

TODO LO QUE QUISO SABER SOBRE ELLA Y NO SE ATREVIÓ A PREGUNTAR

DECÁLOGO DE LA LENGUA

Domina las laderas y los bosques australes de Patagonia, muestra gran variación en respuesta a los ambientes que habita y devela su historia escondida en el ADN.

Andrea Cecilia Premoli y Paula Mathiasen

La especie

Las especies de *Nothofagus*, familia Nothofagaceae, han capturado la atención de botánicos y biogeógrafos. Se trata de árboles y arbustos que habitan gran diversidad de ambientes y ocurren en diversas asociaciones forestales. Están restringidos a los continentes del Hemisferio Sur. Anterior a su separación por deriva continental, los mismos formaban parte del megacontinente de Gondwana. Por lo tanto, la distribución disyunta del género *Nothofagus* en continentes tan alejados como Sudamérica y Oceanía se utiliza como ejemplo para analizar los procesos que la originaron; ya sea producto de eventos de *vicarianza* [Nota del revisor: se sugiere explicar este término] por la separación de una distribución antigua y continua, o por dispersión a distancia. Si bien las ideas de *vicarianza* fueron sustentadas por la baja capacidad de dispersión por semilla que posee *Nothofagus* y la presencia de fósiles en los distintos continentes, existen casos como el registrado en Nueva Zelanda, donde las especies actuales habrían arribado por dispersión.

Lengua es el nombre común de un árbol que crece en forma silvestre en el bosque templado de Argentina y Chile. Su nombre científico es *Nothofagus pumilio*, que proviene del latín y significa falsa haya (*Nothofagus*) y enano (*pumilio*). Posee una de las más amplias distribuciones geográficas de las especies de bosque de la Patagonia. Su rango latitudinal abarca desde las localidades de Talca (39° S), en Chile, y norte de Neuquén (35° S), hasta Tierra del Fuego (55° S), en Argentina. Habita áreas con bajas temperaturas y suelos pobres en nutrientes. Se la encuentra desde el nivel del mar (en el sur) hasta el límite altitudinal superior del bosque a todo lo largo de su distribución latitudinal. Crece sobre ambas cordilleras: la cordillera de la Costa en el oeste de Chile y la cordillera de los Andes, entre Argentina y Chile. Forma principalmente bosques puros, pero se la puede encontrar también en bosques mixtos donde coexiste con su pariente cercano -el ñire (*Nothofagus antarctica*)-, otras especies de *Nothofagus* -como coihues (*Nothofagus dombeyi*), roble pellín (*Nothofagus obliqua*) y raulí (*Nothofagus alpina*)- o coníferas, como la araucaria (*Araucaria araucana*) y el alerce (*Fitzroya cupressoides*).

Según el tipo de ambiente donde se encuentra, la lengua puede desarrollarse como un árbol de hasta 30 metros de alto y un metro y medio de diámetro, o crecer en forma achaparrada (con menos de un metro de altura), en el límite de la vegetación arbórea en lo alto de la montaña (ver Figura 1). La corteza es de color gris oscuro con grietas longitudinales. La edad máxima típica para la lengua es de aproximadamente 350 años. Las hojas son pequeñas, de color verde oscuro y de forma elíptica, midiendo entre 2 y 4 centímetros de largo, y hasta 3 de ancho. Éstas caen en otoño o cuando las condiciones climáticas son extremas (frío o sequía). Las flores son pequeñas, no muy vistosas y unisexuadas, es decir, esta especie posee flores femeninas y masculinas separadas, pero se encuentran en la misma planta (monoico). Las flores masculinas son solitarias y tienen un *pedicelo* de hasta 4 milímetros de largo, rodeadas por un *perigonio* formado por 5 a 7 *lóbulos*, 15 a 20 *estambres*. Las flores feme-

Palabras Clave: biogeografía, Patagonia, *Nothofagus pumilio*, variación genética.

Andrea C. Premoli⁽¹⁾

Dra. en Biología.
andrea.premoli@gmail.com

Paula Mathiasen⁽¹⁾

Dra. en Biología.
pmathiasen@gmail.com

⁽¹⁾Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche (CRUB), Universidad Nacional del Comahue (UNCo) - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA) (CONICET-UNCo), Argentina.

Recibido: 12/10/2013. Aceptado: 15/11/13.

Bosque de lengas en el Valle del Chailhuaco.

ninas también son solitarias y sésiles. El fruto posee una única nuez de 6 o 7 milímetros de largo. [Nota del revisor: Resulta necesario explicar los términos perigonio, lóbulo, estambre y sésiles; puede ser en un glosario]

Especies de *Nothofagus* que poseen grandes distribuciones latitudinales como la lenga, que habita distintos ambientes y que probablemente sufrió aislamientos en el pasado producto de barreras geográficas, representa un excelente experimento natural para comprender el efecto de procesos ecológicos y evolutivos que la impactaron. Estos dejaron su huella en el material genético y pueden reconstruirse al analizar poblaciones naturales.

1) ¿Todos los parientes cercanos de la lenga están en Sudamérica?

