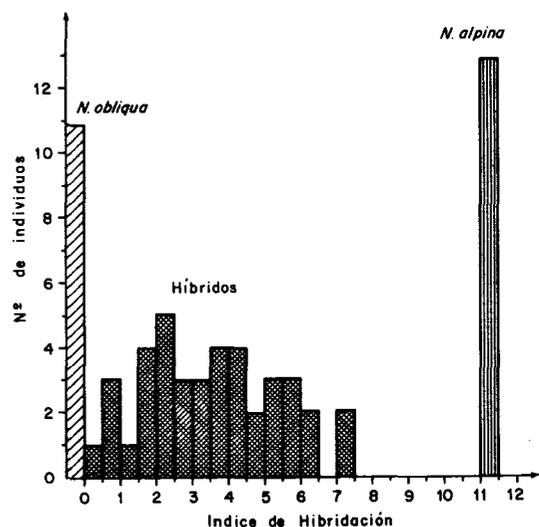


Fig. 1: Histograma de frecuencia para los valores del índice de hibridación. Individuos de Areas de Protección.

Frequency histogram for hybrid index values. Plants from Protection Areas.

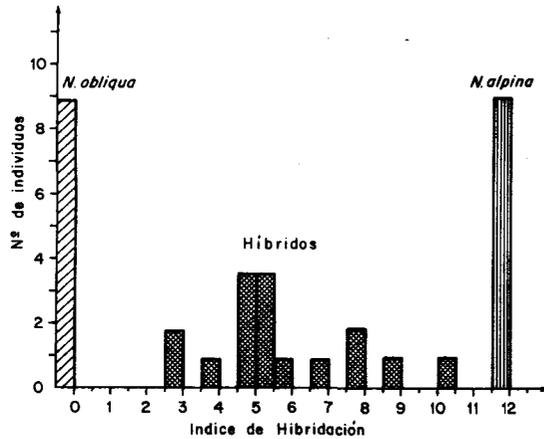


Fig. 2: Histograma de frecuencia para los valores de índice de hibridación. Plantas de vivero.

Frequency histogram for hybrid index value. Nursery plants.

Al analizar las características foliares se observó que había diferencias entre *N. alpina*, *N. obliqua* y los supuestos híbridos (Tabla 3).

Los híbridos presentan una mezcla de las características de ambos padres; en cuanto al número de células parenquimáticas por células epidérmicas, presentan características de uno u otro padre, en relación a la presencia u ocurrencia de cavidades lisígenas en la epidermis superior, y poseen un espesor de cutícula superior intermedio, o claramente mayor o menor que la de los padres, que son en cambio bastante uniformes entre sí. Este análisis constituye una nueva evidencia en favor de la hibridación entre *N. obliqua* y *N. alpina*.

Las características anatómicas de la

TABLA 3

Características anatómicas diferenciales de las hojas de *N. alpina*, *N. obliqua* y de los supuestos híbridos.

Differential anatomical characteristics of leaves of *N. alpina*, *N. obliqua* and putative hybrids.

Especies	Parte de la hoja*	Relación Nº células parenquimáticas/epidérmicas	Relación parénquima empalizada/esponjoso	Cavidades lisígenas epidermis superior	Espesor cutícula superior (u)
<i>N. alpina</i>	Apice	1-2	1 : 1	Ausentes	3,55
	Borde	1-2	1 : 2	Ausentes	3,85
	Nervio medio	1-2	1 : 2	Ausentes	3,85
Híbrido 9	Apice	1-2-3	1 : 1	Presentes	3,37
	Borde	1-2-3	1 : 1	Presentes	4,81
	Nervio medio	1-2-3-4	1 : 1 ó 2	Presentes	3,37
Híbrido 3	Apice	1-2-3	2 : 1	Ausentes	4,57
	Borde	1-2-3	2 : 1	Presentes	4,24
	Nervio medio	1-2-3	2 : 1	Ausentes	4,40
Híbrido 6	Apice	1-2-3-4	2 : 1	Ausentes	5,53
	Borde	1-2-3-4	1 : 1	Ausentes	5,05
	Nervio medio	1-2-3-4	2 : 1	Ausentes	4,13
Híbrido 7	Apice	1-2-3-4	1 : 1	Presentes	3,21
	Borde	1-2-3-4	1 : 1	Presentes	2,24
	Nervio medio	1-2-3-4	1 : 1	Presentes	3,02
Híbrido 16	Apice	1-2-3-4	1 : 1	Presentes	3,47
	Borde	1-2-3-4	2 : 1	Presentes	3,85
	Nervio medio	1-2-3-4	1 : 1	Presentes	3,01
Híbrido 14	Apice	1-2-3-4	1 : 1,5 ó 2	Ausentes	4,47
	Borde	1-2-3-4	1 : 1	Ausentes	4,09
	Nervio medio	1-2-3-4	1 : 1,5 ó 2	Ausentes	4,09
<i>N. obliqua</i>	Apice	2-3	1 : 1	Presentes	4,62
	Borde	2-3-4	1 : 2	Presentes	4,35
	Nervio medio	2-3-4-5	1 : 1	Presentes	4,90

