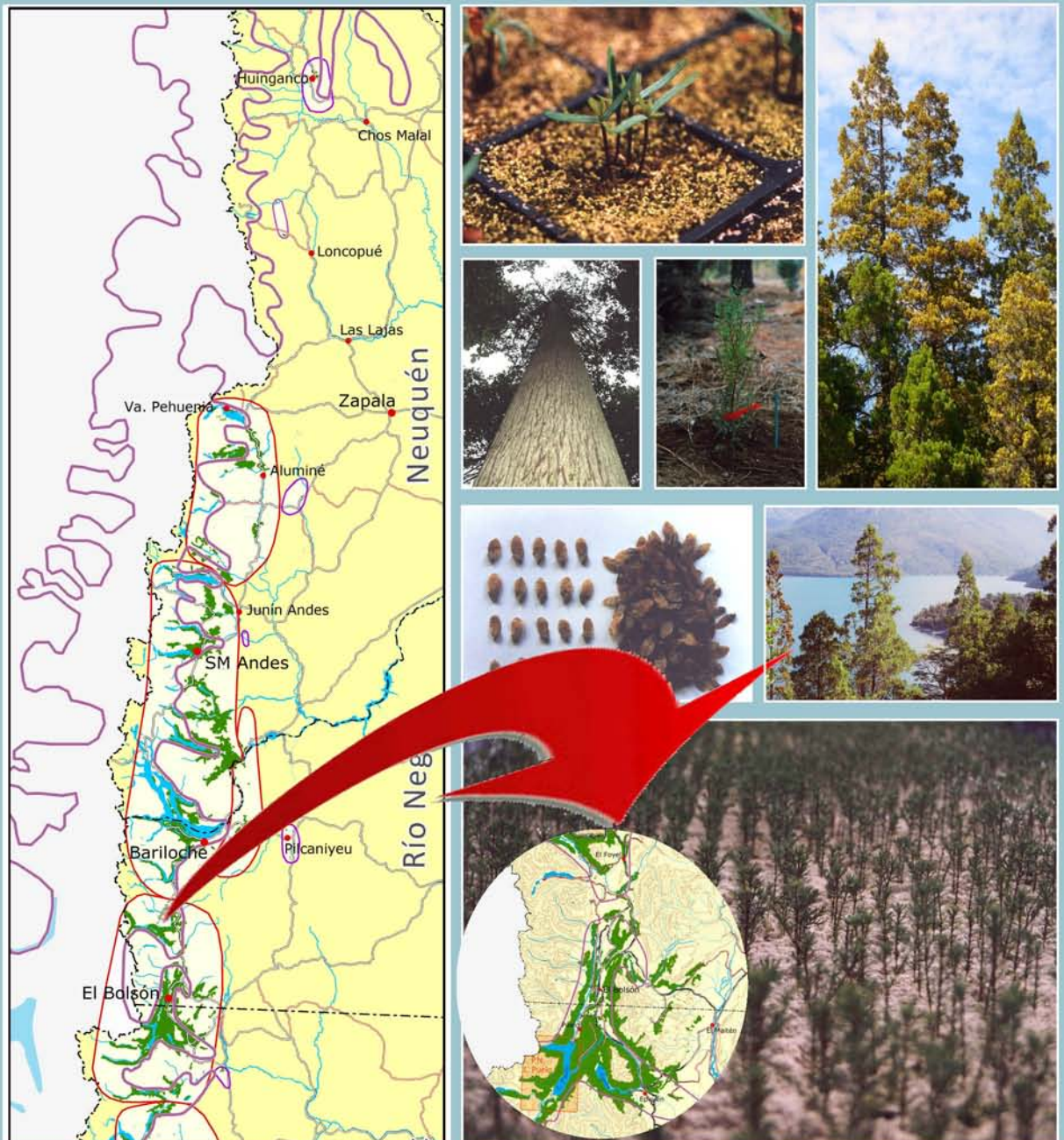


# Regiones de Procedencia del Ciprés de la Cordillera y bases conceptuales para el manejo de sus recursos genéticos en Argentina

Mario J. Pastorino, Alejandro G. Aparicio & María Marta Azpilicueta



# **Regiones de Procedencia del Ciprés de la Cordillera**

## **y bases conceptuales para el manejo de sus recursos genéticos en Argentina**

Mario J. Pastorino, Alejandro G. Aparicio & María Marta Azpilicueta

Análisis GIS y elaboración de cartografía: Yamila Sabatier

Editor: Mario J. Pastorino

Unidad de Genética Ecológica y Mejoramiento Forestal  
Estación Experimental Agropecuaria Bariloche  
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)

## ÍNDICE

Pastorino, Mario J.

Regiones de procedencia del ciprés de la Cordillera : y bases conceptuales para el manejo de sus recursos genéticos en Argentina / Mario J. Pastorino; Alejandro G. Aparicio; María Marta Azpilicueta. - 1a ed. - San Carlos de Bariloche, Río Negro : Ediciones INTA, 2015.  
115 p. : il. ; 28x20 cm.

ISBN 978-987-521-596-2

1. Silvicultura. 2. Unidades operativas de manejo genético 3. Variación genética 4. *Austrocedrus chilensis* I. Aparicio, Alejandro G II. Azpilicueta, María Marta III. Título CDD 634.9

Fecha de catalogación: 26/02/2015

Financiaron el estudio:

Silva Nº 3 - Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales –BIRF 7520 AR - Componente 2 – MAGyP “Bases para el uso sustentable de los recursos genéticos de *Austrocedrus chilensis* en la cordillera nordpatagónica”.

PICTO Forestal 36886, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva “Definición de Regiones de Procedencia y Áreas Productoras de Semilla de Ciprés de la Cordillera, Raulí y Roble Pellín en Argentina”.

PNFOR-1104063, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Proyecto Específico “Mejoramiento Genético de Especies Forestales Nativas de Alto Valor”.

PATNOR-1281101, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Proyecto Regional con Enfoque Territorial “Aportes al desarrollo de actividades productivas en el territorio de Cordillera y Precordillera”.

Financió la publicación:

Silva Nº 3 - Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales –BIRF 7520 AR - Componente 2 – MAGyP “Bases para el uso sustentable de los recursos genéticos de *Austrocedrus chilensis* en la cordillera nordpatagónica”.

Los autores agradecen a la Dra. Paula Marchelli por la revisión crítica y corrección del manuscrito, al Ing. Agr. Juan José Gaitán por el apoyo general en la provisión de los mapas digitales y a la Lic. Paula Lagorio por la diagramación del libro.

El Dr. Mario J. Pastorino es investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su almacenamiento en un sistema informático, ni su transmisión en cualquier formato o por cualquier medio, ni electrónico, ni mecánico, ni fotocopia u otros, sin el permiso previo del editor.

PRÓLOGO.....	5
RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	9
Consideraciones Genéticas en la Domesticación de Especies Forestales Nativas.....	9
Unidades Operativas de Manejo Genético.....	11
Regiones de Procedencia: Métodos de Definición.....	13
LA ESPECIE: <i>Austrocedrus chilensis</i> .....	16
Autoecología.....	16
Tipos Forestales.....	17
Historia de Vida.....	19
DISTRIBUCIÓN NATURAL DEL CIPRÉS DE LA CORDILLERA.....	23
Mapeo de la Distribución Argentina.....	23
Mapa de distribución general.....	27
Mapa de distribución detalle 1.....	28
Mapa de distribución detalle 2.....	29
Mapa de distribución detalle 3.....	30
Mapa de distribución detalle 4.....	31
VARIACIÓN GENÉTICA DEL CIPRÉS DE LA CORDILLERA.....	32
Variación Neutral con Marcadores Genéticos.....	32
Variación entre y dentro de poblaciones.....	32
Definición de zonas genéticas.....	34
Variación Adaptativa con Caracteres Cuantitativos.....	38
Introducción.....	38
Variación a escala regional - supervivencia y crecimiento inicial....	39
Variación entre poblaciones contrastantes húmedas y xéricas –	
arquitectura del plantín.....	42
tolerancia del plantín a estrés hídrico.....	44
eficiencia del uso del agua en plantines.....	45
conclusiones.....	45
Variación a lo largo del borde marginal árido –	
emergencia de plántulas.....	45
arquitectura del plantín.....	47
ritmo anual del crecimiento primario del plantín.....	48
supervivencia del plantín ante sequía estival y frío	
invernal extremo.....	50
Conclusiones generales de los caracteres cuantitativos.....	53
Variación Genética de Bosquetes Esteparios.....	53
PROPUESTA DE REGIONES DE PROCEDENCIA PARA EL CIPRÉS DE LA CORDILLERA EN ARGENTINA.....	61
Mapa general de Regiones de Procedencia.....	63
Región de Procedencia Sur.....	64
Mapa de RP Sur.....	65
Región de Procedencia Central.....	66
Mapa de RP Central.....	67
Región de Procedencia Norte Bajo.....	68
Mapa de RP Norte Bajo.....	69
Región de Procedencia Norte Alto.....	70

Mapa de RP Norte Alto.....	71
Región de Procedencia Este.....	72
Mapa de RP Este.....	73
Procedencia de Área Restringida Leleque.....	74
Mapa de PAR Leleque.....	75
Procedencia de Área Restringida Pilcaniyeu.....	76
Mapa de PAR Pilcaniyeu.....	77
Procedencia de Área Restringida Cerro Los Pinos.....	78
Mapa de PAR Cerro Los Pinos.....	79
Procedencia de Área Restringida Catán Lil.....	80
Mapa de PAR Cerro Catán Lil.....	81
Procedencia de Área Restringida Riscos Bayos – Trolope.....	82
Mapa de PAR Riscos Bayos – Trolope.....	83
Procedencia de Área Restringida Huinganco.....	84
Mapa de PAR Huinganco.....	85
<b>PROPUESTA DE ÁREAS PRODUCTORAS DE SEMILLAS (APS) PARA EL CIPRÉS DE LA CORDILLERA.....</b>	<b>87</b>
<b>CONSERVACIÓN DE LOS RECURSOS GENÉTICOS DEL CIPRÉS DE LA CORDILLERA EN ARGENTINA.....</b>	<b>90</b>
Variación Genética, su Importancia en la Conservación.....	90
Estimación de la Diversidad Genética.....	91
Diversidad Genética del Ciprés de la Cordillera en Base a Isoenzimas.....	92
Diversidad Genética del Ciprés de la Cordillera en Base a Microsatélites.....	94
Análisis Integrado para la Priorización de Poblaciones a Conservar.....	95
Líneas Generales para una Estrategia de Conservación del Ciprés de la Cordillera en Argentina.....	98
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>100</b>

## PRÓLOGO

En el año 1991 el Profesor Raúl Marlats de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales nos puso como condición la elaboración de un plan silvícola de gran escala para aprobar su materia, Silvicultura II, y consecuentemente para recibirnos de Ingenieros Forestales en la Universidad Nacional de La Plata. Si bien el planteo era exclusivamente didáctico, tratándose del Ingeniero Marlats, entendíamos que no dejaba de ser un desafío. Con mi compañero Fabián Boyeras recogimos el guante y elaboramos un plan para toda el área cordillerana de la Provincia del Chubut, incluyendo un programa de producción y otro de investigación. Teníamos apenas 25 años y nuestra ingenuidad se trasluce en más de un párrafo. Sin embargo, hoy me sorprende encontrando en esas líneas una propuesta bastante clara de ensayos de procedencias de Ciprés de la Cordillera. Esa propuesta, estoy convencido, fue la semilla de este libro.

Un par de años después conocí al Dr. Leonardo Gallo que comenzaba la formación de un grupo de investigación de genética forestal en Bariloche y compartí con él mi inclinación por la ciencia. Rápidamente nos pusimos de acuerdo para que yo iniciara, bajo su dirección, ese camino a través del CONICET. Me propuso dos temas: uno de ellos con el Ciprés de la Cordillera, que fue así el objeto de estudio de mi primera beca. Cuatro años más tarde me encontraba en Alemania llevando a cabo mi doctorado sobre variación genética del Ciprés dirigido por el Dr. Hans H. Hattemer. A mi regreso a la Argentina, y ya reintegrado al grupo del Dr. Gallo, el avance en mis estudios fue dándole nuevos significados a los conocimientos básicos que yo había contribuido a generar sobre la especie. En esta etapa se sumó al equipo Alejandro Aparicio. En ese devenir me crucé con el Dr. Ricardo Alía y su desarrollo en la definición de regiones de procedencia en España. Varios intercambios, entre ellos una estadía mía de tres meses en el CIFOR de Madrid, fueron determinantes para decidirme a poner mis esfuerzos en una propuesta de regiones de procedencia de una especie forestal argentina, que claro, no podía ser otra que el Ciprés de la Cordillera.

En 20 años de investigación habíamos logrado generar en la Unidad de Genética Forestal del INTA un importante cúmulo de información sobre la genética del Ciprés de la Cordillera. El re-análisis conjunto de los resultados de esas investigaciones llevadas a cabo tanto con marcadores genéticos como con la variación de caracteres adaptativos, dio pie al desarrollo de este nuevo estudio. Así, dos tesis doctorales y múltiples publicaciones se conjugan y cristalizan en este libro.

Los resultados preliminares de este estudio fueron presentados en una Jornada en la EEA Bariloche, en la que participaron profesionales pertenecientes al ámbito de la gestión de bosques nativos de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut, y de los parques nacionales Lanín, Nahuel Huapi y Puelo, y también del ámbito académico, de las universidades de Río Negro, Comahue y Patagonia San Juan Bosco, del CIEFAP y del propio INTA. Las opiniones y aportes de los participantes resultaron muy valiosos para enriquecer y terminar de dar forma a la propuesta de regiones de procedencia que aquí presentamos.

## RESUMEN

En un programa de domesticación de una especie forestal nativa, la elección del material a reproducir es una etapa crítica, ya que los acervos genéticos seleccionados tendrán un efecto determinante durante todo el ciclo de vida de los árboles implantados. Una elección errónea puede llevar a la mala adaptación de la masa implantada, y también a procesos de contaminación genética sobre los bosques de la misma especie ubicados en las inmediaciones. Así, la definición de unidades operativas de manejo genético se vuelve necesaria, tanto con fines de restauración ecosistémica como productivos.

En este trabajo analizamos los estudios existentes sobre los patrones de variación genética del Ciprés de la Cordillera con el propósito de definir Regiones de Procedencia para la especie a través del método aglomerativo. Este método requiere la combinación de información sobre la demografía y los acervos genéticos de la especie, teniendo en cuenta además variables ambientales de su área de distribución.

Partimos de una descripción de la especie, incluyendo su autoecología y un breve repaso sobre su historia de vida desde un enfoque evolutivo. Luego analizamos y mapeamos en detalle la distribución natural de la especie en nuestro país, bajo el solo criterio de presencia de la especie, sin tener en cuenta su frecuencia en los ecosistemas que conforma. Así llegamos a una superficie total con presencia de Ciprés de la Cordillera en Argentina de 262.422 ha, de las cuales casi el 42 % se encuentran bajo jurisdicción de la Administración de Parques Nacionales. Los resultados se presentan en mapas a escala 1:750.000.

A continuación se describen los resultados de los estudios existentes sobre los patrones de variación genética del Ciprés de la Cordillera en Argentina, en primer lugar los estudios basados en marcadores genéticos (i.e. selectivamente neutros), fundamentalmente isoenzimas y microsatélites. Las isoenzimas revelaron un nivel de variación genética intra-poblacional más bien bajo, en términos de variantes alélicas, y moderado, en términos de heterocigosidad (aunque con microsatélites el número de variantes alélicas por locus fue alto). Asimismo, la variación entre poblaciones (diferenciación) resultó baja para ambos tipos de marcadores. Sorprendentemente los mayores niveles de diversidad se detectaron en poblaciones marginales esteparias de reducido tamaño efectivo, que además fueron las más diferenciadas. Posteriores estudios de estructuración genética evidenciaron un gradiente latitudinal de variación (siendo más variables las poblaciones del norte) y permitieron identificar cinco zonas genéticas conformadas por poblaciones que se agruparon por similitud genética. Tres de ellas involucran casi la totalidad de la distribución natural de la especie en Argentina y tienen una evidente disposición latitudinal.

Seguidamente se presentan los resultados de estudios basados en la variación de caracteres cuantitativos (i.e. potencialmente adaptativos). Estos permitieron reforzar las conclusiones obtenidas con marcadores genéticos (i.e. mayores niveles de variación en el rango septentrional de la distribución y en

las poblaciones marginales esteparias), y a la vez hallar evidencia de variación ecotípica determinada por factores asociados a la altitud geográfica.

En base a la distribución de la especie y sus patrones de variación genética finalmente definimos 11 unidades operativas de manejo genético para el Ciprés de la Cordillera en Argentina: cinco Regiones de Procedencias y seis Procedencias de Área Restringida, todas las cuales son descritas y mapeadas en detalle.

Para un plan de forestación con cualquier especie nativa, se vuelve indispensable identificar fuentes semilleras, ya que la disponibilidad de semillas en el mercado puede ser restringida y hasta inexistente. Por eso destinamos un capítulo a proponer áreas productoras de semillas (APS) para todas las Regiones de Procedencia antes definidas.

En un capítulo final presentamos consideraciones fundamentales para la conservación de los recursos genéticos de la especie en Argentina. Con este propósito retomamos los estudios de variación y avanzamos hacia una priorización de las poblaciones a conservar, para finalmente postular algunas líneas generales hacia una estrategia de conservación del Ciprés de la Cordillera en Argentina.

## INTRODUCCIÓN

El uso sustentable de los recursos genéticos de una especie forestal nativa requiere la definición de unidades operativas de manejo genético. Si bien existen numerosos antecedentes en países de Europa y América del Norte, en la Argentina este objetivo aún no se ha alcanzado. La intención de este trabajo es llegar a una propuesta de unidades genéticas de gestión para una especie emblemática de los bosques templados de Patagonia norte. La información de base necesaria ya está disponible para avanzar en este sentido.

En este estudio, localmente pionero, queremos detenernos en un análisis profundo que argumente en la toma de decisiones, con el ánimo de que este esfuerzo sirva de referencia a próximos estudios sobre otras especies de igual o mayor relevancia. Existe un creciente interés en nuestro país por la domesticación de sus especies forestales nativas con mayor potencial productivo o un valor ecológico clave. Esto implica el desarrollo de tecnologías para poder llevarlas a plantación a escala industrial, con fines comerciales o de restauración de ecosistemas, involucrando en ello todas las etapas productivas, como la producción industrial de plantas, los métodos y diseños de plantación, los tratamientos silviculturales intermedios y la definición de turnos y métodos de aprovechamiento. Pero también incluye una etapa tal vez poco visible pero esencial y anterior a todas estas: la elección del material genético a reproducir. El presente libro busca contribuir a esta etapa de un programa de domesticación.

### Consideraciones Genéticas en la Domesticación de Especies Forestales Nativas

La elección del material genético a reproducir en un programa de domesticación de una especie nativa resulta una etapa crítica, ya que los acervos genéticos seleccionados tendrán un efecto determinante durante todo el ciclo de vida de los árboles implantados. Las consecuencias negativas de una mala elección sólo pueden corregirse con el reemplazo de la forestación. Al elegir nuestras fuentes semilleras debemos pensar en la adaptación al sitio de implantación del acervo genético que utilicemos, lo que se traducirá no sólo en la supervivencia de los plantines sino también en el desempeño general y crecimiento de los árboles durante todo su desarrollo.

Una elección errónea puede llevar a procesos de mala adaptación que depriman el vigor de los árboles implantados y hasta comprometan su supervivencia (McKay et al. 2005). Si se trata de una plantación comercial, puede disminuir su productividad al punto de representar un fracaso económico. En un plan de enriquecimiento, los árboles pueden expresar una mala aptitud competitiva y quedar suprimidos bajo los individuos pre-existentes. La susceptibilidad a eventos climáticos de baja recurrencia puede ser mayor a la que guardan los acervos genéticos locales adaptados. Así, una sequía atípica o una helada excepcional pueden acabar con todos los ejemplares plantados aunque su crecimiento hasta el momento haya sido adecuado. También la tolerancia a agentes biológicos dañinos puede ser menor, y una eventual explosión demográfica de una plaga o la proliferación de una enfermedad por condiciones ambientales predisponentes pueden poner en riesgo la supervivencia o alterar el porte forestal de los individuos plantados, aun cuando su comportamiento en términos de crecimiento haya sido bueno.

Por otro lado, la mala elección del acervo genético a propagar puede tener un efecto perjudicial no sólo en la masa implantada, sino también en los bosques pre-existentes.

Si las forestaciones se llevan a cabo en las regiones en las que la misma especie vegeta en forma natural, el uso de un acervo genético de otra región genera el riesgo de “contaminación genética” (Bischoff et al. 2010), o sea la introgresión de genes “exóticos” (no locales) en las masas espontáneas. Este proceso puede darse tanto por medio de la polinización libre como por la dispersión natural de semillas, y su efecto se torna irreversible, pudiendo conducir a la pérdida irrecuperable del acervo genético local. La mezcla de genes exóticos con nativos puede producir el efecto de “depresión por exogamia” (Fenster & Galloway 2000), por el cual generaciones híbridas avanzadas expresan una aptitud reproductiva inferior a la de los parentales, aun cuando se haya verificado vigor híbrido en la primera generación de hibridación. El largo ciclo de vida de los árboles puede llevar a que se compruebe este efecto muy tardíamente. Este riesgo es particularmente importante en programas de restauración que llevan a cabo forestaciones de enriquecimiento en bosques degradados o recomponen parches boscosos entre remanentes de incendios u otros eventos catastróficos. En el caso particular de forestaciones de enriquecimiento, la plantación extensiva en bosques degradados en los que los individuos remanentes de la especie a plantar son relativamente escasos puede conducir a lo que se denomina “inundación genética”. En este proceso, el acervo genético local se diluye en el acervo genético que trae la plantación, y si estos no son equivalentes puede producirse la pérdida de variantes alélicas o de complejos multigénicos, incluso de aquellos con valor adaptativo (Lesica & Allendorf 1999).

En este sentido, la decisión más conservadora (la que implica menores riesgos) en la elección del material genético a propagar, tanto para un programa productivo como para uno de restauración, es el uso de acervos genéticos locales. La cosecha de semilla de los propios bosques a restaurar o de sus inmediaciones, es una regla básica de la restauración ecosistémica cuando la información disponible sobre los acervos genéticos de la especie de interés es insuficiente.

Sin embargo, en ocasiones los bosques han sido afectados hasta el punto de su extinción local, por lo que el uso de fuentes semilleras exóticas es obligado. O sin llegar a ese extremo, muchas veces la degradación es tan fuerte que lo único que queda del bosque original son unos pocos individuos, lo que vuelve desaconsejable obtener semillas de esos remanentes, ya que la deriva genética y la endogamia provocarían un sensible empobrecimiento en los acervos genéticos de la futura forestación, con una consecuente reducción en su adaptabilidad. La deriva genética es la variación al azar de las frecuencias alélicas y genotípicas poblacionales de una generación a la siguiente, que sucede por el cruce aleatorio entre los progenitores. Este fenómeno habitual en cualquier población que se reproduce en forma natural tiene consecuencias drásticas en aquellas de pequeñas dimensiones, ya que es altamente probable que algunas variantes genéticas (al azar) no se encuentren representadas en la próxima generación simplemente porque los progenitores que las portaban no lograron cruzarse, y consecuentemente esas variantes se pierdan irreversiblemente en la población. La endogamia se refiere a la autopolinización (que se acentúa cuando la disponibilidad de polinizadores es baja) y al cruzamiento entre individuos emparentados, y suele conducir a fenotipos deprimidos por expresión de alelos recesivos.

Si tenemos la suerte de contar con fuentes semilleras cercanas al sitio de plantación, aún debemos considerar una pregunta que, aunque de apariencia trivial, es en verdad esencial: ¿cuál es la distancia a partir de la cual un bosque deja de ser considerado una fuente de semilla local para otro bosque de la región? (McKay et al. 2005).

Intuitivamente el grado de similitud genética entre dos bosques estaría en relación con la distancia geográfica entre ellos (Falk et al. 2001). Tras esta intuición hay en realidad argumentos de peso. En primer lugar la cercanía permitiría el flujo genético entre ambos (mediado por polen e incluso por semillas), lo que conduce a la homogeneización de sus estructuras genéticas; o su contracara, es decir, que la lejanía restringiría el intercambio genético, lo que lleva a la diferenciación.

En segundo lugar la ubicación de dos bosques en una misma región vuelve más probable que ambos hayan tenido una misma historia de vida, o sea que en tiempos evolutivos hayan pasado por los mismos eventos regionales (e.g. glaciaciones, erupciones volcánicas, incendios catastróficos, eventos climáticos extremos). Sin embargo esta expectativa no siempre se cumple, y la distancia a veces no es un indicador suficiente de la similitud genética entre dos poblaciones. La ocurrencia de procesos adaptativos puede conducir a la divergencia entre los acervos genéticos de bosques vecinos, por lo que se recomienda tener en cuenta también la similitud entre sus condiciones ambientales (i.e. altitud, suelos, clima) (Hufford & Mazer 2003).

Pero aun aceptando a la distancia como un indicador de similitud genética, la pregunta de McKay et al. (2005; “¿Cuán local es local?”) se mantiene vigente y desafortunadamente no hay una única respuesta a esta pregunta. La similitud genética dependerá de la autoecología de la especie (en particular su sistema de apareamiento y el alcance de la dispersión de su polen y semillas) y de las condiciones ambientales en las que se encuentran sus poblaciones. Incluso la similitud genética dada por la distancia geográfica frecuentemente es anisotrópica, o sea una misma distancia geográfica arrojará distintos grados de similitud genética según la dirección en que esa distancia sea tomada. Esto puede entenderse por la existencia de vectores ambientales que modulan distintos procesos evolutivos, como por ejemplo el flujo genético, que puede seguir la dirección predominante del viento, o la adaptación, que puede seguir la dirección de patrones orográficos regionales.

## Unidades Operativas de Manejo Genético

Por otro lado, podemos prescindir de tener que precisar la distancia a partir de la cual dos bosques no pueden ser considerados una misma procedencia si directamente nos concentramos en analizar sus acervos genéticos. Desde este enfoque, se trata de reconocer unidades genéticas discretas, o sea un conjunto de individuos que guarden una similitud genética tal que los identifique y que a la vez los distinga de otro grupo. Sabemos que las poblaciones (en el sentido de poblaciones locales, según Hartl & Clark 1997) representan el mínimo nivel de organización en el que ocurren los procesos evolutivos, y consecuentemente son consideradas como las unidades evolutivas. Por lo tanto el cometido de distinguir unidades genéticas podría reducirse a la identificación de poblaciones. Estas básicamente se definen por el grado de flujo genético entre ellas, o sea el intercambio efectivo de información genética tanto a través de semillas como de polen (el flujo entre individuos de una misma población es de órdenes de magnitud mayor que el que ocurre entre poblaciones).

Sin embargo, a los fines operativos, para cualquier decisión de manejo con enfoque genético, las poblaciones representan en la práctica una partición demasiado detallada de la variación genética de una especie. El número de poblaciones naturales de la mayoría de las especies no domesticadas excede largamente la posibilidad de tratarlas en forma separada. Las especies forestales se distribuyen en cientos de parches boscosos de variable dimensión, aún aquellas que conservan una distribución poco perturbada.

Si las poblaciones naturales representan un nivel de detalle excesivo para el manejo de los recursos genéticos, las unidades sobre las cuales puedan tomarse decisiones prácticas, o sea las “unidades operativas de manejo genético”, deberán estar constituidas por varias poblaciones. El agrupamiento de las poblaciones naturales debería basarse en similitudes genéticas, de tal modo que sea esperable que desde un punto de vista genético las poblaciones de una misma unidad respondan en igual forma frente a una determinada decisión de manejo. Las unidades operativas de manejo genético se conformarían entonces por poblaciones que comparten un acervo genético en común.

Una primera aproximación a este agrupamiento puede basarse en información provista por marcadores genéticos tales como isoenzimas, microsatélites o AFLPs (“Amplified Fragment Length Polymorphism”). En los últimos 40 años se han llevado a cabo infinidad de estudios de genética poblacional de especies forestales con marcadores genéticos en todo el mundo, incluso en Argentina. En la actualidad ya no son excepcionales las especies forestales de interés de nuestro país que cuentan con alguna caracterización genética de sus poblaciones naturales con marcadores genéticos. Con ellos podemos distinguir grupos de poblaciones naturales de una determinada especie cuyos acervos genéticos tienen una raíz en común. A estos grupos, que ocupan un área definida y continua, los denominamos “zonas genéticas” (ZG).

Sin embargo, los marcadores genéticos utilizados en este tipo de análisis son selectivamente neutros ya que no tienen expresión en el fenotipo. Se trata de variantes de la molécula de ADN o de su primer producto de transcripción que no reportan cambios en el aspecto exterior o en el desempeño de los individuos, y por lo tanto no son pasibles de ser sometidos a procesos de selección, por lo que se dice que no tienen valor adaptativo. Podemos utilizarlos para analizar procesos demográficos de las poblaciones naturales (o sea variaciones históricas de la cantidad de individuos que las componen), inferir cuellos de botella en su historia evolutiva, reconstruir eventos históricos que a través de procesos de deriva genética y flujo génico hayan tenido un impacto sobre su constitución genética. Estos valiosos análisis son los que nos permiten distinguir acervos genéticos con una raíz en común. Sin embargo no constituyen la herramienta indicada para estudiar procesos de adaptación. Dos poblaciones con una misma historia de vida, y consecuentemente con una raíz genética común identificada con marcadores, pueden haber divergido en las últimas generaciones por adaptación a condiciones ambientales diferenciales de la actualidad. Para detectar estas diferencias genéticas debemos basarnos en información provista por caracteres adaptativos o inferirlas indirectamente de las condiciones ambientales. Es así como surge el concepto de “región de procedencia” (RP), y con él distinguimos las dos unidades operativas de manejo genético básicas:

- Zona genética (ZG): un grupo de poblaciones naturales con continuidad geográfica que guardan cierta similitud genética verificada con marcadores genéticos.
- Región de procedencia (RP): un grupo de poblaciones naturales con continuidad geográfica que pertenecen a una misma zona genética y de las cuales se esperan similares respuestas adaptativas, según comprobado con caracteres cuantitativos a través de ensayos o inferido por compartir condiciones ambientales homogéneas.

Para múltiples propósitos las ZGs o las RPs serán la primera segmentación de la distribución completa de una especie en base a criterios genéticos. Las ZGs pueden

servir para la definición de unidades de conservación, y en general para la valoración de los recursos genéticos de los bosques espontáneos. Si en cambio se fueran a tomar decisiones de manejo que impliquen el uso de los recursos genéticos, ya debe pensarse en RPs. Estas pueden ser de gran utilidad para, por ejemplo, definir la población base en programas de mejora genética. Sin embargo no deben confundirse a las RPs con las poblaciones de mejora en sí mismas (Alfía et al. 2009), así como tampoco a las ZGs con las unidades de conservación. Tal vez la aplicación práctica más inmediata para las RPs sea la regulación legal o administrativa del manejo del material de propagación, a través de la determinación de fuentes semilleras y áreas de transferencia de semillas.

En la Unión Europea, por ejemplo, existen desde hace años disposiciones rigurosas que regulan la comercialización de material genético forestal cuya Región de Procedencia debe estar debidamente certificada para que pueda incorporarse al circuito productivo (Council Directive 1999/105CE). Es deseable que en la Argentina se definan RPs para las especies nativas más relevantes y, puesto que las plantaciones forestales representan un sistema productivo plurianual de interés privado pero también social, que las RPs definidas sean tenidas en cuenta para el otorgamiento de subsidios y aportes indirectos por parte del Estado al momento de apoyar forestaciones comerciales con ellas.

Díaz-Fernández et al. (1995b) proponen adicionalmente el concepto de una tercera unidad operativa de manejo genético, la “procedencia de área restringida” (PAR), la que nos resulta muy ventajoso considerar en el presente estudio. La PAR se aplica a poblaciones aisladas con un tamaño efectivo muy reducido (incluso árboles aislados), en las que la deriva genética sería el factor evolutivo de mayor relevancia en la modelación de sus acervos genéticos, y donde también son esperables procesos de endogamia. Estas características vuelven recomendable no utilizar a las PAR como fuentes semilleras para forestaciones que excedan su propia área de ocupación, pero al mismo tiempo la particularidad de sus acervos genéticos las destaca y amerita destinarles esfuerzos de conservación, por lo que resulta conveniente utilizar la semilla local para forestaciones *in situ*.

Como veremos más adelante, el concepto de PAR se aplica de manera muy conveniente a las poblaciones marginales esteparias del Ciprés, en las que enfatizaremos la importancia de su conservación. El alto grado de diferenciación de estas poblaciones con las RPs más cercanas nos previene de incluirlas en ellas, y su insignificante dimensión nos inhibe de tratarlas como RPs en sí mismas, por lo que su definición como PARs nos parece una solución adecuada.

- Procedencia de área restringida (PAR): una única población natural de tamaño efectivo muy reducido, o grupo continuo y poco numeroso de ellas, que exhibe un alto grado de aislamiento genético del resto de las poblaciones y cuyo acervo genético es claramente diferencial.

## Regiones de Procedencia: Métodos de Definición

Existen dos métodos básicos para la definición de RPs (CTGREF, 1976): a) el *aglomerativo*, y b) el *divisivo*. El método aglomerativo consiste en el agrupamiento de poblaciones naturales identificadas y caracterizadas ambiental y genéticamente. Este método requiere contar con un buen mapeo de las poblaciones existentes y con una caracterización genética de las mismas, generada a través del estudio de variación en marcadores genéticos neutros y en caracteres cuantitativos potencialmente adaptativos.



El método divisivo es el comúnmente aplicado para especies de segundo orden de las que se cuenta con escasa información básica. Con este método se delimitan RPs comunes a todas las especies que se encuentran en el territorio. Se basa en la identificación de regiones ecológicas distintas en el área de distribución de la especie, a partir de variables ambientales, tales como características edáficas, geomorfológicas, altitudinales y climáticas. En este caso se presume que, debido a procesos adaptativos, los patrones de variación genética de la especie son directamente determinados por las variables ambientales en consideración. Esta es una presunción de mucho peso y difícil de aceptar por sí sola, ya que la historia evolutiva de la especie puede haber impreso rasgos genéticos particulares a una determinada población, distintos a los provocados por el solo efecto de su adaptación a las condiciones ambientales actuales. Por este motivo, el método aglomerativo, aunque más complejo, resulta preferible.

La información genética provista por la variabilidad en caracteres adaptativos (cuantitativos) es probablemente la de mayor relevancia para la definición de RPs, ya que estos caracteres serán los directamente involucrados en los procesos de adaptación de la especie en el sitio de plantación. Sin embargo, generar esta información requiere instalar ensayos de ambiente común en vivero o en campo, o sea estudios de mediano y largo plazo. La utilización de marcadores genéticos puede servir mientras tanto para definir ZGs y así delimitar los rasgos más gruesos de las RPs de la especie que sirvan para orientar los pasos hacia una futura definición más detallada. Más aún, los resultados obtenidos con marcadores neutros a su vez combinados con una caracterización ecológica del área de distribución de la especie, pueden permitir una definición bastante ajustada de RPs, ya que se combinaría información sobre procesos demográficos (historia de vida de las poblaciones) con información referida a procesos de adaptación, al menos presumidos.

Si bien existen múltiples antecedentes de definición de RPs en Europa y Norteamérica, en Latinoamérica pueden encontrarse escasos ejemplos (Vergara, 2000) y en Argentina ninguno. En nuestro país contamos con trabajos recientes que, aunque valiosos, sólo han avanzado hasta la identificación de zonas genéticas (Pastorino & Gallo 2009a y b; Azpilicueta et al. 2013). Sin dudas, el Instituto Nacional de Semillas (INASE), órgano del Estado argentino encargado de la regulación del uso de material de propagación, guarda interés en definir RPs para las especies nativas de mayor potencialidad productiva, ya que con esa herramienta podría generar normas de uso y fomento que atiendan al adecuado uso de sus recursos genéticos. En el presente estudio nos proponemos, entonces, definir Regiones de Procedencia argentinas para el Ciprés de la Cordillera, una especie forestal clave de los ecosistemas boscosos del noroeste de la Patagonia y que a la vez tiene una importante potencialidad productiva.

## LA ESPECIE: *Austrocedrus chilensis*

### Autoecología

El Ciprés de la Cordillera [*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri], también llamado Ciprés, y anteriormente Len o Lahuán por el pueblo Mapuche, es una especie forestal nativa de Argentina y Chile. Se trata de una conífera perteneciente a la familia de las Cupresáceas, subfamilia de las Callitroideas (Li 1953), tribu Austrolibocedreas (de Ferré & Gaussen 1968). Su porte en el bosque natural promedia los 20 a 25 m de altura (Foto 1), según el sitio, aunque se citan ejemplares de 37 m (Tortorelli, 1956) y nosotros hemos medido individuos de hasta 44 m (sobre la margen sur del Lago Traful). Los diámetros habituales en árboles adultos están entre los 30 y 40 cm, pero suelen encontrarse individuos de más de 1 m. Su fuste es recto, algo cónico, con una corteza delgada en individuos jóvenes y con grietas longitudinales a la madurez, de copa mayormente piramidal, compacta. Su follaje es siempreverde, con hojas escuamiformes, imbricadas, opuestas, dimorfas (2 a 3 mm las laterales y 0,5 a 1 mm las extendidas sobre el tallo) (Rodríguez et al. 1983). Las hojitas laterales poseen una banda blanquecina de ceras epicuticulares (Gallo et al. 2008).



**Foto 1:** Ejemplar de Ciprés de la Cordillera en el Parque Nacional Nahuel Huapi.

Las funciones sexuales de esta especie están separadas en distintos individuos, reconociéndose árboles femeninos y masculinos (i.e. especie dioica, Brion et al. 1993; Castor et al. 1996). Los estróbilos femeninos (“conos”) se ubican en la parte superior de la copa, en posición terminal, son de forma ovoide y miden de 8 a 15 mm de largo por 5 a 8 mm de ancho (ver Foto 2). Están formados por cuatro brácteas opuestas, dimorfas, las dos mayores son fértiles, con dos óvulos cada una. Los estróbilos masculinos son amentiformes, de unos 6 mm de largo, también de posición terminal, formados por 6 a 8 pares de brácteas fértiles, cada una con 4 sacos polínicos (Castor et al. 1996). Las semillas tienen unos 8 mm de largo, incluyendo un ala membranácea adnata, unilateral (Donoso et al. 2006), y su peso medio es de 3,94 g por 1.000 unidades (Pastorino & Gallo 2000), produciéndose normalmente 4 por cono.

El ciclo completo de la formación de las semillas se produce en un año (Brion et al. 1993). Las fechas de ocurrencia de los distintos estadios fenológicos de este ciclo varían según la latitud, la altitud y las condiciones climáticas de cada año. En los alrededores de San Carlos de Bariloche, la diferenciación de los amentos ocurre en marzo, haciéndose visibles a ojo descubierto recién a partir de mayo. Los sacos polínicos se diferencian en junio y la polinización (que es anemófila) ocurre en noviembre. Los conos maduran un poco más tarde, diferenciándose en mayo, y logrando un tamaño de unos 2 mm recién en octubre. Al momento de la polinización alcanzan un tamaño de 4 mm (Brion et al. 1993). Para enero logran su tamaño definitivo, pero las semillas en su interior son aún de una consistencia lechosa. La maduración continúa por dos meses más, hasta que con los calores de marzo los conos se vuelven leñosos, se resecan y se abren para liberar las semillas que se diseminan por el viento, incluso hasta avanzado el mes de abril.



**Foto 2:** Ramillete de conos maduros, en el punto de cosecha, poco antes de la dispersión de la semilla.

Durante los meses de noviembre y diciembre, en los bosques abiertos es fácil identificar los individuos masculinos por el tono amarronado de su copa, producto de los amentos secos que persisten por un tiempo en la superficie del follaje. Análogamente, en los años de buena fructificación resaltan en el bosque los individuos femeninos en los meses de febrero, marzo y abril, con un tono verde claro, que vira al amarillo y luego al marrón, en este caso por la madurez de los conos. Este cambio de coloración se ha sugerido como un indicador adecuado del momento de cosecha de semillas con fines productivos (Pastorino et al. 2001), desalentándola cuando la coloración de los conos es verde, ya que la semilla se encuentra aún inmadura, y además los conos colapsan, volviéndose muy difícil su posterior apertura para liberar las semillas.

Para germinar y sobrevivir en sus primeros años de vida, el Ciprés requiere protección de la insolación directa. En los bosques ecotonales y esteparios, donde esta protección no se da por efecto del propio canopeo de la especie, el reclutamiento y establecimiento depende de arbustos que actúan como plantas “nodrizas” (Kitzberger et al. 2000). Los estudios fisiológicos de Gyenge et al. (2005, 2007, 2008) han aportado un importante esclarecimiento sobre la estrategia de la especie para adecuarse a las condiciones de humedad descriptas y a esta relación de facilitación con los arbustos en el campo abierto. Estos autores han demostrado que el Ciprés presenta algunas características propias de especies de alta demanda hídrica, tal como una marcada vulnerabilidad a la cavitación xilemática y un alto contenido de agua celular en el punto de pérdida de turgencia. Sin embargo también encontraron que la especie compensa estas vulnerabilidades a través de una rápida respuesta estomática, ya que aún con disponibilidad de agua en el suelo cierra sus estomas frente a una moderada demanda evaporativa (déficit de presión de vapor de 2,5 kPa aproximadamente), evitando que el potencial agua caiga hasta valores críticos. El costo de esta estrategia es una restringida tasa de fijación de carbono, que puede traducirse en un crecimiento limitado, excepto en los sitios con baja demanda evaporativa.

Asimismo, Gyenge et al. (2007) han sugerido que es esta repuesta estomática veloz lo que (fuera de ambientes nemorosos) obliga a la especie a depender de la protección de arbustos en los primeros años de vida, ya que sólo a la sombra de una “nodriza” puede crecer y activar el flujo de agua en su xilema. Esto último sería crucial para lograr un efecto refrigerante sobre el delicado tallo de los primeros años, evitando así el daño celular por sobrecalentamiento a nivel del cuello del plantín. Esta hipótesis se corresponde con la observación de necrosis a nivel del cuello en plantines plantados sin sombra en ambientes secos (Pastorino et al. 2005), lo que resulta esperable al considerar las elevadas temperaturas que alcanza la superficie del suelo (varias veces superior a la del aire) por el solo efecto de la radiación solar.

## Tipos Forestales

El Ciprés forma distintos tipos de bosques, mayormente determinados por las condiciones de humedad, ya que vegeta en un muy amplio rango de precipitaciones, desde menos de 400 mm a más de 2.500 mm anuales. En los sitios más húmedos aparece como individuos dispersos en el bosque de *Nothofagus* (Coihue las más de las veces, pero también acompañando a Roble Pellín y en menor medida a otros *Nothofagus*), comúnmente en las laderas más expuestas, en las márgenes de los lagos o sobre afloramientos rocosos, o sea en ambientes donde puede superar la competencia de los *Nothofagus*. A este tipo forestal se lo ha denominado “mixto marginal” (Gallo et al. 2004). Si bien por su baja frecuencia la relevancia silvícola de esta presencia del Ciprés es menor, desde el punto de vista de la genética poblacional no debe despreciarse, ya que podría tratarse de un frente de avance de la especie, adaptándose a estas condiciones húmedas y de estrecha competencia con los *Nothofagus*. A su vez, bajo la perspectiva de cambio climático, es dable imaginarse para las próximas décadas un mayor desarrollo de este tipo forestal, ya que un posible aumento de la temperatura conjuntamente con una disminución de las precipitaciones favorecería a la especie en su competencia con los *Nothofagus*.