El género *Nothofagus* está formado por 36 especies que han sido clasificadas en cuatro subgéneros según el tipo de polen: *Brassospora* (19 especies), *Fuscospora* (5 especies), *Lophozonia* (7 especies) y *Nothofagus* (5 especies). La lenga, junto con el ñire y los tres tipos de coihues, pertenece al subgénero *Nothofagus*. Durante el período Oligoceno, hace 30 millones de años (Ma), los cuatro subgéneros estuvieron ampliamente distribuidos en la Antártida, Australasia y Sudamérica. Si bien se encuentran extintas actualmente en la Antártida, las especies de los subgéneros *Lophozonia* y *Fuscospora* aún están presentes en Sudamérica, Nueva Zelanda y Australia (incluida Tasmania). Al contrario, los otros dos subgéneros *Brassospora* y *Nothofagus* se encuentran restringidos geográficamente en el presente, el primero a regiones tropicales de Nueva Guinea y Nueva Caledonia y el segundo a latitudes templadas de Patagonia. Sin embargo, existen fósiles del Oligoceno en Tasmania que dan cuenta de la amplia distribución pasada del subgénero *Nothofagus*. Particularmente en el Eoceno medio-Oligoceno, los bosques de *Nothofagus* en Sudamérica se expandieron quedando posteriormente restringidos a la región húmeda occidental de Patagonia. El sur de Sudamérica es actualmente el área

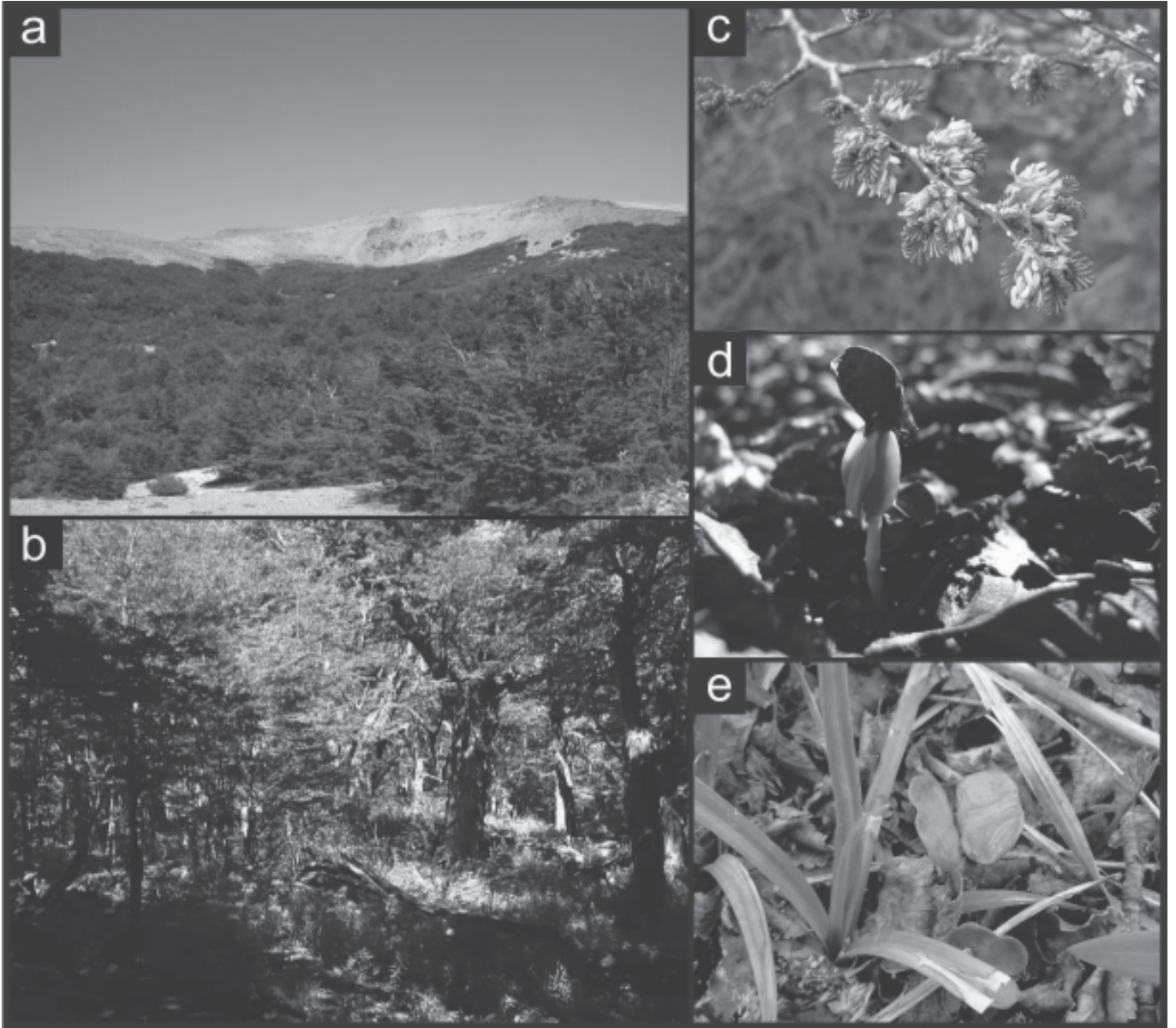
con mayor diversidad de subgéneros: *Fuscospora* con una única especie (ruil *N. alessandri*), *Lophozonia* con tres especies (roble *N. obliqua*, raulí *N. alpina* y hualo *N. glauca*) y *Nothofagus* con cinco especies: lenga, ñire *N. antarctica*, y las siempreverdes coihue *N. dombeyi*, coihue de Chiloé *N. nitida* (aunque no sólo restringido a la Isla de Chiloé), y guindo o coihue de Magallanes *N. betuloides*. Todas las especies del subgénero *Nothofagus*, excepto el coihue de Chiloé poseen rangos amplios de distribución latitudinal en Argentina y Chile (ver Figura 2).