madera analizadas son bastante contrastantes entre *N. alpina* y *N. obliqua*, excepto el número de radios uniseriados por mm² que es igual en ambas especies (Tabla 4). Los valores que presentan los híbridos en cuanto a madera son extremadamente diversos, siendo frecuentemente muy superiores o muy inferiores a los valores de los padres. No hay una posición claramente intermedia, pero las grandes diferencias en valores son indicativas de que los híbridos

tienen distinta identidad a los supuestos padres. En otras palabras, poseen características propias o híbridas (Anderson 1949). Esto se comprueba al encontrar que 4 de los híbridos analizados (34, 35, 36 y 37) presentan agrupaciones de más de 7 vasos, lo que apoya la hipótesis del híbrido, puesto que ni *N. alpina* ni *N. obliqua* presentan agrupaciones de más de 7 vasos (Bezanilla 1974; Siebert e Izaurieta 1973; Díaz-Vaz *et al.* 1986).

TABLA 4

Comparación de algunas características de la madera de *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y supuestos híbridos.

Comparison of the wood characteristics of *Nothofagus alpina*, *N. obliqua*, and putative hybrids.

Características	Especie		HIBRIDOS					
	<i>N. alpina</i>	<i>N. obliqua</i>	1	2	3	4	5	6
Poros por mm ²	60	77	87	67	76	64	110	92
Nº poros solitarios	35	39	44	33	28	19	36	27
Nº poros agrupados	9	13	10	7	14	17	21	14
Nº poros múltiples	16	25	54	27	34	28	53	51
Radios por mm ²	44	54	43	57	44	49	68	57
Radios uniseriados	26	26	6	22	14	13	18	11
Radios biseriados	18	25	35	35	30	36	50	42

Análisis cromatográfico:

Los cromatogramas de individuos de *N. obliqua* son similares entre sí, detectándose la ausencia de algunas manchas en ocasiones (Fig. 3) derivada probablemente de diferencias de concentración de extractos. Lo mismo ocurre con los cromatogramas de *N. alpina* (Fig. 3). Ambas especies presentan en sus cromatogramas una mancha denominada L en *N. obliqua* y T en *N. alpina* que, aunque muy similares en posición, difieren en cuanto a color.

Los cromatogramas de los híbridos de las Areas de Protección muestran claramente la condición de tales de dichos individuos (Fig. 4). En primer lugar, todos los cromatogramas de híbridos son diferentes de aquellos propios de las especies padres. Contribuye a esto el hecho de que todos presentan manchas propias, que pueden llamarse manchas híbridas (indicadas con un número latino en la

Fig. 4). Es clara evidencia de hibridación la presencia de manchas típicas, tanto de *N. alpina* como de *N. obliqua*, junto a las manchas híbridas, en un mismo cromatograma de un individuo híbrido (Fig. 4).

La Fig. 5 muestra los cromatogramas de los individuos de *N. obliqua* y *N. alpina* representativos de las muestras obtenidas de plantas de vivero. Los cromatogramas obtenidos son más homogéneos para cada una de las especies padres que aquellos correspondientes a individuos adultos de las Areas de Protección. También en estos cromatogramas se observa una mancha F de *N. obliqua* y una U de *N. alpina* que son similares en cuanto a forma y posición, pero diferentes en cuanto a color.