Con menos de 2.000 mm anuales aparecen verdaderos “bosques mixtos”, con una proporción más equilibrada de Ciprés y *Nothofagus* (ver Foto 3), y a medida que baja el nivel de humedad, con unos 1.200 mm de precipitación media anual se encuentran “bosques puros compactos” (Dezzotti & Sancholuz 1991). Muchas veces, la mayor o menor proporción de estos dos componentes del bosque mixto está determinada por las

condiciones locales. Un ejemplo claro se observa en el Cerro Otto, en San Carlos de Bariloche, donde en la ladera sur dominan claramente los *Nothofagus* (Lenga en altura y Coihue a mediana altitud) y en la ladera norte se encuentran bosques puros de Ciprés. Esto se explica porque las condiciones de temperatura y precipitación que a nivel regional son similares de uno y otro lado de la misma montaña, cambian sustancialmente a nivel de sitio, determinando el desarrollo de ecosistemas contrastantes. Desde el punto de vista genético podemos señalar que estos dos tipos forestales del Ciprés (bosques “mixto” y “puro compacto”) son los de mayor desarrollo areal y demográfico, lo que permite suponer procesos de adaptación de sus acervos genéticos a las condiciones ambientales en las que vegetan.



**Foto 3:** Bosque mixto de Ciprés y Coihue (las copas más globosas), con unos 1.500 mm de precipitación media anual. Los cipreses femeninos resaltan por su color amarillo provocado por sus copas cargadas de conos maduros.

En Argentina, hacia el borde este del bosque sub-antártico se describen “bosques marginales” de Ciprés (Dezzotti & Sancholuz 1991), conformando el ecotono con la estepa. Acá la precipitación ronda los 800 mm anuales. Si bien la densidad de individuos adultos por hectárea es baja (200 a 300 á/ha), la superficie que ocupa este tipo forestal es extendida en algunos sectores, lo que también abona la idea de que la adaptación tiene un efecto importante en la modelación de los acervos genéticos locales.

Más allá del ecotono, ya en ambiente estepario y con menos de 600 mm (y hasta casi 300 mm) de precipitación media anual, se destaca la presencia de bosquetes de Ciprés constituidos por algunas decenas de árboles, típicamente vegetando sobre promontorios rocosos en medio de una matriz gramínea (Pastorino & Gallo 2002). En este tipo forestal “marginal estepario”, conformado por árboles centenarios, tortuosos, de unos 6 a 8 m de altura, se ha verificado la propagación vegetativa por medio de acodos de ramas basales (Pastorino & Gallo 1997, ver Foto 4). Si bien la productividad seminal de estos bosquetes es buena, y sus semillas tienen una buena capacidad germinativa (Pastorino et al. 2014), las condiciones ambientales son tan rigurosas que el reclutamiento por la vía generativa es esporádico, dependiente de ciclos plurianuales de condiciones climáticas más favorables que la media (Villalba & Veblen 1997). Así, la propagación vegetativa sería una estrategia habitual para la persistencia de estos bosquetes.



**Foto 4:** Grupo de cipreses reproducidos vegetativamente por acodo de ramas basales. Todos estos árboles corresponden a un único genotipo.

Desde un enfoque genético, tal vez lo que más destaca al tipo forestal marginal estepario es su grado de aislamiento. En muchos casos la distancia en línea recta entre algunos de estos bosquetes y los parches ecotoniales más próximos de la especie es de varios kilómetros, y en el norte neuquino pueden medirse distancias de más de 100 km de aislamiento. Esta característica, sumada a su exiguo tamaño poblacional, permite pronosticar un fuerte impacto de procesos de deriva genética y endogamia en la modelación de sus acervos genéticos, muy probablemente de mayor efecto que la adaptación a las condiciones locales.

## Historia de Vida

La historia de vida de una especie nos puede ayudar a conformar un panorama general de sus patrones de variación genética. El trazo más grueso en la reconstrucción de esta historia de vida se basa en el análisis de sus relaciones filogenéticas con especies emparentadas. Para rastrear el origen de algunas relaciones filogenéticas actuales debemos remontarnos a otras eras geológicas en las que territorios que hoy se encuentran separados por océanos se hallaban conectados. *Austrocedrus* habría llegado a Sudamérica desde África en el Triásico, hace unos 200 millones de años (de Ferré & Gaussen 1968), momento hasta el cual estos dos continentes actuales se hallaban unidos. Esto explica la cercana relación filogenética con el género sudafricano *Widdringtonia*, del cual derivaría. Hacia fines del Cretácico (alrededor de 90 millones de años atrás) se separaron Nueva Zelanda (primero) y Australia (después) del continente que conformaban junto con América del Sur y Antártida. Esa ancestral conexión explica las relaciones florísticas entre estas masas de tierra (Arroyo et al. 1995), que en el caso de *Austrocedrus* se verifican con los géneros *Libocedrus*, *Papuacedrus* y *Diselma*, de Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, Nueva Guinea y Tasmania (de Ferré & Gaussen 1968).

Sin embargo, el área de distribución actual del Ciprés y la constitución genética de sus poblaciones naturales en el presente, difícilmente se deban a lo sucedido en tiempos tan arcaicos. Por otro lado, tampoco es probable que puedan explicarse únicamente por adaptación a las condiciones ambientales actuales. Los climas y las relaciones ecológicas del pasado más reciente debieron sin dudas jugar un rol importante en los patrones genéticos y de distribución de la especie. También algunos disturbios puntuales

o recurrentes pudieron haber tenido un impacto relevante.

Entre los disturbios a considerar se encuentran las glaciaciones, siendo la de mayor impacto en los patrones actuales la última de ellas, con un máximo (último máximo glacial: UMG) ocurrido hace unos 20.000 años. La vastedad de este evento desplegado sobre el área que actualmente ocupa el Ciprés, modificó fuertemente la biota regional. No sólo devastó los ecosistemas previos, sino que los que los sucedieron fueron modelados en función de su impacto. Se trató de una capa de hielo de cientos de metros de espesor, que atravesó la Cordillera de los Andes, cubriendo desde el borde occidental de los lagos de Chile y desde el Océano Pacífico a la latitud de la Isla de Chiloé, hasta el borde oriental de los lagos de la Patagonia argentina. En el mapa regional de Regiones de Procedencia de la especie, y también en los mapas de cada una de las RP definidas, puede verse representada la línea del borde glaciario correspondiente al UMG. Los primeros en trabajar en la delimitación del UMG en nuestro país fueron Flint & Fidalgo (1964, 1969), cuyos estudios pioneros son cita obligada, pese a que se restringieron al rango de latitudes entre los 39° S y los 43° S. Luego Hollin & Schilling (1981) publican un reporte de escala continental, y más recientemente Glasser et al. (2008) delinearon el borde glaciario entre los 38° S y 56° S, aunque con mayor precisión por la disponibilidad de los avances tecnológicos. En nuestro trabajo utilizamos la representación de Glasser et al. (2008), con el agregado de la línea de Hollin & Schilling (1981) hacia el norte de los 38° S.

Para ponderar en toda su dimensión el impacto de la glaciación, a la inmensa superficie demarcada por la línea del UMG debe sumarse la correspondiente a los fenómenos periglaciares, caracterizados por el permafrost, el congelamiento estacional del suelo y procesos de soliflucción, ya que aunque no haya estado cubierta por glaciares, en estos ambientes tampoco es posible el establecimiento de árboles. No contamos con estimaciones de cuál fue la superficie sometida a fenómenos periglaciares, pero podemos presumir que se trató de una franja más o menos continua que bordeó a los glaciares.

El primer impacto de la glaciación fue entonces la retracción de la superficie ocupada por el Ciprés. La especie sobrevivió en refugios ubicados a ambos lados de la Cordillera (Pastorino & Gallo 2002, Pastorino et al. 2004, Iglesias et al. 2014), desde los cuales recolonizó las áreas glaciadas al derretirse el hielo, lo que ocurrió a partir de 14.000 años AP (antes del presente), momento a partir del que se establecieron condiciones climáticas similares a las actuales. Los refugios habrían sido múltiples (Markgraf et al. 1995). En la vertiente occidental de los Andes se habrían ubicado en el Valle Central y en el pedemonte de la Cordillera de la Costa, sitios que no fueron glaciados ni sometidos a fenómenos periglaciares (Veit & Garleff 1995). Conforme la temperatura global se incrementó y las tierras quedaron libres de hielo, la especie habría trepado desde allí las laderas orientales de la Cordillera de la Costa y las laderas occidentales de los Andes (Pastorino 2000). En la vertiente oriental de los Andes, probablemente el espacio apto para el Ciprés fue más restringido, quedando circunscripto a una estrecha franja frente al borde del campo de hielo y de espaldas a la aridez extrema de la estepa. La rápida recolonización evidenciada por registros palinológicos (e.g. Markgraf 1984, Markgraf & Bianchi 1999) abona la hipótesis de múltiples refugios.

Asimismo, durante el período glaciario el manto de hielo actuó como una barrera genética entre las poblaciones que persistieron a ambos lados de la Cordillera. Este aislamiento pudo conducir la evolución de los acervos genéticos de estos dos grupos por distintos caminos, por lo que sería esperable una divergencia importante entre las

poblaciones chilenas y las argentinas.

Es difícil estimar el número y el tamaño de los refugios glaciares, pero del lado oriental de la Cordillera es probable que las poblaciones supervivientes hayan sido muchos pequeños parches. La baja diferenciación entre poblaciones detectada en la actualidad, con un sentido preminentemente latitudinal (ver capítulo de variación genética), nos impulsa a imaginar una cierta continuidad de esos parches, formando una suerte de franja bordeando el frente glaciario a partir del área libre de procesos periglaciares. Un flujo genético importante entre estos remanentes, o sea el intercambio de información genética a través de polen o de semillas, es un requisito para la baja diferenciación que encontramos actualmente. De manera alternativa puede postularse la hipótesis de una recolonización a partir de pocos de estos múltiples refugios.

La conformación de nuevas poblaciones en las áreas previamente glaciadas tuvo que darse por un proceso paulatino de recolonización, iniciado con el establecimiento de unos pocos individuos que actuaron como receptores de polen y que devinieron en progenitores de la primera generación local. Este proceso implicó necesariamente un empobrecimiento genético por deriva en ese frente de avance, a lo que se denomina “efecto fundador”. Por este motivo es esperable que las fuentes de la recolonización (los refugios glaciares o los bosques que los sucedieron in situ) alberguen hoy un acervo genético más rico que los de las zonas recolonizadas.

Existe otro factor que por su extensión puede también haber tenido (y tener) un efecto demográfico sobre los acervos genéticos generales de las poblaciones de Ciprés: los incendios forestales. Si bien su impacto es mucho menos generalizado que el de las glaciaciones, pueden producir “cuellos de botella” locales y consecuentemente provocar procesos de deriva genética que lleven a perder localmente variantes alélicas o genotípicas. El comportamiento del fuego en un incendio es azaroso, por lo cual difícilmente el efecto sea el mismo de un siniestro a otro. En algunos casos, un “fuego lento” puede acabar en forma completa con toda una población y la comunidad que integra, volviendo muy difícil la recolonización del sitio. Y si se concreta la recolonización, probablemente cambiará la constitución genética original por la de las poblaciones vecinas que actúen como fuente de semillas. En el caso de un “fuego rápido” pueden quedar remanentes no sólo en la periferia del siniestro sino también hacia el interior del mismo. Estos árboles supervivientes facilitarán la recolonización, pero posiblemente con un acervo genético empobrecido por deriva (efecto “cuello de botella”), y en la siguiente generación darán lugar a procesos de endogamia.

Como evidencia de la antigüedad de incendios masivos en Patagonia, en los perfiles de suelo de algunos sitios se han reportado estratos de carbón que han sido radiométricamente datados con fechas de más de 4.500 años AP (e.g. Goldammer 1993, Goldammer et al. 1996, Heusser et al. 1988). En cuanto a incendios más recientes, ocurridos en los últimos 100 a 200 años (y antes también), las evidencias son añosos cipreses aún en pie que es común hallar en muchos bosques puros de la especie. Se trata de ejemplares sobremaduros, muchas veces de más de 1 m de diámetro, con gruesas ramas desde la parte inferior del fuste, inmersos en un bosque claramente más joven (probablemente sus descendientes) y con cicatrices de fuego que han servido para datar la ocurrencia del incendio del cual fueron supervivientes (Kitzberger et al. 1997). Estos árboles ocurren con muy baja frecuencia en el bosque, lo que da una idea de lo que quedó luego del incendio: apenas algunos pocos supervivientes en un campo arrasado.

En referencia a tiempos evolutivos, la principal causa natural de incendios forestales en el área de distribución del Ciprés ha sido posiblemente el vulcanismo. La frecuencia

de estos eventos ha sido mayor que la que intuitivamente se percibe. Para los tiempos modernos existen registros de más de 200 erupciones volcánicas en los últimos 500 años en el área cordillerana entre los 36° S y los 43° S (Simkin & Siebert 1994). El vulcanismo es causa de ignición, pero tiene también un efecto directo en el deterioro masivo del bosque por la lluvia de cenizas y piroclastos de mayor dimensión.

La otra causa natural de inicio de incendios son los rayos, aunque sólo es relevante en las latitudes más bajas del área de distribución del Ciprés en Argentina (al menos bajo las condiciones climáticas actuales). Según registros de la Administración de Parques Nacionales, los rayos fueron la causa de ignición de incendios responsables de la quema de 19.450 ha de las 118.550 ha quemadas entre 1938 y 1996 en los parques nacionales Lanín, Nahuel Huapi, Lago Puelo y Los Alerces (Veblen et al. 1999).

Pero también hay incendios de origen antrópico. Estos comenzaron con la llegada del hombre a la región hace más de 10.000 años. Existen registros paleontológicos del uso del fuego en la estepa patagónica que datan de unos 12.600 años AP (Heusser 1987). En tiempos más recientes, contamos con los relatos de viajeros del siglo XIX (e.g. Musters 1871, Claraz 1988) que fueron testigos directos del uso del fuego por parte de los pueblos originarios con diversos propósitos: calefacción, cocción de alimentos, comunicación y también como herramienta para acorralar a sus presas de caza (i.e. guanacos, choiques). Es dable esperar que estos fuegos de la estepa pudieran en ocasiones iniciar incendios en los bosques, especialmente en los de ecotono, en los que el Ciprés es preponderante. Y ya en el comienzo del siglo XX, con la colonización europea de la Patagonia, los incendios masivos de bosques fueron una tarea intencional para habilitar tierras a la ganadería y agricultura. Hay reportes minuciosos de estos esfuerzos de destrucción que acabaron con miles de hectáreas de bosques en incendios de semanas (e.g. Rothkugel 1913, 1916). A partir de una explícita política de supresión de fuegos en los años '30, el Ciprés comenzó un proceso de recolonización en los ambientes de ecotono, provocando la coalescencia de bosquetes remanentes (Kitzberger & Veblen 1999).

## DISTRIBUCIÓN NATURAL DEL CIPRÉS DE LA CORDILLERA

Hecho este repaso sobre la historia de vida de la especie y los eventos que han podido condicionar su distribución natural, sólo nos resta ver dónde encontramos hoy Cipreses en Argentina. Esto es esencial para poder planificar la conservación y uso de sus recursos genéticos. Los rangos ambientales que ocupe nos describirán la adaptabilidad de la especie y nos brindarán la posibilidad de formular hipótesis de variación en sus caracteres cuantitativos. Los sitios en los que los individuos expresan mayor vigor y tamaño, y las poblaciones que conforman adquieren su mayor desarrollo en términos de continuidad y densidad, nos indicarán los óptimos ambientales del Ciprés. El conocimiento de estos óptimos resulta fundamental al momento de planificar su cultivo, especialmente si se pretende hacerlo *ex situ*, tanto con fines de conservación como productivos. Por otro lado la identificación de poblaciones marginales también es relevante puesto que pueden presentar variantes genéticas particulares, justamente adaptadas a ambientes no habituales, y ser por tanto de gran utilidad en un programa de uso con proyección hacia esos ambientes.

Asimismo, yendo más allá de un enfoque orientado hacia la producción, la sola presencia de la especie es informativa para variados propósitos, como por ejemplo la reconstrucción de la paleovegetación, estudios de genética poblacional o análisis de la dinámica de distribución. De este modo, la presencia natural de individuos con baja frecuencia, aun de individuos aislados y de bajo vigor, puede interpretarse como flujos de colonización reciente o, por el contrario, como remanentes de una paleodistribución determinada por condiciones ambientales distintas de las presentes. En cualquier caso, esa presencia constituye un dato fundamental para comprender la historia evolutiva reciente de la especie.

El Ciprés se distribuye a ambos lados de la Cordillera de los Andes, entre los 32° 39' S (al norte de Santiago de Chile) y los 43° 44' S (al sur de Corcovado, en la Provincia de Chubut), a lo largo de unos 1.230 km de distancia en línea recta, representando la conífera nativa de mayor desarrollo latitudinal de Argentina y Chile (Pastorino et al. 2006a). Esta distribución se da en forma de parches boscosos de variadas dimensiones repartidos sobre una franja de unos 50 km de ancho paralela a la Cordillera, que en el norte comienza del lado chileno y en el sur termina del lado argentino, cruzando la Cordillera a la latitud del Lago Aluminé, Provincia de Neuquén. Asimismo, es posible encontrar algunos bosquetes marginales fuera de esta franja. En Chile también se reportan algunos parches boscosos en la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa, entre los 37° 30' S (Cordillera de Nahuelbuta) y los 40° 20' S (Río Bueno) (Veblen & Schlegel, 1982). Según antecedentes en la bibliografía, el bosque de Ciprés ocupa una superficie de 47.157 ha en Chile (CONAF 2011) y unas 141.000 ha en Argentina (Bran et al. 2002).

### Mapeo de la Distribución Argentina

Los antecedentes sobre el mapeo del Ciprés han tomado por objeto de estudio a la especie como tipo forestal, o sea masas puras que puedan ser identificadas como "bosques" (i.e. con una densidad que permita observar una cierta continuidad arbórea en los polígonos), o masas mixtas en las que la especie integra el estrato dominante.

En esta publicación mapeamos en Argentina la sola presencia de la especie,

independientemente de su frecuencia en los ecosistemas que conforma. Así, en algunas áreas esteparias del norte o en matorrales mixtos de la zona central, hemos delineado algunos polígonos de gran superficie en los que el Ciprés se encuentra en densidades que ni siquiera alcanzan los 20 individuos adultos por hectárea. En ciertos casos esta presencia puede indicar etapas sucesionales tempranas en camino hacia un bosque de Ciprés de mayor densidad (por ejemplo en los matorrales mixtos post-fuego; ver Foto 5), pero en otros se trataría de sistemas estables en sitios que simplemente resultan marginales para la especie (por ejemplo en áreas de ecotono con la estepa). Por otro lado, hemos utilizado puntos para representar bosquetes aislados muy pequeños, constituidos por una veintena de individuos (entre 1 y 30). Estos bosquetes no se han tenido en cuenta para los cálculos de superficie. Asimismo, la especie está presente sobre las márgenes de muchos de los lagos de la región y del Río Aluminé. En algunos casos esta presencia amerita la representación por polígonos, pero en otros su baja frecuencia nos lleva a manifestarla por puntos.

**Foto 5:** Matorral mixto post-fuego, donde ya se ven emerger las copas de los jóvenes cipreses por sobre el dosel general.



Para nuestros mapas nos hemos basado en cinco fuentes de información digital de estudios previos: 1) un trabajo específico sobre la distribución de la especie (Bran et al. 2002), 2) el Inventario Nacional de Bosque Nativo llevado a cabo en 2002 (SAyDS 2005), 3) un diagnóstico de biodiversidad del Parque Nacional Lanín (Funes et al. 2006), 4) el inventario actualizado de bosques nativos de la Provincia de Chubut (Bava et al. 2006), y 5) un plan de manejo del área protegida Cañada Molina (Di Martino et al. 2012).

El trabajo de Bran et al. (2002) ha sido la base sobre la que elaboramos un mayor detalle. Se trata de un estudio a escala 1:250.000 sobre imágenes Landsat – TM, con interpretación visual sobre pantalla, apoyo de antecedentes bibliográficos e identificación sobre terreno de los bosquetes esteparios reportados. El Inventario Nacional (SayDS 2005) también fue realizado a una escala 1:250.000. La publicación de Funes et al. (2006) tiene un muy buen grado de detalle (escala 1:100.000), pero se restringe al área del Parque Nacional Lanín. Análogamente, el inventario de Chubut también abarca un área restringida, ya que se limita a esa provincia y no incluye las áreas bajo jurisdicción de la Administración Nacional de Parques. En este caso se trata de una actualización en base a imágenes Aster de la actualización del 2001 del inventario provincial llevado

a cabo en 1997 por la Dirección General de Bosques y Parques de la Provincia de Chubut. El plan de manejo de Di Martino et al. (2012) es de incumbencia extremadamente local, pero decidimos considerarlo dada la relevancia de los cipreses que involucra. Incluye un mapeo de todos los bosquetes de Ciprés en el extremo septentrional de la distribución de la especie en Argentina. El estudio es tan minucioso que se han mapeado incluso los individuos dispersos uno a uno. Los trabajos posteriores y de mayor escala que el de Bran et al. (2002) han sido de suma importancia para lograr un mapeo más actualizado y de mayor detalle.

Sobre esta información digital, mayormente lograda por interpretación sobre productos de teledetección, hemos realizado correcciones o incorporaciones a través de datos provistos por informantes locales calificados con conocimiento directo del terreno, muchos de ellos con numerosos años de experiencia en trabajos sobre los ecosistemas involucrados<sup>1</sup>. En algunos puntos controversiales con accesibilidad hemos realizado controles de campo. También sumamos algunas citas puntuales de presencia de la especie que encontramos en la bibliografía (Pastorino & Gallo 2004, Souto et al. 2012). En todos estos casos, las dimensiones de los parches boscosos y el diseño de los polígonos se ajustaron por interpretación sobre pantalla de las imágenes *on line* provistas por el software libre Google Earth versión 7.1 (URL: <http://www.google.com/intl/es/earth/index.html>).

Para la visualización, diferenciación y posterior digitalización de los parches boscosos se utilizaron dos tipos de imágenes de base: por un lado, un mosaico satelital confeccionado en el Laboratorio de Teledetección y SIG de la EEA Santa Cruz de INTA con imágenes LANDSAT orto-rectificadas por la Universidad de Maryland; y por otro lado, el software Google Earth, por la resolución de sus imágenes y la posibilidad de corroborar y limitar los bosques. Todas las capas de información utilizadas fueron llevadas a un sistema de proyección común: el Sistema Gauss- Krüger con elipsoide WGS 84. La escala de trabajo fue condicionada por las de las capas de información originales, pero en muchos casos la información de terreno nos permitió un mayor grado de detalle. Las producciones cartográficas fueron realizadas utilizando el software ArcGis 10 y en forma complementaria el Erdas Imagine 9.1, Quantum Gis 2.4.0 y Google Earth.

Los resultados de este estudio específico se presentan en un mapa regional a escala 1:2.800.000 y cuatro mapas de mayor detalle a escala 1:750.000. A través del GIS desarrollado se calcularon las superficies de las áreas con presencia de Ciprés, arrojando un total de 262.422 ha, de las cuales 109.634 ha están bajo jurisdicción de la Administración Nacional de Parques, o sea casi el 42 % del total se encuentra bajo la protección del Estado Nacional dentro del sistema de Parques Nacionales. Debe mencionarse que las provincias también conservan al Ciprés bajo sus jurisdicciones, en diversas áreas naturales protegidas con variado régimen de conservación.

La superficie total es muy superior a la calculada en el estudio previo de Bran et al. (2002). Esto se debe en parte a la información que hemos sumado en este nuevo estudio, pero más aún al cambio de criterio de mapeo, que en este trabajo es más extensivo, ya que en lugar del tipo forestal “bosque de Ciprés” ahora mapeamos la “presencia de Ciprés”. En la Tabla 1 se presentan las superficies discriminadas por jurisdicción.

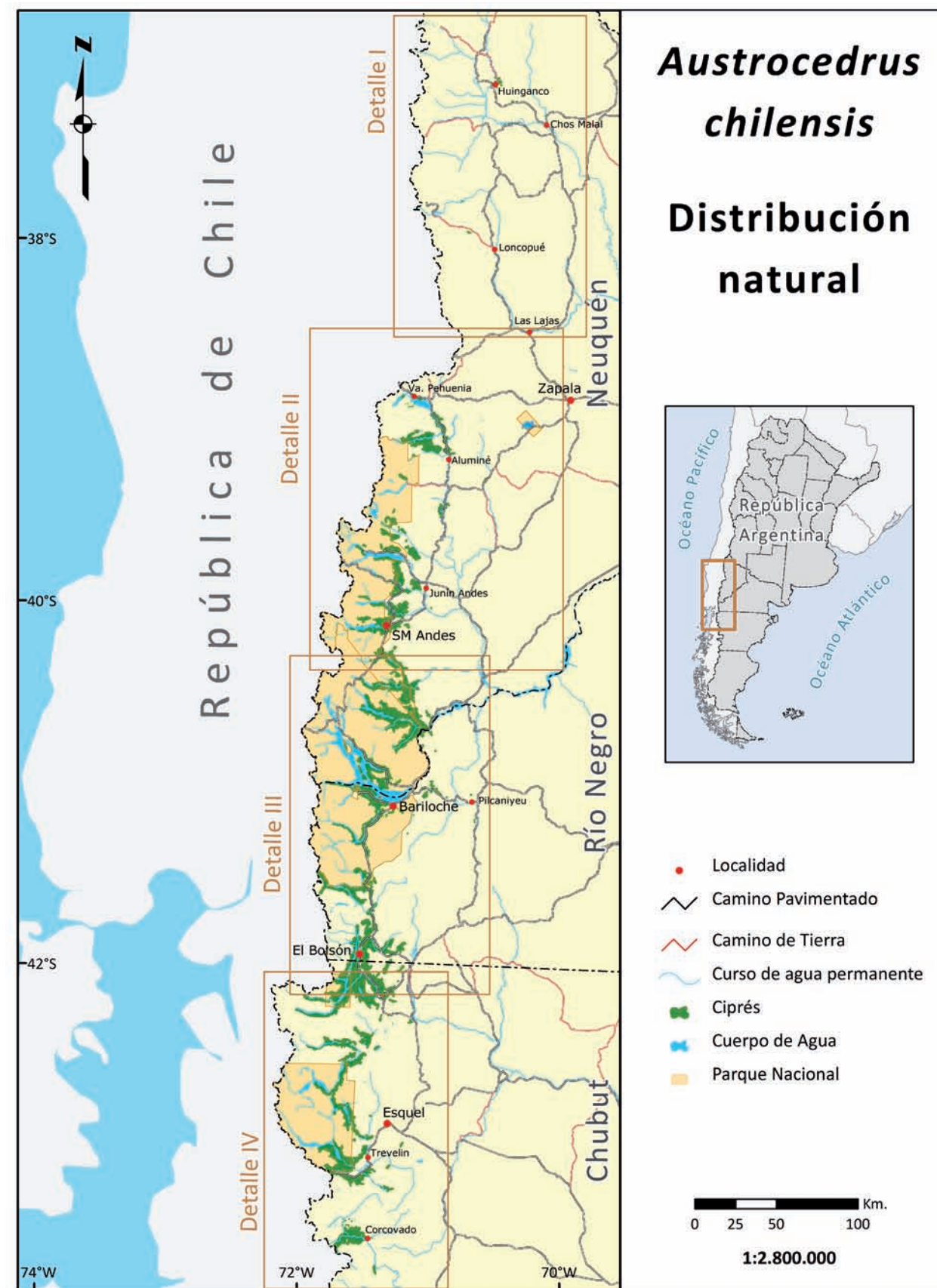
<sup>1</sup> Entre las personas que nos dieron información sobre la localización de cipreses debemos mencionar a Javier Ayesa, Daniel Bocos, Donaldo Bran, Sebastián Di Martino, Eduardo Encalada, Matías Fariña, Leonardo A. Gallo, Javier Grosfeld, Facundo Logreco, Ernesto Maletti, Marcela Manacorda, Abel H. M. Martínez, Verónica Rusch, Yamila Sabatier y Marcelo Santos, con quienes estamos profundamente agradecidos.

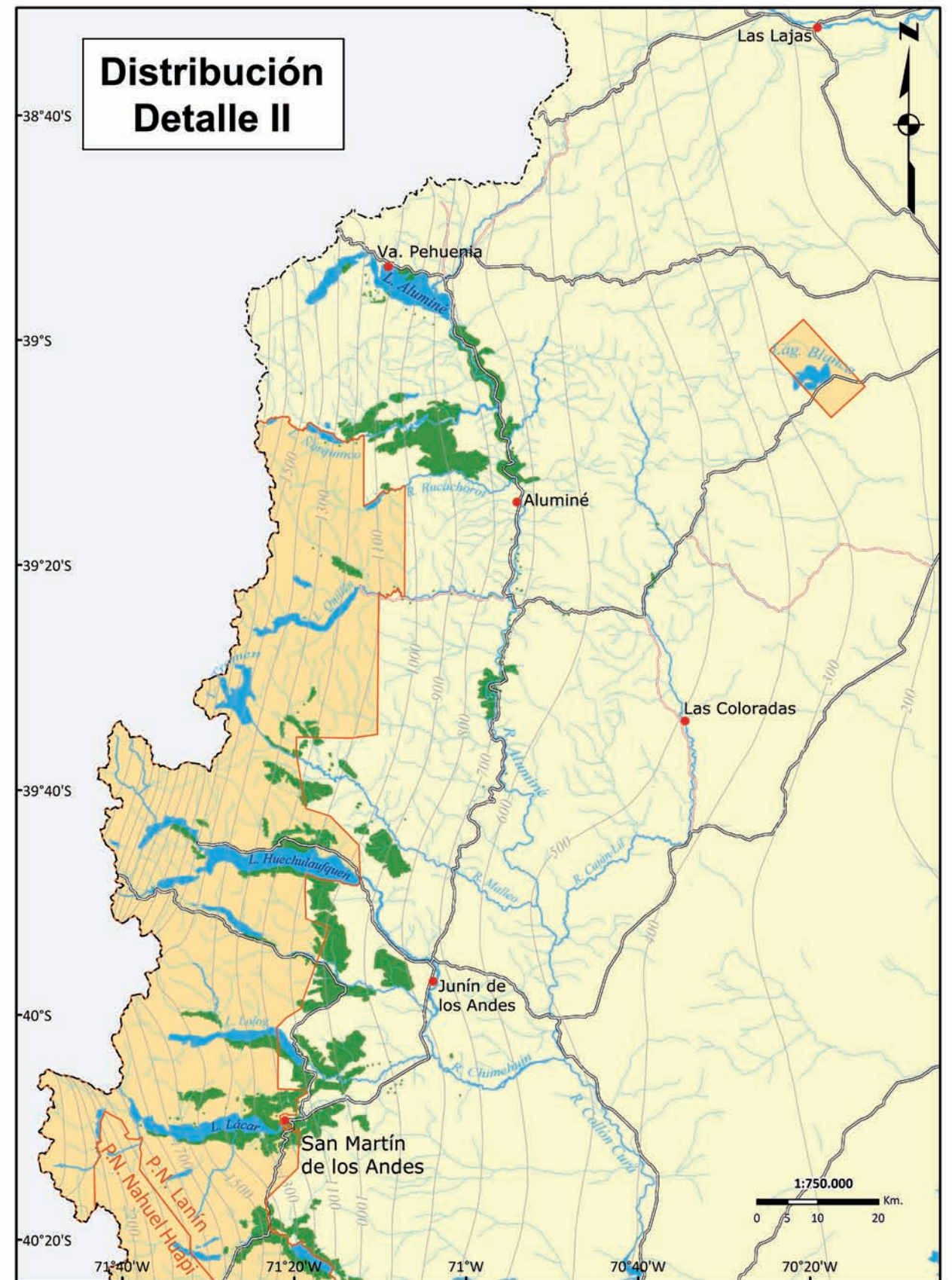
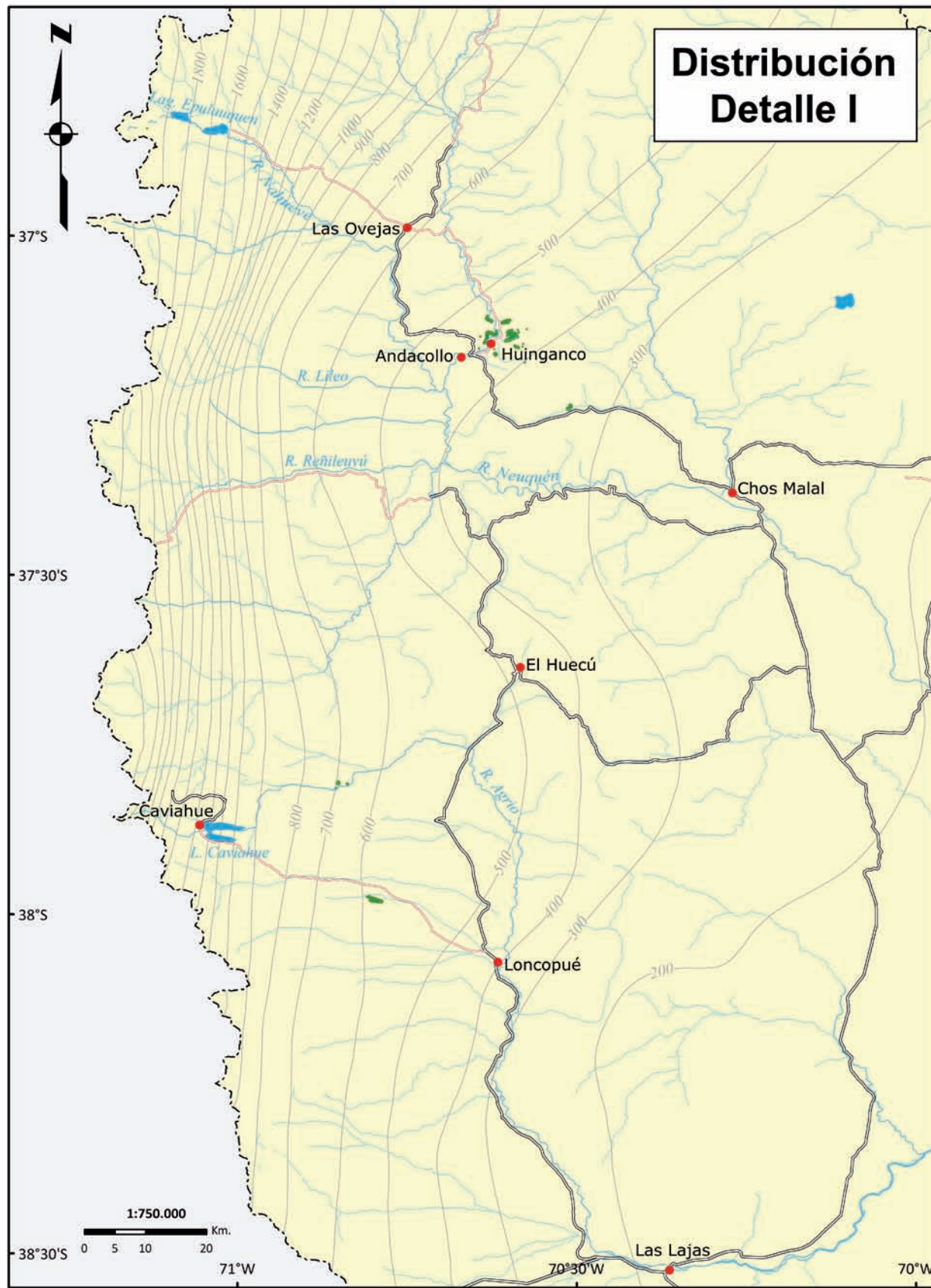
**Tabla 1:** Superficies por jurisdicción de áreas con presencia de Ciprés de la Cordillera en Argentina

Jurisdicción	ha	%
Provincia de Neuquén	52.072	19,9
Provincia de Río Negro	32.710	12,5
Provincia de Chubut	68.006	25,9
Parque Nacional Lanín	25.778	9,8
Parque Nacional Nahuel Huapi	51.227	19,5
Parque Nacional Los Arrayanes	188	0,1
Parque Nacional Lago Puelo	10.330	3,9
Parque Nacional Los Alerces	22.111	8,4
<b>TOTAL</b>	<b>262.422</b>	<b>100</b>

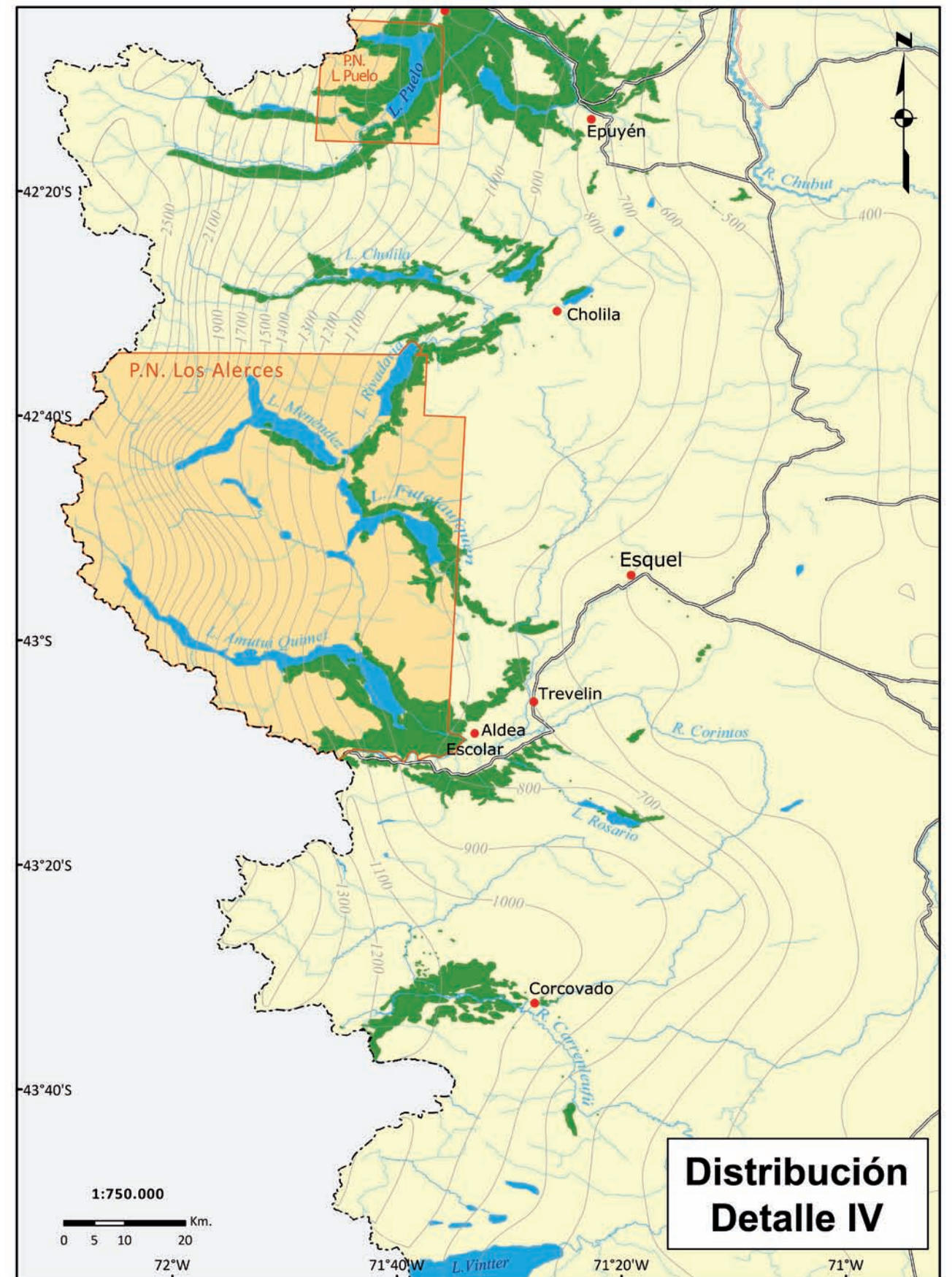
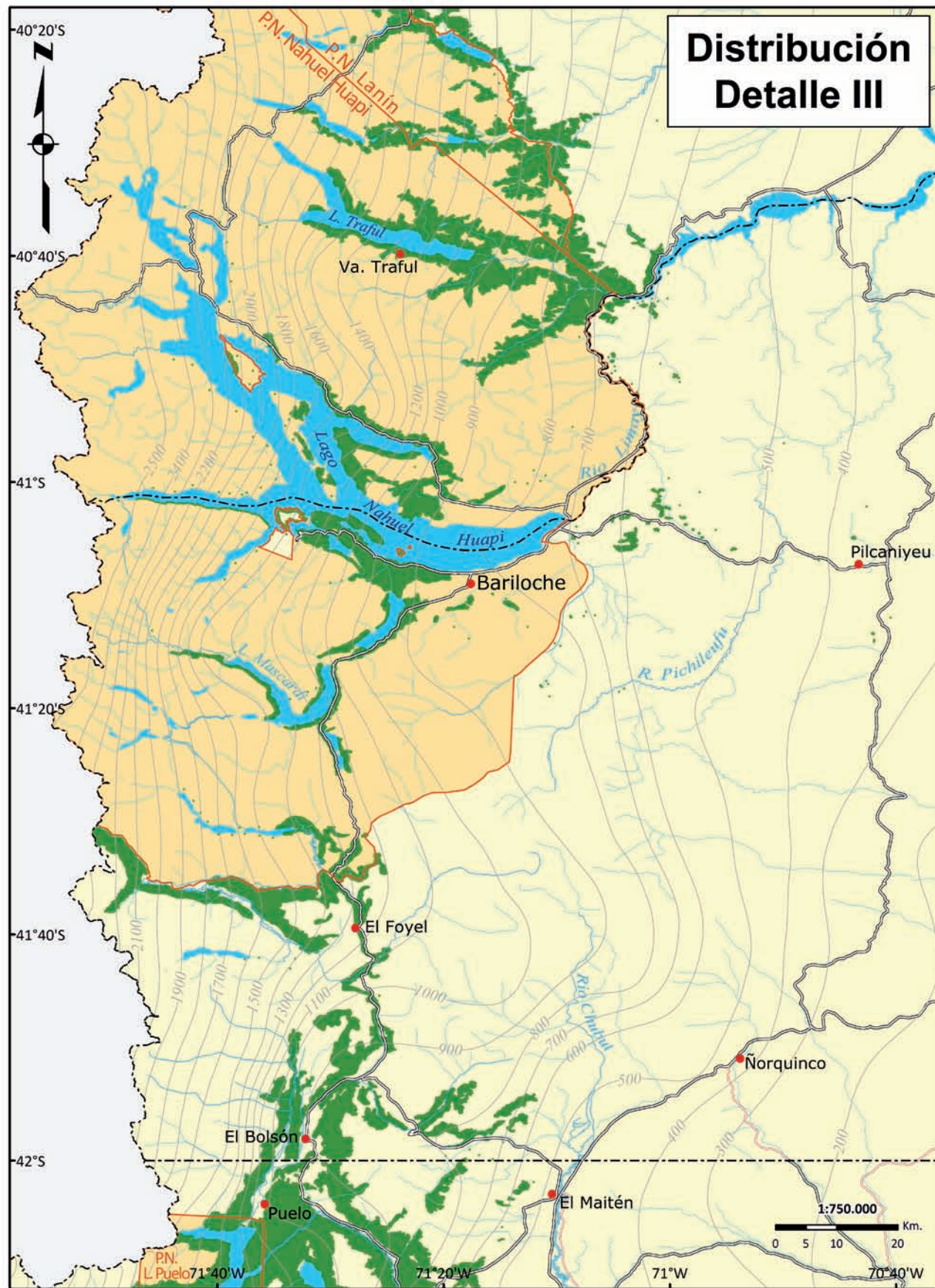
La provincia y el parque nacional con mayor superficie con presencia de Ciprés son Chubut y Nahuel Huapi respectivamente. Por otro lado, algunos grandes parches en la Provincia de Neuquén, entre los lagos Aluminé y Lolog, contienen a la especie en muy baja densidad, por lo que la gran proporción de Ciprés en esta provincia en verdad debe verse de manera relativa.