El grupo de especies al que pertenece la lenga y sus ancestros habrían tenido una distribución amplia en el pasado, estando restringidos hoy en día a la Patagonia.

2) ¿Cuán antigua es la lenga?

El registro fósil juntamente con el análisis del ADN de las especies actuales permite reconstruir eventos del pasado, como comprender el origen de las especies e identificar los lugares donde ocurrieron. Los estudios del ADN se basan en las diferencias de las secuencias del ADN que se utilizan para estimar el tiempo ocurrido desde la divergencia de las especies (reloj molecular), es decir, [Nota del revisor: explicar brevemente qué implica la «divergencia de las especies»].

Los fósiles más antiguos de *Nothofagus* aparecieron en el oeste de Gondwana hace aproximadamente 85 Ma, durante el período Cretácico superior. El registro fósil muestra además que los cuatro subgéneros actuales de *Nothofagus* se habrían diferenciado tempranamente, hace unos 75 Ma durante los períodos Campaniano-Mastrichtiano, cuando los continentes actuales formaban el megacontinente de Gondwana. La similitud morfológica entre los fósiles, principalmente polen, y el de las especies actuales sugiere que el cambio evolutivo dentro del género ha sido lento, por lo menos durante los últimos 35 Ma. La evidencia fósil junto con análisis moleculares permitieron concluir que la familia Nothofagaceae se diversificó en distintas especies, principalmente desde el Eoceno hasta el



Oligoceno (55-25 Ma). También evidenciaron que el ñire resultó una especie hermana (es decir, cercanamente emparentada) de un grupo formado por las tres especies siempreverdes de coihues, mientras que la lengua probablemente divergió más tempranamente de todas ellas (ver Figura 3). La separación temprana de la lengua (hace unos 22 Ma) probablemente ocurrió en respuesta al enfriamiento a nivel global que tuvo lugar en el límite Eoceno-Oligoceno. El clima cálido considerado de tipo invernadero, de régimen subtropical a tropical, se modificó a uno de tipo iglú. En este mismo período finalizó la etapa de la ruptura de Gondwana, con la separación de la Península Antártica del sur de Sudamérica. Juntamente, se desarrolló la Corriente Circumpolar Antártica, el clima se volvió más cíclico, y cada vez se fue tornando más frío. Posteriormente, durante el Mioceno medio y con el inicio del levantamiento de los Andes, el clima se siguió enfriando y se tornó más seco. Bajo estas condiciones habría divergido el ñire (hace aproximadamente 13 Ma). Las especies siempreverdes muestran una

historia evolutiva más reciente. En el Mioceno tardío (hace 6 Ma) y posterior al levantamiento de los Andes, el coihue de Chiloé se habría adaptado a los ambientes más húmedos del oeste de los Andes. Por último, la separación del coihue y el guindo habría ocurrido como consecuencia de los cambios climáticos ocurridos durante el Plioceno (hace un millón de años).

De la misma manera que se había considerado al ruil *Nothofagus alessandri* con características ancestrales, la lengua es una de las especies actuales más antiguas de *Nothofagus*.

3) Dada su antigüedad, ¿cómo impactaron los eventos geológicos en la lengua?

Las poblaciones de especies de amplio rango pueden haber sufrido aislamientos en el pasado por efecto de barreras. De esta forma pueden acumularse diferencias genéticas entre las poblaciones, las cuales pueden ser detectadas por medio de estudios moleculares. En particular, las secuencias de ADN del cloroplasto (ADNc) permiten estudiar la impronta de

Figura 1. (a) ejemplares achaparrados de lenga en altura, y (b) árboles creciendo en bosque a menor altitud, en el Valle del Challhuaco; (c) rama con hojas y flores; (d) plántula emergiendo de la semilla; y (e) plántula creciendo en el suelo del bosque.

eventos antiguos en plantas debido a la baja tasa de mutación (tasa de cambio) que posee. A diferencia del ADN del núcleo (ADNn) que recibe contribuciones paterna y materna, el ADNc se hereda por línea materna en la mayoría de las plantas con flor. Es decir, los miembros de un grupo dado (linaje) tendrán la misma secuencia de ADNc la cual será transmitida a sus descendientes de parte de madre sin contribución paterna. Por lo tanto, las especies actuales recibieron el ADNc de sus ancestros conteniendo la huella de eventos pasados, aun siendo anteriores a la divergencia de las especies actuales.

Las secuencias de ADNc de las poblaciones de lenga difieren genéticamente al norte y sur de los 43°S y coincide con lo encontrado en ñire y las tres especies de coihues. La concordancia entre las cinco especies habla de una historia compartida debido a hibridaciones (cruza entre especies diferentes) pasadas y que también ocurren actualmente. La separación norte-sur ocurrió hace aproximadamente 32 Ma. En el período Eoceno-Mioceno la actual región Patagónica, consistía de terrenos fragmentados debido a un aumento del nivel del mar. Fósiles del subgénero *Nothofagus* están presentes en el óptimo climático del Eoceno de la Patagonia, a los 41°S y 47°S, probablemente como poblaciones pequeñas y aisladas. Posteriormente, con el enfriamiento durante el Oligoceno, ocurrió la expansión de elementos tolerantes al frío (microtérminos) como la lenga. Sin embargo, rasgos complejos del paisaje de Patagonia como cuencas interiores e intrusiones marinas persistentes impidieron la dispersión resultando en distintos grupos (linajes) genéticamente divergentes. Esto ocurrió también en otras especies microtérminas como el mañío macho *Podocarpus nubigena* y el notro *Embothrium coccineum* lo que da cuenta de una barrera geográfica generalizada a los 43°S. Macizos antiguos, como los de Patagonia Norte y Sur y la cordillera de la Costa en Chile, permitieron la supervivencia a través del tiempo. Con el levantamiento de la cordillera de los Andes, a partir del Mioceno (23 Ma), la mayoría de las cuencas existentes en la Patagonia se drenaron, permitien-

do que los bosques actuales colonicen áreas previamente inundadas.

