

Tendencias ontogenéticas en el tamaño y la forma de las hojas de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae)

JAVIER G PUNTIERI^{1,✉}, MARÍA A DAMASCOS² & MARÍA S SOUZA³

¹ Departamento de Botánica, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, ARGENTINA

² Depto. de Ecología, Centro Regional Univ. Bariloche, Univ. Nac. del Comahue, Bariloche, ARGENTINA

³ Laboratorio LIBIQUIMA, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, ARGENTINA

RESUMEN. Se estudiaron las variaciones en el área, la longitud y la relación entre longitud y ancho máximo de las hojas de *Nothofagus pumilio* a lo largo de los brotes y entre brotes de diferente tamaño. En tres poblaciones se registraron tendencias semejantes en cuanto al tamaño y la forma de las láminas a lo largo de brotes de tamaño similar. En los brotes cortos, de tres nomofilos, el tamaño de la lámina se incrementó desde el nomofilo más proximal hasta el más distal. En brotes con mayor número de hojas, el tamaño de la lámina aumentó desde la hoja más proximal a la hoja en posición 4 ó 5 y tendió a disminuir desde ésta hacia hojas más distales. Los brotes cortos, que se desarrollan hacia el centro de la copa del árbol (presumiblemente más sombreado), tienden a presentar láminas más pequeñas que los brotes de mayor tamaño, cuya posición en el árbol es más periférica (y menos sombreada). Dado el reducido tamaño de las hojas más distales de los brotes de tamaño intermedio y largo, la capacidad de aprovechamiento fotosintético del espacio alcanzado por esos brotes sería, en el corto plazo, limitada. [Palabras clave: área foliar, gradientes ontogenéticos, longitud de hojas, *Nothofagus pumilio*, tamaño de brotes.]

ABSTRACT. *Ontogenetic tendencies in the size and form of leaves in Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae):* Variations in the area, length and length/width ratio of *Nothofagus pumilio* leaves along shoots and among shoots of different size were studied. For three populations of trees, similar tendencies in leaf size and form were found for shoots of similar size. In short shoots, those with three green leaves, the size of the lamina tended to increase from the proximal to the distal leaf. In shoots with more leaves, the size of the lamina increased from the most proximal leaf to the fourth or fifth leaf and decreased from these leaves to the most distal ones. Short shoots, which were found close to the centre of the crown (in presumably more shaded conditions) tended to have smaller leaves than longer shoots, which developed in more peripheral (and less shaded) placements. Since distal leaves of shoots of intermediate and large length tend to be relatively small, the capacity of these shoots to take photosynthetic advantage of their size would be limited in the short term. [Keywords: leaf area, leaf length, *Nothofagus pumilio*, ontogenetic gradients, shoot size.]

INTRODUCCIÓN

Las variaciones que se presentan en el tamaño y la forma de las hojas dentro de cada especie de planta han interesado a los científicos por siglos (Critchfield 1960; Barthélémy et al. 1997). Parte de estas variaciones resulta de una serie de gradientes de origen endógeno (factores ontogenéticos): el tamaño y la forma de una hoja dependerían de las edades cronológica y fisiológica de la planta que la desarrolla,

de la posición del meristema generador de la hoja en la planta y de la posición de la hoja en ese meristema (Smith & Hake 1992; Jones 2001). Sin embargo, la gran mayoría de los estudios sobre las variaciones intraespecíficas en el tamaño y la forma de las hojas se ha centrado en los efectos de factores ambientales (e.g., Dale 1965; Bull 1968; Auld et al. 1978; Farris 1984; Gratani 1996; Lambers et al. 1998; Reich et al. 1998; Garnier et al. 1999; Roderick et al. 1999). Tanto estos estudios como otros enfocados en el desarrollo de modelos que vincu-

✉ Depto. de Botánica, Univ. Nacional del Comahue; Quintral 1250; 8400 Bariloche, ARGENTINA. jpuntier@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 6 agosto 2001; Revisado: 9 octubre 2001
Aceptado: 15 octubre 2001

lan la forma y el funcionamiento de las hojas (Parkhurst & Loucks 1972; Givnish & Vermeij 1976; Orians & Solbrig 1977; Smith & Nobel 1977; Givnish 1979; Niklas 1999) desestiman el efecto de los mencionados gradientes ontogenéticos. Algunas de las conclusiones de estos estudios, como la relación negativa entre tamaño foliar e intensidad de luz incidente (Morales et al. 1991, 1992; Smith et al. 1998), son a menudo extendidas a especies cuyos gradientes ontogenéticos de tamaño foliar se desconocen (e.g., Loewe et al. 1997; Barrera et al. 2000). En el caso de las especies arbóreas, las tendencias ontogenéticas en el tamaño y la forma de las hojas pueden expresarse a lo largo de muchos años, de manera que el efecto puntual de determinado factor ambiental sobre esas variables puede resultar de difícil predicción (Barthélémy et al. 1997; Nicolini & Chanson 1999).