Sobre los mapas de distribución hemos superpuesto las isohietas medias anuales más significativas, ya que el volumen de precipitación es una de las condicionantes ambientales más fuertes sobre la presencia de la especie y las características de los parches boscosos que conforma. Las isohietas acá presentadas fueron calculadas a partir del Atlas Climático Digital de la República Argentina del INTA (Bianchi & Cravero 2010). En cuanto al rango de altitud en el que se desarrolla la especie, encontramos parches boscosos desde los 185 m snm hasta los 1.928 m snm, pero debemos mencionar que este amplio rango no se desarrolla en una misma región, sino por el contrario localmente las diferencias altitudinales difícilmente superan los 300 m.









# VARIACIÓN GENÉTICA DEL CIPRÉS DE LA CORDILLERA

Como ya lo hemos mencionado, el conocimiento de los patrones de variación genética poblacional de una especie es importante para definir sus regiones de procedencia por el método aglomerativo. Lo que necesitamos conocer es la variación entre y dentro de las poblaciones naturales de la especie, y cómo esta se distribuye geográficamente (i.e. regiones de mayor diversidad, relación con los gradientes latitudinal, longitudinal, altitudinal o de precipitaciones, similitud entre distintas regiones). Los estudios de variación poblacional podemos llevarlos a cabo básicamente con dos tipos de herramientas: 1) marcadores genéticos, cuya principal característica es ser selectivamente neutros, y 2) caracteres cuantitativos, que contrariamente se distinguen por ser potencialmente adaptativos. Ambas fuentes de información son por lo tanto complementarias. Con los primeros observaremos el efecto de procesos demográficos actuantes sobre todo el genoma, mientras que con los segundos veremos la resultante de procesos de selección natural que actuaron sobre el fenotipo e indirectamente sobre los genes que lo controlan.

## Variación Neutral con Marcadores Genéticos

Los primeros antecedentes de análisis de variación genética del Ciprés de la Cordillera corresponden a estudios con marcadores genéticos, los que preceden en unos 10 años a los realizados con caracteres cuantitativos. Es por esto que en la actualidad contamos con más información provista por esta herramienta de laboratorio que la correspondiente a datos de ensayos. En particular, el número de poblaciones incluidas en los estudios con marcadores es mayor al de las incluidas en estudios con caracteres cuantitativos. Esto permite una prospección más regional, que de hecho comprende prácticamente toda la distribución de la especie en Argentina.

Los estudios más abarcativos realizados con marcadores genéticos en Argentina se han llevado a cabo con isoenzimas, comenzando con el desarrollo de la herramienta (Gallo & Geburek 1994; Ferreyra et al. 1996; Pastorino & Gallo 1998, 2001; Pastorino & Gregorius 2002) y siguiendo con su uso para la caracterización genética de las poblaciones naturales de la especie (Pastorino & Gallo 2002, Pastorino et al. 2004). Unos años más tarde los estudios con isoenzimas siguieron progresando hacia un análisis de estructuración genética, o sea la discriminación jerárquica de la variación genética de la especie en el nivel intra-poblacional, el inter-poblacional y el inter-grupos de poblaciones (Pastorino & Gallo 2009 a y b, Souto et al. 2012, Pastorino 2012). Pero también se han realizado valiosos estudios con microsatélites (Arana et al. 2008, 2010), los que también partieron de su desarrollo *de novo* para la especie (Arana et al. 2008). Más recientemente se ha incursionado en el análisis con genes candidatos (Pomponio et al. 2013).

## Variación entre y dentro de poblaciones

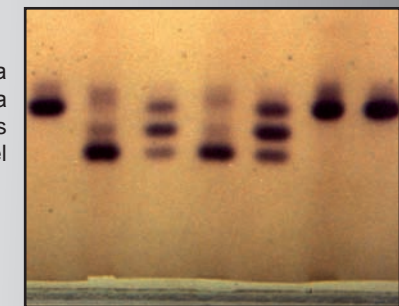
El resultado general de los estudios con isoenzimas revela un nivel de variación genética intra-poblacional tendiente a bajo, en términos de variantes alélicas (media poblacional de  $A/L = 1,52$ ), y moderado, en términos de heterocigosidad, aunque con microsatélites el número de variantes alélicas por locus fue más bien alto ( $A/L = 12,08$ ). Asimismo, la

## Caja 1: Isoenzimas

Las isoenzimas constituyen formas estructurales diferentes de una enzima. Cuando estas formas moleculares difieren en su carga eléctrica neta, pueden ser identificadas a través de la técnica de electroforesis. La electroforesis consiste en someter una muestra problema indiferenciada a un campo eléctrico que provoca la migración hacia el cátodo o el ánodo de todas las sustancias contenidas en la muestra diferencialmente según la carga eléctrica de cada una de ellas. La muestra problema se monta sobre un soporte inerte, en el caso de la electroforesis de isoenzimas un gel de almidón. Luego de una tinción específica de cada enzima basada en la propia reacción enzimática, se forman patrones de bandas (zimogramas) en los geles de almidón sometidos a electroforesis (Foto 6), cuya interpretación analítica permite inferir el genotipo del individuo analizado.

Los genes que codifican para la formación de enzimas pueden presentar variantes alélicas que se traducen en variantes de la misma enzima (en este caso las isoenzimas son "aloenzimas"), las que pueden ser separadas e identificadas a través de la electroforesis. Como en los geles pueden "revelarse" ambas variantes alélicas, decimos que las isoenzimas son un marcador codominante, o sea que nos permite identificar a los individuos heterocigotas en forma directa, sin mediar una interpretación deductiva (en los marcadores con dominancia completa los alelos recesivos quedan ocultos tras la expresión de los dominantes, de modo que no pueden distinguirse los genotipos heterocigotas de los homocigotas dominantes).

**Foto 6:** Zimograma de Ciprés de la Cordillera correspondiente a la enzima IDH. Cada columna corresponde a un individuo. Los fenotipos de tres bandas evidencian la condición heterocigota del individuo para el gen que codifica esa enzima.



La codominancia de las isoenzimas, la simplicidad de la técnica y su relativamente bajo costo son las grandes ventajas que exhiben estos marcadores. Asimismo, la moderada variabilidad que presentan, posibilita su utilización en estudios de genética de poblaciones, particularmente en estudios de diferenciación genética. Estas son probablemente las particularidades que han llevado a un extensivo uso de las isoenzimas en la genética de poblaciones entre los años '70 y '90. La desventaja principal radica en que como son genes estructurales de proteínas, representan una muestra sólo de una porción del genoma.

Antes de utilizar a las isoenzimas como herramienta en cualquier estudio genético, debe comprobarse una relación inequívoca y unívoca entre los patrones de bandas revelados en los geles de electroforesis y los genes que los codifican. Esto es lo que se denomina un análisis de control genético. Sin este análisis las bandas son sólo fenotipos. Algunos autores se arriesgan a presumir su modo de acción y transmisión génica y prescinden del análisis de control genético, ahorrándose un tedioso trabajo pero a costas de perder certeza en la interpretación de sus resultados. En este caso no puede hablarse de genes, y comúnmente se utiliza el eufemismo de "genes putativos".

variación entre poblaciones resultó baja para ambos tipos de marcadores (Pastorino & Gallo 2009:  $F_{ST} = 0,060$ ; Arana et al. 2010:  $R_{ST} = 0,080$ ), o sea que se diferenciaron poco, aun las que están sometidas a regímenes pluviométricos contrastantes o están separadas por cientos de kilómetros de distancia. En cuanto a la distribución de esta variación, se ha encontrado consistentemente a lo largo de todos los estudios, que tiene un sentido latitudinal, disminuyendo la diversidad de norte a sur. A su vez, otro resultado repetido en los estudios de los distintos autores es una mayor variación genética en las poblaciones esteparias del centro y norte de la distribución. Esto resulta sorprendente, ya que se trata

de parches boscosos marginales de unas pocas decenas de árboles y completamente aislados (por distancia) del continuo de bosque, por lo que se esperaría un bajo valor de diversidad. De hecho, su prácticamente nulo valor silvícola ha llevado a que fueran

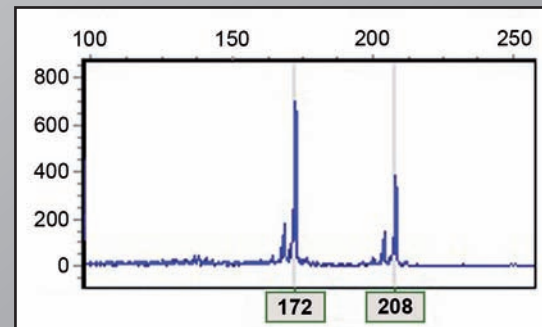
## Caja 2: Microsatélites

Los microsatélites ó SSR (Simple Sequences Repeats) son secuencias cortas de ADN de hasta 6 pares de bases, repetidas en tándem. Se los encuentra en alta frecuencia en el genoma, contenidos mayormente dentro de regiones no codificantes del ADN, y si bien inicialmente se creyó que carecían de función o efecto, diversos estudios han demostrado lo contrario, por ejemplo verificando su relación con enfermedades en humanos. Presentan una alta tasa de mutación, lo que les confiere una elevada variabilidad, por lo que se los describe como “marcadores hipervariables”.

Según su constitución se clasifican en simples, cuando las secuencias repetitivas no presentan interrupción, y compuestos, cuando presentan una base o secuencia en su interior. A su vez, se los clasifica en dinucleótidos, trinucleótidos y hasta hexanucleótidos según la cantidad de bases repetidas que presentan. Cuanto mayor es el número de bases de la secuencia repetida más fácil resulta su identificación.

Las principales ventajas de los marcadores microsatélites son su codominancia y elevada variabilidad, mientras que su principal desventaja es que no son marcadores universales y por lo tanto cada especie demanda el desarrollo de “primers” específicos para poder revelarlos. Los primers son secuencias cortas de ADN complementarias a las secuencias flanqueantes de los microsatélites que desean revelarse. De este modo pueden utilizarse como “señaladores” que le indican a la enzima polimerasa el fragmento de ADN que deseamos multiplicar exponencialmente (el microsatélite) a través de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). La multiplicación masiva del microsatélite en un pequeño tubo de ensayo es lo que permite posteriormente su revelado a través de una electroforesis similar a la de las isoenzimas o corrida en un secuenciador, según la técnica más moderna. En este último caso el producto a analizar serán gráficos construidos por computadora y denominados electroferogramas (Figura 1), donde cada pico revela la presencia de un alelo del microsatélite. El desarrollo de los primers es por lo tanto crucial, al mismo tiempo que laborioso y costoso.

**Figura 1:** Electroferograma de un árbol de Ciprés de la Cordillera correspondiente al microsatélite Achi3. Los picos correspondientes a los alelos de 172 y 208 pares de bases indican que se trata de un individuo heterocigota (tomado del estudio de Colabella et al. 2014, gentileza Dra. Marchelli).



ignorados desde todo punto de vista, y sólo recientemente se los ha considerado, en parte debido a los resultados de estos estudios.

## Definición de zonas genéticas

Para los fines del presente trabajo resulta particularmente importante el estudio de Pastorino y Gallo (2009a), ya que en el mismo se avanza hacia la definición de zonas genéticas como unidades operativas de manejo genético, y sienta las bases para la propuesta que aquí haremos de RPs. En ese estudio se muestrearon 27 poblaciones naturales de Ciprés a lo largo de toda su distribución argentina. Se genotificaron un total de 746 árboles adultos en 12 loci isoenzimáticos a través del análisis de un set de 8 megagametofitos por árbol para separación de isoenzimas en electroforesis horizontal sobre gel de almidón.

Con los genotipos de estos 746 individuos se realizó un análisis de estructuración genética a través de la evaluación de 14 distintos agrupamientos de poblaciones, propuestos por diversos procedimientos de cálculo (análisis de clúster UPGMA y de coordenadas principales PCoA en base a distancias genéticas; inferencia Bayesiana con el programa BAPS; análisis jerárquico de la varianza con el programa SAMOVA) o incluso de manera intuitiva (en base a condiciones ambientales actuales y límites del último máximo glaciario). Las evaluaciones se llevaron a cabo por medio del análisis molecular de la varianza (AMOVA) (Excoffier et al. 1992), bajo el concepto de que los mejores agrupamientos son aquellos con un significado biológico evidente y con un componente de covarianza debido a diferencias entre grupos de poblaciones mayor que el debido a diferencias dentro de los grupos.

Los agrupamientos realizados por régimen de precipitaciones y patrón de glaciación resultaron no significativos. O sea que poblaciones bajo un mismo régimen de precipitación actual no necesariamente resultaron similares desde un punto de vista genético, o lo que es lo mismo: algunas poblaciones con marcadas diferencias de pluviometría resultaron ser genéticamente muy similares. Este resultado no es sorprendente si tenemos en cuenta la herramienta utilizada para el estudio, ya que los marcadores isoenzimáticos son selectivamente neutros, por lo cual es lógico que no reflejen procesos de adaptación. En cambio sí era esperable que el impacto de las glaciaciones se reflejara en marcadores neutros, ya que se trata de un efecto demográfico. Sin embargo, encontramos poblaciones ubicadas en áreas glaciadas muy similares genéticamente a otras ubicadas en áreas no glaciadas, y análogamente: poblaciones de áreas glaciadas (o de áreas no glaciadas) que se diferenciaban mucho entre sí.

En el caso de los agrupamientos producidos en base a distancia genética (clúster UPGMA y PCoA), si bien fueron significativos no permitieron reconocer ningún patrón con sentido biológico. O sea que poblaciones genéticamente similares no presentaron ninguna característica biológica en común (ya sea de hábitat, cercanía geográfica o separación por barreras naturales, entre otras consideradas). Finalmente la separación en grupos latitudinales fue significativa, pero no resultó buena hasta que se tuvieron en cuenta criterios adicionales revelados por los análisis con BAPS y SAMOVA. Al remover del grupo más septentrional una población en particular con evidencias de deriva genética (i.e. reducido tamaño poblacional), el AMOVA pudo probar una buena partición de la varianza total. Esto permitió descubrir un patrón latitudinal general en la distribución de la variación genética de la especie en Argentina, pero debió considerarse el efecto de los otros criterios puestos a prueba para terminar de entender el patrón total y sus particularidades locales.

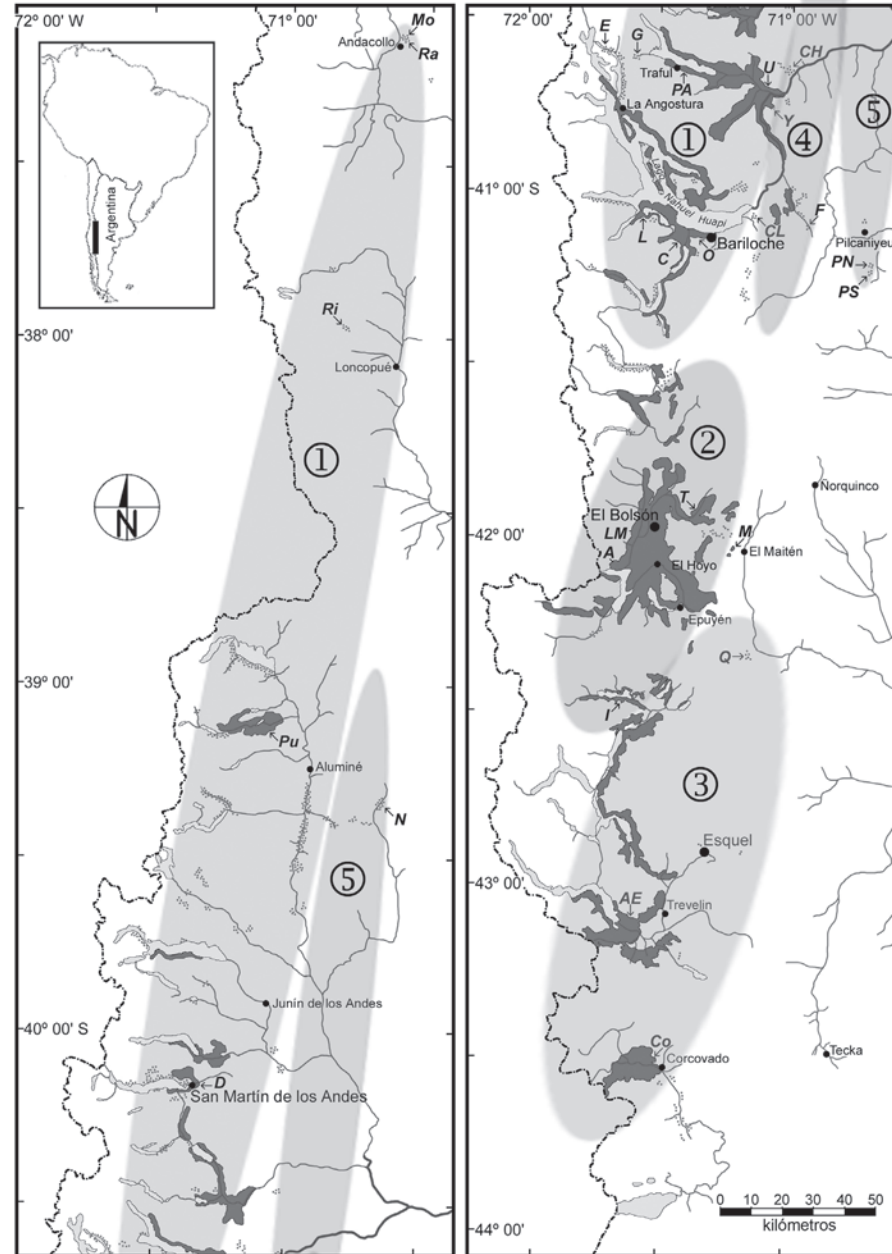
En definitiva no hay un único factor determinante de los patrones de variación de la especie, sino que se superponen los efectos de varios, siendo el principal la ubicación latitudinal y, actuando sobre ella, el límite del último máximo glaciario y una distribución ancestral pre-glaciaria.

La mejor estructura encontrada se compuso de seis grupos de poblaciones, aunque uno de ellos formado por una única población, muy pequeña y atípica, con marcados rasgos de deriva genética (Pilcañeu Sur: PS). Los cinco grupos de múltiples poblaciones pueden considerarse las zonas genéticas de la especie en Argentina; se enumeran a continuación y son presentadas esquemáticamente en la Figura 2.

1. **ZG Norte:** compuesta por poblaciones al norte de los 41° 30' S.
2. **ZG Central:** compuesta por poblaciones entre los 41° 30' S y los 42° 30' S.
3. **ZG Sur:** compuesta por poblaciones al sur de los 42° 30' S.
4. **ZG del Borde Glaciario:** compuesta por poblaciones no glaciadas durante el

último máximo glaciario, ubicadas en el ecotono, en el centro de la distribución argentina (existe una cierta continuidad de estas poblaciones con los parches boscosos más conspicuos del oeste).

- ZG de Distribución Ancestral:** compuesta por poblaciones no glaciadas durante el último máximo glaciario, extremadamente aisladas, ubicadas en la mitad norte de la distribución argentina (hay varios kilómetros de discontinuidad con los parches boscosos más conspicuos del oeste).



**Figura 2:** Zonas genéticas del Ciprés de la Cordillera en Argentina definidas en base a datos isoenzimáticos de 27 poblaciones. Cada población se identifica con una o dos letras y su ubicación con una flecha. En gris oscuro se representan los parches de distribución de la especie y con óvalos transparentes las zonas genéticas propuestas según descriptas en el texto. (de Pastorino & Gallo 2009b).

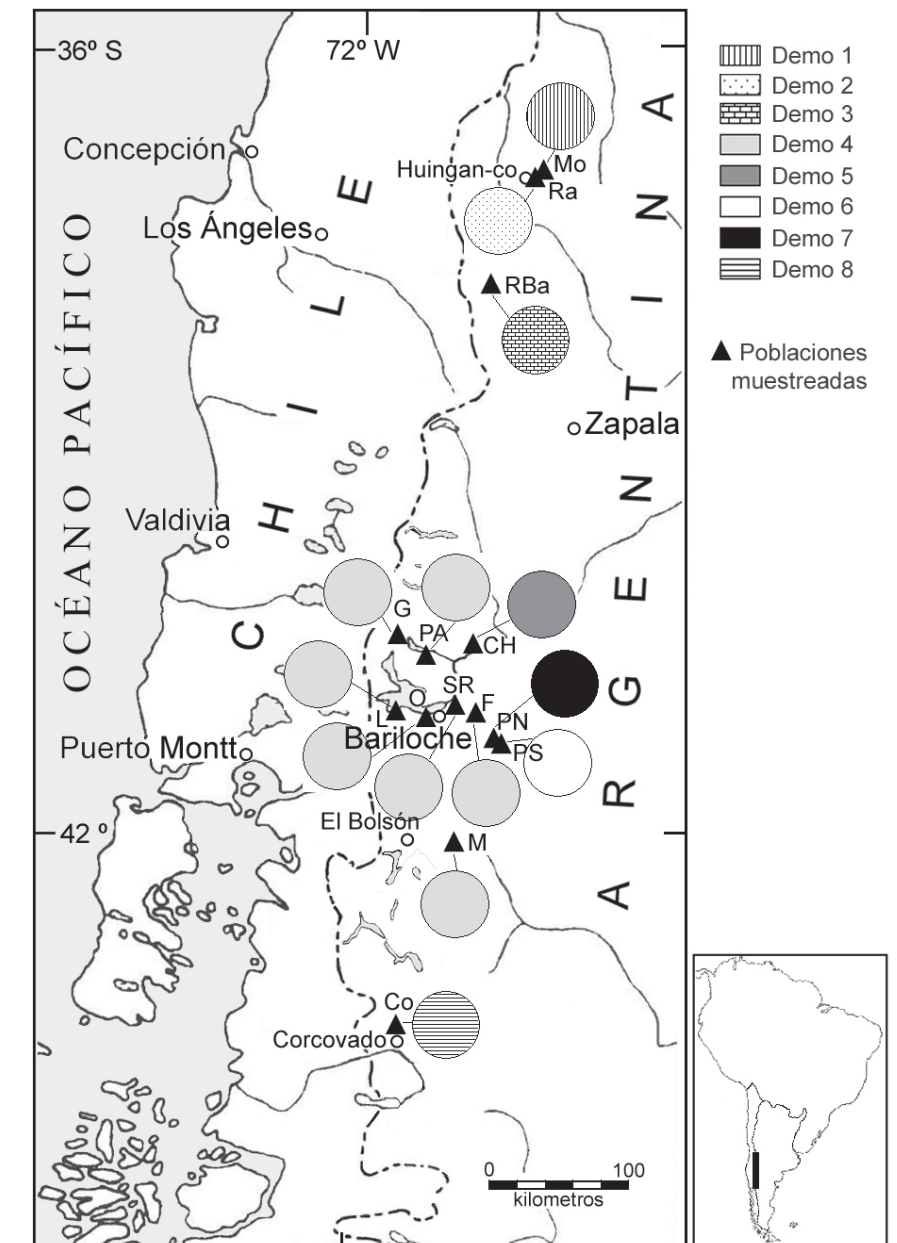
Este agrupamiento se basa no sólo en datos de unos pocos genes sino más bien en la inferencia de procesos biológicos que afectan al genoma completo, lo que permite una cierta extrapolación hacia poblaciones no incluidas en el muestreo.

Las tres ZGs latitudinales son las de mayor relevancia, ya que incluyen la mayor parte de la distribución argentina de la especie. Sin embargo es importante discriminar las poblaciones pequeñas geográficamente cercanas a esas tres ZGs pero no incluidas en ellas, ya que con ellas se verifica una gran distancia genética. Más aún, estos bosquetes representan los puntos calientes de diversidad genética del Ciprés (Pastorino

et al. 2004). Cualquier programa de conservación de los recursos genéticos de la especie debería considerarlos.

Otro estudio importante de estructuración genética de las poblaciones naturales argentinas del Ciprés es el de Arana et al. (2010). Este estudio con microsatélites nucleares se basa en el muestreo de 14 poblaciones del área de distribución argentina de la especie, la gran mayoría de ellas coincidentes con las del estudio previo. A pesar de haber incluido menos poblaciones en el muestreo, el uso de marcadores hipervariables permitió sumar información valiosa que las isoenzimas no alcanzaron a discriminar.

En primer lugar los resultados arrojados por el programa *BAPS* (ver Figura 3) muestran que las pequeñas poblaciones marginales del extremo septentrional de la distribución argentina se diferencian del resto de las que componen el llamado Grupo Norte en el trabajo de Pastorino & Gallo (2009 a). También el programa *STRUCTURE* muestra una similitud del acervo genético entre estas poblaciones del extremo norte y una clara diferenciación con el resto. Asimismo, ambos programas coinciden en diferenciar al extremo sur de la distribución de la especie.



**Figura 3:** Agrupamiento de poblaciones por similitud genética en base a marcadores microsatélites en 14 poblaciones analizadas con el programa *BAPS*. Cada patrón gráfico distingue un acervo genético diferente (demo). Las poblaciones muestreadas son representadas por triángulos. (modificado de Arana et al. 2010).

## Variación Adaptativa con Caracteres Cuantitativos

### Introducción

Para definir regiones de procedencia de una especie, es clave conocer la distribución geográfica de su variación genética adaptativa. Si bien la selección natural, y por ende la adaptación, interviene en todas las etapas de la vida de los árboles, el establecimiento de los plantines es una de las etapas más sensibles. En este trabajo utilizamos los antecedentes en variación cuantitativa de estadios tempranos del Ciprés como contribución a la definición de regiones de procedencia. Aunque es muy complejo establecer el grado de asociación, muchos caracteres tempranos de los árboles están correlacionados con la aptitud reproductiva y por lo tanto se consideran funcionales (Booy et al. 2000). Por ejemplo, ciertos caracteres del crecimiento de los plantines como el inicio, el cese y la duración del período anual de crecimiento, determinan complejos balances entre capacidades de competencia y de supervivencia, los cuales podrían dirigir tempranamente las respuestas adaptativas de las poblaciones.

Como introducción a la variación genética adaptativa del Ciprés, primero mencionaremos someramente algunas adaptaciones clave de la especie que, junto con los antecedentes sobre variación neutra, nos han orientado en la definición de nuestros sistemas de estudio de la variación adaptativa. Luego, describiremos los principales resultados de estos estudios y resumiremos la información relevante para la definición de regiones de procedencia.

En el estadio de plantín, el Ciprés (*Austrocedrus* y sus dos géneros más afines, *Libocedrus* y *Papuacedrus*) se distingue de las demás cupresáceas por su arquitectura juvenil. El aplanamiento de los órganos fotosintetizadores es una característica evolucionada desde el Paleógeno, en un contexto de cambios hacia un clima cálido y húmedo, y de transición desde bosques dominados por coníferas a bosques mixtos siempreverdes. Esto habría tenido un profundo impacto sobre la calidad de la luz del sotobosque, y el aplanamiento de los órganos fotosintetizadores le habría permitido a *Austrocedrus* (a su ancestro *Libocedrus*) competir con angiospermas en bosques donde los grandes disturbios eran infrecuentes (Hill & Brodribb 1999). Esa capacidad se habría visto facilitada por la evolución de longevidad, carácter que les confiere a las especies tolerantes a la sombra el tiempo suficiente para alcanzar el canopeo, y a las que dependen de disturbios alta probabilidad de encontrar eventos adecuados para reclutar plántulas.

El cambio desde el Plioceno hacia un clima más árido y frío habría tenido un impacto mayor en las coníferas que en las angiospermas, con muchas extinciones o reducciones de sus áreas de distribución. En el contexto de relativa aridez del Cuaternario, las capacidades de evitar la desecación y prevenir la cavitación del xilema han sido adaptaciones clave para la persistencia de muchas cupresáceas (e.g. Brodribb & Cochard 2009). El Ciprés previene la cavitación, evitando la muerte por déficit hídrico, mediante un estricto control del cierre de los estomas ante demandas atmosféricas fuertes; esta adaptación le permite persistir en zonas muy áridas. A la vez, el Ciprés mantiene características fisiológicas propias de especies tolerantes a la sombra, por ejemplo la capacidad de mantener los estomas abiertos ante flujos fotosintéticos bajos (Gyenge et al. 2004).

Durante el Cuaternario, los contrastantes efectos de continentalidad/oceanidad entre los Hemisferios Norte (HN) y Sur (HS) tuvieron una gran relevancia en el desarrollo

de tolerancia al frío de los árboles. Mientras que en el HN muchas especies del Terciario fueron eliminadas por las glaciaciones del final del Pleistoceno (Sakai & Larcher 1987), en el HS, condiciones menos rigurosas permitieron la persistencia de relictos del Terciario con capacidades de tolerancia a frío limitadas (Sakai 1971). La máxima tolerancia al frío del Ciprés estaría entre -6,7 y -12,1° C (Bannister & Neuner 2001, según el sistema de zonas de resistencia al frío del USDA).

En resumen, en el Ciprés han evolucionado adaptaciones que le confieren la capacidad de habitar ambientes muy variados, desde bosques húmedos mixtos hasta ambientes áridos de estepa. A la vez, sería una especie con una tolerancia máxima al frío de moderada a baja; esto explicaría su localización en posiciones de sustratos rocosos de deflación protegidos y de pendientes altas, a latitudes como la de Bariloche (Anchorena & Cingolani 2002). Esta capacidad del Ciprés de crecer en situaciones ecológicamente contrastantes en aridez y composición del bosque tiene su correlato en una importante amplitud geográfica y sugiere a la vez adaptación, es decir, que podrían existir diferentes acervos genéticos entre poblaciones debido a que la selección natural ha “mejorado” unas funciones determinadas en cada ambiente. Por otro lado, podría postularse que esa capacidad de habitar situaciones contrastantes se debe al desarrollo de una estrategia generalista basada en plasticidad, esto es, que individuos de un determinado genotipo ajustan su fenotipo en función del ambiente (West-Eberhard 2003).

Los primeros estudios de variación biogeográfica del Ciprés se enfocaron en fenotipos de caracteres bioquímicos potencialmente adaptativos, como el contenido de ácidos grasos de las semillas o la composición hidrocarbonada de la cutícula de las hojas (Dodd & Rafii 1995; Dodd et al. 1998). Esos estudios vinculaban las concentraciones de los compuestos bioquímicos, muestreados *in situ*, con alguna función o capacidad de tolerancia a factores de estrés, y se observaban los patrones de variación en función de variables ambientales (temperatura y precipitaciones). Esos trabajos fueron una primera aproximación a la variación ecotípica del Ciprés, determinándose agrupamientos de poblaciones asociados a variables como la aridez. Por ejemplo, poblaciones de régimen climático Mediterráneo de Chile mostraron similitudes fenotípicas con poblaciones esteparias de la Patagonia Argentina en la composición de la cutícula, diferenciándose de poblaciones de los márgenes de los bosques lluviosos Valdivianos. Sin embargo, el grado de determinación genética vs. ambiental de esos caracteres se desconocía y dado que los muestreos de los fenotipos eran realizados *in situ*, no es posible establecer en qué grado la variación observada se debía a adaptación o a plasticidad.

También se ha llevado a cabo un estudio de la variación geográfica del peso de semillas (Pastorino & Gallo 2000). En ese trabajo se muestrearon semillas de 11 poblaciones de Ciprés, húmedas, méxicas y marginales xéricas según su pluviometría, distribuidas en tres transectas latitudinales. Se encontró variación entre poblaciones dentro de las zonas pluviométricas y entre familias dentro de cada población, pero no se verificaron diferencias significativas entre las regiones de precipitación. Al igual que para los caracteres bioquímicos, para este carácter seminal no fue posible discernir en qué medida la variación hallada se debió a factores genéticos o del ambiente. Por esto, fue necesario avanzar hacia estudios en diseños de ambiente común, en etapas que describimos a continuación.

### Variación a escala regional - supervivencia y crecimiento inicial

El establecimiento de plántulas y plantines representa una etapa particularmente sensible a la selección, debido a una mayor variación micro-climática cerca del suelo, a altas presiones físicas y biológicas y a una menor resistencia al estrés durante esos estadios (Brubaker 1986, Green 2005). Además, la regeneración ofrece los mayores

niveles potenciales de variación genética en la fase diploide (a excepción de la etapa embrionaria) y sobre dicha variación actúan tempranamente las fuerzas selectivas. Es decir, que la capacidad de adaptación de la regeneración es una componente clave de la aptitud reproductiva.

La mala adaptación de un genotipo expuesto a un determinado ambiente puede reflejarse en un fenotipo de crecimiento escaso (poca aptitud vegetativa) y, consecuentemente, de poca capacidad competitiva, alcance tardío del tamaño reproductivo, aumento del tiempo de generación y/o eventualmente, en la muerte del individuo. Si los caracteres que determinan la adaptación al ambiente son funcionales, es decir que están sujetos a selección afectando así la aptitud reproductiva, y son heredables, se espera que poblaciones que crecen en ambientes contrastantes ajusten sus acervos genéticos a cada óptimo ambiental debido a selección divergente (Falconer & Mackay 1996). En contraste con la adaptación a óptimos locales, las especies pueden desarrollar una estrategia generalista, basada en plasticidad fenotípica. Conocer cuál de estos mecanismos ha prevalecido en la estructuración de la variación genética adaptativa del Ciprés es crucial para delinear estrategias de conservación y uso de sus recursos genéticos.

En una primera etapa de caracterización de la variación adaptativa del Ciprés hemos instalado una red de seis ensayos de procedencias, con el objetivo general de describir el patrón regional de distribución de la variación para la supervivencia y el crecimiento inicial, como variables de adaptación al ambiente físico. Utilizamos plantines con identificación materna, de árboles muestreados al azar en 14 poblaciones de tres tipos forestales de Ciprés, contrastantes por sus regímenes pluviométricos: 1) marginal (MA), con hasta 600 mm de precipitación media anual (PMA); 2) mésico (ME), de 600 a 1000 mm de PMA y 3) húmedo (H), con más de 1000 mm de PMA (Tabla 2). Los ensayos fueron instalados con diferentes diseños experimentales y por ende los análisis estadísticos de la información se realizaron con modelos lineales mixtos generalizados, acordes a cada caso. Los sitios de ensayo fueron elegidos en varios puntos del área de distribución del Ciprés en Argentina, abarcando los gradientes de latitud, altitud y pluviometría de la especie (Tabla 3), así como diferentes situaciones locales de suelo, cobertura vegetal, pendiente, etc. (Aparicio 2013).

**Tabla 2:** Procedencias de *Austrocedrus chilensis* incluidas en una red de ensayos en campo. PMA: precipitación media anual (mm). Las poblaciones están ordenadas de Norte a Sur.

Tipo forestal	Población	Latitud Sur	Longitud Oeste	Altitud (m snm)	PMA
Marginal	H: Huingan-có	37°09'	70°37'	1500	604
Húmedo	G: Arroyo Pedregoso	40°37'	71°35'	900	2000
Húmedo	B: Puerto Blest	41°02'	71°42'	800	2650
Húmedo	L: Llao-Llao	41°03'	71°32'	800	1500
Mésico	CL: Cerro Leones	41°04'	71°08'	900	670
Marginal	F: La Fragua	41°05'	70°57'	1100	490
Húmedo	C: Cerro Catedral	41°08'	71°27'	850	1350
Mésico	O: Cerro Otto	41°08'	71°19'	900	1000
Marginal	PN: Pilcañeu Norte	41°13'	70°42'	1100	330
Marginal	PS: Pilcañeu Sur	41°14'	70°41'	1100	330
Mésico	T: Río Ternero	41°56'	71°22'	800	870
Marginal	M: El Maitén	42°02'	71°12'	750	490
Húmedo	A: Río Azul	42°06'	71°40'	300	1500
Mésico	Co: Corcovado	43°31'	71°27'	500	905

**Tabla 3:** Variables climáticas de una red de ensayos de procedencias de *Austrocedrus chilensis*. PMA: precipitación media anual (mm); TMA: temperatura media anual (mínima media – máxima media) (°C); IAM: índice de aridez de De Martonne (mm · °C<sup>-1</sup>); Pn: precipitación del período anual post-plantación (mm); TMn: temperatura media del año post-plantación (°C); P<sub>EC</sub>/PM<sub>EC</sub>: relación entre la precipitación acumulada en la primera estación cálida post-plantación (Octubre-Marzo) y la media histórica de dicho periodo. Los ensayos están ordenados de norte a sur y separados por su condición de aridez.

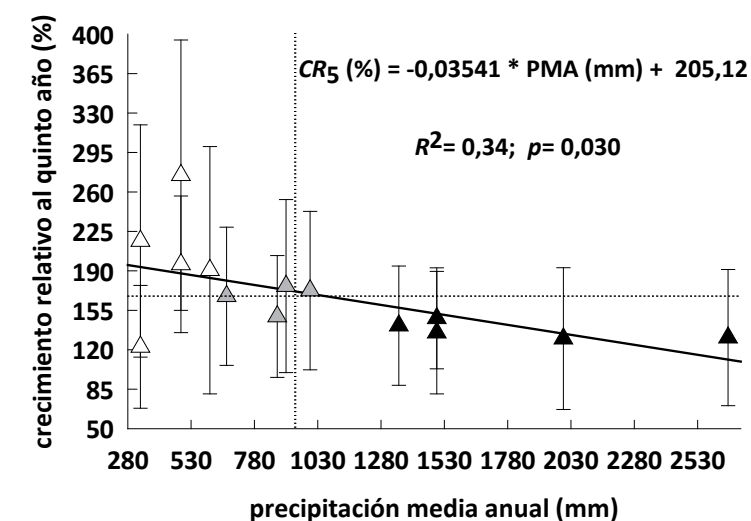
Localidad	Ensayo (año)	PMA	TMA	IAM	Pn	TMn	P <sub>EC</sub> /PM <sub>EC</sub>
Huingan-có <sup>2</sup>	Nº 1 (2001)	604	12,9 (5,3–20,6)	32	928	sin datos	169/115
	Nº 4 (2004)	604	12,9 (5,3–20,6)	32	428	sin datos	115/115
Meliquina <sup>4</sup>	Nº 5 (2004)	1335	8,6 (2,3–14,7)	86	1423	8,3 (2,2–14,2)	331/324
El Bolsón <sup>3</sup>	Nº 3 (2001)	950	9,6 (3–16,7)	58	954	sin datos	197/214
Trevelin <sup>1</sup>	Nº 2 (2001)	1013	9,7 (3,5–15,9)	62	1240	9,4 (2,7–16,1)	313/291
	Nº 6 (2004)	1013	9,7 (3,5–15,9)	62	1081	10,5 (4,4–15,6)	375/291

Datos climáticos: <sup>1</sup>Estación Agroforestal INTA Trevelin (1970-2009); <sup>2</sup>Administración Inter-jurisdiccional de Cuencas (1979-2006); <sup>3</sup>Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación (1968-2009); <sup>4</sup>Administración Inter-jurisdiccional de Cuencas (1997-2007).

Bajo la hipótesis de que el Ciprés se adapta según una estrategia generalista basada en el desarrollo evolutivo de plasticidad, esperábamos comportamientos medios similares entre las zonas pluviométricas húmeda, mésica y marginal, así como una participación no significativa del efecto de la población en la variación fenotípica de cada carácter. Estas predicciones se comprobaron en toda la red de ensayos, con excepción del Ensayo N°6. Es decir, bajo las condiciones ambientales de la mayoría de los ensayos, la variación de la supervivencia y del crecimiento inicial en altura se debió a diferencias entre individuos (varianza residual) dentro de los grupos propuestos como fuentes de variación (zonas pluviométricas y poblaciones). En la Tabla 4 se muestran las medidas de resumen de todas las variables evaluadas.

En el Ensayo N°6, instalado en un sitio de características climáticas mésicas, se observaron diferencias significativas entre las zonas pluviométricas para el crecimiento en altura, cuya tendencia se ve en la Figura 4: las poblaciones de tipo xérico tuvieron un mayor crecimiento medio y mayores varianzas fenotípicas que las mésicas y las húmedas. El menor crecimiento y la variación más homogénea de las poblaciones húmedas sugieren que éstas podrían estar limitadas a un rango ambiental más restringido que las marginales xéricas (Aparicio 2013).

**Figura 4:** Crecimiento relativo en altura a los cinco años (CR<sub>5</sub>) de plantines de 14 poblaciones de *Austrocedrus chilensis* en un ensayo de campo (Ensayo N°6); los triángulos blancos, grises y negros representan los promedios de las poblaciones marginales, mésicas y húmedas, y las barras, un desvío estándar; la línea vertical de trazos es la PMA en el sitio de ensayo; la línea horizontal de trazos es la media general del ensayo para CR<sub>5</sub>.



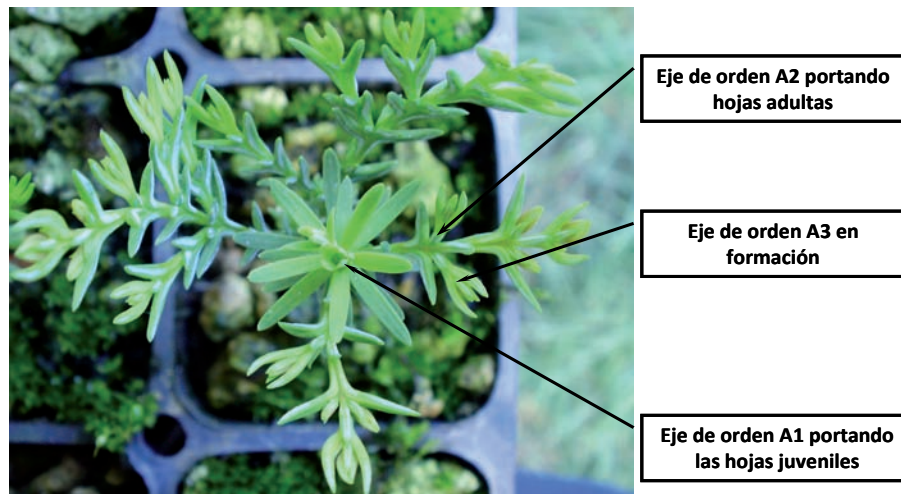
Como conclusión, en esta etapa de análisis a escala regional observamos que gran parte de la variación del crecimiento primario y la supervivencia iniciales, que son el reflejo de múltiples respuestas morfológicas, fisiológicas y bioquímicas al ambiente, se debió a efectos residuales (variación entre individuos y no entre poblaciones o zonas pluviométricas). En su extremo xérico, el Ciprés conservaría al menos los mismos niveles de variación intra-poblacional que en el resto de su distribución.

Asimismo, las poblaciones marginales mostraron una amplia capacidad de respuesta a ambientes ecológicamente más favorables para el desarrollo vegetativo que sus zonas de origen. Esto es evidencia de que las poblaciones marginales no serían simples relictos sin capacidad de adaptarse o de adecuarse mediante respuestas plásticas (y por ende, sin importancia ecológica y evolutiva), y señala la importancia de enfocar el estudio de la variación a lo largo de la distribución marginal del Ciprés. Existen otras evidencias en esa dirección, algunas de las cuales son abordadas más adelante.

También, de los resultados del Ensayo N° 6, surge la hipótesis de que podría existir una diferenciación entre las zonas ecológicas determinadas por la aridez (Aparicio 2013). En las siguientes secciones nos enfocamos en estudios destinados a determinar si los extremos árido y húmedo se diferencian en algunos caracteres que podrían ser claves para la supervivencia y el crecimiento inicial.

### Variación entre poblaciones contrastantes húmedas y xéricas: arquitectura del plantín

La arquitectura de la parte aérea de los plantines responde principalmente a la ubicación espacial óptima de los órganos fotosintetizadores para una temprana captación de luz (Figura 5). La filotaxis y la ramificación (en patrón y grado) son sus caracteres más importantes y reflejan la preferencia de hábitat de las especies. El proceso de ramificación del Ciprés fue descrito por Grosfeld (2002). Dicho autor encontró que en condiciones naturales del bosque marginal, un porcentaje muy bajo de plantas (13 %) emiten ramas silépticas, y por ende hojas adultas, durante su primer año de vida. Las ramas silépticas son aquellas que se desarrollan a partir de yemas laterales que brotan durante la misma primavera en que se forman sin necesidad de pasar por un periodo de dormancia invernal. Contrariamente, en condiciones controladas de vivero Aparicio (2013) encontró que esa proporción es muy alta (94%), hecho que refleja la influencia del ambiente sobre ese cambio heteroblástico temprano.