Eventos geológicos del pasado han dejado su huella genética en la lenga, que puede utilizarse para reconstruir la historia de la biota de la Patagonia.

4) ¿Cómo afectaron las glaciaciones a la lenga?

Los cambios en el clima, como los ocurridos durante las últimas glaciaciones, modifican la distribución de las especies y dejan una impronta genética en sus poblaciones. La presencia de hielo restringe la disponibilidad de hábitats y las bajas temperaturas afectan las especies sensibles al frío. Así, por ejemplo, similares niveles de variación genética en poblaciones actuales de especies tolerantes al frío, sugieren la expansión local desde áreas libres de hielo (refugios múltiples). Asimismo, cuanto menor hayan sido los tamaños poblacionales en dichos refugios, mayor será el efecto de la endogamia (cruza entre parientes) y la deriva genética (por efecto del azar, no todas las variantes genéticas estarán representadas en poblaciones chicas), que tienden a empobrecer el acervo genético de las poblaciones. Las glaciaciones más antiguas en Patagonia tuvieron lugar entre hace aproximadamente 7 y 5 Ma (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). En los períodos subsiguientes y principalmente durante el Cuaternario (los últimos 2,5 Ma) ocurrieron grandes oscilaciones climáticas con alternancia de períodos fríos glaciarios y cálidos inter-glaciarios. Las glaciaciones difirieron con la latitud, siendo comunes en el norte los glaciares de valle que modificaron marcadamente la topografía del lugar, mientras que en el sur, a pesar de ser más extensos, probablemente permitieron la supervivencia de especies microtérminas.

La lenga es una especie tolerante al frío. Mediante análisis genéticos se pudo determinar un aumento en la diversidad genética hacia el extremo sur (frío) de su rango. Esto indicaría que las poblaciones del norte habrían sufrido repetidos cuellos de botella (reducciones en sus tamaños poblacionales) por la presencia de glaciares de valle fluctuantes que habrían restringi-

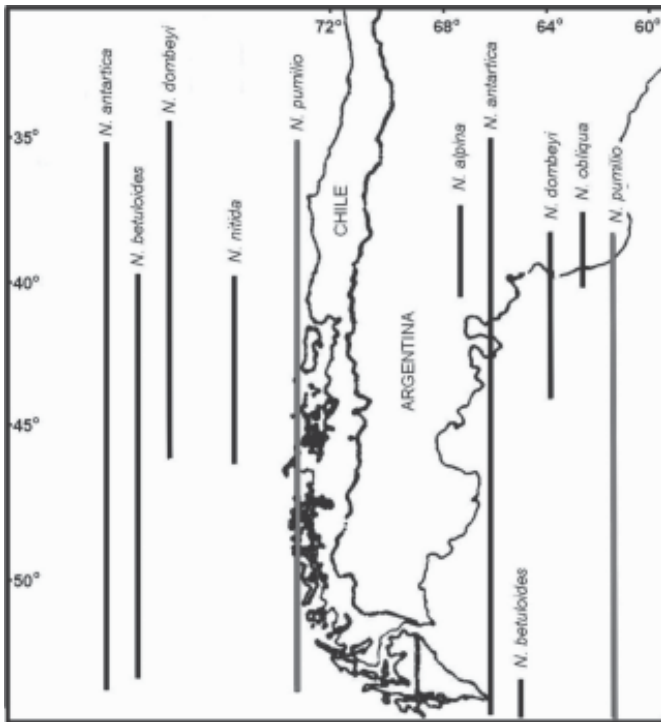


Figura 2. Área de distribución aproximada de las cinco especies del subgénero *Nothofagus* en Argentina y Chile, en gris se indica la distribución de la lenga.

do las áreas aptas para su desarrollo. Por el contrario, la relativamente mayor diversidad genética encontrada en las poblaciones del sur sugiere que las poblaciones de lenga habrían persistido localmente a lo largo del tiempo en grandes áreas cercanas al límite del hielo en regiones tan australes como Tierra del Fuego. La reconstrucción de la distribución pasada de la lenga bajo climas más fríos que los actuales, a través de técnicas de modelaje de nicho ecológico, corroboró la evidencia genética.

Especies tolerantes al frío como la lenga habrían sobrevivido a las glaciaciones en refugios múltiples a lo largo de su distribución geográfica actual.

5) ¿Cómo distinguir entre ñire y lenga?

Especies cercanamente emparentadas pueden compartir rasgos, ya sean morfológicos y/o ecológicos, aunque también pueden distinguirse en base a caracteres propios (diagnósticos). Si bien la lenga y el ñire son especies distintas, a veces su identificación a campo puede ser difícil. Ambas poseen las más amplias distribuciones latitudinales de los *Nothofagus* de Patagonia. Algunas veces coexisten en bosques de ladera y también en bosques de baja altitud hacia el sur de sus distribuciones. Ambas pueden mostrar gran variación morfológica presentando porte erecto a baja altitud y achaparrándose con el aumento de altitud. Sin embargo, la lenga forma gradientes continuos de variación con el aumento de la elevación sobre las laderas de las montañas (variación clinal), mientras que el ñire presenta gran variedad de formas (variación fenotípica) y elevada diversidad genética en relación con los ambientes heterogéneos que habita (variación ecotípica). El ñire produce un fruto con tres nueces

(semillas) pequeñas, mientras que el de lenga contiene sólo una. Aunque las hojas de ambas son caducas pequeñas, las de lenga poseen borde lobulado, y el de ñire es aserrado. La forma de la hoja de lenga además es de tipo elíptica, mientras que la del ñire es acorazonada (ver Figura 3). Ambas especies muestran una disminución del tamaño de las hojas con el aumento de la elevación. Las dos son microtérmicas, pero el ñire tolera temperaturas más bajas, encontrándose en sitios con alta frecuencia de heladas. Si bien comparten la capacidad de rebrotar y establecerse por semilla, la primera es más común en ñire y la segunda en lenga.