La Fig. 6 muestra los cromatogramas de ejemplares híbridos de vivero. En ellos se observan numerosas manchas que no aparecen en los padres, las que corresponden a manchas híbridas. Además, el cro-

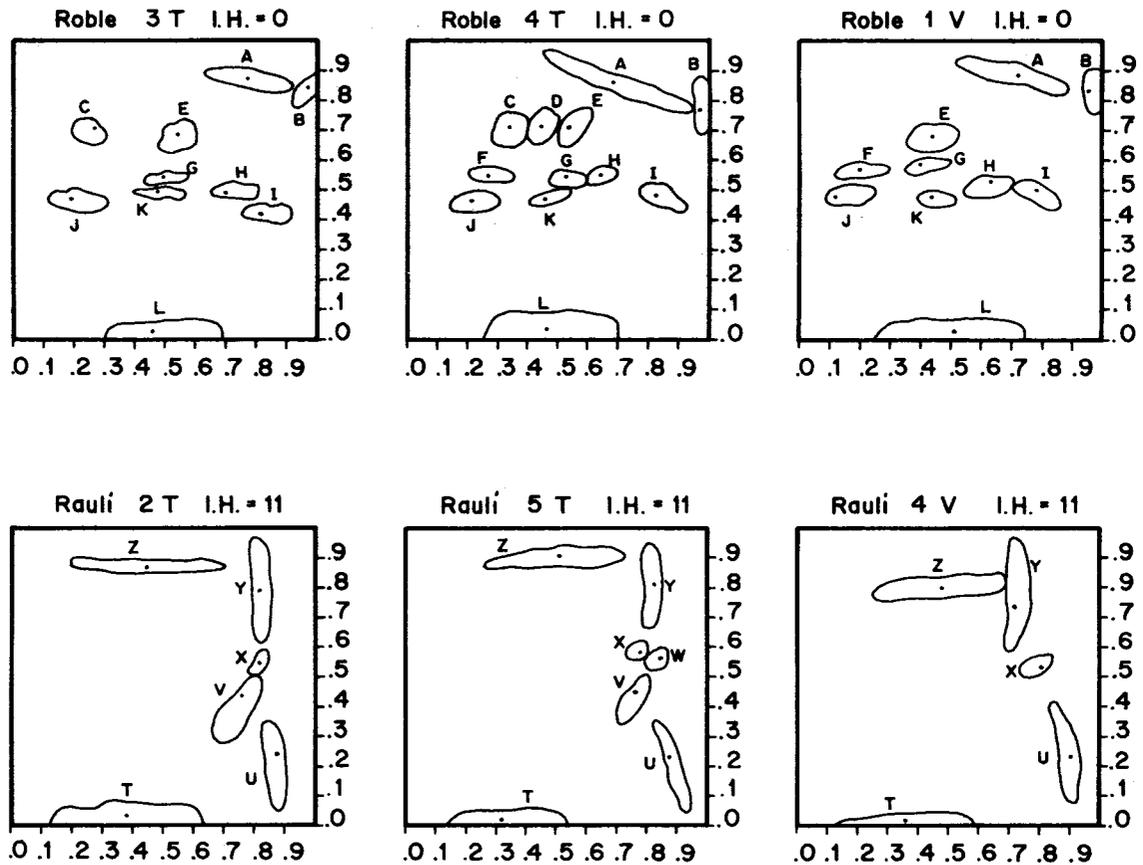


Fig. 3: Cromatogramas de flavonoides de *Nothofagus obliqua* (Roble) y *Nothofagus alpina* (Raulí) correspondientes a Areas de Protección. (I.H. = índice de hibridación).

Chromatograms of flavonoids of individuals of *Nothofagus obliqua* and *N. alpina* (Raulí) from Protection Areas (I.H. = hybridization index).

matograma del híbrido 2 presenta una mancha de cada especie padre (Fig. 6), el del híbrido 7 presenta tres manchas de *N. obliqua* y una de *N. alpina* (Fig. 6) y el del híbrido 18 muestra tres manchas de *N. obliqua* y ninguna de *N. alpina* (Fig. 6).