**Figura 5:** Arquitectura de un plantín de un año de *Austrocedrus chilensis*: el eje de orden A1 porta las hojas juveniles dispuestas en espiral; las ramas de órdenes A2 y A3 portan hojas adultas, cuya disposición forma una estructura bidimensionalmente aplanada.

Con el objetivo de establecer si existen diferencias adaptativas o plasticidad fenotípica en la arquitectura inicial de los plantines entre zonas contrastantes en aridez y composición del bosque, se realizó un estudio de la variación genética de caracteres de la arquitectura de plantines de Ciprés de un año, de dos poblaciones xéricas (Pilcañeu Norte y Pilcañeu Sur) y dos húmedas (Cerro Catedral y Río Azul) (Tabla 2), bajo condiciones controladas de invernáculo.

Se analizó la variación de cinco variables primarias y tres derivadas de éstas (Pastorino et al. 2010a). El resultado principal de esta investigación fue que el grado de diferenciación genética entre poblaciones fue muy bajo ( $Q_{ST} = 0,088$  en promedio), virtualmente igual al grado de diferenciación neutra, mientras que las varianzas aditivas y las heredabilidades de los caracteres fueron de moderadas a altas ( $h^2 = 0,15-0,53$ ) tanto en las poblaciones húmedas como en las xéricas, con algunas excepciones que podrían estar vinculadas a efectos demo-estocásticos en el extremo marginal. Estos resultados sugieren que la variación de la arquitectura de los plantines se debe a plasticidad más que a acervos genéticos específicos para cada ambiente.

**Tabla 4:** Resumen de valores fenotípicos de altura (cm) al primer año ( $h_0$ ) y al año n ( $h_n$ ) desde la plantación, de crecimiento relativo (%) al año n ( $CR_n$ ) desde la medición de  $h_0$ , y de supervivencia (%) al año n ( $S_n$ ), en una red de ensayos en campo de poblaciones de *Austrocedrus chilensis*; DE: un desvío estándar.

Ens.	Periodo	Var.	Media ± DE	Población													
				A	B	C	CL	Co	F	G	H	L	M	O	PN	PS	T
N° 1	2002	$h_0$	20,2 ± 5,2			19,9		19,1	17,7		22,7	21,8			19,4		
	2006	$h_4$	25,5 ± 8,7			26,9		24,7	23,3		25,3	24,2			28,9		
	2002-06	$CR_4$	28,4 ± 25,3			31,2		33,2	33,1		13,2	20,1			41,8		
	2001-02	$S_1$	92,6			92,6		88,9	85,2		96,3	96,3			96,3		
	2001-06	$S_5$	75,9			51,8		74,1	77,8		81,5	88,9			81,4		
N° 2	2002	$h_0$	18,3 ± 5,8	17,9		17,1		16,7	18,9				21,3	19,9	17		
	2004	$h_2$	31,9 ± 14	32,8		32,4		28,1	32,3				34,9	36,8	28,3		
	2002-04	$CR_2$	72,5 ± 61	82,5		83,8		60,1	66				66,1	77,1	68,8		
	2001-02	$S_1$	65,8	70		56		70	67				66	68	65		
	2001-04	$S_3$	52,7	65		53		53	60				63	64	56		
N° 3	2002	$h_0$	18 ± 5,9	15,9	16,9	16,8	15,4	15,4	18,2		22,5	19,7	19,2	18,9	16,5		19,5
	2004	$h_2$	32,1 ± 12,8	29,8	29,3	33,8	32,5	28,1	26,2		31,1	32,7	33,6	37,2	34,3		38,9
	2002-04	$CR_2$	75,8 ± 51,1	80,6	68,7	100,6	96,2	76,5	47,7		40	69,5	73,4	90,1	93,8		98,3
	2001-02	$S_1$	69,3	56,2	75	77,1	58,3	62,5	79,2		77,1	62,5	83,3	66,7	68,8		64,6
	2001-04	$S_3$	50,9	35,4	62,5	60,4	37,5	47,9	54,2		52,1	56,3	47,9	50	37,5		37,5
N° 4	2005	$h_0$	37,1 ± 8,5	32,2	43,7	38,6	40,1	32	20,9	42,8	33,5	41,5	42,8	43,9	31,6	37,4	41,5
	2006	$h_1$	37,4 ± 9	33	43,1	36,11	38,9	29,8	21,9	44,7	32,5	41,5	43,7	43,8	31,9	36,4	39,9
	2005-06	$CR_1$	4,6 ± 6,8*	10,1	4	1,75	5,7	4,2	9,8	3,7	4,2	2,3	3,5	4	2,4	3,1	3,5
	2004-05	$S_1$	78,3	92,6	96,3	74,1	85,2	66,7	92,6	59,3	74,1	85,2	88,9	74,1	85,2	66,7	55,6
	2004-06	$S_2$	63,7	81,5	77,8	40,7	74,1	51,8	77,8	48,1	55,6	70,4	81,5	63	70,4	48,1	51,8
N° 5	2005	$h_0$	33,7 ± 8,6	40,4	43	33,1	26	24,6	16,8	37,9	26,2	36,3	38,4	39,3	36,5	33,5	40,3
	2009	$h_4$	50 ± 16,3	55,2	58	48,3	46,4	40	31,6	47	43,7	52,1	57,4	55,9	53,5	54,6	57
	2004-09	$CR_4$	16,4 ± 14	14,7	15	15,2	20,4	15,3	14,7	9,8	17,5	15,8	19,2	16,6	17	21,1	16,7
N° 6	2004-09	$S_5$	97,4	100	92,6	100	96,3	96,3	100	92,6	96,3	96,3	100	96,3	100	96,3	100
	2005	$h_0$	35,7 ± 8,9	43,1	44,6	39,4	32,3	30,4	20,5	35	28,7	40,9	42,7	41,2	27,3	34,3	39,4
	2010	$h_5^{**}$	94,6 ± 28,2	101,4	105,3	94,3	85,5	84	76,8	80,9	79,7	101,4	126,8	109	91,3	78,9	97,1
	2005-08	$CR_3$	94,3 ± 50,5	88,6	69,8	78,8	99,6	110,4	145	67,8	96,4	76,5	102,7	102,8	131,6	66,8	72,3
	2005-10	$CR_5$	167,2 ± 81,2	135,2	130,8	141,4	167,5	176,5	274,9	129,9	190,6	147,9	195,8	172,5	216,5	122,6	149,5
2004-08	$S_4^{**}$	87,6	96,3	92,6	100	96,2	81,5	81,5	77,8	81,5	51,8	100	96,3	96,3	85,2	88,9	
2004-10	$S_6$	(%)80,7	85,1	81,5	100	92,6	74,1	70,3	74,1	81,5	51,8	96,3	96,3	77,8	74,1	74,1	

Nota: la varianza de la supervivencia (no reportada) es función de la media y se calcula como  $k \cdot (1-k)$ , donde  $k$  es la incidencia de la supervivencia en la población; \* el DE es mayor que la media de  $CR_1$  debido al exceso de ceros en la muestra; \*\* no se presentan las variables  $h_3$  ni  $S_1$

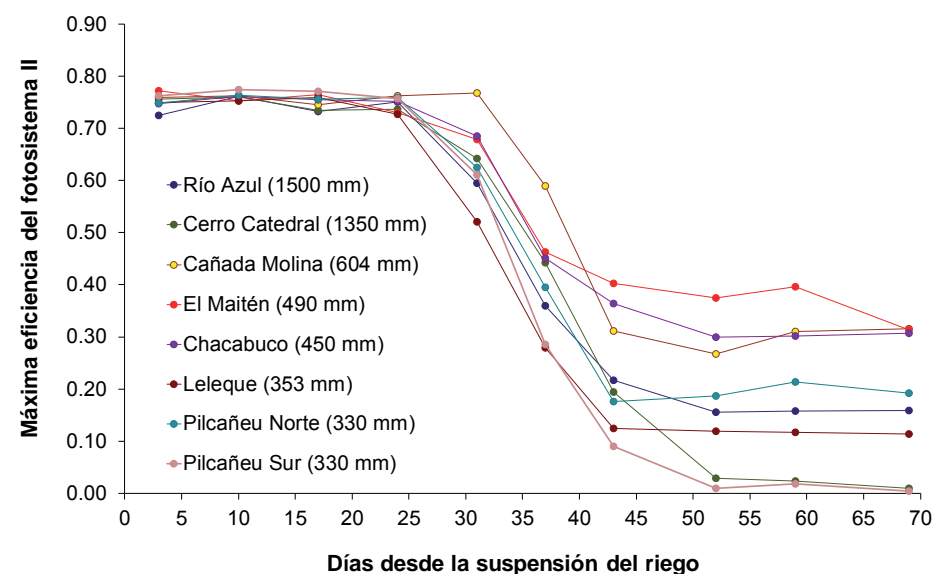
### Variación entre poblaciones contrastantes húmedas y xéricas: tolerancia del plantín a estrés hídrico

Como parte de los ensayos destinados a establecer si existe diferenciación entre los extremos húmedo y xérico del Ciprés, se analizó la variación de las respuestas a una sequía simulada en invernáculo, en plantines de dos poblaciones de régimen pluviométrico húmedo (Cerro Catedral y Río Azul) (Tabla 2) y seis poblaciones de regímenes méxicos (El Maitén y Cañada Molina) a xéricos (Pilcañeu Norte, Pilcañeu Sur, Leleque y Paso Chacabuco) (Tabla 5). Para las dos poblaciones de mayor aridez (PN y PS), se incluyó en el diseño material de cinco familias de polinización abierta por población, a fin de analizar su variación intra-poblacional.

Se utilizaron plantines de tres años criados en macetas, a los cuales se les suspendió el riego durante 43 días a finales de la primavera. Durante el periodo de estrés inducido, se evaluó semanalmente el funcionamiento de los fotosistemas a través del parámetro de rendimiento cuántico máximo del fotosistema-II: Fv/Fm (Krause & Weiss 1991), que indica el grado de estrés al que está sometida una planta. La supervivencia de los plantines se evaluó luego de un periodo de recuperación del estrés de ocho meses (Pastorino et al. 2010b).

Se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones para Fv/Fm ( $p=0,019$ ) (Figura 6) y para la supervivencia ( $p<0,001$ ), aunque esas diferencias no fueron atribuibles al tipo de población según sus regímenes pluviométricos. En las poblaciones xéricas en las que se analizó el efecto familiar, éste fue significativo para la supervivencia ( $p<0,001$ ); para Fv/Fm, una familia que mostró una tolerancia media excepcional a la sequía prescripta, determinó la significancia del efecto familiar ( $p<0,001$ ).

Tanto las diferencias entre poblaciones de similares regímenes pluviométricos, como el hecho de que las curvas de caída de Fv/Fm en el tiempo no se agruparon en función del tipo de régimen hídrico de las poblaciones, sugieren que la variación regional de la tolerancia al déficit hídrico (evaluada en función del parámetro Fv/Fm) no sería una consecuencia de selección natural divergente, sino de otros procesos, no selectivos. Asimismo, es probable que exista variación heredable al interior de las poblaciones. Como conclusión, no pudo probarse que exista diferenciación para la tolerancia de los plantines al estrés hídrico.



**Figura 6:** Evolución temporal de la eficiencia cuántica máxima del fotosistema-II de plantines de tres años, de ocho poblaciones de *Austrocedrus chilensis*, sometidos a déficit hídrico en invernáculo.

### Variación entre poblaciones contrastantes húmedas y xéricas: eficiencia del uso del agua en plantines

La eficiencia en el uso del agua es un parámetro fisiológico que desempeña un rol significativo en la adaptación de muchas especies forestales. Puede estimarse indirectamente a través de la discriminación isotópica del carbono ( $\Delta$ ). Al fijar el carbono atmosférico por medio de la fotosíntesis, las plantas con metabolismo C3 discriminan en contra del isótopo  $^{13}\text{C}$  porque es más pesado que el  $^{12}\text{C}$ . Este último es por lo tanto preferido por la enzima de carboxilación (Rubisco) y además tiene una difusión más rápida en el aire (Farquhar et al. 1982), lo que determina que la planta vaya paulatinamente enriqueciéndose en  $^{12}\text{C}$  con respecto a la proporción de ambos isótopos que existe en el aire. Cuando la planta cierra los estomas impide la entrada de nuevo aire y continúa fijando carbono hasta agotar el que queda en los meatos y cámaras sub-estomáticas. A partir del cierre de los estomas la concentración de  $^{13}\text{C}$  aumenta en el aire del interior de las hojas y la discriminación a favor del  $^{12}\text{C}$  disminuye, y consecuentemente también el enriquecimiento en  $^{12}\text{C}$ , haciendo el balance entre los dos isótopos incluidos en la planta menos distante del que se halla en el aire circundante. Así, las plantas con un mayor control estomático tienen mayores valores relativos de  $^{13}\text{C}$ . En general, las plantas de orígenes más áridos tienen valores de  $\Delta$  más bajos.

Con el propósito de estudiar la variación genética de  $\Delta$  entre los extremos árido y húmedo del Ciprés, utilizamos muestras de plantines de cinco años de edad de una población húmeda (Río Azul) y dos xéricas (Pilcañeu Norte y Pilcañeu Sur) (Tabla 2). Estas plantas habían sido instaladas en un ensayo genético en campo, dos años antes del muestreo (Pastorino et al. 2012). Se midió la altura total (h) y el parámetro  $\Delta$  en 246 plantas correspondientes a 41 familias de polinización abierta. El resultado principal de este trabajo fue que las poblaciones estudiadas no discriminaron los isótopos de carbono de un modo diferencial, y por lo tanto no se obtuvieron evidencias de adaptación. Por otro lado, las dos poblaciones áridas, muy cercanas entre sí, probaron ser muy diferentes en términos de su variación genética, lo que podría ser consecuencia de deriva y aislamiento genéticos.

### Variación entre poblaciones contrastantes húmedas y xéricas: conclusiones

Como conclusión de esta segunda etapa, dirigida a contrastar poblaciones de los extremos húmedo y marginal en la variación de caracteres vinculados a la captación temprana de luz y a la tolerancia al estrés hídrico, no encontramos evidencias de diferenciación genética. Esto no es una información menor: las poblaciones del margen árido serían en forma global similares a las húmedas en su acervo genético para estos caracteres, pero además en algunos casos se encontraron altas varianzas, y también casos de varianzas intra-poblacionales diferentes entre poblaciones cercanas entre sí. La información obtenida hasta esta etapa indica la importancia evolutiva del extremo marginal árido del Ciprés. En la siguiente sección nos enfocamos en el análisis de su variación a lo largo de su distribución latitudinal.

### Variación a lo largo del borde marginal árido: emergencia de plántulas

La germinación y emergencia de plántulas son los primeros estadios en la vida de los árboles en los cuales actúa la selección natural. En especies que no forman bancos de semillas, estos procesos se sincronizan con el ambiente y pueden ser analizados como



la distribución en un periodo de tiempo (cada ciclo de dispersión de semillas), de una determinada cantidad de embriones viables, sometidos a unas condiciones adecuadas. Esa distribución temporal de la emergencia puede modelarse al nivel de lote de semillas a través de curvas de emergencia acumulada y analizarse la varianza inter- e intra-poblacional de los parámetros que describen esas curvas.

Para el Ciprés, hemos estudiado la variación de la emergencia de plántulas de 10 poblaciones marginales áridas (Tabla 5). Para ello utilizamos muestras de semillas de 177 árboles, las cuales fueron estratificadas y puestas a germinar en condiciones de invernáculo (detalles en Pastorino et al. 2013; ver Foto 7).



**Foto 7:** Plántulas de Ciprés de la Codillera emergidas hace pocos días.

Con los datos de emergencia acumulada en el tiempo, se ajustaron por regresión curvas sigmoideas (modelo de Gompertz) a partir de las cuales se derivaron seis parámetros que describen la capacidad y la energía de emergencia de plántulas y los tiempos de ese proceso:  $t_{10}$  (tiempo de inicio de la emergencia), EC (capacidad de emergencia), EE (energía de emergencia), EP (tiempo hasta la máxima tasa de emergencia),  $t_{90}$  (final de la emergencia) y Dur (duración del período de emergencia). Dado que este trabajo se enfocó en la emergencia acumulada al nivel familiar y no de la semilla como individuo (genotipo), no se estimaron los parámetros genéticos de diferenciación, varianza aditiva y heredabilidad (no es posible separar las varianzas genética aditiva y residual), sino que se avanzó hasta la partición de la varianza fenotípica en sus componentes poblacional ( $V_p$ ) y familiar ( $V_f$ ). Las varianzas familiares fueron más altas ( $V_f = 55,4$  % en promedio) que las poblacionales ( $V_p = 21$  % en promedio) para EC, EE,  $t_{90}$  y Dur. La alta variación al interior de las poblaciones sugiere cierto potencial micro-evolutivo (aunque para definir esto debería medirse la varianza genética aditiva) para esos caracteres. La relación entre las varianzas poblacionales y familiares fue inversa para  $t_{10}$  y EP, aunque no tan marcada ( $V_p = 41,1$  % vs.  $V_f = 34,9$  %, en promedio). Esto podría reflejar diferenciación para el inicio y el periodo de energía. Sin embargo, no hubo ninguna asociación significativa entre los fenotipos medios de esos parámetros y variables geográficas poblacionales que pudiera indicar variación ecotípica. Dado el carácter fragmentario de las poblaciones marginales, resulta prudente asumir que existirían factores locales, actuales o pasados, modelando la variación del proceso de emergencia de plántulas.

**Tabla 5:** Material utilizado en ensayos de procedencias y progenies de *Austrocedrus chilensis* de emergencia de plántulas y de ritmo de crecimiento del plantín en condiciones controladas de invernáculo, y de supervivencia en campo; PMA: precipitación media anual en el origen

Poblaciones	Latitud Sur	Longitud Oeste	Altitud (msnm)	PMA (mm)	Familias de polinización abierta (número de plantas)		
					Totales en el ensayo <sup>1</sup>	Estudio ritmo de crecimiento	
Mo	Cañada Molina	37°08'	70°36'	1450	604	19 (788)	11 (231)
Ra	Cañada Rahueco	37°10'	70°36'	1500	604	13 (543)	11 (231)
Ri	Riscos Bayos <sup>3</sup>	37°59'	70°47'	1350	550	6 (252)	6 (126)
N	Catán-Lil	39°21'	70°39'	1100	547	17 (713)	11 (231)
Y	Chacay	40°51'	70°59'	1250	488	19 (797)	13 (273)
CH	Chacabuco	40°39'	71°01'	900	450	27 (1118)	23 (483)
F	La Fragua <sup>2</sup>	41°05'	70°57'	1000	490	10 (393)	-
PN	Pilcañeu Norte	41°13'	70°42'	1100	330	35 (1446)	19 (399)
PS	Pilcañeu Sur	41°14'	70°42'	1100	330	30 (1225)	14 (294)
M	El Maitén	42°02'	71°12'	750	490	30 (1248)	20 (420)
Q	Leleque	42°20'	71°09'	850	448	24 (1002)	21 (441)

<sup>1</sup> el total de las plantas producidas se utilizó para el análisis del grado de ramificación del primer año

<sup>2</sup> la población F no se utilizó en el ensayo de emergencia de plántulas

<sup>3</sup> la población Ri no se utilizó en el ensayo de supervivencia en campo

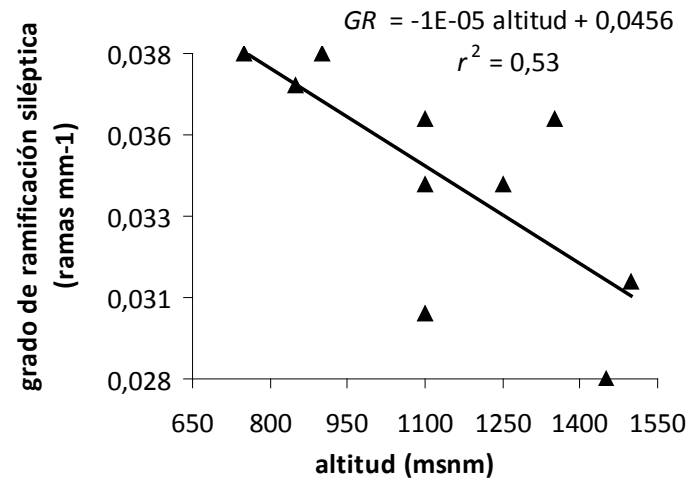
#### Variación a lo largo del borde marginal árido: arquitectura del plantín

La variación genética de caracteres de la arquitectura de plantines entre poblaciones de los extremos húmedo y árido ya ha sido mencionada arriba. En esta etapa profundizamos su análisis en el borde marginal (10 poblaciones, Tabla 5) y resumiendo la arquitectura en el grado de ramificación siléptica. Esta variable expresa el número de ramas de orden A2 emitidas durante el primer año de vida, en relación al vigor del eje principal A1 (Aparicio 2013).

En esta investigación se observó también que la diferenciación genética entre poblaciones fue baja, virtualmente igual al grado de diferenciación neutra. A pesar de lo bajo del grado de diferenciación ( $Q_{ST} = 0,08$ ), se encontró una tendencia de variación ecotípica para el grado de ramificación siléptica, que disminuyó con el aumento de la altitud de las poblaciones (Aparicio 2013) (Figura 7).

La variación genética intra-poblacional del grado de ramificación fue muy alta ( $CV_A = 24,4$  % en promedio) y su heredabilidad moderada ( $h^2 = 0,26$  en promedio). Esto podría reflejar una alta variación espacial de escala fina favoreciendo procesos de selección heterogénea dentro de las poblaciones. Pero una explicación alternativa (o complementaria) sería que las estimaciones de la varianza aditiva hayan estado infladas por efectos maternos, y esto podría hacer que el grado de diferenciación entre poblaciones haya estado subestimado. Dado el efecto significativo de la población como variable explicatoria de la variación, y la asociación entre el grado de ramificación medio poblacional y la altitud geográfica, parece prudente asumir que existe una tendencia de estructuración regional ecotípica de la variación del grado de ramificación, que podría estar en parte modelada por factores ecológicos asociados a la altitud geográfica. Probablemente, debido a una mayor probabilidad de competencia inter-específica, las poblaciones de menores altitudes tienden a un fenotipo medio más ramificado.

**Figura 7:** Asociación entre la altitud de diez poblaciones del margen árido de *Austrocedrus chilensis* y el grado de ramificación inmediata del eje principal (*GR*) en un ensayo de ambiente común en invernáculo.



### Variación a lo largo del borde marginal árido: ritmo anual del crecimiento primario en altura del plantín

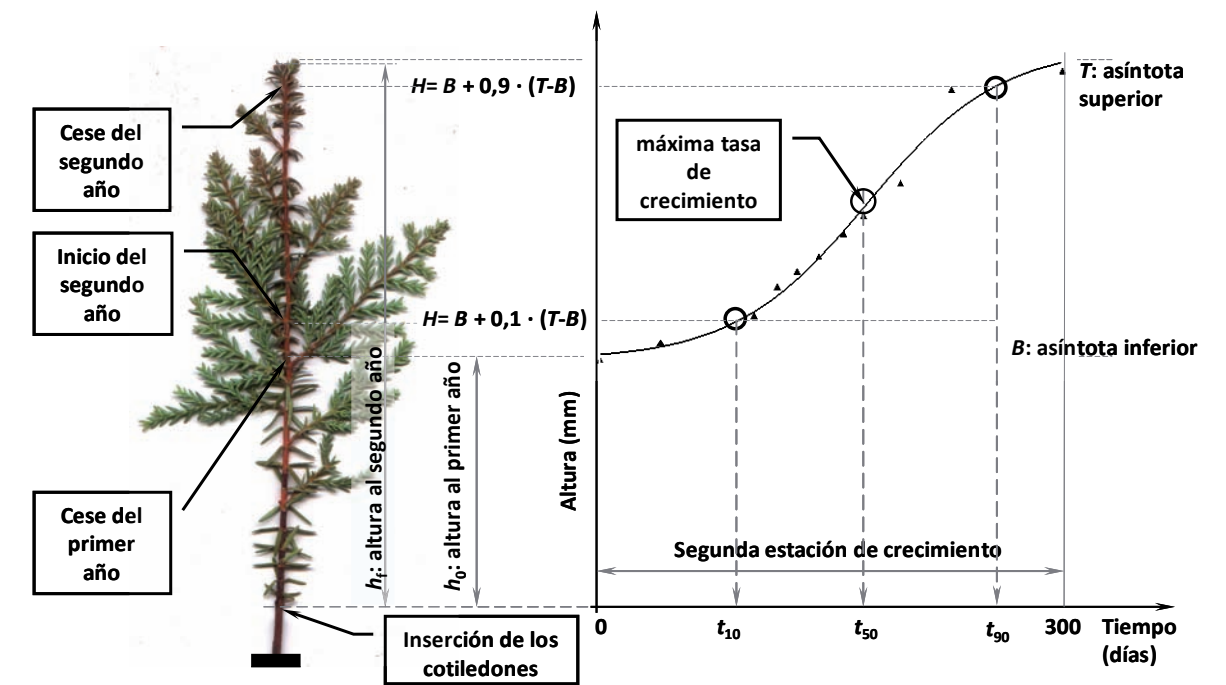
La sincronización del ritmo anual del crecimiento con el ambiente es crítica para los árboles de zonas templadas (Howe et al. 2003). Los caracteres tempranos de tamaño y del ritmo del crecimiento son óptimos para entender la adaptación de los árboles a sus ambientes, porque intervienen y/o son el resultado de complejos balances entre capacidades competitivas y de supervivencia durante una etapa particularmente sensible a selección natural (Green 2005, Notivol et al. 2007).

Las tendencias y predicciones sobre cambio climático en la región de distribución del Ciprés sugieren un clima futuro más seco y cálido (Rusticucci & Barrucand 2004, Castañeda & González 2008). Tal escenario podría implicar estaciones de crecimiento de inicio más temprano y a la vez más cortas, debido a la disminución del agua disponible en el suelo durante el verano. Adicionalmente, la máxima resistencia de algunas plantas a las heladas podría disminuir en asociación con el aumento de las temperaturas medias (Bannister 2007). Por lo tanto, para poder persistir el Ciprés deberá probablemente adaptarse a nuevos óptimos en relación a déficits de agua, regímenes térmicos y extremos de frío, sobre todo en su borde marginal árido.

Para entender cómo está estructurada regionalmente la variación genética del ritmo anual de crecimiento, se llevó a cabo un estudio en condiciones controladas de vivero utilizando material genético de toda la distribución latitudinal del borde marginal árido del Ciprés (Tabla 5). Mediante mediciones sucesivas de la altura durante el segundo año de vida de los plantines, se ajustaron por regresión curvas sigmoideas (modelo de Boltzmann) individuales de crecimiento anual, a partir de las cuales se calcularon los valores fenotípicos de la altura al inicio ( $h_0$ ) y al final ( $h_1$ ) del segundo año, del inicio ( $t_{10}$ ) y del cese ( $t_{90}$ ) del crecimiento anual, de la duración de ese periodo ( $D$ ) y de la tasa máxima de crecimiento ( $MGR$ ) (Figura 8). Con esos valores se efectuaron análisis de los componentes de la varianza, y se estimaron los parámetros genéticos de diferenciación, varianza aditiva y heredabilidad (Aparicio et al. 2010).

Un resultado importante fue que los efectos genéticos familiar y poblacional fueron bajos en general, y representaron en promedio 4,03 % y 2,74 % de la variación fenotípica. Sin embargo, hubo dos caracteres,  $MGR$  y  $t_{10}$  que tuvieron grados de diferenciación genética significativos y altos ( $Q_{ST} = 0,29$  y  $Q_{ST} \approx 1$  respectivamente). Los valores fenotípicos medios por población de esos caracteres tuvieron asociaciones negativas

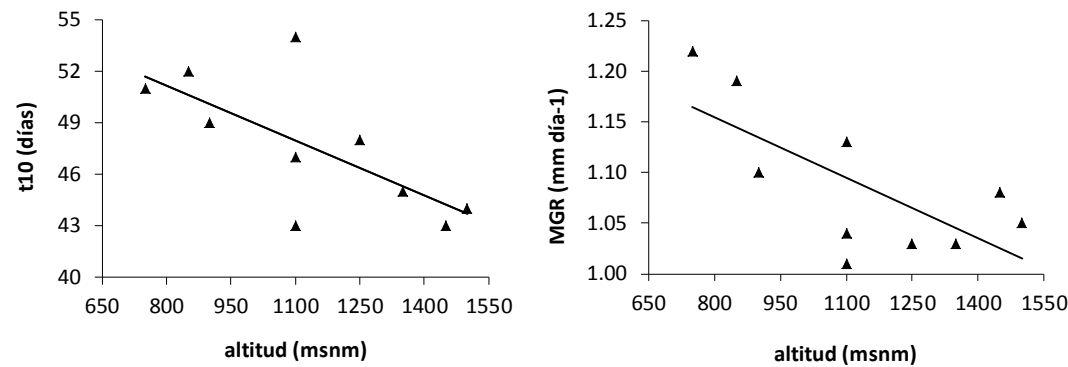
con la altitud geográfica de las poblaciones (Figura 9). Esto sugiere que la selección natural podría tener un rol importante en la estructuración de su variación genética, posiblemente determinando un patrón ecotípico altitudinal. Es probable que el inicio del crecimiento más tardío de las poblaciones de menor altitud (en las condiciones de ambiente común), se deba a su adaptación a mayores riesgos (probabilidades) de encontrar periodos cálidos durante la estación fría. Entonces, la selección natural podría favorecer mayores requerimientos de frío y/o posterior suma de calor para salir del reposo invernal a menores altitudes. Respecto a la tasa máxima de crecimiento, la diferenciación ecotípica podría deberse a que en ambientes más productivos (más bajos) la competencia inter-específica podría favorecer el desarrollo de mayores tasas de crecimiento aéreo.



**Figura 8:** Elementos de un modelo individual de crecimiento en altura de un plantín de *Austrocedrus chilensis* ajustado a partir de mediciones sucesivas durante el segundo año de vida.

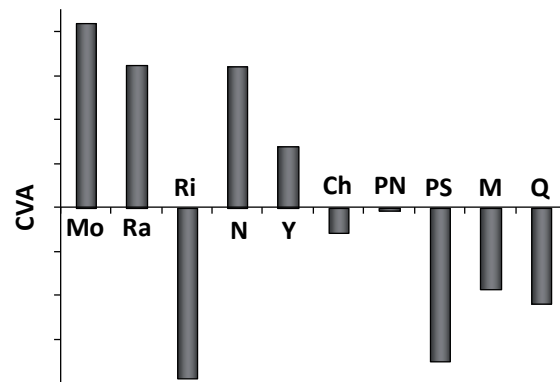
En el análisis de la variación genética carácter por carácter al interior de las poblaciones, no se encontraron asociaciones directas con las variables geográficas de altitud y latitud. Sin embargo, el rango norte de la distribución marginal mostró mayor variación media para el *pool* de todos los caracteres del ritmo anual de crecimiento (Figura 10). Esto sugiere una relevancia especial de la región norte de la especie para la conservación de sus recursos genéticos, pero además, señala un quiebre latitudinal respecto a la estructuración de la varianza aditiva al interior de las poblaciones de Ciprés, al menos para su borde árido.

Para el cese y la duración del periodo anual de crecimiento, se encontró que la mayoría de las poblaciones marginales parecería retener niveles de variación aditiva suficientes para permitir su adaptación *in situ*, por ejemplo, ante cambios en los regímenes de aridez estival debidos a patrones alterados de estacionalidad (poblaciones como Pilcañeu Norte y Sur, que no tuvieron variación para dicho carácter, serían excepciones) (Tabla 6). En la siguiente sección discutiremos si la retención de varianza genética aditiva para caracteres como el cese y la duración del crecimiento podría estar vinculada a variación de la tolerancia a la sequía, y por lo tanto contribuir a la aptitud a través de la supervivencia de plantines ante extremos de aridez.



**Figura 9:** Asociación (lineal simple) entre la altitud geográfica y el tiempo medio de inicio del crecimiento ( $t_{10}$ ) (izquierda) y entre la altitud y la máxima tasa de crecimiento (MGR) del segundo año de vida de plantines de 10 poblaciones marginales áridas de *Austrocedrus chilensis* en un ensayo de ambiente común en invernáculo

**Figura 10:** Coeficiente de varianza genética aditiva ( $CV_A$ ) para el conjunto de seis caracteres del ritmo anual de crecimiento de plantines de 10 poblaciones marginales de *Austrocedrus chilensis*. Las poblaciones están ordenadas de menor a mayor latitud. El eje vertical indica unidades de desvío del  $CV_A$  medio poblacional respecto al promedio general.



### Variación a lo largo del borde marginal árido: supervivencia del plantín ante sequía estival y frío invernal extremo

Los árboles han evolucionado características (como longevidad, plasticidad fenotípica, gran capacidad de dispersión y alta diversidad genética) que los hacen especialmente capaces de soportar cambios direccionales y graduales del ambiente, por ejemplo, incremento medio de la temperatura, reducción de la precipitación media, aumento de la concentración de  $CO_2$ , etc. (Hamrick 2004). Sin embargo, el cambio climático implica además de cambios direccionales, aumentos de la varianza ambiental, es decir, aumentos en la amplitud y/o la frecuencia de eventos climáticos extremos (Mitchell et al. 2006). Asimismo, se espera que los impactos de esos eventos extremos sean más fuertes en los márgenes de los rangos de distribución actual de las especies.

Que las poblaciones marginales del Ciprés sean capaces de persistir frente a aumentos de la varianza ambiental, podría depender en gran medida de que ciertos caracteres de la aptitud relacionados a la tolerancia a estreses físicos sean heredables. La supervivencia de la regeneración, que suele estar determinada por la capacidad de tolerar extremos ambientales, representa la respuesta integrada de múltiples caracteres expuestos al ambiente durante el estadio de plantín, y es una componente clave de la aptitud reproductiva.

**Tabla 6:** Parámetros genéticos y media fenotípica de 10 poblaciones marginales extremas de *Austrocedrus chilensis* en caracteres de ritmo anual de crecimiento del plantín:  $V_{fam}$ : varianza entre familias, como porcentaje de la varianza fenotípica total;  $CV_A$ : coeficiente de variación genética aditiva;  $h^2$ : heredabilidad en sentido restringido;  $SE_n^2$ : error estándar de  $h^2$ ;  $SD$  es el desvío estándar de la media fenotípica; las alturas están expresadas en mm, la tasa de crecimiento en  $mm \cdot día^{-1}$  y el inicio, el cese y la duración del periodo de crecimiento, en días desde la primera medición de altura.

Población		Altura Inicial	Inicio del crecimiento	Máxima tasa de crecimiento	Cese del crecimiento	Duración del crecimiento	Altura final
Mo	$V_{fam}$	30,74	ns	ns	15,94	9,49	12,91
	$CV_A$	27,51	ns	ns	13,32	12,91	20,7
	$h^2 (SE_n^2)$	0,92 (0,32)	ns	ns	0,48 (0,23)	0,28 (0,17)	0,39 (0,20)
	media $\pm$ SD	71 $\pm$ 20	43 $\pm$ 15	1,08 $\pm$ 0,37	207 $\pm$ 38	164 $\pm$ 39	229 $\pm$ 73
Ra	$V_{fam}$	7,29	ns	8,67	13,75	12,18	9,37
	$CV_A$	12,42	ns	15,65	11,62	14,49	14,63
	$h^2 (SE_n^2)$	0,22 (0,15)	ns	0,26 (0,16)	0,41 (0,21)	0,37 (0,20)	0,28 (0,17)
	media $\pm$ SD	64 $\pm$ 17	44 $\pm$ 14	1,05 $\pm$ 0,32	203 $\pm$ 36	159 $\pm$ 38	213 $\pm$ 57
Ri	$V_{fam}$	31,91	ns	ns	Ns	ns	ns
	$CV_A$	26,05	ns	ns	Ns	ns	ns
	$h^2 (SE_n^2)$	0,96 (0,28)	ns	ns	ns	ns	ns
	media $\pm$ SD	73 $\pm$ 18	45 $\pm$ 17	1,03 $\pm$ 0,40	207 $\pm$ 35	162 $\pm$ 34	222 $\pm$ 72
N	$V_{fam}$	23,27	ns	ns	11,09	10,18	8,43
	$CV_A$	23,5	ns	ns	9,02	12,44	14,03
	$h^2 (SE_n^2)$	0,70 (0,28)	ns	ns	0,33 (0,19)	0,31 (0,18)	0,25 (0,16)
	media $\pm$ SD	57 $\pm$ 16	54 $\pm$ 12	1,13 $\pm$ 0,34	198 $\pm$ 31	144 $\pm$ 32	203 $\pm$ 55
Y	$V_{fam}$	6,95	ns	ns	8,95	ns	18,14
	$CV_A$	10,58	ns	ns	9,31	ns	23,62
	$h^2 (SE_n^2)$	0,21 (0,13)	ns	ns	0,27 (0,15)	ns	0,54 (0,22)
	media $\pm$ SD	61 $\pm$ 14	48 $\pm$ 14	1,03 $\pm$ 0,34	197 $\pm$ 35	150 $\pm$ 37	200 $\pm$ 61
Ch	$V_{fam}$	13,68	ns	ns	8,46	14,55	ns
	$CV_A$	15,33	ns	ns	9,27	16,21	ns
	$h^2 (SE_n^2)$	0,41 (0,14)	ns	ns	0,25 (0,11)	0,44 (0,15)	ns
	media $\pm$ SD	68 $\pm$ 16	49 $\pm$ 15	1,10 $\pm$ 0,39	207 $\pm$ 37	158 $\pm$ 38	225 $\pm$ 72
PN	$V_{fam}$	11,8	ns	5,97	ns	ns	2,44
	$CV_A$	14,5	ns	16,93	ns	ns	9,98
	$h^2 (SE_n^2)$	0,35 (0,14)	ns	0,18 (0,10)	ns	ns	0,073 (0,07)
	media $\pm$ SD	62 $\pm$ 15	47 $\pm$ 15	1,04 $\pm$ 0,40	202 $\pm$ 38	155 $\pm$ 40	208 $\pm$ 72
PS	$V_{fam}$	ns	6,79	ns	ns	ns	6,75
	$CV_A$	ns	15,64	ns	ns	ns	12,61
	$h^2 (SE_n^2)$	ns	0,20 (0,13)	ns	ns	ns	0,20 (0,13)
	media $\pm$ SD	67 $\pm$ 15	43 $\pm$ 15	1,01 $\pm$ 0,36	199 $\pm$ 36	156 $\pm$ 40	206 $\pm$ 57
M	$V_{fam}$	ns	ns	4,48	3,14	ns	11,06
	$CV_A$	ns	ns	10,91	5,23	ns	13,98
	$h^2 (SE_n^2)$	ns	ns	0,09 (0,07)	0,11 (0,08)	ns	0,17 (0,10)
	media $\pm$ SD	64 $\pm$ 15	51 $\pm$ 15	1,22 $\pm$ 0,44	210 $\pm$ 33	159 $\pm$ 33	238 $\pm$ 78
Q	$V_{fam}$	17,78	ns	ns	12,09	7,21	ns
	$CV_A$	17,37	ns	ns	9,29	9,46	ns
	$h^2 (SE_n^2)$	0,53 (0,17)	ns	ns	0,36 (0,14)	0,22 (0,10)	ns
	media $\pm$ SD	63 $\pm$ 15	52 $\pm$ 13	1,19 $\pm$ 0,36	209 $\pm$ 32	158 $\pm$ 32	234 $\pm$ 66

**Nota:** se muestran los valores de los parámetros genéticos para los caracteres que tuvieron un  $SE_n^2$  que no incluyó al cero. Cuando dicho error estándar incluyó al cero, se reporta ns: no significativo. Nótese que en algunos casos el error estándar de la heredabilidad es casi idéntico a la misma, en concordancia con escasa varianza interfamiliar.

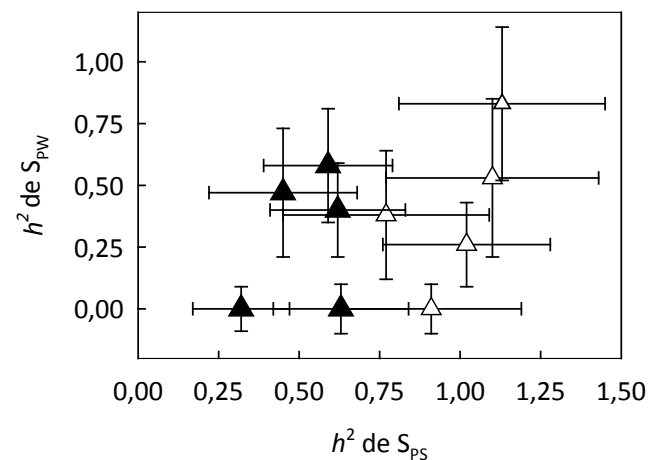
Para determinar si la variación de la supervivencia de plantines de poblaciones marginales áridas es heredable, con el material de 10 de las 11 poblaciones presentadas en la Tabla 5 instalamos dos ensayos de procedencias y progenies en condiciones de campo, que nos permitieran captar al menos una sequía de verano. En uno de los ensayos tuvimos una ola de calor y sequía estival y un evento de frío invernal extremo, que produjeron dos oleadas de mortalidad de plantines permitiéndonos analizar la supervivencia en función de ambos eventos climáticos extremos (Aparicio et al. 2012).

Un resultado principal de este trabajo fue que la mortalidad/supervivencia de plantines no estuvo explicada por el efecto de la población, ante ninguno de los efectos climáticos causantes de mortalidad. Esto sugiere que a escala regional para el límite xérico del Ciprés, la selección podría ser homogeneizante para la tolerancia a sequía y frío extremo, o sea que la selección conduciría a un acervo genético similar en todas las poblaciones.

Al interior de las poblaciones, la supervivencia ante el déficit de agua de verano (SPS) fue de moderada a altamente heredable. Esto sugiere que la persistencia en el largo plazo de las poblaciones marginales extremas se basa en mantener altos niveles de variación genética para la tolerancia a la sequía, aún bajo una presión selectiva fuerte y de alta frecuencia, como podría esperarse de las sequías en los márgenes xéricos del Ciprés. Esto podría reflejar selección espacial heterogénea, de escala fina, dentro de las poblaciones.

La heredabilidad de la supervivencia ante el evento de frío extremo (SPW) fue significativa en la mayoría de las poblaciones, aunque sus valores fueron más bajos que los obtenidos para la supervivencia post-verano, con algunos casos de heredabilidad nula. El resultado más importante para la definición de regiones de procedencias fue una aparente estructura norte-sur de las poblaciones, de acuerdo a sus heredabilidades de la supervivencia bajo estrés por déficit de agua (Figura 11). Esta estructura parece consistente con los resultados arriba presentados sobre los patrones de variación genética de caracteres del ritmo de crecimiento inicial (Aparicio et al. 2010), y coincide también con los patrones generales de variación selectivamente neutra de la especie (Pastorino et al. 2004, Pastorino & Gallo 2009, Arana et al. 2010). Esto sugiere una importancia proporcionalmente mayor de la región norte de la distribución del Ciprés en Argentina para fines de conservación de los recursos genéticos, con foco tanto en la variación neutral como en la adaptativa.

**Figura 11:** Diez poblaciones marginales extremas de *Austrocedrus chilensis* agrupadas de acuerdo a sus heredabilidades ( $h^2$ ) de la supervivencia, luego de un verano seco ( $S_{PS}$ ) y luego de un invierno con frío extremo ( $S_{PW}$ ), de plantas de tres años en un experimento de campo; los triángulos blancos y negros representan respectivamente a las poblaciones al norte y al sur de los 41° de latitud respectivamente. Las barras de desvío son los errores estándar de las heredabilidades.