La lenga y el ñire, en comparación con otras especies de *Nothofagus*, poseen grandes similitudes en cuanto al rango, el tipo de ambiente y la variación altitudinal, pero también pueden diferenciarse entre sí en cuanto al número de nueces/fruto, morfología de la hoja y forma de crecimiento. El ñire podría caracterizarse como la especie que ocupa ambientes heterogéneos y presenta gran variedad de formas, en tanto que la lenga sería la especie que domina los bosques montañosos y australes, donde adquiere relevancia forestal.

6) ¿Existen híbridos entre ñire y lenga?

La hibridación es un fenómeno frecuente en plantas. Esto se debe en parte a la existencia de variados sistemas reproductivos que permiten la cruce entre especies diferentes. Sin embargo, la formación de híbridos dependerá de la compatibilidad genética entre las especies, la superposición de la floración, la coexistencia espacial (simpatria), y de las condiciones de sitio adecuadas para el establecimiento de la progenie híbrida. Se ha postulado que, para que los híbridos puedan establecerse y sobrevivir, deberían desarrollarse en un «hábitat híbrido». Estos son sitios muchas veces disturbados donde las especies puras tendrían disminuida su adaptabilidad, favoreciendo así los híbridos. Desde el punto de vista ecológico y evolutivo, la hibridación tiene importancia en cuanto a que contribuye considerablemente a la modificación y al

Plántulas de lenga creciendo en invernadero.



aumento de la diversidad biológica y genética. Los híbridos pueden estudiarse por la presencia de caracteres morfológicos y genéticos diagnósticos de las especies puras. Por otro lado, el análisis de poblaciones simpátricas mediante secuencias de ADN del núcleo (ADNn) de la célula permite identificar a las especies puras, mientras que las de ADN del cloroplasto (ADNc) proveen información sobre hibridaciones en el pasado.

En bosques mixtos de lenga y ñire suelen detectarse individuos que no parecerían ser a simple vista ni lengas ni ñires puros. La cercana relación filogenética entre lenga y ñire, el tipo de polen compartido y el hecho que coexistan en simpatria en ciertos sitios, favorecerían la hibridación entre ellas. El análisis de poblaciones mixtas de lenga, ñire e individuos intermedios, mostró que existen diferencias morfológicas y genéticas entre ellos. Las especies puras resultaron diferentes entre sí para variables morfológicas y los híbridos mostraron características foliares más similares al ñire. Las hojas de lenga son más redondeadas que las de ñire y de los híbridos, que a su vez son más acorazonadas. Se encontraron variantes genéticas diagnósticas de las especies puras. Los híbridos presentaron mayor diversidad genética que las especies puras y más similares al ñire. Al estudiar pares de poblaciones simpátricas de lenga y ñire a lo largo de sus distribuciones geográficas las secuencias de ADNn identificaron claramente entre lenga y ñire, mientras que las de ADNc fueron idénticas en una región dada. Esto podría interpretarse como que la hibridación puede haber jugado un rol fundamental favoreciendo la dispersión y recolonización de las especies a través del intercambio de polen entre especies y la permanencia de las mismas en ambientes como los de la Patagonia, que han sido recurrentemente afectados por disturbios.

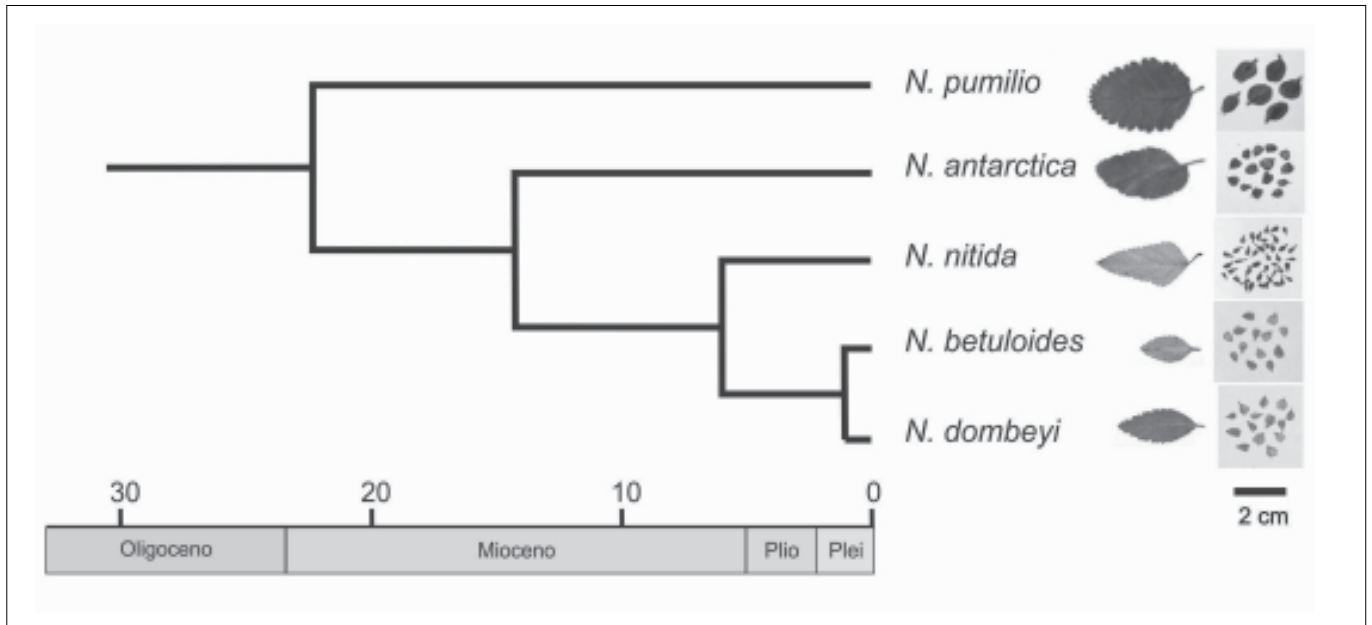
La hibridación ha sido frecuente entre lenga y ñire en el pasado y puede ocurrir actualmente en en sitios donde ambas especies coexisten en simpatria.