Si se comparan los cromatogramas de las especies padres de las Areas de Protección con los de las mismas especies de vivero, se aprecia que los de *N. alpina* son relativamente similares entre sí (Figs. 3 y 5), en tanto que los de los individuos de *N. obliqua* son bastantes disímiles (Figs. 3 y 5). Este hecho podría explicarse por la variación clinal que presenta *N. obliqua* a lo largo de toda su distribución (Donoso 1979). Los individuos muestreados de las Areas de Protección a las latitudes 35° y

36°S serían genéticamente diferentes de aquellos de vivero que proceden de bosques a la latitud 40°S. Por otro lado, la gran variabilidad de *N. obliqua* en la región mediterránea de Chile parece deberse también a una posible introgresión de *N. glauca* en las poblaciones de *N. obliqua* a través del híbrido fértil *N. leoni* (Donoso y Landrum 1979). Esta condición podría constituir una segunda explicación de cromatogramas diferentes para los individuos de *N. obliqua* del norte, de aquellos del sur, donde no existe el efecto de introgresión señalado.

DISCUSION

Los resultados obtenidos son suficiente evidencia para demostrar que *N. obliqua* y

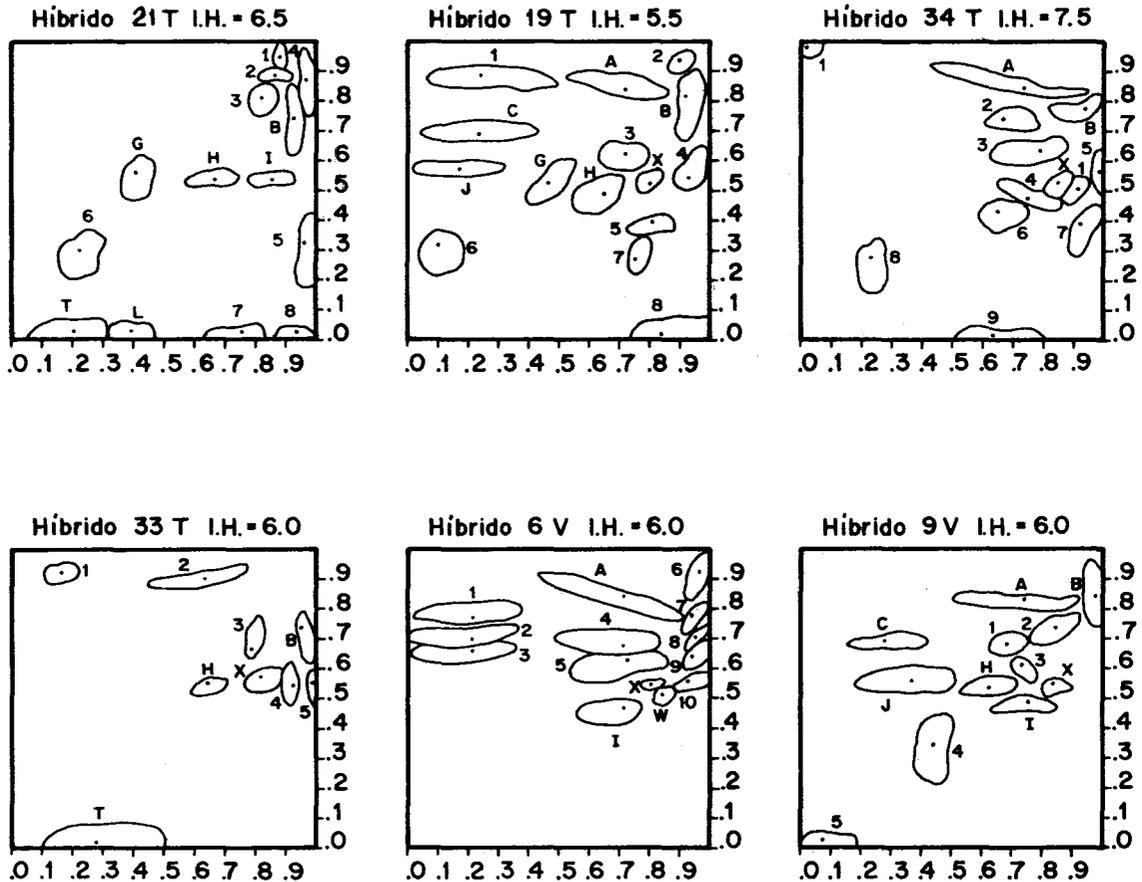


Fig. 4: Cromatogramas de flavonoides de supuestos híbridos de las Areas de Protección. (I.H. = índice de hibridación).