## Conclusiones generales de los caracteres cuantitativos

Como primer resultado general encontramos una baja diferenciación entre poblaciones de las distintas zonas ecológicas del Ciprés para la adaptación inicial de los plantines al ambiente.

Asimismo, debe destacarse que en un ensayo de procedencias en condiciones méxicas de campo hemos encontrado una tendencia que sugiere que las poblaciones marginales áridas al menos conservan los mismos niveles de variación que el resto; pero además podrían responder favorablemente a ambientes menos rigurosos que en su origen, mientras que las poblaciones del extremo húmedo podrían estar más restringidas en su capacidad de respuesta a ambientes distintos a los de sus orígenes. Esto ha derivado en una hipótesis sobre un modelo de avance post-glacial y adaptación hacia el margen húmedo del Ciprés, tratado en Aparicio (2013), en el cual las poblaciones marginales áridas cumplen un rol clave como reservas de diversidad genética de largo plazo, de acuerdo también al modelo planteado en Hampe & Petit (2005). Así, los bosquetes marginales xéricos en su conjunto no son poblaciones deprimidas en diversidad genética, y por ende, no deben ser considerados como inviables adaptativamente.

Para definir regiones de procedencia de acuerdo a las evidencias sobre variación cuantitativa, una primera gran distinción debería hacerse para las poblaciones del este, las marginales áridas, no tanto por criterios de diferenciación con el resto de la distribución, sino por sus niveles de varianza intra-poblacional, su típica condición fragmentaria, y su amplia plasticidad y capacidad de respuesta a ambientes más méxicos.

Hemos visto también que el rango de la distribución marginal árida del Ciprés al norte de los 40,5° S presentó mayores niveles de variación aditiva para varios caracteres del ritmo anual de crecimiento, vinculados al cese de la actividad vegetativa, la cual podría estar regulada por la evolución anual de la aridez. Esto también se observó como variación heredable de la supervivencia ante sequía estival. Sumados a los antecedentes sobre variación neutra, esa información indica que el rango norte de la distribución del Ciprés es prioritario para la conservación de los recursos genéticos de la especie. Para la definición de regiones de procedencia, proponemos entonces considerar una separación inicial en dos grandes grupos de poblaciones según su latitud, y que para las marginales esteparias podría definirse su límite a los 40,5° S.

A su vez, hemos hallado evidencia de variación ecotípica determinada por factores asociados a la altitud geográfica, para caracteres vinculados a la captación inicial de luz (grado de ramificación siléptica) y al comienzo de crecimiento y su máxima tasa anual. Esto podría atribuirse a variables de los regímenes térmicos, que afectan la adaptación a través de la probabilidad de eventos episódicos de calor en invierno y de la probabilidad de competencia interespecífica en función de la altitud (Aparicio 2013). La evidencia hallada aquí sugiere que no deberían incluirse en un mismo sitio para conservación ex situ de largo plazo, muestras de poblaciones de diferentes pisos altitudinales. Para la definición de regiones de procedencia, proponemos separar a una gran región norte en dos regiones, alta y baja, tomando en cuenta al factor altitudinal, que en la región se correlaciona bastante bien con la latitud.

## Variación Genética de Bosquetes Esteparios

Dados los resultados de los estudios citados, debemos hacer una consideración particular y más detallada de las poblaciones marginales esteparias que ya hemos mencionado.

Las poblaciones centrales del área de distribución natural de cualquier especie son típicamente consideradas su centro de origen. Este concepto tiene varias consecuencias evolutivas que confrontan a las poblaciones centrales con las periféricas. La hipótesis de “centro – periferia” se basa en la idea de que las especies se han originado en las áreas donde en la actualidad ocurren sus óptimos ambientales y por lo tanto se encuentran sus poblaciones más conspicuas en el presente. Desde estas áreas y siguiendo los gradientes ambientales, la densidad poblacional de los bosques y el vigor de los individuos que los componen, disminuirían en todas las direcciones hacia condiciones sub-óptimas (i.e. de altitud, de precipitación, etc.) hasta el límite de su capacidad de supervivencia. Desde un punto de vista genético, este modelo básicamente implica que las poblaciones de las márgenes de la distribución son genéticamente menos variables, son las más diferenciadas, actúan como receptoras más que como fuentes de variantes genéticas y tienden a su extinción. Sin embargo, los principios de este modelo genético-demográfico-estocástico, han sido cuestionados en los últimos años (Sagarin & Gaines 2002, Eckert et al. 2008). Aunque el modelo resulta razonable y varios trabajos lo han respaldado con evidencias, estudios recientes señalan como falencia que no tiene en cuenta antecedentes filogeográficos e ignora eventos históricos por los que han podido pasar las poblaciones naturales (Hampe & Petit 2005, Eckert et al. 2008), como las glaciaciones, erupciones volcánicas, incendios masivos o catástrofes sanitarias. Incluso, en muchos casos los sitios que ocupa una especie pueden estar determinados por adaptación a condiciones ambientales del pasado que distan de las actuales, y en las que persiste pese al cambio acaecido.

En su trabajo del 2005, Hampe & Petit se concentraron en el valor de conservación de las poblaciones marginales. Estos autores distinguen en la distribución natural de una especie un “frente de avance” y un “borde de retaguardia”. El primero es ocupado por poblaciones marginales que actúan como frente de colonización en el ajuste de distribución que se sucede luego de un cambio climático, tal como el cambio post-glacial o el que está ocurriendo en la actualidad por causas antrópicas. El borde de retaguardia en cambio se refiere al margen opuesto de la distribución, el cual puede terminar extinguiéndose y así implicar un desplazamiento del área de distribución, o por lo contrario persistir, lo que significaría una expansión de la distribución. En este caso se habla de un “borde estable”. Estas poblaciones estables, capaces de sobrevivir *in situ* a las oscilaciones climáticas del Cuaternario, serían relictos de dos o tres órdenes de magnitud más viejos que el resto de las poblaciones. En este sentido se postula que serían esenciales para la conservación de largo plazo de la diversidad genética y el potencial evolutivo de las especies.

En el hemisferio norte, el borde de retaguardia de las especies forestales se sitúa comúnmente hacia el ecuador, en relación con la expansión poblacional hacia el norte sucedida luego de la desglaciación y la que actualmente está ocurriendo debido al cambio climático global. En el sur de Sudamérica, la Cordillera de los Andes provoca un efecto equivalente aunque más restringido, pero en este caso no debido a un gradiente latitudinal como en Norteamérica y Eurasia, sino a un gradiente altitudinal, incluso acentuado por un abrupto gradiente de precipitaciones de origen orográfico (Prohaska 1976). Los glaciares se generaron sobre los Andes con la humedad proveniente del Océano Pacífico (Flint & Fidalgo 1964), formando una franja de dirección norte-sur, que se ensancha hacia las mayores latitudes hasta alcanzar el Océano Pacífico a los 43° S aproximadamente (Hollin & Schilling 1981). Así, la expansión de las especies forestales templadas luego de la desglaciación tuvo lugar a ambos lados de los Andes con una dirección perpendicular a la Cordillera, y el movimiento de la biota muy probablemente

ocurra en el mismo sentido en la actualidad como resultado del cambio climático global. Consecuentemente, el borde de retaguardia del bosque templado patagónico estaría hoy constituido por los parches boscosos situados en la Cordillera de la Costa, en Chile, y en el borde occidental de la estepa argentina. Precisamente allí es donde encontramos los bosquetes de Ciprés que nos ocupan en este subtítulo.

Como mencionáramos en la descripción de los tipos forestales que forma el Ciprés, el tipo marginal estepario se caracteriza por un alto grado de aislamiento genético por distancia y un tamaño poblacional efectivo muy reducido. Estas características llevan a presumir altas tasas de endogamia (cruzamiento entre individuos emparentados) y fuertes procesos de deriva genética, ambos factores causantes de pérdida de diversidad.

Al iniciar nuestros estudios presumimos además que estos bosquetes habrían derivado del bosque húmedo continuo del oeste, tal como se esperaría bajo el modelo de “centro – periferia”, lo que sería una causa adicional de empobrecimiento genético. Sin embargo, ya los estudios iniciales de caracterización genética de estas poblaciones refutaron esta hipótesis original. Esos estudios (Pastorino & Gallo 2002, Pastorino et al. 2004) y los que les siguieron (Arana et al. 2010, Souto et al. 2012) coinciden en señalar que estas poblaciones albergan los mayores niveles de diversidad de la especie. Consecuentemente este resultado abona la hipótesis de que los bosquetes marginales esteparios representan el borde estable de retaguardia de la distribución argentina de la especie.

Por los trabajos que delinean el límite de los últimos máximos glaciarios (Flint & Fidalgo 1964, 1969; Hollin & Schilling 1981; Glasser et al. 2008) sabemos que se ubican fuera de las áreas glaciadas en la última glaciación, hace unos 20.000 años, pero también fuera de las glaciadas en las dos anteriores (ca. 200.000 años y ca. 700.000 años, Rabassa & Clapperton 1990). En el marco de la hipótesis de Hampe & Petit (2005), es posible que algunas de estas poblaciones hayan perdurado todo ese tiempo, tal vez con tamaños fluctuantes, pero en cualquier caso representando un reservorio estable del acervo genético de la especie.

Aun aceptada la hipótesis de que estas poblaciones esteparias serían el borde estable de retaguardia de la distribución argentina de la especie, resta dilucidar si los procesos de deriva genética y endogamia presumidos en estos bosquetes aislados efectivamente ocurren. Este punto es importante, ya que condiciona la estrategia de manejo de sus recursos genéticos. Afortunadamente contamos en la actualidad con estudios que nos permiten ensayar respuestas a estas preguntas.

En cuanto a la presunción de endogamia, sabemos que la autopolinización no es posible en el Ciprés, ya que se trata de una especie dioica, pero podría de todos modos verificarse como cruzamiento entre individuos emparentados. Contamos con dos estudios que presentan evidencias al respecto. El primero (Pastorino & Gallo 2006b) analiza el sistema de apareamiento del Ciprés específicamente en una población marginal esteparia. A través del uso de marcadores isoenzimáticos pudo probarse que el apareamiento dentro de esta población no ocurre al azar sino que cada árbol es polinizado por una nube polínica particular (el cruzamiento al azar implicaría una nube polínica homogénea polinizando a todos los individuos de la población). A su vez, el segundo estudio (Colabella et al. 2014) llevado a cabo con marcadores microsatélites también en una población esteparia (aunque más cercana al ecotono pero de fisonomía similar), mostró evidencias de endogamia biparental, o sea el apareamiento entre individuos emparentados. Cabe destacar, sin embargo, que la endocria detectada, aunque significativa, resultó tener una baja tasa de ocurrencia. A su vez, la correlación de paternidad (proporción de la progenie de un individuo que comparte el mismo padre) fue despreciable.

La clave para entender estos resultados puede encontrarse en el mismo estudio de Colabella et al. (2014), en el que se prueba que la distancia media de dispersión de polen efectivo (que logra fecundar un óvulo y formar semilla) es muy grande ( $> 1.000$  m), con lo cual algunos de los polinizadores se hallan lejos de los individuos polinizados, lo que disminuye la probabilidad de que se trate de árboles emparentados. Una explicación posible combinando los resultados de ambos estudios sería que las nubes polínicas individuales de cada árbol se conformarían con un aporte de los individuos masculinos circundantes al árbol (con mayor probabilidad de que estén emparentados), más el agregado de polen de individuos más lejanos; ambas partes en proporciones significativas. Así, cada nube polínica individual sería particular y daría lugar a un cierto grado de endogamia biparental por el aporte polínico de los individuos cercanos; pero a la vez el número de padres que contribuirían a la progenie de cada árbol sería muy grande por el aporte de individuos distantes.

En definitiva, y volviendo a la pregunta de si en los bosquetes marginales esteparios se verifica endogamia o no, podríamos decir que sí, pero que gracias a un flujo polínico efectivo de larga distancia, esta endogamia biparental tiene un grado bajo, tanto que parece no comprometer los niveles de diversidad genética de la población.

Puesta a consideración la deriva genética en estas poblaciones esteparias, resulta esclarecedora la comparación de los acervos genéticos de bosquetes vecinos, de los que puede presumirse una historia de vida común y condiciones ambientales idénticas. Por su cercanía geográfica, los procesos demográficos, adaptativos y de flujo genético externo deben asumirse iguales para los bosquetes vecinos, quedando la deriva genética como único factor evolutivo potencialmente generador de diferenciación (la mutación sería despreciable en el lapso de la historia de vida de una población).

En los estudios disponibles en la bibliografía existen dos ejemplos de caso muy ilustrativos. El primero involucra dos bosquetes en las inmediaciones de la localidad de Pilcaniyeu, 70 km al este de San Carlos de Bariloche en la Provincia de Río Negro. Estos bosquetes tienen un centenar de individuos adultos y ocupan unas 4 ha cada uno en la cumbre de sendos cerritos rocosos (Foto 8). La ubicación relativa de uno con el otro es Norte – Sur, y la población más próxima de la especie se encuentra a unos 25 km. Están separados por tan solo 1.200 m en línea recta, a ambos lados de un amplio valle estepario, por lo que las condiciones ambientales generales son idénticas.



**Foto 8:** Vista general de uno de los bosquetes de Pilcaniyeu

Pese a la exigua distancia geográfica que los separa, entre estos dos bosquetes se ha medido por medio de marcadores isoenzimáticos una de las mayores distancias genéticas entre pares de poblaciones de la especie (Pastorino & Gallo 2009a). Pero no sólo se verificó una diferencia de grado sino también cualitativa: ambos bosquetes poseen genes alelos de alta frecuencia relativa que no están presentes en el otro (Pastorino & Gallo 2002 a y b). Este resultado es un fuerte indicio de un proceso de deriva genética y a la vez implica necesariamente la ausencia de flujo génico entre ambos bosquetes. Esto último parece contradictorio con la distancia de dispersión de polen estimada en el estudio de Colabella et al. (2014). Sin embargo resulta lógico si consideramos la ubicación relativa de un bosquete respecto al otro, ya que el vector de dispersión del polen es el viento, que tiene una marcada constancia y velocidad, y una fuerte prevalencia de la dirección oeste (57,6 % en la media anual, y 72,2 % en la media mensual del mes en el que ocurre la polinización, con una velocidad media de 35 km/h, según datos de la Estación Meteorológica del Aeropuerto de Bariloche, SMN 1992), lo que paradójicamente provocaría que el viento actúe como barrera genética entre ambas poblaciones.

Otro ejemplo similar se ha reportado con dos bosquetes de la localidad de Huingan-có (Cañada Molina y Cañada Rahueco), en el norte de la Provincia de Neuquén, con alrededor de 300 cipreses adultos cada uno. En este caso entre ambas poblaciones se encuentran dos cordones montañosos, y la distancia que las separa es de 2.700 m, con una ubicación relativa Norte – Sur entre ellas. Aquí nuevamente la distancia genética medida con isoenzimas es muy grande en relación a lo esperado según la distancia geográfica que las separa, aunque mucho menor que en el caso anterior (Pastorino & Gallo 2009a). También se da el caso de un alelo con frecuencia moderada en una población y ausencia en la otra (Pastorino & Gallo 2002 b).

También los marcadores microsatélites hacen un aporte a la comparación entre ambos bosquetes en estos dos pares. En el trabajo de Arana et al. (2010) se observa que los dos bosquetes de Pilcaniyeu quedan separados en el agrupamiento realizado por el programa *BAPS*, y el programa *STRUCTURE* distingue dos acervos genéticos muy distintos. En el caso de los bosquetes de Huingan-có también *BAPS* los separa en distintos grupos.

Pero no sólo contamos con información provista por marcadores genéticos para la comparación de estos dos pares, ya que además tenemos datos de ensayos de campo. Como veremos en los párrafos siguientes, los estudios de la variación cuantitativa también sugieren que podría haber efectos aleatorios afectando a la varianza aditiva de algunos caracteres en las poblaciones marginales.

Dadas unas condiciones ambientales homogéneas entre poblaciones vecinas, la adaptación tendería a dirigir el fenotipo medio de caracteres funcionales hacia un óptimo en común. Mientras tanto, una heterogeneidad ambiental de escala fina (causa de retención de variación heredable) similar dentro de poblaciones cercanas, las llevaría a retener similares niveles de variación genética (bajo idénticas fuerzas selectivas). En poblaciones de tamaño efectivo reducido, estas predicciones podrían no cumplirse debido a que la deriva genética provocaría cambios aleatorios en los niveles de varianza aditiva, disminuyéndola o aumentándola dependiendo de ciertas relaciones entre las fracciones aditiva y epistática de la varianza genética (e.g. Barton & Turelli 2004). De esa forma, podría suceder que poblaciones muy cercanas, y por lo tanto de ambientes muy similares entre sí, tuvieran niveles de variación aditiva y/o heredabilidades contrastantes para ciertos caracteres. Hemos encontrado evidencia en ese sentido para nuestro Ciprés.

En el trabajo sobre la variación del ritmo anual de crecimiento de los plantines (Aparicio et al. 2010), los pares de poblaciones vecinas Molina (Mo) - Rahueco (Ra) y Pilcañeu Norte (PN) – Pilcañeu Sur (PS) presentaron similares fenotipos medios (Tabla 6) para dos caracteres que revelaron moderada y alta diferenciación genética entre las 10 poblaciones marginales analizadas: la tasa máxima de crecimiento, con un valor de diferenciación  $Q_{ST} = 0,29$ ; y el inicio de crecimiento con una diferenciación total ( $Q_{ST} \approx 1$ ). A su vez, la diferenciación para esos caracteres se asoció a la altitud media de las poblaciones, hecho que podría estar indicando la adaptación de las poblaciones marginales en general, a pesar de los reducidos tamaños poblacionales. Sin embargo, los niveles de variación genética aditiva fueron diferentes entre las poblaciones vecinas Mo-Ra y PN-PS, y esto sugiere efectos aleatorios modelando la varianza al interior de esas poblaciones. El caso de la población PS, que fue la única de las diez poblaciones marginales que mostró retener varianza aditiva ( $CV_A = 15,6\%$ ) para el carácter “inicio del crecimiento”, es el más sugerente respecto a posibles efectos de deriva genética sobre genes relacionados a caracteres funcionales.

Vimos también que en la población PS, la supervivencia de plantines ante frío extremo no fue heredable, mientras que su población vecina PN tuvo una heredabilidad de moderada a alta ( $h^2 = 0,58 \pm 0,23$ ). Y también obtuvimos heredabilidades contrastantes para algunos caracteres de la arquitectura de plantines de ambas poblaciones de Pilcaniyeu (Pastorino et al. 2010a); siendo en este caso, mayores en PN. Estos resultados sugieren que en ciertas situaciones, los bosquetes marginales del Ciprés podrían estar afectados por efectos aleatorios más que por la selección natural.

Sin embargo, los posibles efectos de deriva genética que hemos mencionado no implican que todas las poblaciones marginales áridas, de tamaños efectivos relativamente pequeños, sean relictos sin capacidad de adaptarse o de adecuarse mediante respuestas plásticas, y que por ende estén destinadas a extinguirse por depresión genética. Hemos visto en el capítulo sobre variación adaptativa que, por ejemplo, en su extremo xérico el Ciprés tuvo para la supervivencia y el crecimiento inicial al menos los mismos niveles de variación intra-poblacional que en el resto de su distribución.

Más aún, las poblaciones marginales mostraron una amplia capacidad de respuesta, para la aptitud vegetativa, a ambientes ecológicamente más favorables que sus zonas de origen. Asimismo tampoco evidenciaron pérdida de viabilidad seminal (Pastorino et al. 2013), problema reportado para ciertas poblaciones relictas de otras Cupresáceas (e.g. Montesinos 2007, en *Juniperus thurifera*) y atribuido frecuentemente a depresión por endogamia (e.g. Ferriol et al. 2011) [ya hemos mencionado evidencias sobre bajos niveles de endogamia en al menos uno de estos bosquetes marginales (Colabella et al. 2014)]. Otras observaciones, tales como la alta producción de polen o de semillas en árboles de diferentes cohortes, o la supervivencia total de las plántulas producidas para nuestros ensayos de vivero, son indicadores de la viabilidad de los bosquetes xéricos del Ciprés (al menos en estadios tempranos) y sugieren un impacto de la deriva genética y la endogamia limitado o acotado a ciertas poblaciones.

Nuestra conclusión sobre la existencia de procesos de deriva en las poblaciones marginales esteparias se basa entonces en la comparación de los acervos genéticos de poblaciones vecinas. Sin embargo, debemos señalar que no hemos puesto a prueba esta hipótesis en los bosques continuos y de tamaño “infinito” de los ambientes más húmedos del oeste. Cabe la posibilidad de que pares de poblaciones vecinas del bosque continuo también exhiban diferencias marcadas en sus acervos genéticos, lo

que en ese caso no podría atribuirse a efectos de deriva. Hasta tanto no contemos con información que refute nuestras conclusiones, debemos sostenerlas como la explicación más parsimoniosa.

Los procesos de deriva conducirían por lo tanto a la modelación de los acervos genéticos de estas poblaciones esteparias en forma azarosa e incierta, pero por los resultados antes expuestos, se observa que de alguna manera estos bosquetes logran mantener una diversidad genética alta. Lo importante de lo que aquí deducimos es que los procesos de adaptación a las condiciones del sitio pueden no prevalecer frente al fuerte efecto de la deriva, al menos no en todos los caracteres de significancia adaptativa al sitio. La supervivencia en estos bosquetes, entonces, tal vez se apoye en la plasticidad fenotípica de la especie antes que en su adaptación.

## PROPUESTA DE REGIONES DE PROCEDENCIA PARA EL CIPRÉS DE LA CORDILLERA EN ARGENTINA

Hasta aquí hemos presentado la información básica necesaria para hacer una propuesta de Regiones de Procedencia para el Ciprés en Argentina. Describimos su autoecología, su área de distribución, las principales condiciones ambientales de la misma, la línea del UMG como evento determinante en la historia de vida de las poblaciones de la especie, y finalmente sus patrones de variación genética, tanto con marcadores selectivamente neutros como con caracteres cuantitativos. Estos son en definitiva los criterios en los que apoyaremos nuestra propuesta de RPs por el método aglomerativo.

Para este modelo de estudio resultaron especialmente ejemplificadores los antecedentes desarrollados en España. Entre los años 1991 y 2005 un grupo de colegas liderados desde los grupos de investigación del INIA y de la ETSI de Montes de la Universidad Politécnica de Madrid publicaron una serie de monografías que han servido como valiosa referencia para este trabajo (Catalán et al. 1991, Agúndez et al. 1995, Díaz-Fernández et al. 1995 a y b, Alía et al. 1996, Climent et al. 1996, Gil et al. 1996, Prada et al. 1997, Jiménez et al. 1996 y 1998, Martín et al. 1998, García del Barrio et al. 2001 y 2005).

A través de estas monografías se definieron RPs en España para 18 especies por el método aglomerativo y para 54 por el divisivo (Alía et al. 2009). Por este segundo método se dividió todo el territorio español en 57 RPs, correspondiendo a cada especie entre 5 y 52 RPs, según su área de distribución. Por el aglomerativo el número de RPs definidas varía según la especie dentro de un rango de 5 a 28 (incluyendo las Procedencias de Área Restringida). El número de RPs a definir es una decisión relevante. Como ya lo insinuamos en la Introducción, la cantidad de unidades genéticas podría aumentar conjuntamente con el nivel de detalle del estudio y maximizarse hasta el punto de considerar por separado a cada una de las poblaciones naturales. Sin embargo esto las tornaría carentes de valor operativo. En este trabajo nos inclinamos por un número que permita a los tomadores de decisión y a los viveristas y plantadores de la región, asimilar y poner en práctica el concepto de RP, que resulta nuevo en Argentina.

La delimitación de las RPs se basa en información específica, deducciones, extrapolaciones, interpolaciones e incluye también un cierto grado de arbitrariedad, lo que viene impuesto por la dificultad o imposibilidad de una caracterización genética y ambiental más minuciosa que la disponible. Los límites entre las RPs los hemos marcado en las discontinuidades de la distribución de la especie, haciéndolos coincidir con barreras orográficas en casi todas las ocasiones, ya que el Ciprés no integra la *treeline*, de modo que las cumbres actúan como verdaderas barreras genéticas (al menos las cumbres no forestadas o cubiertas por los *Nothofagus* que forman la *treeline*). No es el caso de los lagos y mucho menos de los ríos, en los que presumimos que puede verificarse un flujo genético efectivo entre ambas márgenes.

Según lo adelantáramos en un capítulo previo, también definimos procedencias de área restringida. La delimitación de las PARs la hemos llevado a cabo uniendo individuos y bosquetes ubicados en una misma región, separados a veces por algunos kilómetros, suponiendo una cierta unidad genética entre los componentes de la PAR. Sin embargo en algunos casos hemos podido probar diferencias marcadas en los acervos genéticos de parches boscosos que por cercanía incluimos dentro de una misma PAR. Esto nos

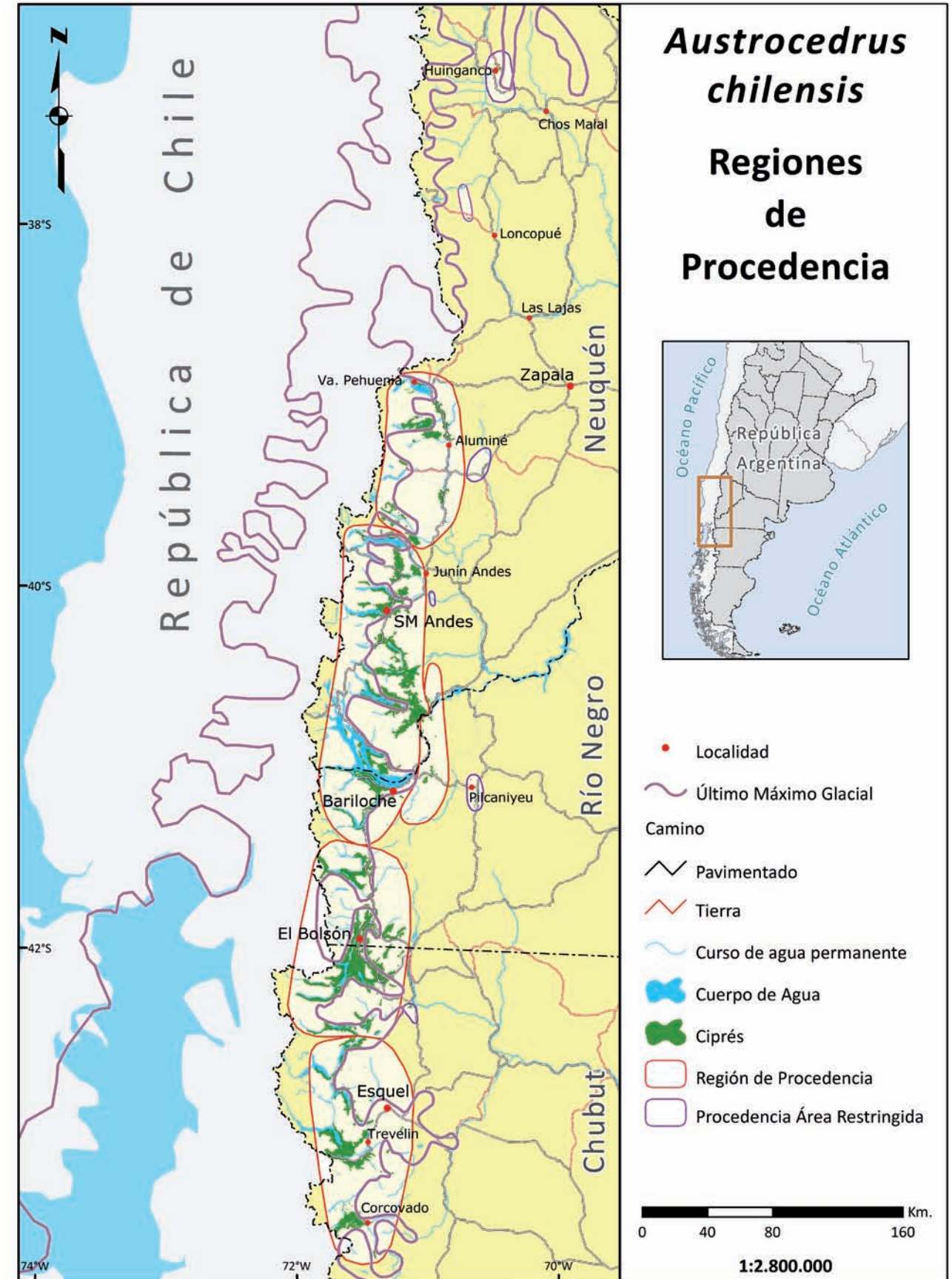


alerta para el manejo: los bosquetes con al menos unos 100 árboles adultos deberían ser tratados en forma independiente aunque compartan la PAR con otros similares, evitando mezclar semillas de distintos bosquetes. Para los parches de menores tamaños poblacionales, por lo contrario, se vuelve recomendable en acciones de restauración o ampliación, incluir semillas de los bosquetes más grandes de la misma PAR, aumentando así la diversidad y potencialmente su adaptabilidad. En el caso de existir la intención de establecer forestaciones en las inmediaciones de las PARs pero fuera de los bosquetes que las componen (y fuera de su área de influencia por flujo polínico) lo recomendable es usar semilla de la RP del ambiente más similar, ya que sólo las RPs aseguran adaptación a las condiciones ambientales, mientras que en las PARs pueden ser predominantes los procesos de deriva.

Finalmente, en el presente estudio hemos definido 11 unidades operativas de manejo genético para el Ciprés de la Cordillera en Argentina: cinco Regiones de Procedencias y seis Procedencias de Área Restringida. Para cada una de ellas presentamos características ambientales básicas que las describen: superficie total (Sup); porcentaje de la distribución argentina de la especie (Sup %); altitud media (alt. med.); altitud máxima (alt. máx.); altitud mínima (alt. mín.); temperatura media de enero (temp. enero); temperatura media de julio (temp. julio); precipitación media anual (precip. anual), e índice de aridez medio anual (IA anual) según propuesto por la UNEP (Naciones Unidas para el Medio Ambiente), calculado como el cociente entre la precipitación media anual en mm y la evapotranspiración media anual también en mm. Los datos climáticos fueron extraídos del Atlas Climático Digital de la República Argentina del INTA (Bianchi & Cravero 2010). Los datos de altitud corresponden al Modelo Digital de Elevaciones (MDE) de la Misión SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) del U.S. Geological Survey, de distribución libre en internet (URL: <http://srtm.usgs.gov>). El MDE fue previamente ajustado y procesado por Fernando Umaña en el Laboratorio de Teledetección - SIG de la EEA Bariloche de INTA.

También describimos los suelos que componen cada RP o PAR en base a la información existente para la región. Contamos con distintos trabajos para cada una de las tres provincias en las que se distribuye la especie, los cuales son a baja escala y en los que sólo se alcanzan a identificar complejos de suelos, o sea que las unidades cartográficas se componen de suelos dominantes y suelos de segundo y de tercer orden. Para la Provincia de Neuquén tenemos el trabajo de Ferrer et al. (2006), y para la de Río Negro el de Godagnone & Bran (2009), ambos a escala 1:500.000 y en base a la taxonomía de USDA Soil Survey Staff de 1999. Para la Provincia de Chubut el mejor reporte regional existente es el trabajo de SAGyP – INTA (1990), que es a escala 1:1.000.000 y utiliza la vieja taxonomía de USDA (Soil Survey Staff 1975).

Seguidamente presentamos el mapa regional con todas las RPs y PARs definidas, y a continuación la descripción de cada una de ellas conjuntamente con su mapa específico.



## Región de Procedencia Sur

La RP más austral del Ciprés en Argentina incluye tres grandes núcleos de poblaciones: 1) sobre el río Carrenleufú, desde el pueblo de Corcovado hasta la frontera con Chile, 2) en las márgenes de la mitad oriental del embalse Amutui Quimei y hacia el este, y 3) sobre las márgenes de los lagos Rivadavia, Menéndez y Futalaufquen.

En el núcleo de Corcovado encontramos bosques puros abiertos hacia el este, con una fisonomía de parque, posiblemente inducida antrópicamente por el uso ganadero del área. Hacia el oeste el bosque se cierra, encontrándose árboles más altos mezclados con Cohues (*Nothofagus dombeyi*). Hacia el sur de Corcovado se encuentran unos parches boscosos de pequeñas dimensiones que han sido reportados como el extremo austral de distribución de la especie (Pastorino et al. 2006a). Allí se da el curioso caso de simpatria con Lengua (*Nothofagus pumilio*).

El embalse Amutui Quimei se formó en el año 1978 al construirse la represa del complejo hidroeléctrico Futaleufú, lo que provocó la anegación de cuatro lagos preexistentes (Situación, Quiñe, Epu y Cula), más que duplicando la superficie del espejo de agua original. Así, bajo este embalse quedaron perdidos para siempre extensos bosques de Ciprés, que otrora contribuyeran al acervo genético de los parches aún hoy presentes. Asimismo, tanto este núcleo como el de Corcovado tienen una continuidad importante hacia Chile, lo que debe tenerse en cuenta para ponderar el tamaño metapoblacional de las poblaciones que conforman estos núcleos.

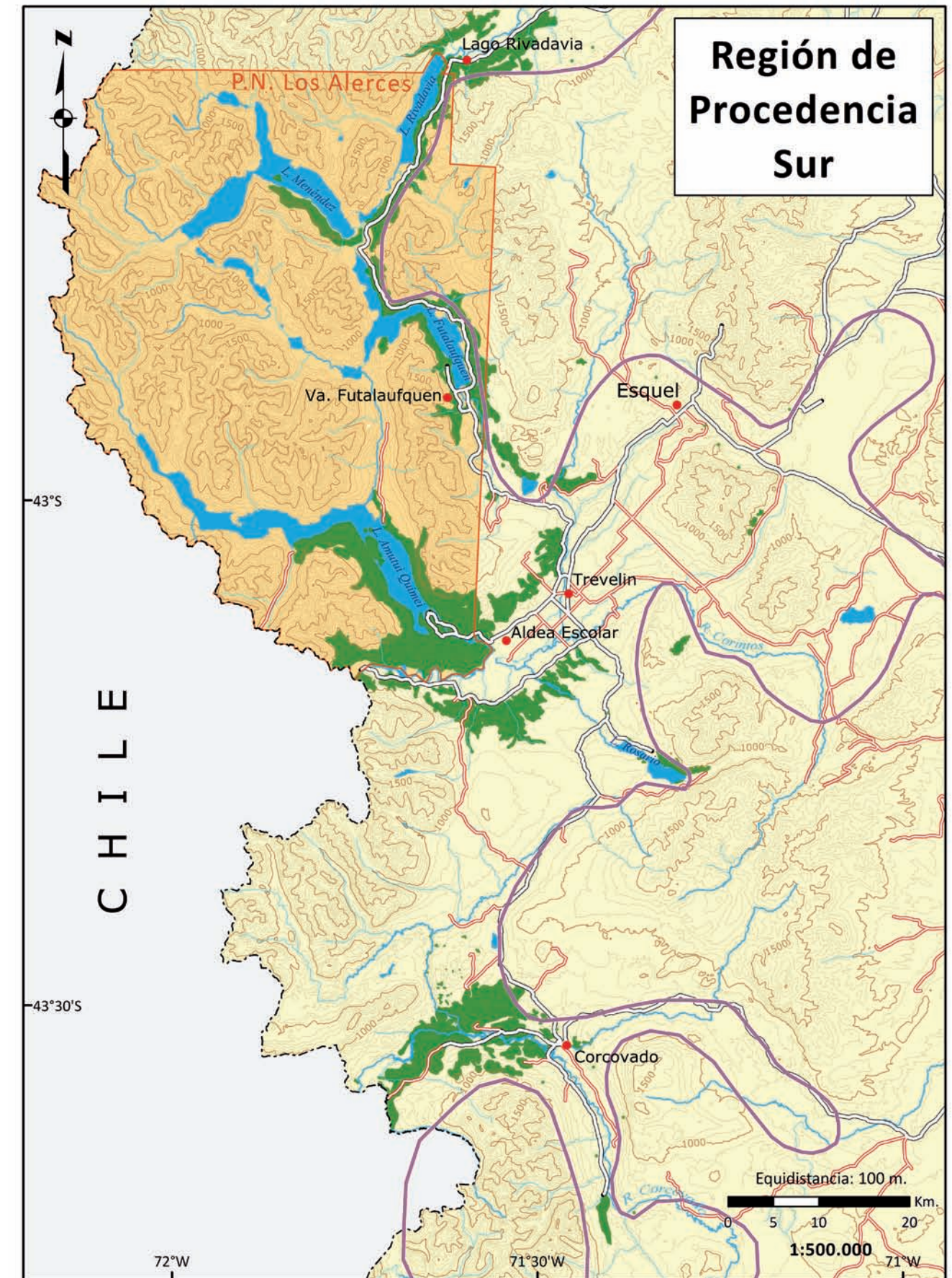
Esta RP responde bastante ajustadamente a la Zona Genética Sur, excluyendo a la población de la Estancia Leleque que hemos preferido definirla como una PAR, como se explicará más adelante. El límite de la RP lo hemos fijado separando el núcleo de los lagos Rivadavia, Menéndez y Futalaufquen del parche del lago Cholila que hemos comprobado contiene un acervo genético diferencial (Pastorino & Gallo 2009a). Para la separación entre las dos RP contiguas consideramos la divisoria de vertientes y el amplio valle del río Carrileufú, que une a los lagos Cholila y Rivadavia.

La RP Sur es la de menor variación genética, medida tanto con marcadores isoenzimáticos (Pastorino & Gallo 2009a) como con microsatélites (Arana et al. 2010). Prácticamente todos los parches de bosque actuales se encuentran en el área cubierta por los hielos del UMG. Las principales características ambientales de esta RP quedan descriptas en la Tabla 7.

**Tabla 7:** Principales características de la Región de Procedencia Sur

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
45.651	17,4	625	1.697	228	14,1	2,0	943	1,64

En cuanto a los suelos de esta RP, según la vieja taxonomía del USDA (Soil Survey Staff 1975), un 55 % de su superficie corresponde a una asociación de suelos donde los de primer orden son Haploboroles cumúlicos, los subordinados Eutrandeptes típicos y los muy subordinados Xerortentes típicos. Un 23 % de la superficie corresponde a otra asociación en la que los suelos de primer orden son Distrandeptes líticos, los subordinados Haploboroles cumúlicos y los muy subordinados Hidrandeptes típicos. El resto de la superficie se trata de complejos de suelos con una representación inferior al 10 % de la RP.



## Región de Procedencia Central

Esta RP coincide con la Zona Genética Central, e incluye uno de los núcleos más conspicuos de la distribución de la especie: el que se desarrolla en torno a los lagos Puelo y Epuyén y a la ciudad de El Bolsón. Aquí encontramos bosques puros de gran desarrollo, como los ubicados en la Reserva Forestal Loma del Medio – Río Azul, creada por el Decreto Nacional 20.195 en 1948 y actualmente administrada por el INTA. La presión antrópica sobre las masas boscosas de esta RP es muy grande, por la demanda de tierras para la explotación agropecuaria y para uso inmobiliario. También son frecuentes aquí los incendios forestales, los que tanto histórica como recientemente han devastado inmensas superficies. La casi totalidad de las masas de Ciprés de esta RP están fuera de la protección de Parques Nacionales, por lo que han actuado en gran medida como las proveedoras de madera de la especie en la región.

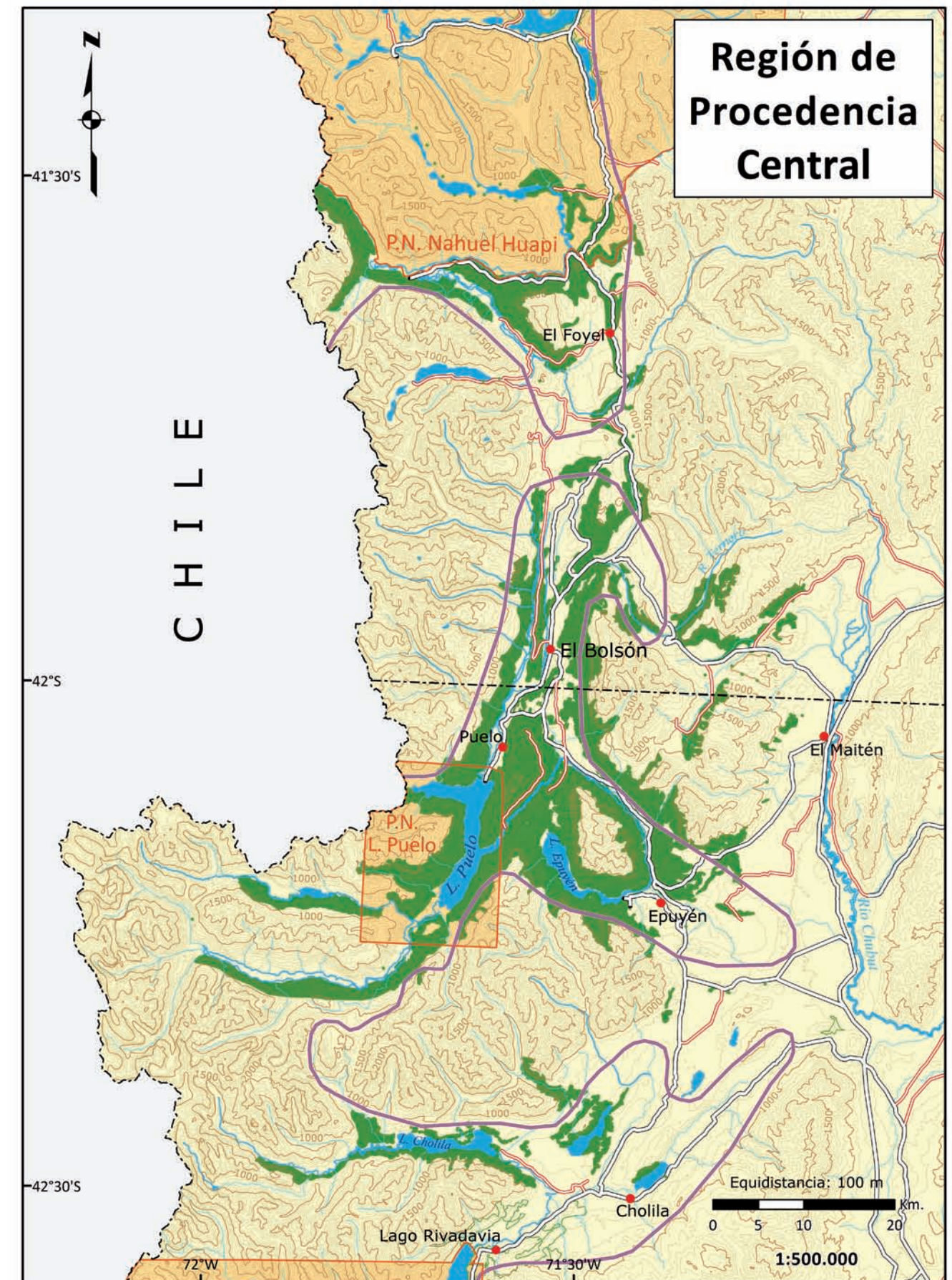
La mayor parte de los bosques de esta RP se encuentran en áreas que fueron cubiertas por la última glaciación, con la excepción de algunos parches ubicados al este del cerro Piltriquitrón. Es de destacar que esta RP conjuntamente con la RP Sur son las de menor altitud, con una altitud media al menos 300 m menor que el resto de las RPs. Asociado a esto se verifica una mayor temperatura media del mes más frío en estas dos RPs en comparación con las tres restantes.

La separación con la RP contigua hacia el norte se da en un abrupto cambio de altitud, sobre el que se verifica una clara discontinuidad de la presencia de la especie, y en la que domina un bosque puro bajo de Ñire, posiblemente por un efecto de “bolsón de frío”, o sea la falta de circulación de las masas de aire frío por causa topográfica. En la Tabla 8 se detallan las principales características ambientales de esta RP.