7) Las lengas del sur separadas por más de 2000 kilómetros de las del norte, ¿son la misma «cosa»?

Las especies de amplia distribución atraviesan una gran diversidad de ambientes. La selección natural actuará favoreciendo individuos adaptados a distintas condiciones del medio físico a lo largo de gradientes ambientales. Esto redundará en diferencias cuantificables entre los individuos habitando diferentes porciones de dichos gradientes, las que además tendrán una base genética por ser resultado de la selección (las ventajas en la aptitud se heredan).

A lo largo de los más de 2000 kilómetros de extensión latitudinal, los bosques de lenga se encuentran sometidos a gradientes de variación climática. La temperatura disminuye hacia el sur y las precipitaciones poseen una marcada estacionalidad, con lluvias invernales en el norte y una distribución más homogénea en su extremo austral. Estas diferencias ambientales se ven reflejadas en las características de los bosques de lenga, como por ejemplo los rangos de altura que ocupan. Hacia el límite sur 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. En cuanto a las características forestales, los rodales de lenga pueden variar de una densidad de 231 árboles/ha en el norte de su distribución en el lado argentino (42°70'S, 71°30'O, 1200 m s.n.m.) a una densidad de 407 árboles/ha en un bosque maduro de Laguna Victoria, Tierra del Fuego (54°47'S, 67°41'O). Esto además se correlaciona con una mayor capacidad de regeneración hacia el sur.

Los bosques de lenga difieren con la latitud debido a las condiciones ambientales variables a las que está expuesta.



8) ¿Las lengas de bosque son iguales a las de altura?

Las plantas que habitan laderas de montañas están sometidas a condiciones cambiantes (presiones de selección). Así por ejemplo, hacia el límite altitudinal superior disminuye la temperatura y la duración de la estación de crecimiento, aumenta la persistencia de la cobertura de nieve y existen fuertes vientos y altas radiaciones UV. Aquellos individuos que mejor respondan a las condiciones existentes a distintas alturas podrían poseer ventajas sobre otros. Esta mayor aptitud se puede detectar como un mayor potencial a dejar descendientes y/o capacidad competitiva. Como resultado de este proceso de selección natural (adaptación) a largo plazo, resultan individuos con mayor ajuste a determinados ambientes y que difieren genéticamente. Otra posibilidad es que los individuos respondan a las características cambiantes del medio ambiente a través del mecanismo de plasticidad fenotípica, que es la capacidad de responder a las presiones ambientales sin involucrar modificaciones genéticas (aclimatación). Es decir, un individuo dado puede modificar su porte, su fisiología e incluso su comportamiento en respuesta al ambiente sin ser transmitido a sus descendientes. Una forma de discernir entre diferencias genéticas o plasticidad fenotípica en plantas es mediante experimentos en jardín común. Consiste del cultivo bajo condiciones homogéneas de plantas provenientes de distintos ambientes. Si las diferencias en los caracteres morfológicos fueran genéticas, las mismas deberían mantenerse en el cultivo. Si, por el contrario, las plantas resultaran similares morfológicamente, implica que la variación observada a campo se trataba de plasticidad fenotípica. Otra manera de analizar diferencias genéticas es mediante la utilización de marcadores moleculares. Se trata de técnicas que permiten visualizar las diferencias en el

material genético. Sin embargo, no solamente la selección natural es responsable de la acumulación de diferencias genéticas entre los individuos, en el seno de poblaciones naturales. En particular, las poblaciones cercanas al límite altitudinal superior generalmente poseen escasa reproducción y establecimiento de las semillas, de tal forma que pueden considerarse reproductivamente pequeñas. Además, por ubicarse en las laderas de las montañas, las poblaciones se encuentran relativamente aisladas.