Chromatograms of inferred hybrid specimens. Protection Areas. (I.H. = hybridization index).

N. alpina hibridizan naturalmente. En el terreno, el fenómeno es observable en áreas en que ambas especies se encuentran asociadas, situación que se presenta en las altitudes intermedias de las distribuciones altitudinales de *N. alpina* y *N. obliqua*. Esta condición de tipo ecotonal en que se encuentran los híbridos se ha extendido en los últimos 50 años como consecuencia de la alteración antrópica (Donoso 1981). Ella ha determinado la formación de un hábitat "híbrido" donde, según Anderson (1949), se facilita el desarrollo de individuos híbridos.

Los híbridos de *N. obliqua* y *N. alpina* de las poblaciones andinas de Talca presentan características más cercanas a *N. obliqua*, lo que sugiere una probable introgresión que se manifiesta en la mayor variabilidad de *N. obliqua*, fenómeno ya

documentado como consecuencia de la hibridación entre *N. obliqua* y *N. glauca* en la cordillera andina de Parral (Donoso y Landrum 1979). Si a esto se agrega el fenómeno de variación clinal de *N. obliqua* señalado antes, la interpretación de la variabilidad en esta especie se complica extraordinariamente.

La ocurrencia de un híbrido *N. obliqua* x *N. alpina* puede ser de gran importancia y perspectivas silviculturales. Ambas especies son de alto valor maderero, actual o potencial, y poseen propiedades ecológicas y de la madera que pueden ser combinadas adecuadamente mediante planes y técnicas de mejoramiento genético. Así, por ejemplo, *N. alpina* crece preferentemente sobre suelos profundos en exposiciones sur en altitudes medias, mientras que *N. obliqua* es plástico frente a condiciones variables de

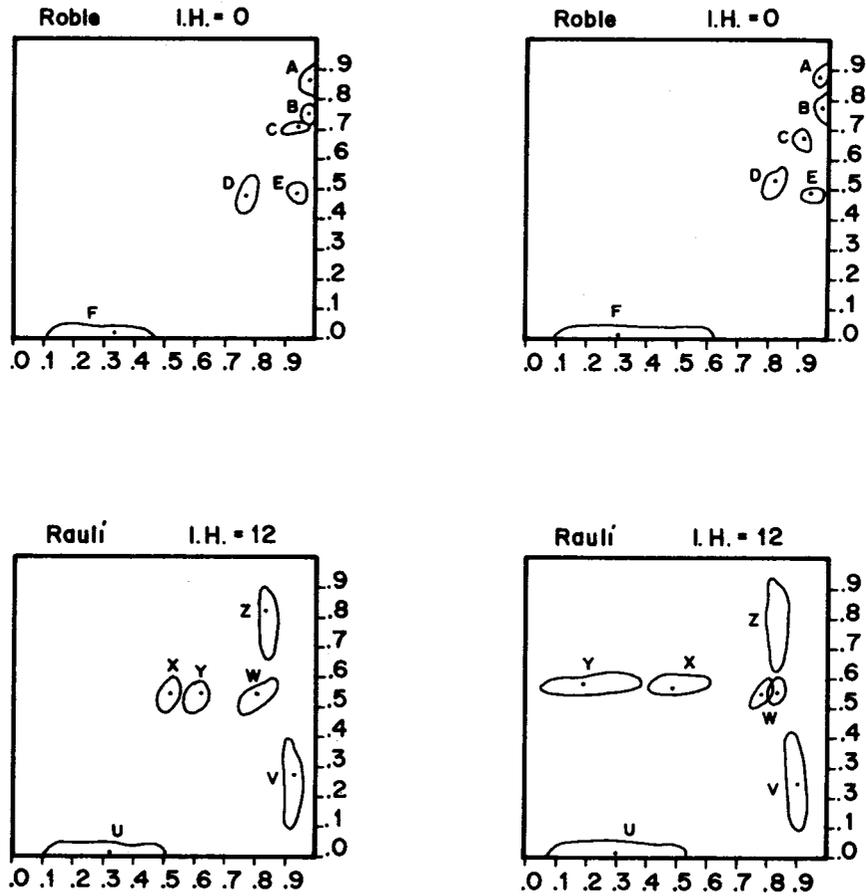


Fig. 5: Cromatogramas de *Nothofagus obliqua* (Roble) y *Nothofagus alpina* (Raulí), individuos de vivero.