**Tabla 8:** Principales características de la Región de Procedencia Central

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
88.411	33,7	664	1.695	185	15,0	2,6	1.032	1,75

En esta RP pueden reconocerse cuatro asociaciones de suelos con una representación mayor al 10 % de su superficie: 1) con el 24 % un complejo conformado por Distrandeptes hídricos en primer orden y Distrandeptes líticos como suelos subordinados (taxonomía de 1975); 2) con el 20 % un complejo con Hapludandes típicos como suelos de primer orden, y Hapludandes hídricos y Distrocriteptes fluvénticos como subordinados; 3) con el 17 % una asociación de Vitrandeptes úmbricos como suelos de primer orden y Distrandeptes óxicos como subordinados (taxonomía de 1975); y 4) con el 13 % una consociación de Haplumbreptes páquicos como suelos de primer orden (taxonomía de 1975).



## Región de Procedencia Norte Bajo

Esta RP se encuentra comprendida dentro de la Zona Genética Norte y es la de mayor superficie y extensión latitudinal, desarrollándose a lo largo de casi dos grados latitudinales, sobre las cabeceras orientales de los grandes lagos de la región (Nahuel Huapi, Traful, Meliquina, Lácar, Lolog y Huechulafquen). El límite con la RP contigua lo define el filo del cordón montañoso que nace en el volcán Lanín y corre en dirección sudeste, formando la divisoria de vertientes al Lago Huechulafquen (hacia el sur) y al río Malleo (hacia el norte). Esta división coincide con la observada en los bosques de Raulí (*Nothofagus alpina*) y Roble Pellín (*Nothofagus obliqua*) en Argentina. Para estas dos últimas especies, el volcán Lanín marcó el límite entre dos grandes agrupamientos genéticos latitudinales, sugiriendo un origen glaciario distinto para las poblaciones ubicadas al norte y al sur del volcán (Marchelli et al. 1998; Marchelli et al. 2006, Azpilicueta et al. 2009; Azpilicueta et al. 2013).

En esta RP encontramos bosques densos, algunos con árboles de gran porte (como el caso de la margen sur del lago Traful citado en el capítulo de autoecología de la especie). También hay bosques mixtos con *Nothofagus* (mayormente *N. dombeyi*), desde una proporción equilibrada hasta cipreses dispersos dentro del bosque de Coihue. En general esto es lo que se verifica hacia las cabeceras occidentales de los lagos, y prácticamente en todos los perilagos se pueden encontrar algunos cipreses. La mayor parte de los cipresales de esta RP se encuentran protegidos dentro de los parques nacionales Nahuel Huapi y Lanín.

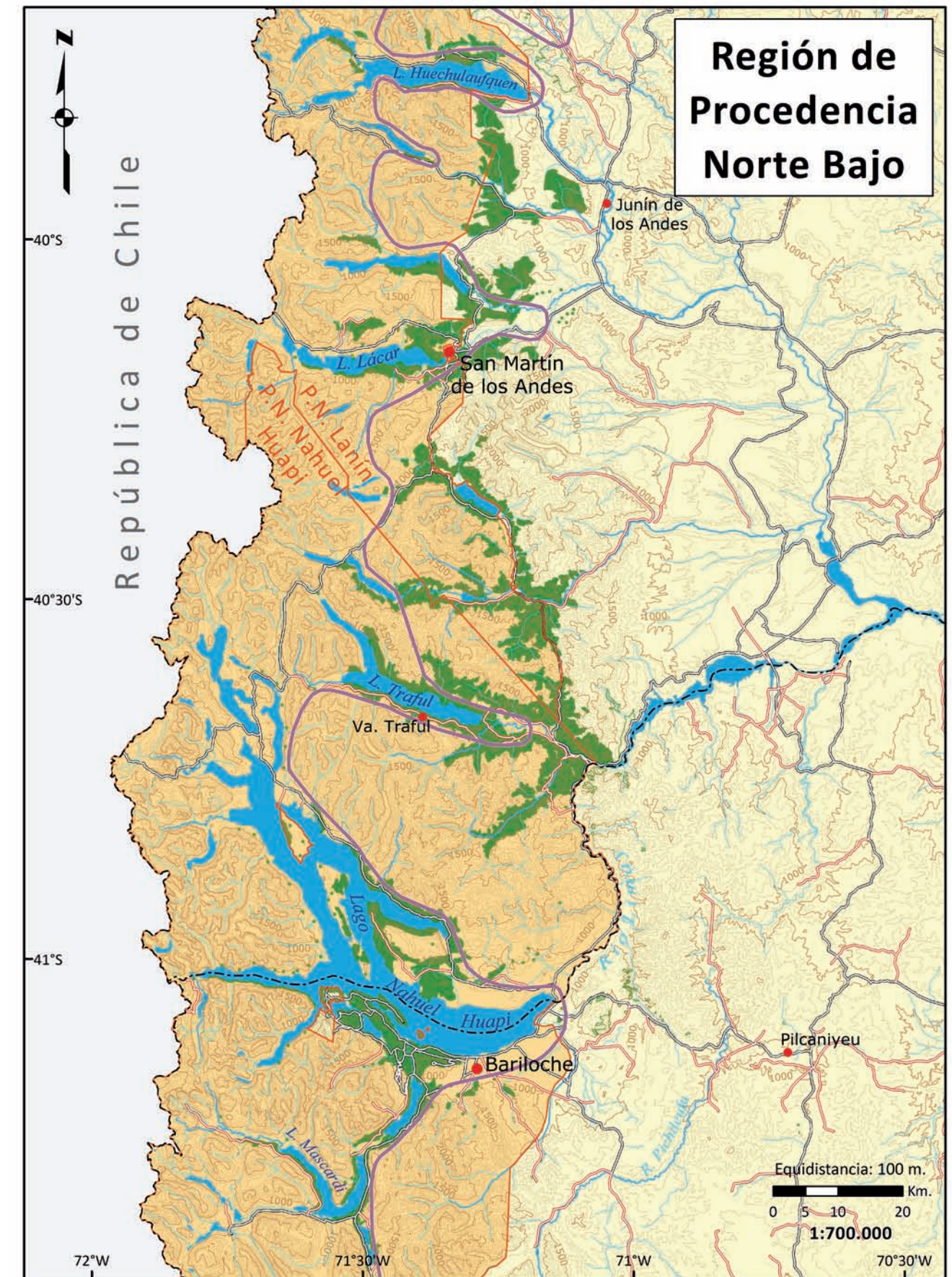
Cabe destacar que los marcadores genéticos no mostraron una diferenciación genética importante entre las poblaciones de esta RP y las de la RP Norte Alto (Pastorino & Gallo 2009a), por lo que todas las poblaciones de estas dos RPs conforman una única ZG, a la que denominamos Norte. Sin embargo, varias características ambientales nos llevan a separar la ZG Norte en dos RPs. La primera es la gran extensión latitudinal, que nos permite suponer diferencias adaptativas entre los acervos genéticos de ambas RPs. La segunda es el contraste regional de altitud, ya que hay una diferencia de unos 150 m entre la altitud media de estas RPs (y también de sus altitudes mínimas).

La altitud es muy relevante como factor modelador de la variación adaptativa. En el estudio ya citado del ritmo anual de crecimiento de plantines de poblaciones marginales áridas (Aparicio et al. 2010), el momento de inicio de crecimiento en altura y su tasa máxima mostraron diferenciación genética alta asociada a la altitud geográfica de las poblaciones. También se halló una tendencia de variación ecotípica altitudinal para el grado de ramificación siléptica de plantines de un año (Aparicio 2013). La variación ecotípica de esas variables adaptativas podría estar asociada a los regímenes de temperaturas. Aunque los análisis de regresión múltiple entre las variables adaptativas mencionadas y las variables geográficas de altitud, latitud y precipitación media anual mostraron que sólo la altitud fue un factor explicativo de la diferenciación genética, en el norte de la Patagonia la altitud y la latitud están correlacionadas. Por lo tanto, y con un criterio de continuidad territorial, para la definición de regiones de procedencia definimos un límite latitudinal, que a la vez implica una separación entre regiones por su altitud media.

Por último, también la fisonomía general de las poblaciones es diferencial entre ambas RPs, con bosques más altos y densos en la RP Norte Bajo, y más abiertos, dispersos y bajos en la RP Norte Alto.

Las características ambientales principales de esta RP son presentadas en la Tabla

9.



**Tabla 9:** Principales características de la Región de Procedencia Norte Bajo

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
99.875	38,1	1.016	1.928	639	13,8	1,2	1.121	2,02

Esta RP ocupa los siguientes complejos de suelos en una proporción no menor al 10 % de su superficie: con el 39 % Udivitrandes típicos como suelos dominantes, Udivitrandes thápticos como subordinados y Hapludandes vítricos como muy subordinados; con el 21 % Hapludandes vítricos como dominantes, Fulvudandes típicos como subordinados y Haplacuanes típicos como muy subordinados; con el 13 % Hapludandes típicos como suelos de primer orden, y Hapludandes hídricos y Distrocriteptes fluvénticos como subordinados; y con el 10 % Argixeroles vérticos y Haploxeroles énticos como dominantes, y Haploxerertes típicos y Haplacuoles énticos como subordinados.

### Región de Procedencia Norte Alto

En esta RP podemos reconocer tres núcleos principales de poblaciones: 1) en las laderas que caen hacia el amplio valle del Río Malleo, que desagua el lago Tromen; 2) entre los ríos Pulmarí y Rucachoroi; y 3) un tercer núcleo conformado por poblaciones riparias sobre las márgenes del río Aluminé, con mayor desarrollo en el valle superior y en torno al paraje Pilo Lil, donde la especie comparte el sitio con bosques de Roble Pellín. En esta RP se termina la continuidad del Ciprés hacia el norte, ya que las apariciones más septentrionales son muy puntuales y aisladas. De hecho ya en esta RP las formaciones de la especie son en general de muy baja densidad, en muchos sitios creciendo en simpatria con Pehuén (*Araucaria araucana*), en ambientes más bien esteparios.

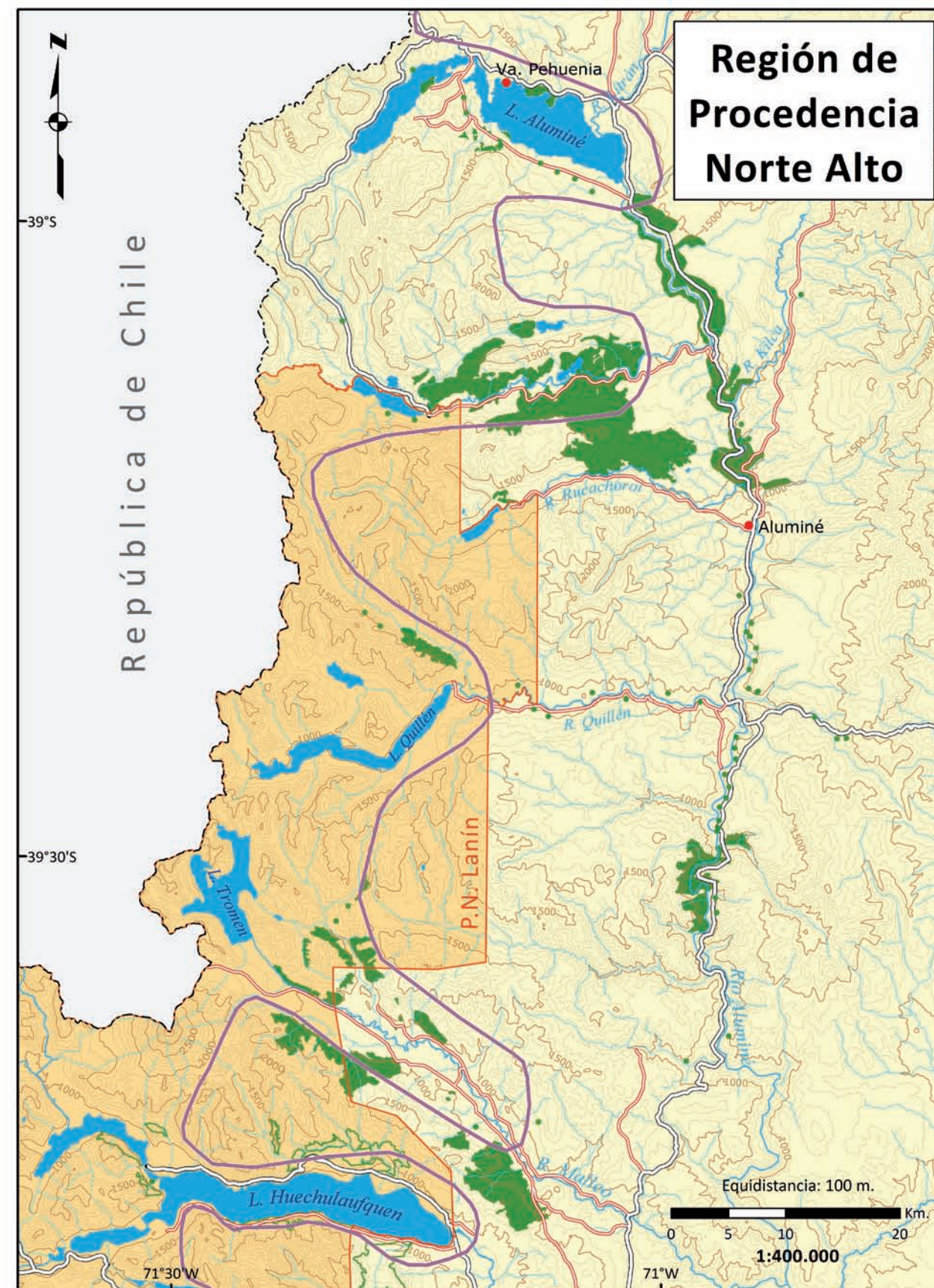
Como ya fue mencionado, esta RP pertenece a la misma zona genética que la RP Norte Bajo, y es la de mayor altitud. El área por la que fluye el río Aluminé dista más de 20 km de la línea del UMG, por lo que puede especularse sobre el rol de refugios glaciares de las poblaciones allí ubicadas. La mayor parte de esta RP se encuentra fuera de la protección del sistema de Parques Nacionales.

En la Tabla 10 se presentan las características ambientales principales de esta RP.

**Tabla 10:** Principales características de la Región de Procedencia Norte Alto

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
25.366	9,7	1.164	1.812	782	14,2	1,2	1.096	1,96

Los complejos de suelos de mayor representación de esta RP son tres: 1) Udivitrandes típicos como suelos dominantes, Udivitrandes thápticos como subordinados y Hapludandes vítricos como muy subordinados, complejo representado en el 33 % de su superficie; 2) Argixeroles vérticos y Haploxeroles énticos como suelos dominantes, y Haploxerertes típicos y Haplacuoles énticos como subordinados, complejo que ocupa el 26 % de la superficie de la RP; y 3) Hapludandes vítricos como suelos de primer orden, Fulvudandes típicos como subordinados y Haplacuanes típicos como muy subordinados, ocupando este complejo el 19 % de la superficie de la RP.



## Región de Procedencia Este

La RP Este se corresponde con la Zona Genética del Borde Glaciar, y está conformada por algunos bosques de ecotono con la estepa y por bosquetes marginales esteparios al este de los lagos Nahuel Huapi y Traful, ubicados en su totalidad dentro de propiedades privadas y fuera de cualquier área natural protegida. Esta es la RP de menor superficie y de más difícil delimitación.

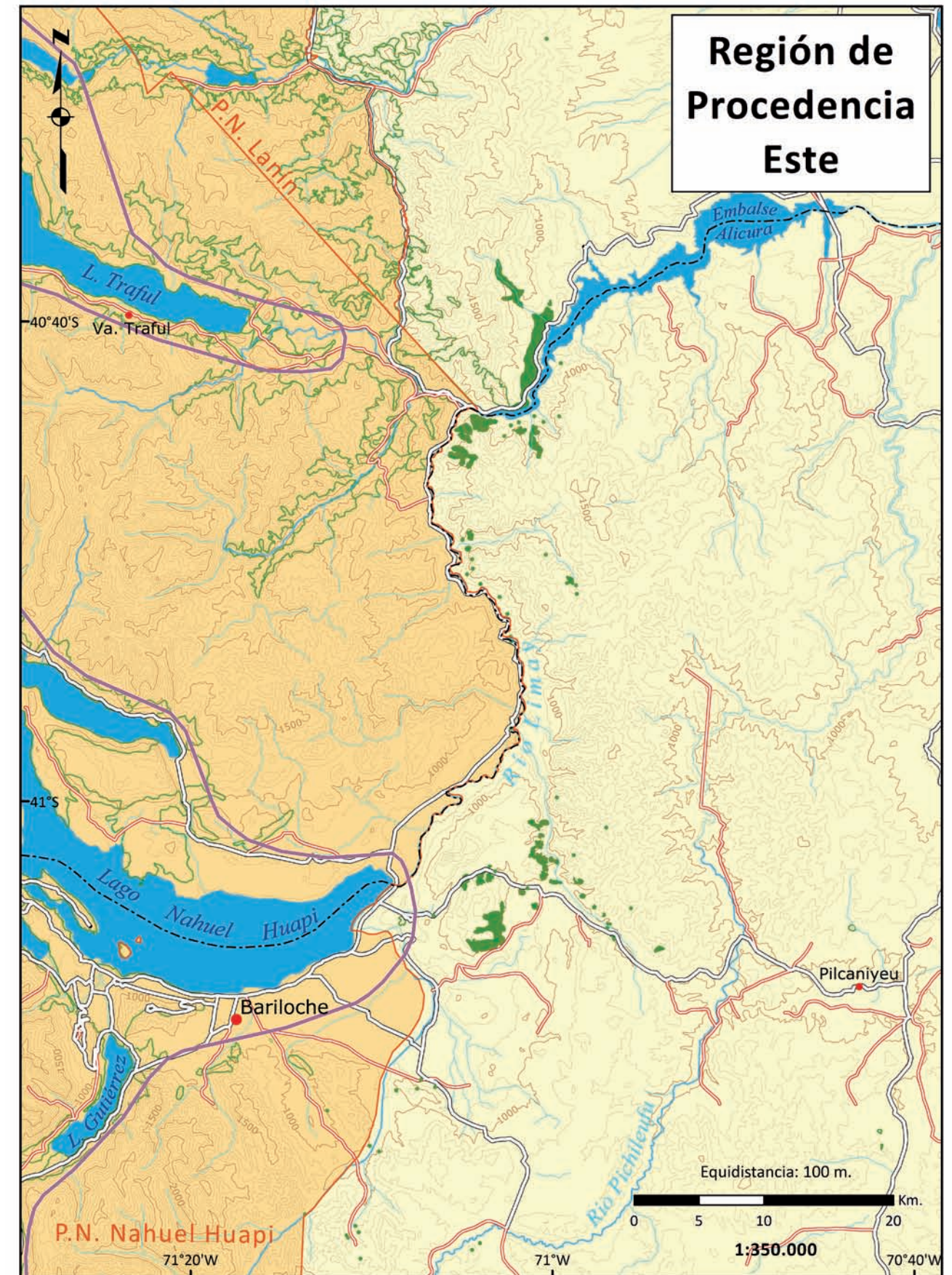
En los estudios con marcadores isoenzimáticos (Pastorino & Gallo 2009a) se observa una clara diferenciación de estas poblaciones en relación a las de las RPs restantes, lo que justifica su agrupamiento en una zona genética propia. Los ensayos con plantines también evidenciaron las particularidades de estas poblaciones, a lo que se suma su marcado contraste ambiental y fisonómico con las poblaciones de la RP vecina. Esto es lo que nos lleva a definir a este grupo de poblaciones como una RP aparte, pese a que su ubicación geográfica es muy cercana a la RP Norte Bajo y a que la superficie que representa resulta casi despreciable frente a su RP vecina.

Todas las poblaciones de esta RP están fuera del área glaciada en el UMG, pero no lejos del borde. Su mayor variación genética observada con marcadores se ha interpretado como una evidencia de que estas poblaciones pudieron haber persistido durante el UMG como refugios glaciares, y que podrían haber desempeñado un rol central como fuente de semillas primeramente y de polen en segundo lugar, para el proceso de recolonización luego del derretimiento de los hielos, específicamente en las áreas próximas. A su vez, estas poblaciones se distinguirían de los bosquetes ubicados más hacia el este y de mayor aislamiento, a los que hemos preferido definir como PARs.

A diferencia de las PARs, la RP Este está conformada por poblaciones de mayor dimensión y grupos de bosquetes próximos, lo que permite suponer una preponderancia de procesos de adaptación sobre los de deriva genética. Asimismo, su cercanía geográfica con el bosque húmedo continuo del oeste nos lleva a conjeturar un flujo génico efectivo entre ambos. Creemos que estas poblaciones pueden estar contribuyendo con variantes genéticas al bosque continuo aún en el presente, y esta contribución puede ser determinante para la adaptación del bosque continuo al cambio climático global.

A su vez, es posible que algunas de las PARs hayan tenido la misma historia de vida que las poblaciones de la RP Este, pero la distancia geográfica que las separa de la RP nos impulsa a considerarlas como unidades aparte. Por otro lado, muchas de las PARs han quedado recluidas, con un grado de aislamiento destacable, y muy distantes del borde del UMG. Son estos bosquetes los que de acuerdo a los conceptos de Hampe & Petit (2005) podrían representar el borde estable de retaguardia de la distribución de la especie, adjudicándoseles un carácter relictual.

Esta RP tiene una altitud media similar a la de la RP Norte Bajo, sin embargo su temperatura media tanto de enero como de julio es mayor, así como también es mayor que las de la RP Norte Alto. Pero la característica ambiental que más la distingue es su bajo índice de aridez, ya que es la única RP con un régimen sub-húmedo. También se observa esta condición en el nivel de precipitación, con la media anual más baja. Los principales indicadores ambientales son presentados en la Tabla 11.



**Tabla 11:** Principales características de la Región de Procedencia Este

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
2.311	0,9	983	1.389	706	15,5	1,8	586	0,99

En esta RP se reconocen dos complejos de suelos que ocupan la casi totalidad de su superficie: 1) Haplargides líticos, Xeropsamentes líticos y Xerortentes taptórgicos como dominantes y Xeropsamentes típicos como suelos menores, ocupando este complejo el 61 % de la superficie de la RP; y 2) Haploxeroles vitrándicos como dominantes, y Vitrixerandes mólicos y Argixeroles vérticos como subordinados, con una representación del 36 % de la superficie de la RP.

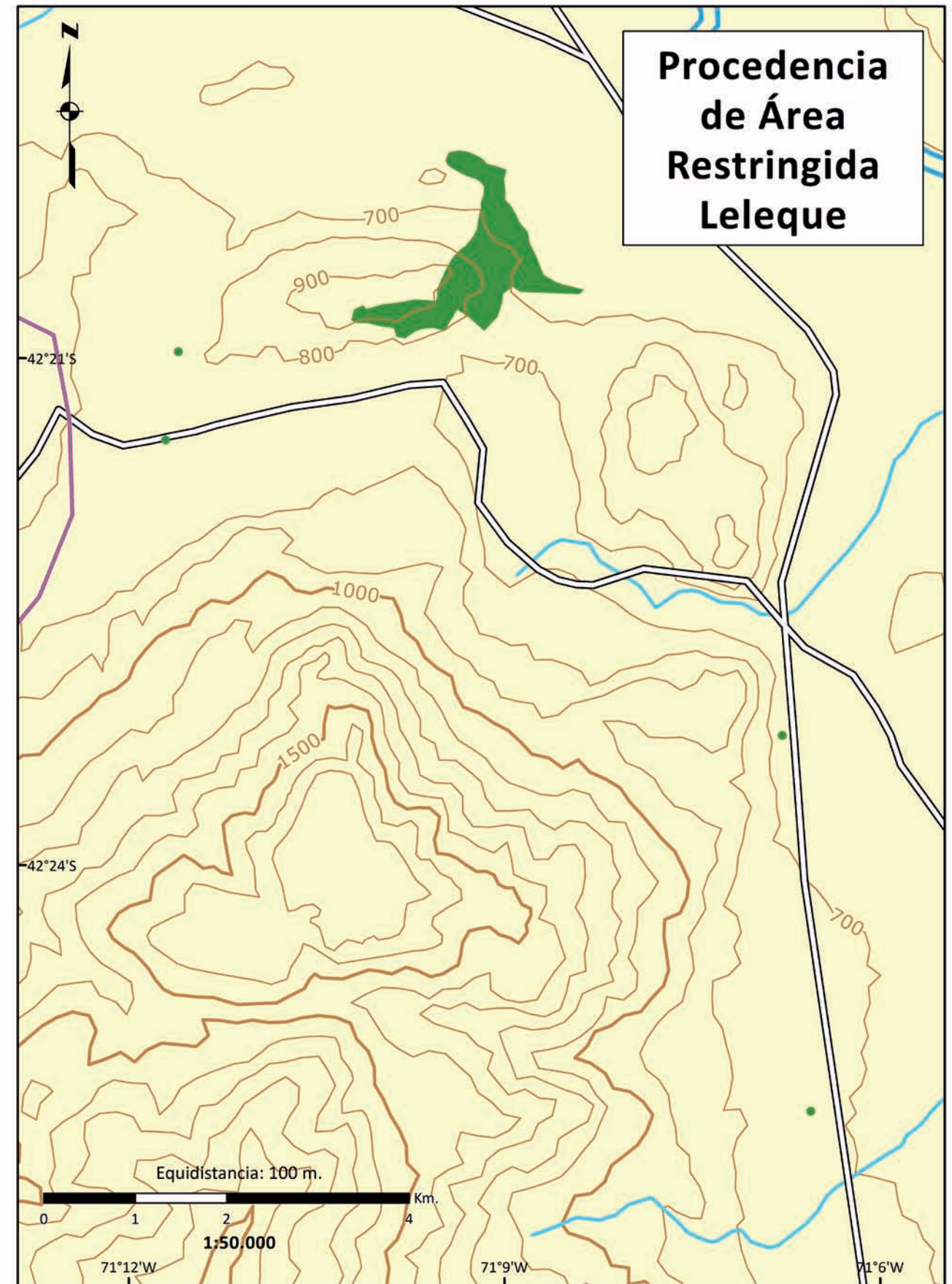
### Procedencia de Área Restringida Leleque

Se trata de un bosque de baja densidad de árboles ubicado en la propiedad privada Estancia Leleque, con algunos árboles dispersos en las inmediaciones. Esta población fue analizada con isoenzimas (Pastorino & Gallo 2009a) verificándose un bajo nivel de variación genética y una mayor similitud de sus acervos genéticos con la RP Sur, aunque se encuentra geográficamente más próxima a la RP Central. Esta aparente contradicción y su grado de aislamiento nos llevan a proponerla como una unidad independiente. Sus principales características se muestran en la Tabla 12.

**Tabla 12:** Principales características de la Procedencia de Área Restringida Leleque

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
142	0,05	777	923	666	16,2	2,5	448	0,72

Casi la totalidad (97 %) del suelo de esta PAR corresponde a un complejo conformado por Paleoargides ustólicos como dominantes, Torriortentes taptórgicos como subordinados y Haplargides típicos como muy subordinados (taxonomía de 1975).



## Procedencia de Área Restringida Pilcaniyeu

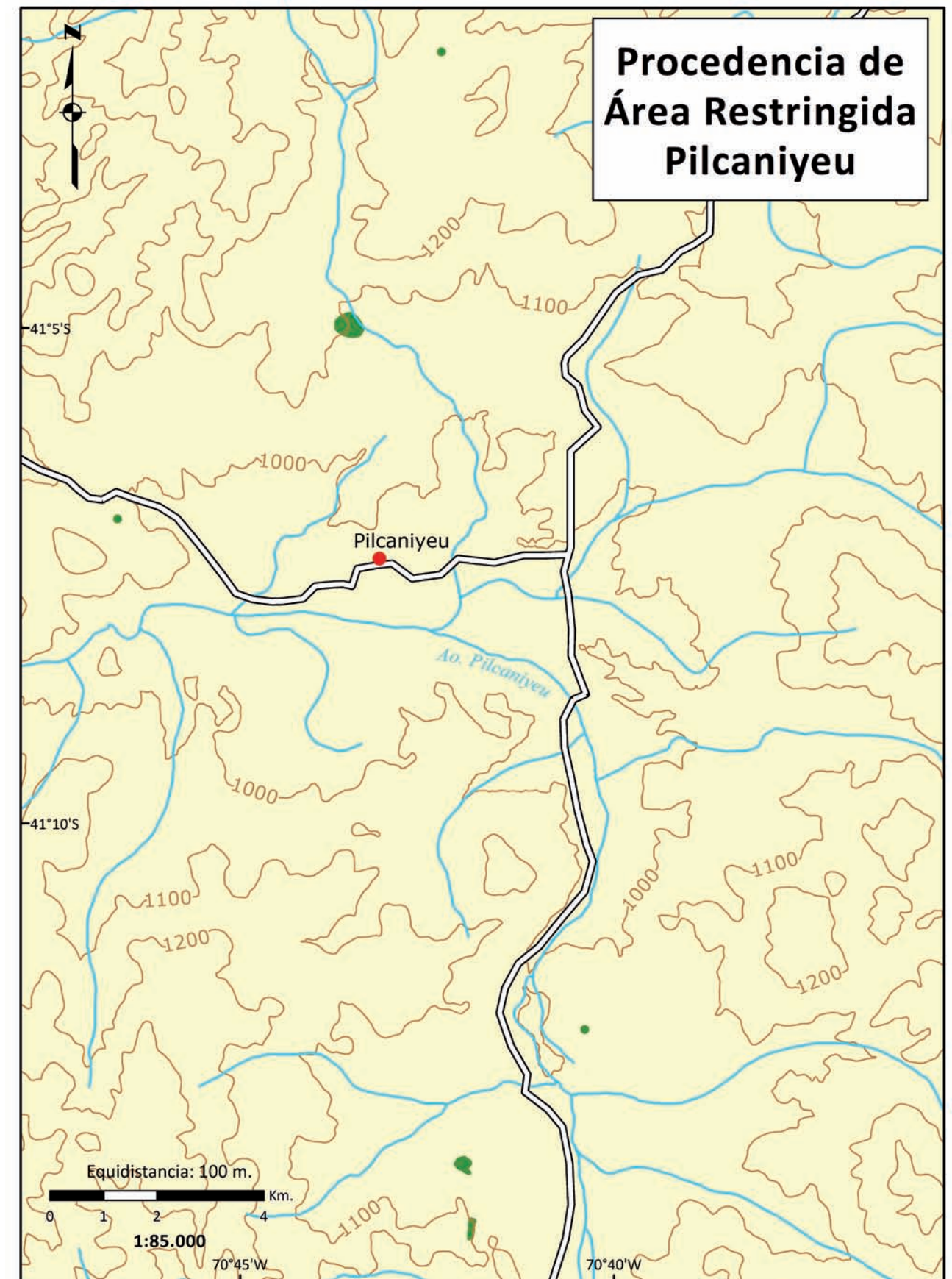
Esta PAR está conformada por tres bosquetes en las inmediaciones de la localidad de Pilcaniyeu (más algunos árboles dispersos; Pastorino & Gallo 2004). Los dos más importantes están dentro de la Estancia Pilcañeu, lindando con la Ruta Nacional 40, unos 8 km al sur del casco de la estancia (son los dos polígonos del extremo sur del mapa). En el más septentrional de estos dos se realizó un inventario total en el que se registraron 97 individuos adultos en una superficie de poco menos de 4 hectáreas. Se barrenaron algunos individuos para datarlos y se calcularon edades superiores a los 200 años a la altura del pecho, con crecimientos muy lentos (de 0,03 a 0,2 cm anuales de crecimiento radial medio). El segundo bosquete está ubicado a unos 1.200 m hacia el sur del primero, en un cerro vecino (un mallín separa ambos bosquetes). La fisonomía general y el número de árboles que los componen son similares en ambos. En las cercanías pero separado, hay también un grupo de unos 10 árboles. El tercer bosquete se encuentra en la Estancia La Garaia, unos 6 km al norte de Pilcaniyeu, también sobre un promontorio rocoso. Está compuesto por unos 25 individuos adultos, más dispersos que en los bosquetes anteriores.

Contrariamente a lo esperado por la rigurosidad climática, en los dos bosquetes de la Ea. Pilcañeu se encuentra regeneración establecida (el número de plántulas menor a los 40 cm de altura y sin órganos reproductivos es similar al de árboles adultos). Esta regeneración se localiza mayormente en intersticios rocosos donde se acumula suelo en formación y donde las propias rocas ofrecen un sombreado esencial para la supervivencia de las plántulas. Sin embargo, debe destacarse que en diez años de observación de estos bosquetes no hemos encontrado nunca plántulas germinadas en el año. Asimismo, como en otros bosquetes marginales esteparios, en estos se verifica la propagación vegetativa por acodos de ramas basales. De este modo, el número efectivo de pies es en verdad mayor al de individuos (genotipos) reportados, cada uno de los cuales en muchos casos está compuesto por numerosos (hasta 15) arbolitos agrupados compactamente.

Estos dos bosquetes han llamado nuestra atención tempranamente por lo que los hemos incluido en la mayoría de nuestros estudios. Los resultados centrales al respecto los hemos descrito resumidamente en el capítulo de Variación Genética de Bosquetes Esteparios. La contrastante diferencia de sus acervos genéticos nos lleva a recomendar que sean manejados independientemente. Su inclusión en una única PAR obedece a su cercanía geográfica y a razones de practicidad. Creemos que este caso es emblemático y sus implicancias trascienden a estas dos poblaciones, e incluso a la especie, ya que pueden representar un ejemplo de la determinante importancia de la deriva genética en la modelación de los acervos genéticos en poblaciones naturales pequeñas y aisladas.

En caso de decidir enriquecer o aumentar la superficie de alguno de estos dos bosquetes, la recomendación es utilizar semilla del propio bosquete, evitando intercambiar semilla entre ellos. Por otro lado, en el caso del bosquete de la Ea. La Garaia, debido al exiguo número de árboles que lo componen, la recomendación es utilizar semilla de alguno de los otros dos bosquetes, para de este modo enriquecer su acervo genético, lo que podría contribuir a aumentar su adaptabilidad.

La característica ambiental que destaca a esta PAR es su bajo volumen de precipitación media anual. De hecho, con 307 mm de precipitación media anual (según registros propios de la estancia, serie 1953 – 1981), los bosquetes de la Ea. Pilcañeu representan el extremo más seco de la distribución natural argentina de la especie





(Pastorino & Gallo 2004). El efecto de este déficit hídrico muy probablemente se ve aumentado por la constancia de los fuertes vientos patagónicos a los que estos árboles están expuestos, lo que se refleja en el bajo índice de aridez: el menor de todas las RPs y PARs. Los parámetros descriptivos se presentan en la Tabla 13.

**Tabla 13:** Principales características de la Procedencia de Área Restringida Pilcaniyeu

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
29	0,01	1.094	1.153	1.042	15,9	1,7	349	0,58

El bosque de mayor superficie (pero menor número de individuos) de la Ea. La Garaia se ubica sobre un complejo de suelos con Haplargides líticos y típicos y Xerortentes líticos como suelos dominantes, y Torripsamentos típicos y Xerortentes típicos como subordinados. Los bosquetes de la Ea. Pilcañeu en cambio, ocupan un complejo conformado por Haplargides líticos, Xeropsamentos líticos y Xerortentes tapto árgicos como dominantes y Xeropsamentos típicos como suelos menores.

### Procedencia de Área Restringida Cerro Los Pinos

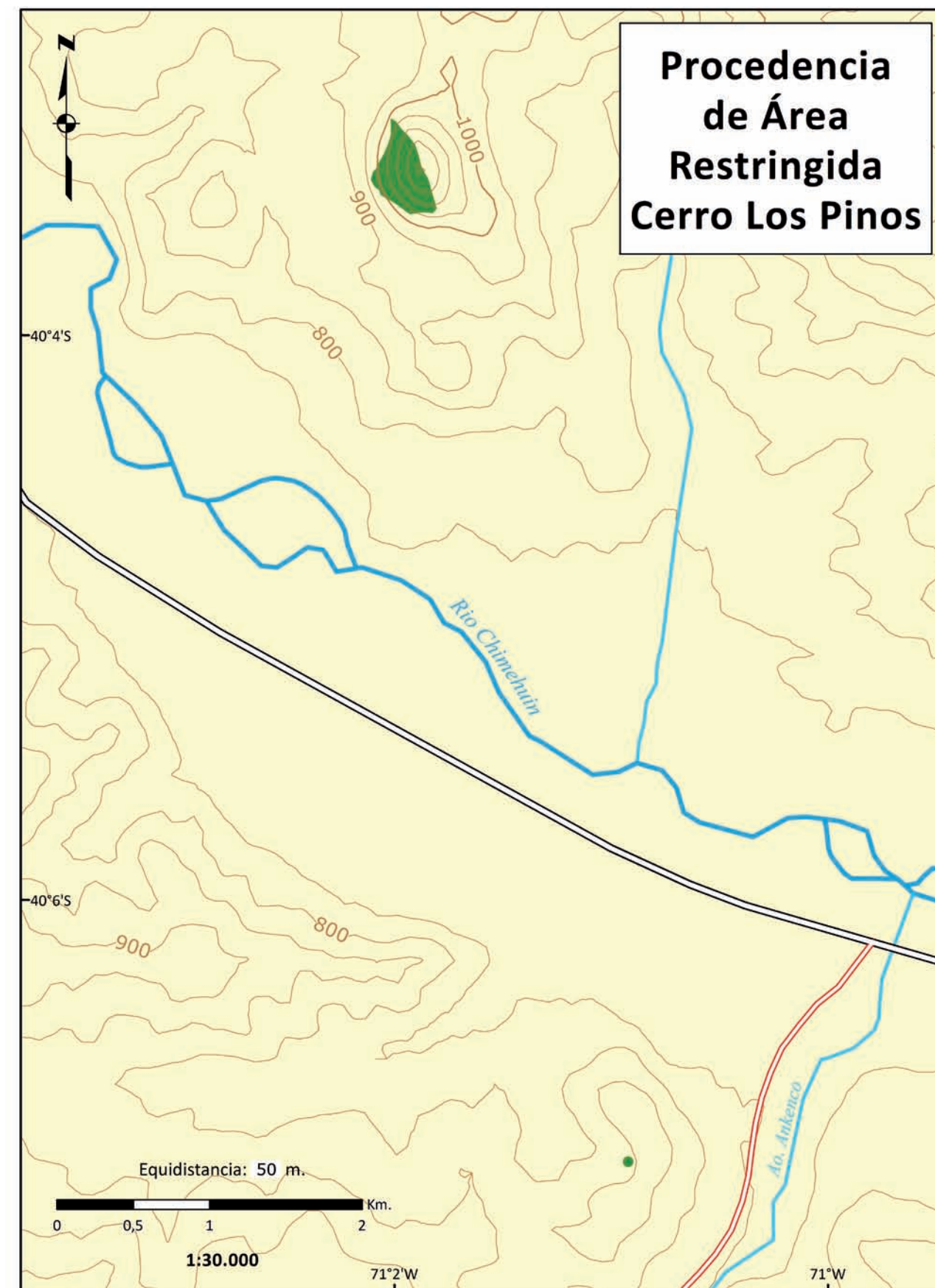
Esta PAR es un parche con unos 100 a 200 árboles adultos alrededor de la cumbre del cerro Los Pinos, el cual debe su nombre justamente a la presencia de estos cipreses, incluso dándole nombre a la propiedad privada en la que se encuentran (Estancia Cerro Los Pinos). No tenemos información genética de esta población, pero su aislamiento por distancia nos lleva a la propuesta de esta PAR.

Con tan solo unas 14 ha, se trata de la unidad operativa de manejo genético más pequeña de la especie. Sus principales características ambientales se presentan en la Tabla 14.

**Tabla 14:** Principales características de la Procedencia de Área Restringida Cerro Los Pinos

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
14	0,01	1.113	1.206	1.023	15,7	1,6	766	1,31

Casi la totalidad de esta PAR ocupa un complejo de suelos con Argixeroles vérticos y Haploxeroles énticos como dominantes, y Haploxerertes típicos y Haplacuoles énticos como suelos subordinados.



## Procedencia de Área Restringida Catán Lil

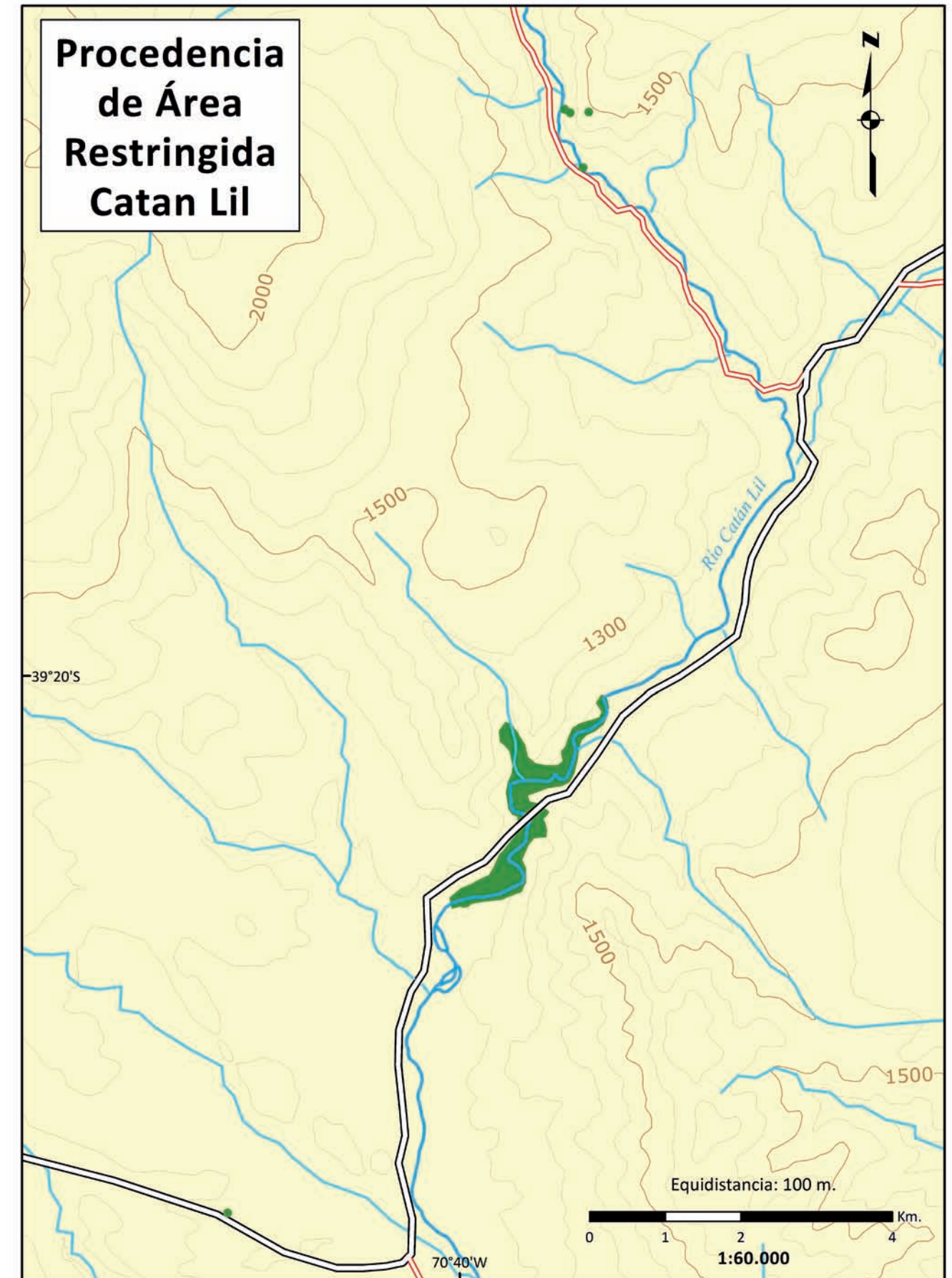
Esta PAR se compone de árboles dispersos y un parche de baja densidad sobre las márgenes del río Catán Lil y en algunas quebradas que desaguan en él, en las inmediaciones del puente de la Ruta Provincial 46 que cruza el río. Siguiendo la traza de la ruta hacia el oeste vuelven a aparecer cipreses luego de la “bajada de Rahue”, o sea cerca del curso del arroyo Rahue con un brusco cambio altitudinal; estos cipreses corresponden a la RP Norte Alto.