En las laderas de las montañas de la Patagonia se puede observar a simple vista las modificaciones que muestra la lenga con el aumento de la altitud (ver Fig. 4). Al incrementarse la altitud las lengas se achaparran, disminuye el tamaño de las hojas, el peso de las semillas y la capacidad germinativa, junto con demoras en la brotación y floración a lo largo de la estación de crecimiento (primavera y verano). Al analizar las diferencias morfológicas y los ritmos de brotación en la primavera de lengas provenientes de bosque y de altura se encontró que las plántulas de bosque fueron más altas, y produjeron mayor número de entrenudos en el eje principal. Las plantas de altura presentaron mayor número de ramas y ángulos de inserción en el eje vertical. Por otro lado, los resultados de morfología foliar mostraron que las hojas de plantas de bosque fueron más grandes, más largas y anchas, mientras que las plantas de altura tuvieron hojas más angostas y alargadas. Además, el inicio de la brotación de las hojas difirió con la altura. Las plantas de altura comenzaron a brotar dos semanas más tarde que las plantas de bosque. Dado que la lenga es una especie relativamente tolerante a la sombra, 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. Por el contrario, el patrón de ramificación y los ángulos de inserción detectados se-

Figura 3. Árbol filogenético donde se muestran las relaciones de parentesco entre las cinco especies del subgénero *Nothofagus* y la edad de divergencia (millones de años).

rían más favorables en sitios de altura con mayor irradiación solar. Además, estos caracteres arquitecturales, en combinación con hojas más pequeñas y angostas, podrían evitar el auto-sombreamiento, logrando una mayor eficiencia de la fotosíntesis. Asimismo, la preponderancia de fuertes vientos en sitios de 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. Los análisis, utilizando marcadores moleculares, indicaron que las poblaciones de mayor altitud resultaron genéticamente empobrecidas producto de la endogamia y la deriva genética. Además poblaciones ubicadas a alturas similares en distintos cordones montañosos resultaron genéticamente afines y no así respecto de otras a distintas altitudes. Por lo tanto, existen barreras al intercambio genético entre poblaciones separadas por escasos cientos de metros dentro de un mismo cerro mientras que aquellas en similares alturas de distintos cerros, aunque alejadas, poseen sincronía en el intercambio genético por reproducción sexual.

La lenga presenta marcadas diferencias en gradientes altitudinales, muchas de las cuales son genéticas, y por la naturaleza gradual de dichos cambios se podría hablar de variación clinal.

9) ¿La lenga se regenera fácilmente luego de disturbios?

Sobre las laderas de las montañas son comunes los disturbios masivos de gran extensión, como el vulcanismo y los deslizamientos de tierra. Además, en el sur de la Patagonia los fuertes vientos y en el norte los incendios afectan las poblaciones de árboles. También existen disturbios de menor escala, como la caída de árboles que producen pequeños claros en el bosque,