Chromatograms of nursery plants of *Nothofagus obliqua* (Roble), and *Nothofagus alpina* (Raulí).

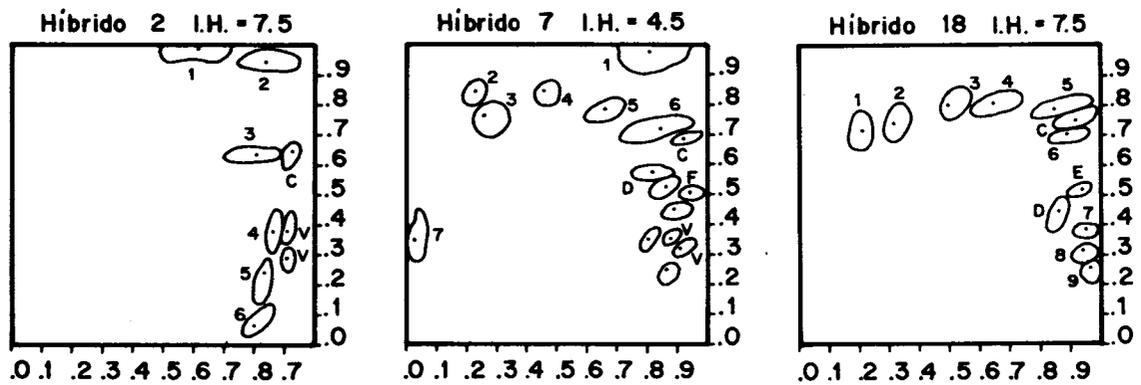


Fig. 6: Cromatogramas de supuestos híbridos obtenidos en vivero.

Chromatograms of inferred hybrid specimens grown in greenhouse.

suelos y topografía. Por esta razón, *N. obliqua* tiene un rango de distribución geográfica y ecológica más amplio que el de *N. alpina*. Las posibilidades de lograr híbridos que, manteniendo las características madereras de *N. alpina*, sean capaces de desarrollarse en una mayor variedad de ambientes son promisorias. Por otro lado, *N. alpina* tiene propiedades fisicomecánicas de la madera que la hacen más cotizada que la de *N. obliqua*. Sin embargo, esta última especie posee propiedades excepcionales en cuanto a durabilidad y resistencia de su madera. La combinación de esas dos características sería deseable en planes de mejoramiento genético.

Finalmente es recomendable iniciar una recolección de semillas de los posibles híbridos para verificar su fertilidad y la posibilidad de iniciar sobre esta base los planes de mejoramiento genético.