Esta población fue analizada con isoenzimas (Pastorino & Gallo 2009a), verificándose un alto nivel relativo de variación genética y su distinción de las poblaciones de la RP Norte Alto, que es la RP geográficamente más cercana. También su nivel de aridez la distingue de la RP más cercana, no sólo por su exiguo volumen de precipitación media anual, sino también por su índice de aridez por debajo de la unidad. Los principales descriptores ambientales se presentan en la Tabla 15.

**Tabla 15:** Principales características de la Procedencia de Área Restringida Catán Lil

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
117	0,04	1.092	1.221	1.045	16,7	2,5	547	0,90

En esta PAR predomina una cubierta detritica con asomos rocosos, y los suelos que se encuentran son Vitrixerandes típicos y Haploxeroles énticos.



## Procedencia de Área Restringida Riscos Bayos - Trolope

Más de 100 km en línea recta y altas cadenas montañosas separan a esta PAR de la RP Norte Alto, en donde se encuentra el continuo de cipreses más próximo. A su vez, esta PAR está conformada por dos bosquetes distantes entre sí unos 20 km en dirección norte – sur, a lo largo de los cuales no se interpone ninguna barrera orográfica destacable.

El bosquete más austral se ubica 20 km al oeste del pueblo de Loncopué y a unos 3 km al sur del arroyo Hualcupén, sobre una formación geológica muy particular a la que regionalmente se la conoce como Riscos Bayos, y que se compone de una afloramiento rocoso de tobas pumíceas de color blanco de unos 4 km de largo, sobre el cual se encuentran los cipreses. Se trata de unos 200 árboles dispersos, creciendo en las grietas, que muestran signos de haber sido severamente podados en el pasado para aprovechar su madera. De hecho pueden contarse otros 200 árboles cortados, de los que quedan sólo los tocones como testimonio de su existencia. También las rocas de esta formación han sido objeto de aprovechamiento comercial, lo que se evidencia en las casas viejas de Loncopué construidas con “ladrillos” blancos labrados a partir de las rocas de las canteras de los Riscos Bayos. Afortunadamente desde hace unos 25 años el área se maneja como una reserva privada, preservando de este modo a los cipreses.

Esta población ha sido estudiada con isoenzimas (Pastorino & Gallo 2009a) y con microsatélites (Arana et al. 2010), y con ambos tipos de marcadores ha resultado la más diferenciada de todas las poblaciones analizadas, con un nivel de variación genética relativamente alto.

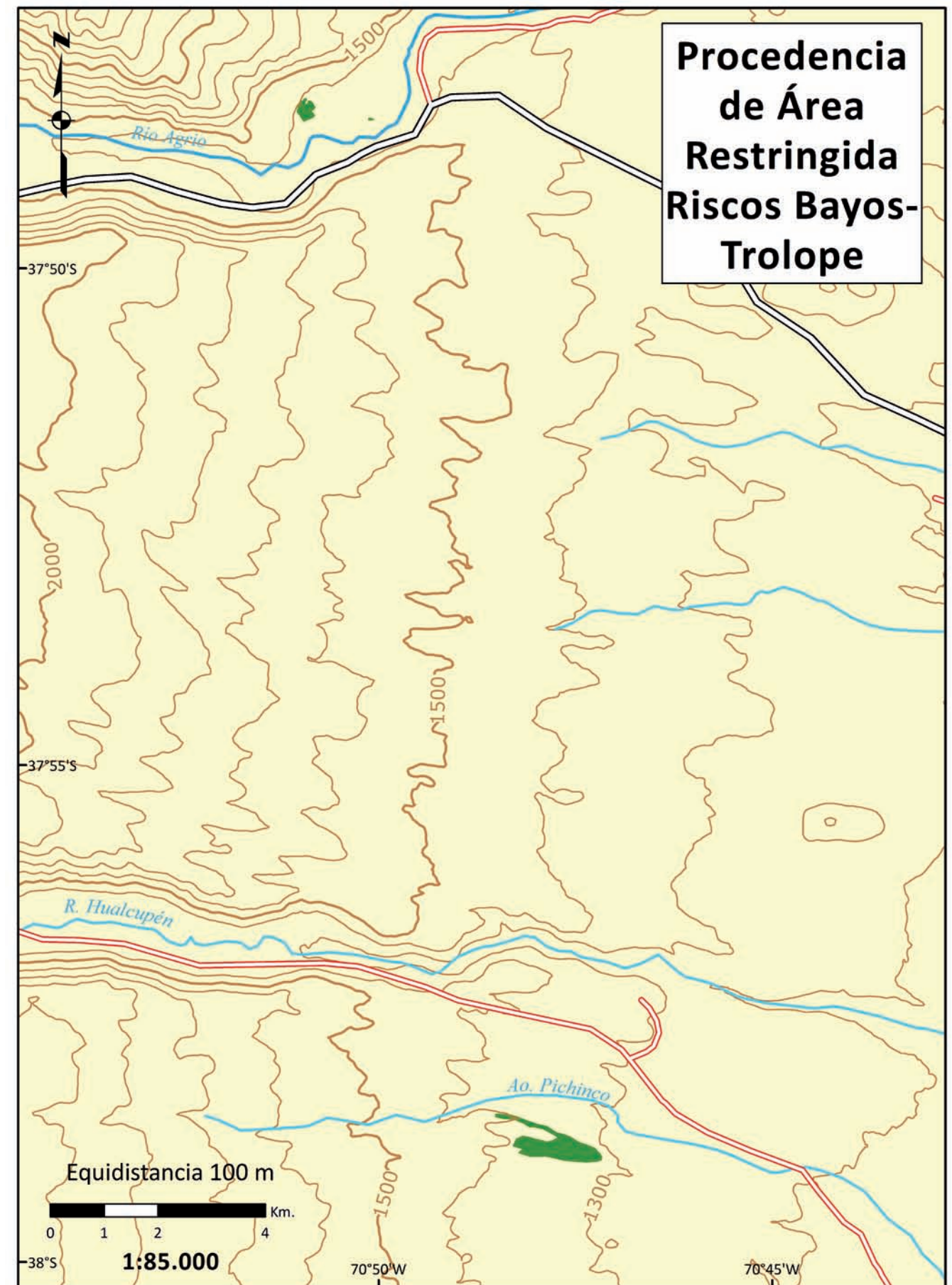
El otro bosquete se encuentra en un paraje denominado Cajón del Trolope, ya mencionado en la obra clásica de Tortorelli (1956) como el extremo septentrional de la distribución argentina de la especie, según los conocimientos de la época. Este paraje se encuentra próximo a un puesto de Gendarmería, a unos 600 m al norte del río Agrío, al pie de una abrupta pendiente de exposición sur – sureste. En esta población pueden distinguirse dos grupos de árboles, entre los que sumarían unos 60 o 70 ejemplares, ubicados en sitios rocosos rodeados por abundantes Ñires. Aunque se han observado copiosas semillazones, no se encuentra regeneración reciente. No se cuenta con datos genéticos de esta población.

Las principales características ambientales de esta PAR se detallan en la Tabla 16.

**Tabla 16:** Principales características de la Procedencia de Área Restringida Riscos Bayos – Trolope

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
71	0,03	1.374	1.418	1.322	16,2	1,8	644	1,09

Casi la totalidad de la superficie de esta PAR está cubierta por un complejo de suelos con Xerortentes típicos y Xeropsamentos típicos como dominantes, y Haplacuoles énticos y Haploxeroles énticos como muy subordinados.



## Procedencia de Área Restringida Huinganco

Esta PAR se ubica en los alrededores del pueblo de Huingan-có, mayormente sobre la vertiente occidental de la Cordillera del Viento, y representa el extremo septentrional de la distribución del Ciprés en Argentina. Gracias al exhaustivo y minucioso relevamiento del trabajo de Di Martino et al. (2012) contamos con un censo total de los árboles de esta PAR. Hay cuatro núcleos bien definidos donde se concentran casi todos los individuos adultos, más algunos dispersos en sus inmediaciones. El núcleo más grande se ubica en la quebrada del arroyo Rahueco, de dirección este – oeste, donde se han contado 342 cipreses adultos. Luego le sigue la quebrada denominada Cañada Molina, paralela a la anterior, unos 3 km al norte, con 289 árboles. Este grupo forma parte de una reserva provincial de unas 50 ha, creada en 1993, y que lleva por nombre “Área Natural Protegida Cañada Molina”. Entre ambas quebradas existe una más pequeña, también con cipreses, a la que se denomina Riscos del León y donde se contaron 99 árboles. El cuarto grupo lo forman 204 árboles, un poco más dispersos, en la margen oeste del río Neuquén.

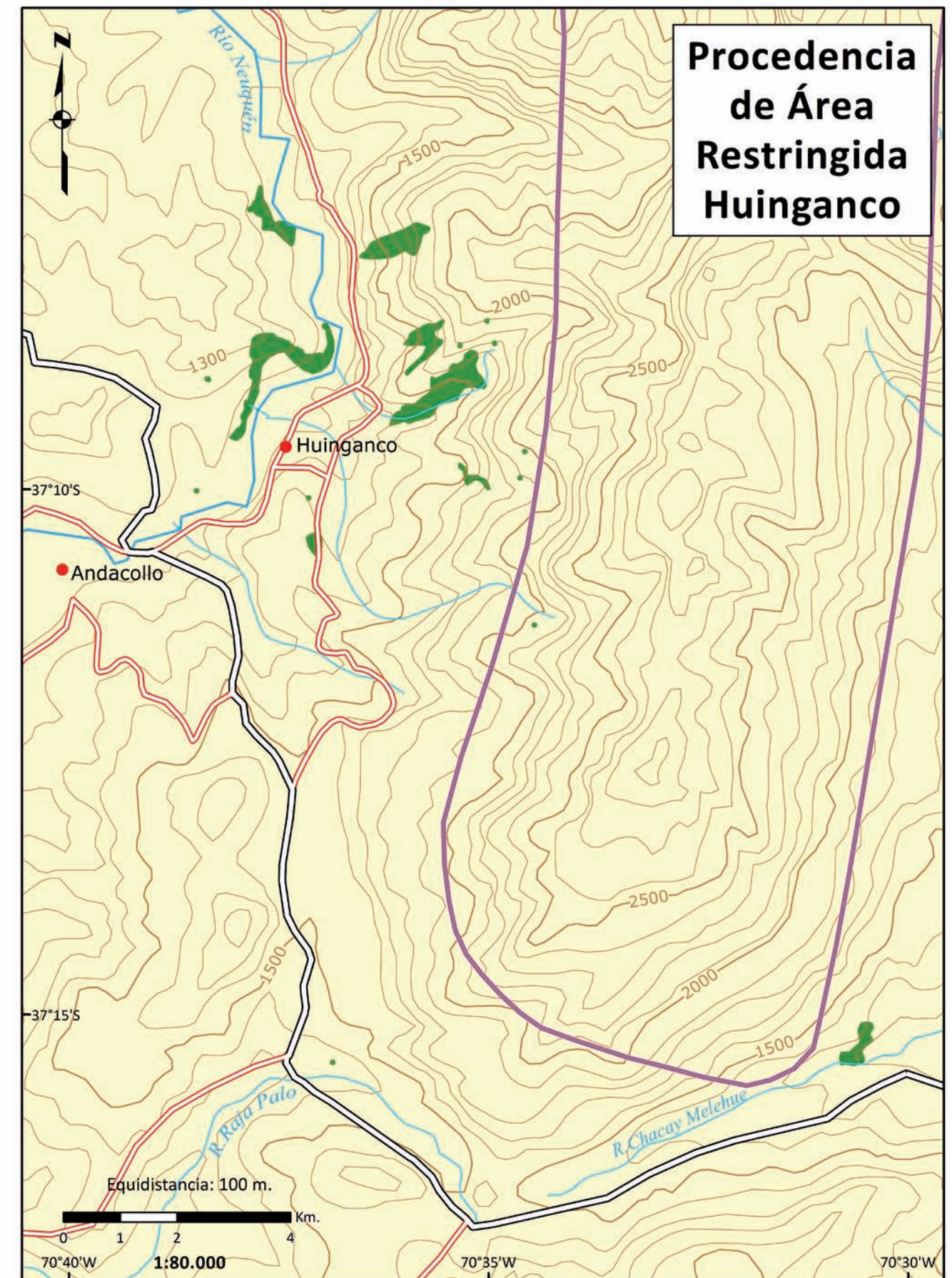
El total de árboles contados en toda la PAR es 997, y casi todos ellos se encuentran sobre abruptas laderas de exposición sur, en suelos rocosos y estepas de altura. En las quebradas hay también presencia de Ñires. Estos bosquetes dispersos han sido aprovechados en el pasado, para provisión de leña localmente y para utilizar los troncos como vigas de soporte de las galerías en las minas de oro de la zona, que se han explotado por casi 100 años. Este uso, más el sobrepastoreo de chivos, han puesto en riesgo la persistencia de la especie localmente. Afortunadamente, la creación del Área Natural Protegida y la reconversión productiva de la zona de la actividad ganadera a la forestal, han contribuido a la preservación de estos bosquetes, aunque sólo escasamente hemos observado regeneración natural. Actualmente existe la propuesta de extender el área protegida hasta incluir a la casi totalidad de los cipreses.

Como ya ha sido mencionado en el capítulo de Variación Genética de Bosquetes Esteparios, las poblaciones de las cañadas Rahueco y Molina han sido analizadas con marcadores isoenzimáticos (Pastorino & Gallo 2009a) y con microsatélites (Arana et al. 2010), observándose en ambas una alta variación genética, a la vez que una cierta diferenciación entre ellas, que resalta en referencia a su proximidad geográfica.

Los valores regionales de precipitación de esta PAR son inferiores a los 500 mm anuales, aunque localmente se han medido en el pueblo de Huingan-có valores un poco mayores: 604 mm según la serie de los años 1975 a 1999 en el Vivero Provincial del pueblo, que probablemente corresponda con la precipitación de los parches al este del río Neuquén, que se ubican a mayores altitudes sobre las laderas occidentales de la Cordillera del Viento. La temperatura media de esta PAR es la más alta de todas para el mes de enero y está entre las más altas para julio. Esta característica en combinación con su baja pluviometría arroja un índice de aridez muy bajo, el más bajo de todos, que según UNEP corresponde al piso inferior de un régimen “subhúmedo húmedo”. Los parámetros ambientales generales se muestran en la Tabla 17.

**Tabla 17:** Principales características de la Procedencia de Área Restringida Huinganco

Sup. [ha]	Sup. %	Alt. Med. [m snm]	Alt. Máx. [m snm]	Alt. Mín. [m snm]	Temp. enero [°C]	Temp. julio [°C]	Precip. anual [mm]	IA anual [%]
265	0,1	1.369	1.838	1.040	17,5	2,4	424	0,69

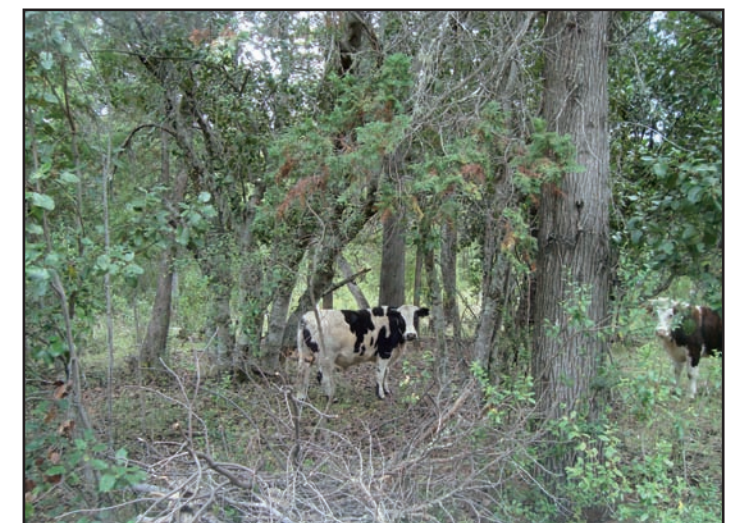


El 90 % de la superficie de esta PAR corresponde a un complejo de suelos dominado por Xerortentes típicos, con Argixeroles cálcicos arídicos y Argialboles xéricos como subordinados y muy subordinados respectivamente. El 10 % restante corresponde a un complejo con predominio de una cubierta detritica con asomos rocosos, y los suelos predominantes son Vitrikerandes típicos y Haploxeroles énticos.

## PROPUESTA DE ÁREAS PRODUCTORAS DE SEMILLAS (APS) PARA EL CIPRÉS DE LA CORDILLERA

Entre los ecosistemas forestales más amenazados de la precordillera y cordillera de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut, se encuentran diversos bosques de Ciprés, y entre los disturbios antropogénicos de mayor impacto se identifican los incendios y la ganadería. La ocurrencia cada vez más frecuente de temporadas estivales particularmente secas aumenta la probabilidad de incendios, y el daño que estos ocasionan sobre los árboles de Ciprés suele ser total debido a su alta combustibilidad. En los ecosistemas de bosque mixto bajo, las áreas postincendio son ocupadas rápidamente por especies con capacidad de rebrote, como Ñire, Laura, Maitén, Retamo y Radal, perdiéndose en cambio completamente la cobertura de Ciprés, que sólo se reproduce generativamente y depende de la producción de semillas del año en curso ya que prácticamente carece de banco de semillas (Raffaella & Gobbi 1996, Urretavizcaya & Defossé 2004). Así, la recolonización natural del sitio se torna altamente incierta, por lo que a corto plazo la única alternativa de recuperación del sistema es mediante la plantación.

La actividad económica más usual que se desarrolla en áreas de bosques mixtos bajos con Ciprés o bosques puros de baja densidad, es la ganadería (Foto 9), y en forma asociada la extracción de leña. Este uso se encuentra muy arraigado socialmente, y con proyecciones a incrementarse. El principal impacto de la ganadería ocurre sobre la regeneración, ya que el pisoteo y el ramoneo de los renovales restringen el reclutamiento natural. La incorporación de nuevos individuos que aseguren la perpetuación del bosque en forma natural requiere de ciclos plurianuales de veranos húmedos (Villalba & Veblen 1998). Muchas veces, esto determina procesos paulatinos de degradación en los ecosistemas bajo presión antrópica, ya que al no observar renuevos durante varios años, los propietarios del predio abren el bosque al pastoreo en un círculo vicioso que termina con la transformación del bosque en parques y luego praderas. Este proceso observado repetidas veces en la región lleva a proponer como estrategia de renuevo del bosque a la regeneración asistida, o sea la plantación. A través de la misma no sólo se aceleran significativamente los tiempos de reclutamiento sino que además el ganadero puede percibir en forma evidente el costo de no restringir el pastoreo en las áreas en regeneración, ya que la plantación implica un desembolso efectivo de dinero.



**Foto 9:** Ganado bovino en bosque mixto con Ciprés. (foto M. Sarasola)

La Ley Nacional N° 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos promueve y financia el manejo para la conservación y la restauración de los ecosistemas forestales nativos, lo que implica la necesidad de domesticar al menos las especies ecológicamente claves. De hecho, su puesta en práctica en el año 2009 le ha dado un fuerte impulso a la idea de restaurar los ecosistemas degradados. Pero además, recientemente se ha compatibilizado la aplicación de esta ley conjuntamente con la Ley Nacional N° 25.080 de Inversiones para Bosques Cultivados (modificada por la Ley N° 26.432), que subsidia gran parte de los costos de plantación en forestaciones productivas. Esta compatibilización permite obtener los beneficios de ambas leyes en el caso de forestaciones con especies nativas en sitios degradados para las que se proyecten fines productivos para el largo plazo. Esta modalidad se vuelve de particular interés en programas de enriquecimiento del bosque natural, y refuerza la importancia de domesticar aquellas especies nativas que además de desempeñar un rol clave desde un punto de vista ecológico tengan una potencialidad productiva cierta.

Una etapa fundamental en un plan de forestación con especies nativas es la definición de las fuentes semilleras, o sea los árboles de los cuales se va a obtener la semilla destinada a la producción de plantines, ya que la disponibilidad de semillas de estas especies en el mercado usualmente es restringida, cuando no inexistente.

El INASE (Instituto Nacional de Semillas) fija las normas para la certificación, producción, comercialización e importación de semillas de especies forestales en nuestro país a través de la Resolución 256/99 (INASE, 1999), en la que también define los tipos de materiales básicos de propagación (o sea de fuentes semilleras), cada uno con distinto grado de mejora genética.

En la base de la pirámide de los materiales básicos de propagación se encuentran las Áreas Productoras de Semilla (APS), que son grupos de árboles de base genética amplia, con cierto grado de aislamiento de fuentes vecinas de polen y con características deseables de forma, crecimiento y sanidad. A esto deberían sumarse conceptos operacionales como accesibilidad al APS y a las semillas en los árboles (i.e. copas bajas y amplias), productividad de semillas por encima de la media y baja ciclicidad (buena producción casi todos los años). El propósito principal de las APS es asegurar la identificación de la fuente de semilla.

En el mediano plazo las APS pueden intervenir con un raleo por lo bajo que al quitar los peores fenotipos de la masa, mejore la calidad genética de sus semillas. De este modo transformaríamos la APS en un rodal semillero (RS). Para el largo plazo pueden proyectarse huertos semilleros de progenies (HSP) basados en la evaluación genética de “ensayos de progenies” con un diseño experimental adecuado que permita su posterior transformación en huertos. El grado de mejora genética es el más alto en los HSP, pero para el corto plazo es esencial la definición de APS en el bosque natural.

Combinando el concepto de regiones de procedencia con la demanda esperada de plantas para programas de restauración o de producción con Ciprés de la Cordillera, en este capítulo propondremos APS para cada una de las RPs definidas, de modo de contar con una fuente semillera que nos asegure un mínimo de adaptabilidad y a la vez nos resguarde de los riesgos de contaminación genética de las bosques naturales circundantes a nuestra forestación. Estas APS deben tomarse como fuentes semilleras para forestaciones en su propia RP exclusivamente. Como ya se ha anticipado, en el caso de las procedencias de área restringida, estas deben forestarse sólo con semilla local, e incluso los parches de más de 100 árboles dentro de cada PAR deben reforestarse con su propia semilla exclusivamente.

Al momento existen en Argentina sólo dos APS de Ciprés inscriptas en el INASE, una (Loma del Medio) correspondiente a la RP Central y la otra a la PAR Huinganco (códigos de registro en INASE: 13R5513JAU y 16Q7334KAU respectivamente). En la Tabla 18 presentamos un listado de las APS propuestas con sus coordenadas geográficas, altitudes, régimen de propiedad y precipitación media anual. Esperamos pronto comenzar las gestiones necesarias para la inscripción en el INASE de las mismas

**Tabla 18:** Propuesta de Áreas Productoras de Semillas de Ciprés de la Cordillera en Argentina para cada una de las regiones de procedencia (RP) definidas (PMA: precipitación media anual)

Nombre	RP	Propiedad	Latitud	Longitud	Altitud m snm	PMA [mm]
Futaleufú	Sur	Fiscal (Chubut)	43° 08' 06"	71° 34' 54"	350	800
Aldea Escolar		INTA	43° 06' 40"	71° 31' 40"	400	780
Lago Rivadavia		Pques. Nac.	42° 34' 05"	71° 37' 50"	600	900
Maitén	Central	privado	42° 02' 04"	71° 12' 09"	750	490
Loma del Medio		INTA	41° 58' 10"	71° 33' 08"	400	950
Cerro Otto	Norte Bajo	Muni Bariloche	41° 08' 27"	71° 19' 41"	900	900
Paloma Araucana		Pques. Nac.	40° 40' 01"	71° 21' 24"	750	1250
L.Huechulafquen		Pques. Nac.	39° 46' 58"	71° 20' 33"	950	1150
Pilo Lil	Norte Alto	privado	39° 29' 28"	70° 56' 38"	850	700
Villa Pehuenia		privado	38° 54' 12"	71° 07' 24"	1.200	1050
Ea. San Ramón	Este	privado	41° 03' 00"	71° 05' 00"	1.000	580
Paso Chacabuco		privado	40° 39' 05"	71° 00' 50"	900	620

# CONSERVACIÓN DE LOS RECURSOS GENÉTICOS DEL CIPRÉS DE LA CORDILLERA EN ARGENTINA

## Variación Genética, su Importancia en la Conservación

La variación genética de una población es crucial para su supervivencia (Hattemer 1991), ya que es el material básico para ofrecer una respuesta adaptativa a la variación en el tiempo de las condiciones ambientales. Tanto el nivel como la forma en que se distribuye en el territorio la variación genética de una especie son parámetros esenciales para la estabilidad a largo plazo de los ecosistemas que conforma (Müller-Starck et al. 1992), y por lo tanto constituyen herramientas fundamentales en la formulación de lineamientos para su conservación y uso. De esta manera, y en la búsqueda por generar la información necesaria para delinear pautas de conservación y uso de un recurso vegetal, el conocimiento de su variación genética, así como de su partición dentro y entre sus poblaciones naturales, resulta de particular interés (Pons & Petit 1995, Petit et al. 1998).

Son numerosos los aspectos y procesos que modelan el nivel y la forma en que la variación genética se distribuye tanto en el espacio como también en el tiempo. En la región patagónica, las características estructurales y patrones de distribución de los bosques están estrechamente vinculados con las transformaciones que experimentó el área boscosa como consecuencia de las repetidas glaciaciones que afectaron gran parte del territorio durante el Cuaternario, iniciado hace aproximadamente 1,8 millones de años antes del presente (Villagrán et al. 1996).

A lo largo de los distintos períodos glaciarios, la biota de la región habría sobrevivido en diversos refugios (Markgraf et al. 1995) a partir de los cuales y luego de la retracción de las masas de hielo, las especies iniciaron su camino de recolonización dando lugar a los bosques de la actualidad. La distribución del Ciprés en Argentina se caracteriza por la ocurrencia de bosques creciendo a lo largo de un marcado gradiente pluviométrico, como fuera presentado en el capítulo descriptivo de la especie. A lo largo del mismo, los bosques más continuos del oeste y asociados a las cuencas lacustres de origen glaciario de la región, conviven con bosques marginales y ecotonales del este, creciendo bajo condiciones xéricas. De esta manera, podemos pensar que la estructura genética de estos bosques es modelada por procesos naturales como la selección, el flujo génico, la deriva, y por otro lado, la intervención del hombre tanto en el pasado como en la actualidad.

Widmer & Lexer (2001) expresan que las especies no deben ser pensadas como entidades estáticas mantenidas a través de flujo génico persistente, sino con rangos de distribución dinámicos, con repetidas extinciones seguidas por períodos de recolonización y contactos secundarios que determinan la estructura de sus poblaciones. Así, es posible imaginar a los bosques de Ciprés de la Cordillera como una sucesión de estructuras genéticas asociadas y determinadas por cada uno de los niveles temporales y espaciales que conforman su historia evolutiva. La posibilidad de reconstruir la variación en estos niveles está dada por los marcadores genéticos que, seleccionados según sus características (e.g. tasa de mutación, modo de herencia, etc.), cumplirán

con los requisitos necesarios para cada objetivo en particular (Gillet 1999).

La caracterización de la diversidad genética poblacional posibilita diferenciar una población con alta variación genética de otra con baja diversidad. Esta información permite priorizar las poblaciones a conservar cuando no es posible conservar todas, teniendo como objetivo el mantenimiento del más alto número de variantes genéticas. Contar con más variación implica disponer de mayor capacidad de respuesta adaptativa ante la ocurrencia de disturbios naturales o provocados por el hombre, contando entre los últimos a los eventos de baja predictibilidad consecuencia del Cambio Climático Global. Se espera que una población más variable responda mejor ante cambios en el ambiente que una población de estrecha variación genética. Esta expectativa se basa en suponer que la población de mayor nivel de variación tendrá más chance de contar con las variantes genéticas que le otorguen la capacidad de adaptarse a las nuevas condiciones del ambiente.

Se suele utilizar el término de *hotspots* para identificar sitios de alta biodiversidad. En general estos están asociados con relictos donde la especie habría sobrevivido severos eventos climáticos o geológicos, como por ejemplo los provocados por las glaciaciones, perdurando por lapsos mayores a los de otras poblaciones. Así, la continuidad temporal de esas poblaciones favorece la mantención de su diversidad genética y también el desarrollo de nuevas variantes. Esta situación contrasta con las poblaciones más nuevas, generadas a partir de procesos de colonización o re-colonización.

Luego de la ocurrencia de eventos catastróficos masivos en los que se verifican extinciones locales, se desencadenan procesos de recolonización, configurando rutas desde los refugios relictuales hasta los sitios de avanzada. A lo largo de estas rutas, la ocurrencia de cuellos de botella demográficos (efecto fundador) va generando por deriva la pérdida al azar de variantes genéticas. Otras veces los *hotspots* pueden generarse por la confluencia de dos o más rutas de recolonización de la especie, de modo que las variantes de una ruta se combinan con las de la otra ruta, dando lugar a nuevas poblaciones con alta diversidad genética.

Los factores que contribuyen a la toma de decisión para la elección de los sitios de conservación son múltiples, algunos de dimensión social (e.g. valor cultural de los sitios), otros de dimensión económica (e.g. presión de uso) y otros de dimensión puramente biológica. Entre estos últimos se contemplarán, por ejemplo, la riqueza de especies y el estado de conservación actual. A la luz de los conceptos vertidos en los párrafos precedentes se vuelve evidente la necesidad de considerar también la diversidad genética de las especies claves del ecosistema, o sea aquellas necesarias para que el ecosistema no se derrumbe.

## Estimación de la Diversidad Genética

Ya hemos mencionado en un capítulo anterior que la diversidad genética puede estimarse a través del estudio de caracteres cuantitativos o por medio de marcadores genéticos. A partir del fuerte desarrollo impulsado en la biología molecular, se cuenta en la actualidad con una amplia gama de marcadores genéticos moleculares con los cuales llevar adelante estudios de diversidad. Cada marcador tiene características particulares, asociadas a su vez con el tipo de información que brinda, y por lo tanto puede ser utilizado para responder diferentes preguntas.

La variación genética puede ser estimada dentro de la unidad analizada (una población, por ejemplo) o entre ellas. En el primer caso se estudia la "diversidad" o variación-intra-

poblacional, mientras que se utiliza el término “diferenciación” para el segundo caso. Para cuantificar la variación genética existen múltiples parámetros (Berg & Hamrick 1997, Gregorius 1974 y 1978), cada uno de los cuales sintetiza un tipo particular de información, por lo que a menudo se complementan. Pueden distinguirse dos tipos básicos de parámetros: los de multiplicidad, que aluden al número de variantes presentes en la unidad de análisis, y los de diversidad, que en cambio se basan en las frecuencias con las que se presentan las distintas variantes.

Los parámetros genéticos que hacen referencia al número de alelos y no aquellos basados en su frecuencia, resultan más adecuados cuando se trabaja con fines de conservación (El Mousadik & Petit 1996). Debido a que los primeros dependen del tamaño muestral utilizado en el análisis, la mayoría de las veces no es posible la comparación entre resultados de estudios diferentes, o incluso dentro del mismo estudio cuando las muestras por población son de dimensión muy heterogénea. Por esta razón, El Mousadik & Petit (1996) proponen el método conocido como rarefacción a datos alélicos, de manera de obtener medidas de riqueza alélica independientes del tamaño muestral utilizado, y por ende comparables entre sí. Este método es tomado y adaptado de Hulbert (1971), quien lo describe como parámetro de riqueza de especies.

En este capítulo nos enfocaremos en describir los patrones de diversidad encontrados para el Ciprés a través del análisis de marcadores genéticos de tipo neutral, no sometidos a selección, y nos basaremos en la aplicación del parámetro “riqueza alélica” para la priorización de poblaciones a conservar.

### Diversidad genética del Ciprés de la Cordillera en Base a Isoenzimas

Pastorino et al. (2004) y Pastorino & Gallo (2009) realizaron un estudio con el fin de determinar el patrón de variación genética de los bosques argentinos de Ciprés de la Cordillera. Para ello colectaron semillas de 27 poblaciones de todo el rango latitudinal de la especie, como así también de su rango de precipitaciones. Para la estimación de la diversidad poblacional se realizaron análisis en laboratorio basados en 12 loci génicos probados a través de un análisis de control genético (Pastorino & Gallo 1998 y 2001).

El patrón hallado mostró mayor variación en las poblaciones de distribución septentrional, en relación a las poblaciones del sur (Pastorino & Gallo 2004). A su vez, a pesar del marcado gradiente pluviométrico que caracteriza a la distribución de la especie, no se encontró un patrón que diferencie a las poblaciones xéricas del este y las mésicas y húmedas del oeste (Pastorino & Gallo 2002). Este resultado fue inesperado ya que por efecto de una mayor presión de selección sobre las poblaciones al este se esperaba una menor diversidad en las mismas, en todas las transectas analizadas. Los resultados de los estudios de Pastorino y colaboradores quedan sintetizados en la Tabla 19.

La hipótesis que subyace a estos resultados es que el patrón hallado es consecuencia de la localización de los refugios glaciares y de las rutas de re-colonización que la especie habría seguido luego de la retracción de los glaciares. Los registros de polen fósil de Ciprés al este de la Cordillera de los Andes refuerzan esta hipótesis, ya que evidencian la presencia de la especie antes del UMG (Markgraf et al. 1986) e inmediatamente después del UMG (e.g. Markgraf 1984, Markgraf & Bianchi 1999). Bajo este escenario, la especie habría sobrevivido en la vertiente oriental de la Cordillera, más al este aún del ecotono de su distribución presente, y también en lo que actualmente conforma su distribución septentrional (Pastorino & Gallo 2002).

**Tabla 19:** Parámetros genéticos de variación intra-poblacional y diferenciación calculados con isoenzimas en 27 poblaciones naturales de *Austrocedrus chilensis*. Las poblaciones están ordenadas de norte a sur.  $N$ : número de árboles muestreados por población,  $A/L$ : número de alelos por locus,  $A_e$ : número efectivo de alelos,  $H_e$ : heterocigosis esperada,  $H_o$ : heterocigosis observada,  $r_{18}$ : riqueza alélica rarefactada a 18 genes, y  $D_j$ : diferenciación del pool génico. (de Pastorino & Gallo 2009).

Población		$N$	$A/L$	$A_e$	$H_e$	$H_o$	$r_{18}$	$D_j$
Molina	(Mo)	46	1,75	1,194	0,164	0,138	1,539	0,047
Rahuco	(Ra)	21	1,58	1,106	0,098	0,102	1,453	0,057
Riscos Bayos	(Ri)	15	1,67	1,183	0,161	0,124	1,565	0,088
Pulmarí	(Pu)	27	1,75	1,204	0,173	0,166	1,581	0,059
Ao. Catan Lil	(N)	20	1,58	1,221	0,186	0,188	1,491	0,061
Co. Comte. Díaz	(D)	21	1,58	1,162	0,143	0,152	1,512	0,067
Ea. Chacabuco	(CH)	32	1,67	1,201	0,170	0,151	1,503	0,049
Confluencia	(U)	30	1,58	1,132	0,119	0,104	1,461	0,037
Paloma Araucana	(PA)	28	1,50	1,146	0,130	0,127	1,436	0,037
Ao. Machico	(G)	28	1,50	1,134	0,120	0,110	1,381	0,029
Lo. Espejo Chico	(E)	13	1,42	1,164	0,148	0,133	1,389	0,058
Ao. Chacay	(Y)	20	1,58	1,192	0,166	0,166	1,467	0,074
Pilcañeu Norte	(PN)	44	1,50	1,186	0,159	0,146	1,481	0,063
Pilcañeu Sur	(PS)	37	1,42	1,188	0,161	0,160	1,409	0,062
Ao. La Fragua	(F)	32	1,50	1,189	0,162	0,154	1,417	0,050
Co. Leones	(CL)	27	1,50	1,174	0,152	0,140	1,449	0,025
Co. Otto	(O)	30	1,58	1,184	0,158	0,152	1,463	0,026
Co. Catedral	(C)	37	1,50	1,181	0,155	0,165	1,425	0,036
Pla. Llao Llao	(L)	26	1,50	1,151	0,134	0,139	1,425	0,027
El Maitén	(M)	31	1,42	1,124	0,112	0,111	1,361	0,038
Río Ternero	(T)	23	1,42	1,143	0,128	0,127	1,382	0,029
Loma del Medio	(LM)	25	1,42	1,147	0,131	0,118	1,382	0,044
Río Azul	(A)	27	1,58	1,151	0,133	0,127	1,443	0,047
Ea. Leleque	(Q)	26	1,33	1,144	0,128	0,114	1,329	0,042
Lo. Cholila	(I)	30	1,42	1,149	0,132	0,123	1,384	0,028
Aldea Escolar	(AE)	30	1,42	1,139	0,124	0,119	1,364	0,052
Corcovado	(Co)	20	1,33	1,117	0,107	0,092	1,284	0,054
Media		27,6	1,52	1,163	0,143	0,135	1,436	0,048

Por otro lado, la variación entre poblaciones también resultó sorprendentemente baja, a pesar de la distribución fuertemente fragmentada y en parches que caracteriza a los bosques de distribución marginal. Esto último estaría sugiriendo un extensivo flujo génico polínico entre los parches.

El estudio ya citado sobre distancia de movimiento de polen en la especie llevado adelante por Colabella et al. (2014) así parece confirmarlo. En el mencionado análisis, se evaluó la distancia de dispersión de polen en una población fragmentada de Ciprés, en cercanías de Bariloche (Ea. San Ramón 41° 3' S y 71° 5' O). El estudio se realizó en 19 madres adultas, 200 progenies de las mismas y 81 adultos entre pies femeninos y masculinos adicionales; y se basó en el uso de cinco *loci* de microsatélites (Arana et al.



2008). Los resultados alcanzados mostraron una distancia promedio de movimiento efectivo de polen de 1032 m, además de sugerir la posibilidad de ocurrencia de eventos de dispersión a distancias mayores (hasta 10.000 m). Esto permite inferir una situación favorable de potencial conectividad entre los parches boscosos fragmentados de la especie, lo que podría explicar la baja diferenciación encontrada por Pastorino & Gallo (2002) entre los mismos. Se podría pensar que la conectividad genética entre los fragmentos estaría contrarrestando los efectos negativos de sus bajos tamaños poblacionales efectivos (Colabella et al. 2014).

En otro trabajo, Souto et al. (2012) realizaron también un estudio poblacional del Ciprés de la Cordillera en sus bosques de Argentina, en el que, si bien se informa el análisis de 67 poblaciones, la ubicación geográfica de cada una de ellas permite verificar que en muchos casos se trataría de puntos de muestreo dentro de lo que conformaría una misma población continua [Pastorino (2012) infiere el análisis de 38 poblaciones en el mencionado trabajo]. Los marcadores utilizados fueron isoenzimas con 12 *loci* que, en este caso se trató de loci putativos al no haberse realizado previamente el análisis de control genético. Se pre-definieron tres zonas latitudinales (norte, centro y sur) y dentro de cada zona, se analizaron poblaciones del oeste y del este abarcando el gradiente pluviométrico. Las poblaciones orientales constituyen los puntos más xéricos, además de presentar una marcada fragmentación.

Al igual que en los trabajos de Pastorino et al. (2004) y Pastorino & Gallo (2009), los bosques septentrionales fueron los que mostraron mayor nivel de diversidad genética. Pero el resultado más destacable por su coincidencia con trabajos previos es el gradiente de diversidad en cada zona latitudinal, donde las poblaciones fragmentadas del este mostraron los más altos niveles de variación genética. Con este resultado, nuevamente se destacan por su alta diversidad las poblaciones orientales marginales y en parches que caracterizan a la distribución de la especie.

Disponemos de los valores estimados de los parámetros de variación para cada uno de los puntos de muestreo de este estudio, pero su gran número nos inhibe de incluirlos en esta publicación. De todos modos estos fueron considerados en el subtítulo subsiguiente en el que realizamos una priorización de poblaciones a conservar.

## Diversidad genética del Ciprés de la Cordillera en Base a Microsatélites

Arana et al. (2010) llevaron adelante un estudio de diversidad genética en poblaciones naturales de la distribución argentina del Ciprés con marcadores microsatélites. Para ello desarrollaron previamente marcadores microsatélites específicos para la especie (Arana et al. 2008). El estudio cubrió el área central y los extremos latitudinales de distribución del Ciprés al este de la Cordillera de los Andes. Se analizaron 14 poblaciones con un tamaño muestral de entre 30 y 32 individuos adultos por población, distribuyéndose las del área central en dos transectas longitudinales, abarcando el gradiente pluviométrico oeste-este, incluyendo poblaciones húmedas, méxicas y marginales de ambientes xéricos.

Mediante el análisis de ocho *loci* de microsatélites por medio del programa BAPS, se encontró un grupo homogéneo conformado por poblaciones de la distribución más continua de la especie junto a otras de localización más oriental y consideradas peri-glaciales según la estimación del límite del hielo. Este grupo mostró una baja diferenciación con fuerte efecto de homogenización. Por otro lado, el agrupamiento de

las poblaciones marginales del este y noreste de la distribución, con un elevado nivel de diferenciación, permitió inferir la localización de posibles refugios glaciales en esta área, caracterizada por una fuerte fragmentación y probablemente un bajo flujo génico entre poblaciones. Así, pudo inferirse un marcado efecto de los procesos glaciales como causa principal en el modelado de la diversidad genética de estos bosques, tal como fuera postulado por Pastorino & Gallo (2002, 2004) y Souto et al. (2012). Los análisis en ambos tipos de marcadores (isoenzimas y microsatélites nucleares) coinciden en señalar a las etapas glaciales e inter-glaciales como las mayores responsables de la modelación de los patrones de variación genética actuales en los bosques de Ciprés de la Cordillera en Argentina.

**Tabla 20:** Parámetros genéticos de variación intra-poblacional y diferenciación calculados con microsatélites en 14 poblaciones naturales de *Austrocedrus chilensis*. *N*: número de árboles muestreados por población, *AP* %: porcentaje de alelos privativos de la población, *A<sub>e</sub>*: número efectivo de alelos, *H<sub>e</sub>*: heterocigosis esperada, *H<sub>o</sub>*: heterocigosis observada, *r<sub>36</sub>*: riqueza alélica rarefactada a 36 genes, y *D<sub>j</sub>*: diferenciación del pool génico. (de Arana et al. 2010).

Población	<i>N</i>	<i>AP</i> %	<i>A<sub>e</sub></i>	<i>H<sub>e</sub></i>	<i>H<sub>o</sub></i>	<i>r<sub>36</sub></i>	<i>D<sub>j</sub></i>
Molina	100	18,00	5,40	0,82	0,67	9,53	0,643
Rahueco	112	9,82	4,85	0,79	0,70	10,18	0,586
Riscos Bayos	96	18,75	4,39	0,77	0,68	9,06	0,649
Ea. Chacabuco	94	2,12	3,51	0,72	0,61	8,47	0,421
Paloma Araucana	107	1,86	5,13	0,81	0,72	10,11	0,363
Ao. Machico	97	4,12	4,80	0,79	0,73	9,03	0,383
San Ramón	111	9,00	5,46	0,82	0,68	10,57	0,377
Pilcañeu Norte	76	2,63	2,98	0,67	0,64	7,09	0,457
Pilcañeu Sur	90	6,60	4,72	0,79	0,76	8,37	0,434
Ao. La Fragua	97	3,09	4,47	0,78	0,76	9,31	0,322
Co. Otto	99	4,00	5,21	0,81	0,82	9,29	0,335
Pla. Llao Llao	109	0,91	4,77	0,79	0,72	10,33	0,285
El Maitén	88	4,54	3,50	0,71	0,70	8,17	0,372
Corcovado	77	2,59	3,80	0,74	0,69	6,97	0,460
Media	96,2	2,96	4,54	0,77	0,73	8,98	0,366

## Análisis Integrado para la Priorización de Poblaciones a Conservar

La integración de la información generada en los distintos estudios de diversidad de la especie brinda una mayor robustez a las conclusiones que de ellos se puedan desprender. De esta manera, buscamos identificar las poblaciones de la especie más destacadas por su nivel de diversidad genética a partir de la combinación de los resultados de estos análisis.