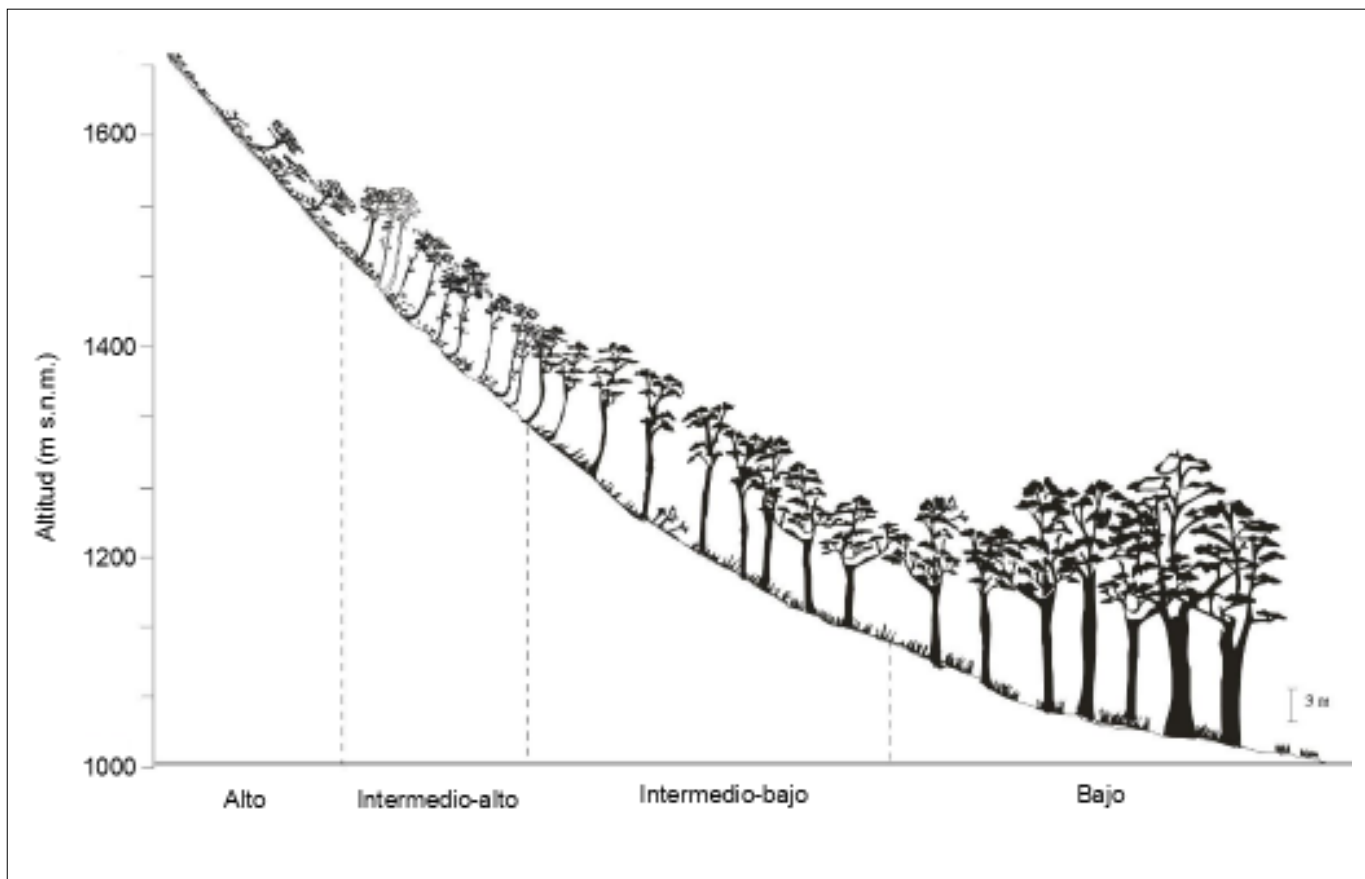


Figura 4. Esquema de la variación en los hábitos de crecimiento de la lenga a lo largo del gradiente altitudinal. Extraído de Prémoli (2004).

favoreciendo la regeneración. Las especies de árboles se regeneran mediante la germinación de semillas o por rebrote a partir de raíces o troncos que sobreviven al disturbio. Por lo tanto, podría considerarse que las especies rebrotantes serán tolerantes a los disturbios, mientras que las no rebrotantes, al depender del arribo de semillas y establecimiento de plántulas, serán sensibles a los mismos.

Luego de disturbios, la lenga es una especie que se establece principalmente por semilla al igual que el coihue, aunque en ciertas ocasiones puede además rebrotar como el ñire. Como en otras especies de árboles, la lenga produce abundantes semillas a intervalos de 6 a 8 años. La lenga posee baja capacidad de dispersión de semillas, ya que generalmente ocurre a 20 m del árbol semillero, raramente superando los 110 m. Asimismo, luego de disturbios masivos, las semillas son producidas por escasos árboles remanentes que sobreviven a la perturbación. Las restricciones mencionadas, sumadas a la disponibilidad de micrositios favorables para el establecimiento y el clima, imponen limitaciones a la regeneración posdisturbio de lenga. En el norte, el clima presenta una marcada estacionalidad en las precipitaciones (más de 60% en invierno), coincidiendo la estación seca con el período de crecimiento en una especie caducifolia (pierde las hojas en el otoño) como la lenga, mientras que en el extremo austral la distribución de las precipitaciones es más homogénea. Por tal razón, no existiría déficit hídrico durante el año, lo que explicaría la abundante regeneración de la lenga hacia el sur.

La lenga posee restricciones a su establecimiento principalmente hacia el norte de su distribución. Esfuerzos de restauración pasiva principalmente mediante el manejo del ganado contribuiría significativamente a la regeneración natural de poblaciones de lenga afectadas por disturbios a gran escala, como los incendios.

10) ¿Se puede plantar lenga?

La lenga ha sido introducida en países del Hemisferio Norte, principalmente en Escocia, como ornamental, lugar donde se desarrolla satisfactoriamente, dada la similitud del clima con la Patagonia. Se pueden obtener plántulas de lenga por reproducción sexual a partir de semillas. Sin embargo la capacidad germinativa de las mismas es muy baja, menor al 30%. Las semillas pueden ser colectadas durante los meses de febrero y marzo. Los frutos se colectan manualmente desde la planta y se almacenan dentro de bolsas de papel en un lugar fresco y seco. Las semillas colectadas deben ser propias del lugar y no se recomienda utilizar semillas de otras procedencias, debido a que las diferentes poblaciones de lenga están adaptadas a su ambiente local. Esto es muy importante para evitar

la introducción de individuos que no estén adaptados al ambiente.

Antes de sembrar las semillas, conviene someterlas a un tratamiento de estratificación fría y húmeda. Éste simula las condiciones naturales en que las semillas germinan si no se las hubiese cosechado. Las semillas se colocan en arena húmeda dentro de bolsas plásticas que se conservan en la heladera a 4 o 5°C durante un período aproximado de 45 a 50 días. Finalizada la estratificación se las coloca en agua fría por 48 a 72 hs. Coincidiendo con el principio de la primavera (fines de septiembre o principios de octubre), las semillas se siembran en macetas con una mezcla de dos tercios de tierra negra y un tercio de arena. Éstas deben regarse abundantemente hasta que germinen, luego de lo cual es conveniente disminuir el riego y proteger las plántulas nuevas con media sombra, que debe ser retirada paulatinamente hacia fines del verano. Cuando las plantas alcanzan los 10 o 15 cm de altura (3-6 meses), es conveniente trasplantarlas a macetas individuales antes de plantarlas en su lugar definitivo, donde deben recibir abundante luz. Esta especie resiste bajas temperaturas (hasta -15°C, incluso -20°C), y puede estar cubierta hasta ocho meses por nieve. Es preferible plantarlas en zonas montañosas.

Como pudimos ver a lo largo de este decálogo, la lenga atraviesa distintos ambientes a lo largo de su amplio rango de distribución, combinando respuestas adaptativas de base genética y plásticas modeladas por el ambiente que, juntamente con procesos de hibridación con ñire, le han facilitado la supervivencia a través de millones de años de evolución en Patagonia.

Lecturas sugeridas

- Mathiasen, 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.
- Premoli, A.C. (2004). *Variación en Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga)*. En: C. Donoso, A.C. Premoli, L. Gallo y R. Ipinza (eds.), *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria, pp. 145-166.
- Premoli, A.C. y Mathiasen, P. (2011). *Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: Nothofagus pumilio, el árbol que acaparó los Andes australes*. *Ecología Austral*, 21, pp. 251-269.