Con posterioridad a la finalización de esta investigación se han encontrado individuos híbridos en los "renovales" de Curacautín (aproximadamente 38° Lat. Sur) y en el complejo Panguipulli (aproximadamente 39° Lat. Sur), por lo que este fenómeno puede ser más general de lo documentado en este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores dejan especial constancia del aporte del Profesor Rolando Martínez J., del Instituto de Química de la Universidad Austral de Chile, en la ejecución de la cromatografía de fenoles. Este trabajo está enmarcado en el Proyecto N° S-84-34 "Áreas de crecimiento óptimo de especies chilenas en su zona de distribución natural", de la Dirección de Investigación de la Universidad Austral de Chile.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON E (1949) *Introgressive Hybridization*. Hafner Publishing Company. New York and London.
- BEZANILLA M (1974) Aporte al conocimiento de la estructura anatómica de las especies *N. leoni*, *N. glauca* y *N. obliqua*. Tesis Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile.
- DIAZ-VAZ J, F. DEVLIEGER, H. POBLETE y R. JUACIDA (1986) Maderas comerciales de Chile. Colección Naturaleza de Chile, Vol. 4, Corporación Nacional Forestal X Región.
- DI CASTRI F y E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago.
- DOMINGUEZ (1975) Cromatografía en papel y placa delgada. Unión Panamericana. Departamento de Asuntos Científicos. Serie Química. Washington D.C.
- DONOSO C (1972) Análisis taxonómico y de distribución de las especies caducifolias del género *Nothofagus* en la zona central de Chile. Tesis Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile. Santiago.
- DONOSO C (1974) Dendrología. Árboles y arbustos chilenos. Manual N° 2. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile. Santiago.
- DONOSO C (1978) La silvicultura de *Nothofagus* en Chile. Departamento de Silvicultura y Conservación. Universidad de California. Berkeley. California. USA.
- DONOSO C (1979a) Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de roble. Bosque 3: 1-14.
- DONOSO C (1979b) Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. in Chile. Forest Ecology and Management 2: 53-66.
- DONOSO C (1981) Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de Trabajo N° 38. FAO. DP/CH/76-003. Santiago.
- DONOSO C (1984) Árboles nativos de Chile. Colección Naturaleza de Chile, Vol. 1, Corporación Nacional Forestal X Región.
- DONOSO C y J ATIENZA (1983) Hibridación natural entre especies de *Nothofagus* siempreverdes en Chile. Bosque 5: 21-34.
- DONOSO C y J ATIENZA (1984) Hibridación natural entre *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. y *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser. Medio Ambiente 7: 9-16.
- DONOSO C, V GERDING, B OLIVARES, P REAL, V SANDOVAL, R SCHLATTER y F SCHLEGEL (1984) Antecedentes para el manejo del bosque nativo de Forestal Arauco (Sector Cordillera de Nahuelbuta). Informe de Convenio N° 74. Serie Técnica. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- DONOSO C y L LANDRUM (1973) Manual de identificación de especies leñosas del bosque húmedo de Chile. CONAF. Santiago, Chile.
- DONOSO C y L LANDRUM (1976) *Nothofagus leoni*: hibridación e introgresión en poblaciones de *N. obliqua* y *N. glauca*. Boletín Técnico N° 36. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile, Santiago.
- DONOSO C y L LANDRUM (1979) *Nothofagus leoni* Espinosa a natural hybrid between *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. and *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. New Zealand Journal of Botany 17: 353-360.
- ESAU K (1959) Anatomía vegetal. Edición Omega, Barcelona.
- FUENZALIDA M (1965) Geografía Económica de Chile (Clima). Texto refundido. CORFO.
- GRANT V (1971) Plant Speciation. Columbia University Press, New York, London.
- HOFFMANN A (1978) Flora Silvestre de Chile. Zona Central. Editorial Fundación Claudio Gay, Santiago.
- LENNON JA, ES MARTIN y DL WINGSTON (1982) A scanning electron microscope survey of leaf cuticles of some species of *Nothofagus* Blume in the United Kingdom. Watsonia 14: 231.
- LENNON JA, ES MARTIN, RA STEVENS y DL WINGSTON (1987) *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. & Mil., the correct name for Raulí Chilean southern beech (*N. procera*). Arboricultural Journal 11: 323-332.

- MORALES J (1987) Hibridación natural entre Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst) y Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst.) Tesis. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- MUÑOZ P (1966) Sinopsis de la flora chilena, Editorial de la Universidad de Chile. Tercera edición.
- POOLE A (1951) Hybrid southern beeches. *New Zealand Journal of Forestry* 6: 250-253.
- RODRIGUEZ R, O MATTHEI y M QUEZADA (1983) Flora arbórea de Chile. Editorial Universitaria de Concepción, Chile.
- SIEBERT H y J IZAURIETA (1973) Proporciones volumétricas de los principales tipos de células y biometría de las fibras de 4 latifoliadas del bosque nativo: Raulí, Coigüe, Tapa y Ulmo. Tesis. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- STEBBINS G (1950) Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York.
- VAN STEENIS G (1953) Results of the Arnold expeditions papuan *Nothofagus*. *Journal of the Arnold arboretum*.
- WEINBERGER P (1973) The regeneration of the *Araucaria patagoni Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions. *Totorua* 22: 245-265.
- WINGSTON DL (1979) *Nothofagus* Blume in Britain. *Watsonia* 12: 60-61.
- WINGSTON DL (1973) The ecological, landscape and amenity implications of the introduction of exotic trees into British Forestry. II. The example of *Nothofagus* Blume. *Arboricultural Journal* 7: 3-12.