Con el propósito de unificar un criterio que permita conjugar los resultados de estudios llevados a cabo con distintas herramientas llegamos a distinguir dos niveles discretos de diversidad en base a la riqueza alélica de las poblaciones:

- diversidad baja: para aquellas poblaciones con valores de riqueza alélica menores al promedio calculado entre los valores máximo y mínimo poblacionales.
- diversidad alta: para aquellas poblaciones con valores de riqueza alélica mayores al promedio calculado entre los valores máximo y mínimo poblacionales.

Finalmente se distinguieron como prioritarias de conservación aquellas poblaciones con “alta diversidad” (según el criterio descripto) en al menos dos de los tres estudios citados [esta metodología fue adoptada de Marchelli et al. (en preparación)]. El resultado de este análisis se muestra en la Tabla 21.

**Tabla 21:** Poblaciones de Ciprés de la Cordillera destacadas por su nivel de diversidad al combinar la información de tres estudios genéticos.

Población	Latitud S	Longitud O	Riqueza Alélica			Grado de Protección
			iso <sup>(1)</sup>	SSR <sup>(2)</sup>	iso <sup>(3)</sup>	
Cañada Molina	37° 08'	70° 36'				ANP Pcia. de Neuquén
Rahueco	37° 09'	70° 36'				Tierra fiscal, propuesta su conservación bajo ANP
Riscos Bayos	37° 59'	70° 47'				Propiedad privada
Pulmarí	39° 07'	71° 06'				Corporación Interestadual Pulmarí, Pcia. de Neuquén
Ao. Catan Lil	39° 21'	70° 39'				Propiedad privada
Paloma Araucana	40° 40'	71° 21'				APN Parque Nacional Nahuel Huapi - Área de Reserva
Confluencia	40° 43'	71° 06'				APN Parque Nacional Nahuel Huapi - Área de Reserva
San Ramón	41° 03'	71° 05'				Propiedad privada
La Fragua	41° 05'	70° 57'				Propiedad privada
Co. Otto	41° 08'	71° 20'				Municipalidad de SC Bariloche
Pilcañeu Norte	41° 13'	70° 42'				Propiedad privada
Llao Llao	41° 03'	71° 32'				Municipalidad de SC Bariloche

<sup>(1)</sup>Pastorino & Gallo 2009; <sup>(2)</sup>Arana et al. 2010; <sup>(3)</sup>Souto et al. 2011.

■ riqueza alélica alta (mayor a la mediana del rango observado en el parámetro)  
 ■ riqueza alélica baja (menor a la mediana del rango observado en el parámetro)

En el caso de la población Llao Llao, si bien no alcanzó valores de diversidad altos en al menos dos de los análisis, la riqueza alélica en el estudio de Arana et al. (2010) basado en microsatélites fue la segunda más alta del total observado. Este resultado unido a la sensibilidad de este marcador alentó su inclusión en el listado. Por otro lado, la población La Fragua, destacada por su alta riqueza alélica en dos de los estudios, se halla muy próxima a San Ramón, por lo que parece adecuado priorizar la conservación de sólo una de estas dos poblaciones, y dado el mayor tamaño poblacional de San Ramón, es esta la que debería priorizarse.

Las tablas 18 y 19 muestran que las poblaciones Cañada Molina, Rahueco y Riscos Bayos, que conforman el límite septentrional de la distribución de la especie en Argentina, se destacan por sus elevados valores de diversidad. Estas poblaciones

muestran asimismo un fuerte grado de aislamiento y/o fragmentación, lo que suma un elemento más de vulnerabilidad o fragilidad. En el estudio de ritmo anual del crecimiento primario en altura del plantín (Aparicio et al. 2010), la varianza genética aditiva de las dos primeras poblaciones alcanzó los valores más altos del ensayo, que incluyó otros ocho orígenes.

Dentro también de la distribución norte, se destacaron por su nivel de variación las poblaciones Pulmarí y Ao. Catan Lil. En cuanto a los bosques centrales de distribución más continua resaltaron Paloma Araucana, Confluencia y Cerro Otto, así como San Ramón entre las poblaciones ecotonales y Pilcañeu Norte entre las marginales áridas de máximo aislamiento.

El grado de protección actual de estas poblaciones muestra un escenario heterogéneo. Como fue descripto en la enumeración de las Procedencias de Área Restringida, la población Cañada Molina está incluida en un Área Natural Protegida provincial que lleva su nombre. En la actualidad hay en curso un proyecto de ley por el cual se propone modificar los límites del área, aumentando su superficie a 170 ha de manera de proteger a todos los cipreses que vegetan en la zona, la mayoría de ellos hoy ubicados fuera del área protegida (Di Martino et al. 2012). El bosque de Cañada Rahueco se encuentra actualmente sobre terrenos fiscales, que se incluyen en la propuesta de extensión del área protegida provincial.

En el caso particular del bosque de Riscos Bayos, este se halla dentro de los límites de una propiedad privada. Desde hace unos 25 años, los propietarios de la estancia cuidan a los cipreses junto con su entorno y lo exhiben como atractivo turístico, ofrecido bajo la modalidad de turismo rural. Por lo tanto, si bien no está incluido en la actualidad dentro de un sistema de protección formal, existe una intención de conservación. Sin embargo, la situación actual podría no ser todo lo estable que se requiere para una conservación de largo plazo, y en este sentido sería conveniente un reconocimiento particular por parte de la Provincia.

Pulmarí es la población de mayor riqueza alélica de todas las analizadas por Pastorino & Gallo (2009), lo que ameritó su inclusión en la lista de bosques de conservación prioritaria. Esta población se ubica en jurisdicción de la Provincia de Neuquén, y dentro del área de la Corporación Interestadual Pulmarí. La Corporación cuenta con un Plan de Manejo propio y en su página de internet (<http://www.pulmari.org>) se expresa el valor que representan los bosques nativos del lugar, al conformar el escenario natural de todas las actividades productivas que se llevan adelante en la región. Esto permite inferir el significado de los bosques para los pobladores de la región. Sin embargo, actividades como la ganadería (profundamente arraigada) seguramente representen un fuerte impacto negativo en el sostenimiento de estos bosques. Los bosques de Pehuén (*Araucaria araucana*) en el sitio aportan además un alto valor para el atractivo turístico del sector.

La población Arroyo Catan Lil se ubica dentro de una propiedad privada y en terrenos fiscales, a los costados de la Ruta Provincial 46 y en las márgenes del arroyo homónimo. En el área se encuentran los bosquetes más orientales de Pehuén, altamente vulnerables por las condiciones rigurosas del ambiente y el efecto antrópico (Rusch et al. 2008).

La población Paloma Araucana incluye un área de acampe libre dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (área de reserva), sobre la margen sur del Lago Traful y muy cercano a Villa Traful. Es un antiguo puesto de estancia, con algunos añosos frutales, donde el bosque original se ha parquizado por el pastoreo de ganado ovino y bovino.

Se compone de inmensos cipreses dispersos que superan el metro de diámetro. La población Confluencia no se encuentra lejos, también dentro del área de reserva del Parque Nacional Nahuel Huapi.

La población Cerro Otto se localiza dentro del ejido municipal de la ciudad de San Carlos de Bariloche, en la provincia de Río Negro. El área cosechada para la caracterización de su diversidad genética en laboratorio se encuentra sobre la ladera norte del cerro Otto, sujeta a fuertes procesos de urbanización (loteos y construcción). Además, existen áreas de recreación que sirven de atractivo para los turistas, quienes recorren los senderos a pie, a caballo o incluso en moto, causando severos problemas de erosión del suelo. En la ladera sur se producen recurrentemente sacas clandestinas de madera de Ciprés, para uso leñero mayoritariamente.

Las poblaciones San Ramón y Pilcañeu Norte, de localización oriental dentro del rango de distribución, se hallan dentro de propiedad privada, sin ningún estatus de protección. Rusch et al. (2008) identificaron los dos núcleos de Ciprés de la Cordillera en Pilcañeu, como sitios prioritarios para la conservación de su biodiversidad, tanto por la presencia de estos emblemáticos bosques, como también por la existencia de sitios de nidificación y posaderos de cóndores en los roqueríos de su entorno. La población San Ramón alcanzó el máximo valor de riqueza alélica del total observado en el análisis de Arana et al. (2010).

La población Llao Llao se ubica en el Parque Municipal Llao Llao, administrado por la Municipalidad de San Carlos de Bariloche. Se localiza en el oeste del ejido urbano, en la zona conocida como Villa Tacul. Se trata de un bosque mixto con Coihue, con mayor presencia de Ciprés sobre las márgenes del Lago Nahuel Huapi. Si bien cuenta con fuerte afluencia turística que camina y recorre sus senderos, el bosque guarda un adecuado estado de conservación.

### **Líneas Generales para una Estrategia de Conservación del Ciprés de la Cordillera en Argentina**

Una estrategia de conservación de los recursos genéticos de una especie basada solamente en la priorización de poblaciones requiere la caracterización genética de prácticamente todas las poblaciones que conforman la especie. Dado que esto es virtualmente imposible, la priorización llevada a cabo sobre una muestra representativa del universo de poblaciones de la especie debe acompañarse por líneas conceptuales generales que sustenten la toma de decisiones frente a la presión de uso y diversas amenazas naturales y antrópicas, ya existentes o que puedan ir surgiendo, sobre todas las poblaciones que conforman la especie.

En los años '70 y '80 se desarrolló un debate en el área de la ecología de la conservación acerca de si en un hábitat fragmentado resultaba conveniente conservar un único fragmento grande o varios de pequeñas dimensiones que sumados alcanzaran la superficie del fragmento grande ("SLOSS debate": single large or several small). Si bien en el inicio primó la alternativa de un único fragmento grande, lo cual trascendió el mundo académico e impactó en la toma de decisiones del mundo real, más tarde se argumentó en contrario generando un debate que desembocó en un marco teórico nuevo y específico sobre los procesos ecológicos de ambientes fragmentados.

La moderada a baja diferenciación genética que se ha detectado entre las poblaciones naturales de Ciprés de la Cordillera, tanto a través de marcadores genéticos como

caracteres cuantitativos, nos indica que no es necesario incluir muchas poblaciones para captar la variación de la especie. Con la conservación de unas pocas poblaciones grandes y bien elegidas podríamos asegurar la conservación de casi todo el acervo genético de la especie.

En la elección de las poblaciones a conservar entran varias consideraciones, aún desde un punto de vista exclusivamente genético. La primera de ellas son los niveles de variación estimados a través de marcadores genéticos, como lo expusimos en el subtítulo anterior. Otra consideración importante es representar todas las unidades operativas de manejo genético, o sea todas las regiones de procedencia, y en un segundo orden de prioridad todas las procedencias de área restringida. La definición de estas unidades yace justamente en que cada una de ellas contiene un acervo genético particular que lo distingue de las otras. Por lo tanto una estrategia de conservación para la especie debe tener en cuenta la preservación de todos sus acervos genéticos.

Una tercera consideración alude al tamaño poblacional. Si bien es un criterio demográfico, tiene un impacto decisivo en la dinámica del acervo genético de la especie. Es importante que el tamaño efectivo de la población a conservar no sea muy reducido. Lo contrario llevaría a posibles procesos de deriva genética y endogamia. Como ya fue presentado en un capítulo precedente, un tamaño poblacional que pueda considerarse "infinito" asegura la adaptabilidad a las condiciones ambientales locales.

Eriksson et al. (1993) sostienen que para conservar el potencial adaptativo "normal" de una población es necesario preservar una porción significativa de la variación genética total en caracteres cuantitativos. Este objetivo requiere crear las condiciones que le permitan a la población responder al amplio abanico de presiones de selección que encontrará en el futuro. Entre estas condiciones se destaca el asegurar un tamaño poblacional adecuado. Lande (1995) recomienda un tamaño efectivo de 5000 árboles en base a una evaluación del balance entre la ganancia de nuevas variantes genéticas por mutación y la pérdida por deriva. Lynch (1996) predice que a partir de una población efectiva de 1000 individuos la varianza genética es controlada casi enteramente por el balance mutación – selección y es esencialmente independiente del tamaño poblacional y la deriva. Adicionalmente, un tamaño poblacional como este asegura la conservación de múltiples copias de la mayoría de los genes de baja frecuencia (White et al. 2007).

Estas consideraciones generales nos llevan a recomendar la conservación de poblaciones grandes en cada una de las Regiones de Procedencia definidas. Teniendo en cuenta el carácter fragmentario de la distribución del Ciprés, esto puede parecer un objetivo difícil de realizar y a la vez contradictorio con el resultado de los estudios de variación que justamente destacan a muchas poblaciones pequeñas por sus altos niveles de diversidad. Sin embargo debe repararse en la conectividad existente entre muchos de los fragmentos, según los resultados del estudio de flujo efectivo de polen de Colabella et al. (2014), lo que llevaría a que varios bosquetes espacialmente separados, en realidad conformen una única metapoblación. Por otro lado, es menester considerar que las pequeñas poblaciones aisladas de gran diversidad genética deben preservarse particularmente para la conservación de variantes genéticas únicas o de muy baja frecuencia, antes que para conservar el potencial adaptativo de la especie. Es este segundo objetivo el que requiere la conservación de poblaciones grandes, pero tal vez el primero es el que demanda los mayores esfuerzos, por la fragilidad de las poblaciones marginales y su propiedad en manos de privados.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alía R, Martín S, De Miguel J, Galera RM, Agúndez D, Gordo J, Salvador L, Catalán G & Gil L, 1996: Las Regiones de Procedencia de *Pinus pinaster* Aiton. DGCONA, Madrid. 101 pp.
- Alía R, García del Barrio JM, Iglesias S, Mancha JA, de Miguel J, Peragón JLN, Pérez-Martín F & Sánchez de Ron D, 2009: Regiones de Procedencia de Especies Forestales en España. Ed. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Anchorena J & Cingolani A, 2002: Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecol* 158: 97–112.
- Agúndez D, Martín S, De Miguel J, Galera RM, Jiménez P & Díaz-Fernández PM, 1995: Regiones de Procedencia de *Fagus sylvatica* L. en España. ICONA. Madrid 69 pp.
- Aparicio AG, Pastorino MJ & Gallo LA, 2010: Genetic variation of early height growth traits at the xeric limits of *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Austral Ecol* 35: 825–836.
- Aparicio AG, Zuki S, Pastorino MJ, Martínez-Meier A & Gallo LA, 2012: Heritable variation in the survival of seedlings from Patagonian cypress marginal xeric populations coping with drought and extreme cold. *Tree Genet Genomes* 8: 801–810.
- Aparicio AG, 2013: Variación genética de la adaptación inicial del Ciprés de la Cordillera. Tesis de la carrera de Doctorado en Biología. Centro Regional Universitario Bariloche UNCo, San Carlos de Bariloche, 160 pp.
- Arana MV, Buonamici A, Sebastiani F, Alía R, Gallo LA, Marchelli P, Moreno C & Vendramin GG, 2008: Development of highly polymorphic tetranucleotide microsatellite markers in *Austrocedrus chilensis*. *Mol Ecol Resour* 8: 887–889.
- Arana MV, Gallo LA, Vendramin GG, Pastorino MJ, Sebastiani F & Marchelli P, 2010: High genetic variation in marginal fragmented populations at extreme climatic conditions of the Patagonian Cypress *Austrocedrus chilensis*. *Mol Phylogenet Evol* 54: 941–949.
- Arroyo MTK, Cavieres L, Peñaloza A, Riveros M & Faggi AM, 1995: Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: Armesto JJ, Villagrán C, Arroyo MTK (eds.): *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Univ. Chile, Santiago: 71–99.
- Azpilicueta MM, Marchelli P & Gallo LA, 2009: The effects of Quaternary Glaciations in Patagonia as evidenced by chloroplast DNA phylogeography of Southern beech *Nothofagus obliqua*. *Tree Genet Genomes* 5: 561–571.
- Azpilicueta MM, Gallo LA, van Zonneveld M, Thomas E, Moreno C & Marchelli P, 2013: Management of *Nothofagus* genetic resources: Definition of genetic zones based on a combination of nuclear and chloroplast marker data. *Forest Ecol Manag* 302: 414–424.
- Bannister P, 2007: A touch of frost? Cold hardiness of plants in the Southern Hemisphere. *New Zeal J Bot* 45: 1–33.
- Bannister P & Neuner G, 2001: Frost resistance and the distribution of conifers. En: Bigras F & Colombo S (eds.) *Conifer cold hardiness*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 3–21.
- Bava J, Lencinas JD & Haag A, 2006: Determinación de la materia prima disponible para proyectos de inversión forestales en cuencas de la Provincia del Chubut. Informe final. Consejo Federal de Inversiones - Fundación Para el Desarrollo Forestal Ambiental y del Ecoturismo Patagónico.
- Berg EE & Hamrick JL, 1997: Quantification of genetic diversity at allozyme loci. *Can J Forest Res* 27: 415–424.
- Bianchi AR & Cravero CAC, 2010: Atlas Climático Digital de la República Argentina- Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Ediciones INTA, Salta. 56 pp. URL: [http://inta.gob.ar/documentos/atlas-climatico-digital-de-la-republica-argentina-1/at\\_multi\\_download/file/texto%20Atlas%20Clim%3%A1tico%20Digital%20de%20la%20Argentina%20110610\\_2.pdf](http://inta.gob.ar/documentos/atlas-climatico-digital-de-la-republica-argentina-1/at_multi_download/file/texto%20Atlas%20Clim%3%A1tico%20Digital%20de%20la%20Argentina%20110610_2.pdf)
- Bischoff A, Steinger T & Müller-Schärer H, 2010: The importance of plant provenance and genotypic diversity of seed material used for ecological rest. *Rest. Ecol.* 18: 338–348.
- Booy G, Hendriks R, Smulders M, Van Groenendael J & Vosman B, 2000: Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biol* 2: 379–395.
- Bran D, Pérez A, Barrios D, Pastorino MJ & Ayesa J, 2002: Eco-región Valdiviana: Distribución actual de los bosques de “Ciprés de la Cordillera” (*Austrocedrus chilensis*) - Escala 1:250.000. INTA – Administración de Parques Nacionales – Fundación Vida Silvestre Argentina. Bariloche.
- Brion C, Grigera D & Rosso P, 1993: The reproduction of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje. *C R Acad Sci Paris, Sciences de la vie* 316: 721–724.
- Brodribb T & Cochard H, 2009: Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiol* 149: 575–584.
- Brubaker L, 1986: Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio* 67: 119–130.
- Castañeda M & González M, 2008: Statistical analysis of the precipitation trends in the Patagonia region in southern South America. *Atmosfera* 21: 303–317.
- Castor C, Cuevas JG, Arroyo MTK, Raffi Z, Dodd R & Peñalosa A, 1996: *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.-Ser. et Bizz. (Cupressaceae) from Chile and Argentina: monoecious or dioecious? *Rev Chil Hist Nat* 69: 89–95.
- Catalán G, Gil P, Galera R, Martín S, Agúndez D & Alía R, 1991: Las Regiones de Procedencia de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arn. Subsp. *Salzmanii* (Dunal) Franco en España. ICONA, Madrid. 131 pp.
- Claraz G, 1988: Diario de Viaje de Exploración al Chubut 1865 – 1866. Ed. Marymar, Buenos Aires.
- Climent J, Gil L & De Tuero M, 1996: Regiones de Procedencia de *Pinus canariensis* Chr.Sm. ex DC. ICONA, Madrid. 58 pp.
- Colabella F, Gallo LA, Moreno AC & Marchelli P, 2014: Extensive pollen flow in a natural fragmented population of Patagonian cypress *Austrocedrus chilensis*. *Tree Genet Genomes* 10: 1519–1529.
- CONAF, 2011: Catastro de Los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile. Monitoreo de Cambios y Actualizaciones. Período 1997–2011. <http://sit.conaf.cl/>
- Council Directive 1999/105CE. 1999. On the marketing of forest reproductive material. Official Journal of the European Communities. Disponible en: [http://europa.eu.int/eur-lex/pri/en/oj/dat/2000/l\\_011/l\\_01120000115en00170040.pdf](http://europa.eu.int/eur-lex/pri/en/oj/dat/2000/l_011/l_01120000115en00170040.pdf).
- CTGREF, 1976: Semences Forestières. Les régions de provenance d'épicéa commun (*Picea abies* Karst.). Note Technique 30. Ministère de l'Agriculture, Centre Technique du Génie Rural, des Eaux et des Forêts. Nogent-sur-Vernisson pp. 51.
- Corander J, Waldmann P & Sillanpää MJ, 2003: Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics* 163: 367–374.
- De Ferré Y & Gausson H, 1968: Systématique végétale: Les Cupressacées australes. *C R Acad Sc Paris* 267 série D: 483–487.
- De Martonne E, 1926. Une nouvelle fonction climatologique: l'indice d'aridité. *La Météorologie* 2: 449–458.
- Dezzotti A & Sancholuz L, 1991: Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43–52.
- Di Martino S, Mazieres A & García C, 2012: Plan de manejo Área Natural Protegida Cañada Molina (documento para discusión). Áreas Naturales Protegidas, Ministerio de Desarrollo Territorial, Provincia del Neuquén.
- Díaz-Fernández PM, Jiménez P, Catalán G, Martín S & Gil L, 1995a: Regiones de Procedencia de *Quercus suber* L. ICONA, Madrid. 70 pp.
- Díaz-Fernández PM, Jiménez P, Martín S, De Tuero M & Gil L, 1995b: Regiones de Procedencia de *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt) Liebl. y *Quercus humilis* Mill. ICONA, Madrid. 102 pp.
- Dodd RS & Rafii ZA, 1995: Ecogeographic variation in seed fatty acids of *Austrocedrus chilensis*. *Biochem Syst Ecol* 23: 825–833.
- Dodd RS, Rafii ZA & Power AB, 1998: Ecotypic adaptation in *Austrocedrus chilensis* in cuticular hydrocarbon composition. *New Phytol* 138: 699–708.
- Donoso C, Escobar B, Pastorino MJ, Gallo LA & Aguayo J, 2007: *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri (Ciprés de la Cordillera, Len), pgs. 54–67. En: Donoso ZC (ed.): *Las Especies Arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina*, Autoecología. 678 pgs. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia.
- Eckert CG, Samis KE & Loughheed SC, 2008: Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Mol Ecol* 17: 1170–1188.

- El Mousadik A & Petit RJ, 1996: High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco. *Theor Appl Genet* 92: 832-839.
- Eriksson G, Namkoong G & Roberds JH, 1993: Dynamic gene conservation for uncertain futures. *Forest Ecol Manag* 62: 15-37.
- Excoffier L, Smouse P & Quattro JM, 1992: Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- Falconer D, Mackay T, 1996: Introduction to quantitative genetics, Fourth Ed., Longman 464 pp.
- Falk DA, Knapp E & Guerrant EO, 2001: An introduction to restoration genetics. Society for Ecological Restoration.
- Farquhar GD, O'Leary MH & Berry JA, 1982: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J Plant Physiol* 9: 121-137.
- Fenster CB & Galloway LF, 2000: Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Conserv Biol* 14: 1406-1412.
- Ferrer JA, Irisarri JA & Mendía JM, 2006: Suelos de la Provincia del Neuquén. Ediciones INTA, Buenos Aires, 226 pp.
- Ferreira LI, Latino A, Calderón A & Gardenal CN 1996: Allozyme polymorphism in *Austrocedrus chilensis* (D. DON) Florin et Boutelje from Patagonia, Argentina. *Silvae Genet* 45 61-64.
- Flint RF & Fidalgo F, 1964: Glacial geology of the east flank of the Argentine Andes between latitude 39° 10' S and latitude 41° 20' S. *Geol Soc Am Bull* 75: 335-352.
- Flint RF & Fidalgo F, 1969: Glacial drift in the eastern Argentine Andes between latitude 41° 10' S and latitude 43° 10' S. *Geol Soc Am Bull* 80: 1043-1052.
- Funes MC, Sanguinetti J, Laclau P, Maresca L, García L, Mazzieri F, Chazarreta L, Bocos D, Diana-Lavalle F, Espósito P, González A & Gallardo A, 2006: Diagnóstico del estado de conservación de la biodiversidad en el Parque Nacional Lanín: su viabilidad de protección en el largo plazo. Informe final. Parque Nacional Lanín, San Martín de los Andes, Neuquén.
- Gallo LA & Geburek Th, 1994: A short note: genetics of enzyme variants in *Austrocedrus chilensis* (Engl.) Florin et Boutelje. *Phyton* 34: 103-107.
- Gallo LA, Aparicio GA & Pastorino MJ, 2008: Hallazgo de una mutación dominante que provoca pérdida de función en la biosíntesis de ceras cuticulares de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri (resumen). XXXVII Congreso Argentino de Genética. Tandil, 21-24 sept. 2008.
- Gallo LA, Pastorino MJ & Donoso C, 2004: Variación en *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri (Ciprés de la Cordillera), pgs. 233-251. En: Donoso C, Premoli A, Gallo L & Ipinza R (eds.): Variación Intraespecífica en Especies Arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina. 420 pgs. Editorial Universitaria, Santiago.
- García del Barrio JM, De Miguel J, Alía R & Iglesias S, 2001: Regiones de Identificación y Utilización de Material Forestal de Reproducción. Serie Cartográfica, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 293 pp.
- García del Barrio JM, Iglesias S & Alía R, 2005: Regiones de Identificación y Utilización de Material Forestal de Reproducción. Regiones de Procedencia en España realizadas por el Método Divisivo. Adenda. OA Parques Nacionales, Madrid.
- Gil L, Díaz-Fernández PM, Jiménez P, Roldán M, Alía R, Agúndez D, De Miguel J, Martín S & De Tuero M, 1996: Las Regiones de Procedencia de *Pinus halepensis* Mill. en España. ICONA, Madrid. 133 pp.
- Gillet EM, 1999: DNA markers – Concepts and characteristics. En: Which DNA marker for which purpose? Final Compendia of the Research Project. (<http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/y/1999/whichmarker/index.htm>)
- Glasser N, Jansson K, Harrison S & Kleman J, 2008: The glacial geomorphology and Pleistocene history of South America between 38° S and 56° S. *Quaternary Sci Rev* 27: 365-390.
- Godagnone RE & Bran DE, 2009: Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de Río Negro: Geología, Hidroecología, Geomorfología, Suelos, Clima, Vegetación y Fauna. Ediciones INTA, Buenos Aires, 392 pp.
- Goldammer JG, 1993: Feuer in Waldökosystemen der Tropen und Subtropen. Basel, Boston, p. 251.
- Goldammer JG, Cwielong P, Rodríguez N & Goergen J, 1996: One thousand years of fire history of Andino-Patagonian forests recovered from sediments of the Río Epuyén river, Chubut Province, Argentina. En: Levine JS (ed.): Biomass burning and global change 2, pp. 653-659. The MIT Press, Cambridge, London.
- Green D, 2005: Adaptive strategies in seedlings of three co-occurring ecologically distinct northern coniferous tree species across an elevational gradient. *Can J Forest Res* 35: 910-917.
- Gregorius HR, 1974: On the concept of genetic distance between populations based on gene frequencies. IUFRO Meeting: 17-26, Stockholm.
- Gregorius HR, 1978: The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math Biosci* 41: 253-271.
- Grosfeld J, 2002: Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Tesis de doctorado, Centro Regional Universitario Bariloche, UNCo, San Carlos de Bariloche.
- Gyenge JE, Fernández ME, Dalla Salda G & Schlichter T, 2005: Leaf and whole-plant water relations of the Patagonian conifer *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri: implications on its drought resistance capacity. *Ann For Sci* 62: 297-302.
- Gyenge JE, Fernández ME & Schlichter T, 2007: Influence of radiation and drought on gas exchange of *Austrocedrus chilensis* seedlings. *Bosque* 28: 220-225.
- Gyenge JE, Fernández ME & Schlichter T, 2008: Are differences in productivity between native and exotic trees in N.W. Patagonia related to differences in hydraulic conductance? *Trees* 22: 483-490.
- Hampe A & Petit RJ, 2005: Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol Lett* 8:461-467.
- Hamrick J, 2004: Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecol Manag* 197: 323-335.
- Hartl DL & Clark AG, 1997: Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland. 542 pp.
- Hatterer HH, 1991: Measuring genetic variation. En: Müller-Starck G, Ziehe M (eds.): Genetic Variation in European Populations of Forest Trees pp. 2-19. Sauerländer's, Frankfurt.
- Heusser CJ, 1987: Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 5: 93-109.
- Heusser CJ, Rabassa J, Brandani A & Stuckenrath R, 1988: Late-Holocene vegetation of the Andean Araucaria region, Province of Neuquén, Argentina. *Mt Res Dev* 8: 53-63.
- Hill R & Brodribb T, 1999: Southern conifers in time and space. *Aust J Bot* 47: 639-696.
- Hollin JT & Schilling DH, 1981: Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. En: Denton GH & Hughes TJ (eds.): The last great ice sheets, pp. 179-206. John Willey and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Howe G, Aitken S, Neale D, Jermstad K, Wheeler N & Chen T, 2003: From genotype to phenotype: unravelling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Can J Bot* 81: 1247-1266.
- Hufford KM & Mazer SJ 2003: Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends Ecol Evol* 18: 147-155.
- Hulbert SH, 1971: The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Iglesias V, Whitlock C, Markgraf V & Bianchi MM, 2014: Postglacial history of the Patagonian forest/steppe ecotone (41 – 43° S). *Quaternary Sci Rev* 94: 120-135.
- Jiménez P, Díaz-Fernández PM, Martín S, De Tuero M & Gil L, 1996: Regiones de Procedencia de *Quercus ilex* L. ICONA, Madrid. 140 pp.
- Jiménez P, Díaz-Fernández PM, Martín S, & Gil L, 1998: Regiones de Procedencia de *Quercus pirenaica* W, *Quercus faginea* Lam. y *Quercus canariensis* Willd. DGCONA, Madrid. 146 pp.
- Kitzberger T & Veblen TT, 1997: Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia, Argentina. *Ecoscience* 4, 508-520.
- Kitzberger T & Veblen TT, 1999: Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecol* 14: 1-15.

- Kitzberger T, Steinaker DF, & Veblen TT, 2000: Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- Krause GH & Weis E, 1991: Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 42: 313-349.
- Lande R, 1995: Mutation and conservation. *Conserv Biol* 9: 782-791.
- Lesica P & Allendorf FW, 1999: Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? *Rest Ecol* 7: 42-50.
- Li H-L, 1953: Present distribution and habitats of the conifers and taxads. *Evolution* 7: 245-261.
- Lynch M, 1996: A quantitative-genetic perspective on conservation issues. En: Avise JC & Hamrick JL (eds.) *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman and Hall, New York, NY, pp 471-501.
- Marchelli P, Gallo LA, Scholz F & Ziegenhagen B, 1998: Chloroplast DNA markers reveal a geographical divide across Argentinean southern beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. distribution area. *Theor Appl Genet* 97: 642-646.
- Marchelli P & Gallo LA, 2006: Multiple ice-age refugia in a southern beech of South America as evidenced by chloroplast DNA markers. *Conserv Gen* 7: 591-603.
- Markgraf V, 1984: Late Pleistocene and Holocene vegetation history of temperate Argentina: Lago Morenito, Bariloche. *Diss Bot.* 72 (Festschrift Welten): 235-254.
- Markgraf V, Bradbury JP & Fernández J, 1986: Bajada de Rahue, Province of Neuquén, Argentina: an interstadial deposit in northern Patagonia. *Palaeogeogr Palaeoclimatol* 56: 251-258.
- Markgraf V, MacGlone M & Hope G, 1995: Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems – a southern perspective. *Trends Ecol Evol* 10: 143-147.
- Markgraf V & Bianchi MM, 1999: Paleoenvironmental changes during the last 17,000 years in western Patagonia: Mallín Aguado, Province of Neuquén, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 19: 175-193.
- Martín S, Díaz-Fernández PM & De Miguel J, 1998: Regiones de Procedencia de Especies Forestales Españolas. Géneros *Abies*, *Fagus*, *Pinus* y *Quercus*. OA Parques Nacionales, Madrid. 38 pp.
- McKay J K, Christian CE, Harrison S & Rice KJ, 2005: "How local is local?" A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Rest Ecol* 13:432-440.
- Mitchell J, Lowe J, Wood R & Vellinga M, 2006: Extreme events due to human-induced climate change. *Philos T Roy Soc A* 364: 2117-2133.
- Müller-Starck G, Baradat Ph & Bergmann F, 1992: Genetic variation within European tree species. *New Forest* 6: 23-47.
- Musters GC, 1871: At Home with the Patagonians. A Year's Wanderings over Untrodden Ground from the Straits of Magellan to the Rio Negro. Ed. John Murray, London.
- Notivol E, García-Gil M, Alía R & Savolainen O, 2007: Genetic variation of growth rhythm traits in the limits of a latitudinal cline in Scots pine. *Can J Forest Res* 37: 540-541.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 1997: Natural vegetative propagation of *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) in marginal populations (resumen). II Southern Connection Congress, Valdivia, 6-11 ene. 1997.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 1998: Inheritance of isozyme variants in *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutelje. *Silvae Genet* 47, 15-20.
- Pastorino MJ, 2000: Genetic Variation and Reproduction System of *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Florin et Boutelje, a cypress endemic to the Andean-Patagonian Forest. Cuvillier Verlag, Göttingen, 165 p.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2000: Variación geográfica en peso de semilla en poblaciones naturales argentinas de "Ciprés de la Cordillera". *Bosque* 21: 95-109.
- Pastorino MJ, Gallo LA & Oudkerk, L, 2001: Aspectos genéticos a tener en cuenta en la cosecha comercial del "Ciprés de la Cordillera". *Patagonia Forestal* 7: 2-5.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2001: Linkage relationships as a useful tool to state interspecific gene homology: Case study with allozyme loci in *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Silvae Genet* 50: 233-239.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2002a: Efecto de la deriva genética en poblaciones marginales aisladas de 'Ciprés de la Cordillera' (*Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizzarri) (resumen). XXXI Congreso Argentino de Genética. La Plata, 17-20 sept. 2002.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2002b: Genetic drift evidence in marginal isolated populations of Patagonian Cypress (*Austrocedrus chilensis*) (resumen). International Conference Dygen "Dynamics and Conservation of Genetic Diversity in Forest Ecosystems". Strasbourg, 2-5 dic. 2002.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2002: Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the Andean-Patagonian Forest. *J Biogeogr* 29: 1167-1178.
- Pastorino MJ & Gregorius H-R, 2002: How many macrogametophytes per individual should be analyzed to genotype conifer seed trees at genetic markers? *Forest Genetics* 9: 47-53.
- Pastorino MJ, Gallo LA & Hattemer HH, 2004: Genetic variation in natural populations of *Austrocedrus chilensis*, a cypress of the Andean-Patagonian Forest. *Biochem Syst Ecol* 32: 993-1008.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2004: Los Cipreses de Pilcaniyeu, el extremo más árido de la distribución natural del Ciprés de la Cordillera. *Presencia (INTA)* 49: 17-19.
- Pastorino MJ, Dalla Salda G, Schlichter T & Gallo LA, 2005: Supervivencia de procedencias xéricas, mésicas y húmedas de Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizzarri) plantadas con y sin cobertura de pinos (resumen). I Reunión sobre ecología, conservación y uso de los bosques de ciprés de la cordillera "EcoCiprés". Esquel, 28-30 abril 2005.
- Pastorino MJ, Fariña MM, Bran D & Gallo LA, 2006a: Extremos geográficos de la distribución natural del "Ciprés de la Cordillera". *Bol Soc Argent Bot* 41: 307-311.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2006b: Mating system in a low-density natural population of the dioecious wind-pollinated Patagonian Cypress. *Genetica* 126: 315-321.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2009a: Preliminary operational genetic management units of a highly fragmented forest tree species of southern South America. *Forest Ecol Manag* 257: 2350-2358.
- Pastorino MJ & Gallo LA, 2009b: Definición de regiones de procedencia para las especies nativas de mayor potencial de domesticación: resultados preliminares en Ciprés de la Cordillera. Congreso Forestal Mundial. Buenos Aires, 18-23 octubre 2009.
- Pastorino MJ, Ghirardi S, Grosfeld J, Gallo LA & Puntieri J, 2010a: Genetic variation in architectural seedling traits of Patagonian cypress natural populations from the extremes of a precipitation range. *Ann Forest Sci* 67: 508-518.
- Pastorino MJ, Caballé G, Varela S & Gallo LA, 2010b: Variation in seedlings survival to drought stress of Patagonian cypress natural populations (resumen). *Evoltree conference: Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, Madrid.
- Pastorino MJ, 2012: How many seed transfer zones are necessary for the preservation of the genetic identity of *Austrocedrus chilensis* natural populations in Argentina? *Rest Ecol* 20: 551-554.
- Pastorino MJ, Aparicio AG, Marchelli P, Gallo LA, 2012: Genetic variation in seedling-water-use-efficiency of Patagonian Cypress populations from contrasting precipitation regimes assessed through carbon isotope discrimination. *Forest Systems* 21: 189-198.
- Pastorino MJ, Sá MS, Aparicio GA & Gallo LA, 2014: Variability in seedling emergence traits of Patagonian Cypress marginal steppe populations. *New Forests* 45: 119-129.
- Petit RJ, El Mousadik A & Pons O, 1998: Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conserv Biol* 12: 844-855.
- Pomponio MF, Torales S, Gallo LA, Pastorino MJ, Marchelli P, Cervera MT & Marcucci Poltri S, 2013: DNA sequence variation of drought-response candidate genes in *Austrocedrus chilensis*. *Electron J Biotechnol* 16. <http://dx.doi.org/10.2225/vol16-issue2-fulltext-7>.
- Pons O & Petit RJ, 1995: Estimation, variance and optimal sampling of gene diversity I. Haploid locus. *Theor Appl Genet* 90: 462-470.
- Prada A, Gordo J, De Miguel J, Mutke S, Catalán G, Iglesias S & Gil P, 1997: Regiones de Procedencia de *Pinus pinea* L. en España. DGCONA, Madrid. 120 pp.
- Prohaska F, 1976: The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. En: *Schwerdtfeger W (ed.) Climates of Central and South*

- America, volume 12 of Landsberg HE (ed. in chief) World Survey of Climatology. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York: 13-112.
- Rabassa J & Clapperton CM, 1990: Quaternary glaciations of the southern Andes. *Quaternary Sci Rev* 9: 153–174.
- Raffaella E & Gobbi ME, 1996: Seed bank composition and variability in *Austrocedrus chilensis* forest sites in Patagonia, Argentina. *Int J Ecol Environ Sci*, 22: 59–72.
- Rodríguez R, Matthei O & Quezada M, 1983: Flora Arbórea de Chile. Ed. Universidad de Concepción. 408 pp.
- Rothkugel M, 1913: Los incendios en los Andes Patagónicos. Boletín no. 3. Dirección General de Agricultura y Defensa Agrícola, Buenos Aires.
- Rothkugel M, 1916: Los bosques patagónicos. Talleres Gráficos del Ministerio de Agricultura de la Nación, Buenos Aires.
- Rusch V, Vila A, Marqués B, 2008: Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Forestaciones del noroeste de la Patagonia. Ediciones INTA, Buenos Aires. 89 pp.
- Rusticucci M & Barrucand M, 2004: Observed trends and changes in temperature extremes over Argentina. *J Climate* 17: 4099–4107.
- Sagarin RD & Gaines SD, 2002: The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecol Lett* 5: 137–147.
- SAGyP – INTA. 1990. Atlas de Suelos de la República Argentina. Proyecto PNUD Arg-85/019, Buenos Aires. Dos tomos, 1600 p. 39 mapas.
- Sakai A, 1971: Freezing resistance of relicts from the Arcto-Tertiary flora. *New Phytol* 70: 1199–1205.
- Sakai A & Larcher W, 1987: Frost survival of plants. *Ecological Studies* 62, Springer-Verlag, Berlin.
- SAyDS (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable), 2005: Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Buenos Aires, Argentina. [http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/UMSEF/File/PINBN/informe\\_nacional\\_pinbn.pdf](http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/UMSEF/File/PINBN/informe_nacional_pinbn.pdf).
- Simkin T & Siebert L, 1994: Volcanoes of the world, 2nd edn. Geoscience Press and Smithsonian Institution, Tucson, AZ, p. 349.
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional), 1992. Estadísticas Climatológicas 1981–1990 Serie B No. 37. Servicio Meteorológico Nacional, Buenos Aires.
- Sneath PHA & Sokal RR, 1973: Numerical Taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco. 573 pp.
- Soil Survey Staff, 1975: Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook N° 436. Washington D.C.
- Soil Survey Staff, 1999: Soil Taxonomy. Second Edition. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook N° 436. Washington D.C.
- Souto CP, Heinemann K, Kitzberger T, Newton AC & Premoli AC, 2012: Genetic diversity and structure in *Austrocedrus chilensis* populations: implications for dryland forest restoration. *Rest Ecol* 20: 568-575.
- Tortorelli LA, 1956: Maderas y Bosques Argentinos. Acme, Buenos Aires. 910 pp.
- Urretavizcaya MF & Defossé GE, 2004: Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecol Manag* 187: 361-372.
- Veblen TT & Schlegel FM, 1982: Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4: 73–115.
- Veblen TT, Kitzberger T, Villalba R & Donnegan J, 1999: Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecol Monogr* 69: 47–67.
- Veit H & Garleff K, 1995: Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En: Armesto JJ, Villagrán C & Arroyo MTK (eds.). *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Univ. Chile, Santiago: 29-49.
- Vergara R, 2000: Regiones de procedencia de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua*. En: Domesticación y Mejora Genética de Raulí y Roble, Ipinza CR, Gutierrez CB & Emhart SV (eds.). Instituto Forestal Universidad Austral de Chile: 121-132.
- Villagrán C, Moreno P & Villa R, 1996: Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En: Armesto JJ, Villagrán C & Kalin Arroyo M (eds.). *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*, pp. 51-70. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Villalba R & Veblen TT, 1997: Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *J Ecol* 85: 113-124.
- Villalba R & Veblen TT, 1998: Annual- versus decadal-scale climatic influences on tree establishment and mortality in northern Patagonia. En: Beniston M & Innes J (eds). *The Impacts of Climate Variability on Forests*, pp. 145–170. Springer, Berlin.
- West-Eberhard MJ, 2003: Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press, Oxford. 816 pp.
- White TL, Adams WT & Neale DB, 2007: Forest Genetics. CABI Publishing, Wallingford. 682 pp.
- Widmer A & Lexer C, 2001: Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity. *Trends Ecol Evol* 16: 267-269.

La forestación con especies nativas es una alternativa de creciente interés tanto para fines de restauración ecosistémica como productivos. El manejo sustentable de sus recursos genéticos requiere la definición de unidades operativas de gestión. No contar con estas herramientas acarrea riesgos de mala adaptación y contaminación genética, con consecuencias posiblemente irreversibles que dejaríamos como herencia a las generaciones futuras.

Desde la Unidad de Genética Ecológica y Mejoramiento Forestal del INTA – EEA Bariloche hemos desarrollado esta propuesta de Regiones de Procedencia para el Ciprés de la Cordillera, una especie clave de los ecosistemas forestales de Nordpatagonia que a la vez tiene potencial productivo. Esta propuesta cristaliza 20 años de estudio sobre los recursos genéticos de la especie en una herramienta indispensable para la gestión.

Un producto como el que aquí presentamos es novedoso en nuestro país y viene a llenar un bache de conocimiento de importancia en la toma de decisiones sobre los recursos genéticos de una especie nativa, en este caso el Ciprés de la Cordillera. Esperamos que nuestra experiencia sirva para señalar un rumbo a seguir con otras especies forestales de la Argentina de igual o mayor relevancia.



ISBN: 978-987-521-596-2



Ministerio de  
Agricultura, Ganadería y Pesca  
Presidencia de la Nación