En especies arbóreas, es posible la diferenciación de los efectos de tendencias ontogenéticas y de factores ambientales sobre la morfología foliar a partir del reconocimiento y categorización de sus unidades estructurales, es decir, ejes y brotes. La identificación de variaciones sistemáticas en determinadas características foliares de unidades estructurales semejantes en individuos que se desarrollan bajo diferentes condiciones se considera una prueba de la existencia de tendencias ontogenéticas (Barthélémy et al. 1997). En el presente estudio se analizan las variaciones en el tamaño y la forma de las hojas de lenga, *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae), a lo largo de brotes de diferentes tamaños desarrollados por árboles pertenecientes a tres poblaciones espontáneas. Observaciones previas sugerían la existencia de variaciones en el tamaño y la forma de las hojas de esta especie entre brotes y a lo largo de un mismo brote, aunque no existía información numérica que indicara si tales variaciones morfológicas respondían a tendencias ontogenéticas. También se observaron variaciones en el tamaño de los primordios dentro de yemas (Souza et al. 2000).

Nothofagus pumilio es una especie decidua maderable de gran importancia en los Andes del sur de Argentina y Chile (Martínez-Pastur et al. 2000). Forma bosques puros en el límite altitudinal de los Bosques Subantárticos y bosques mixtos a menor altitud (Loewe et al. 1997; Bava 1998). Esta especie se encuentra entre el

nivel del mar, en Tierra del Fuego, y los 1800 m.s.n.m. en la provincia de Neuquén. En *N. pumilio*, el crecimiento en longitud de los ejes es rítmico. En cada estación de crecimiento (primavera-verano), se produce el alargamiento ininterrumpido de un nuevo brote en el extremo distal de cada eje (Barthélémy et al. 1999). En esta especie, la mayoría de los brotes que se desarrollan deriva de yemas axilares; la formación de yemas terminales es poco frecuente. En el norte de la Patagonia, la brotación en *N. pumilio* se inicia, cada año, entre mediados de septiembre y mediados de octubre (Rusch 1993).

La copa de los individuos jóvenes de *N. pumilio* desarrollados en ambientes abiertos se compone de varios tipos de ejes que, según estudios previos, pueden categorizarse en: 1) tronco, o eje vertical, 2) ramas principales, 3) ramas secundarias y 4) ramas cortas (Puntieri et al. 1999). Las ramas principales son ejes que crecen en forma inclinada u horizontal a partir de la porción distal de cada brote del tronco. A partir de estas ramas de larga vida se origina gran parte del volumen de ramas de la copa. Las ramas secundarias son ejes horizontales de menor vigor y vida más corta que las ramas principales; derivan del tronco o de ramas principales. Las ramas cortas son ejes horizontales o verticales que derivan del tronco, las ramas principales o las ramas secundarias (Barthélémy et al. 1999). En esta especie, la longitud, el número de nudos y la finalización del alargamiento de los brotes suelen ser máximos para el tronco y mínimos para las ramas cortas (Puntieri et al. 1999).

MÉTODOS

Las muestras fueron tomadas de sitios ubicados en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Argentina). En esta región, los suelos derivan principalmente de cenizas volcánicas (Scoppa 1998) y las precipitaciones están concentradas en otoño e invierno (Conti 1998). Se seleccionaron tres sitios de muestreo en los cuales *N. pumilio* es la especie arbórea dominante. Uno de estos sitios se encuentra en la porción más baja de la ladera NE del Cerro Catedral (41°09'S; 71°30'O, 1000 m.s.n.m., precipitación anual: ~1400 mm; Barros et al. 1983) donde actualmente, debido a la intervención del hombre sobre el bosque nativo de *N. pumilio*, se encuentran pequeños manchones de árbo-

les de esta especie rodeados por matorrales de *Nothofagus antarctica* y *Chusquea culeou*. El segundo sitio de muestreo se encuentra en el Cerro Otto (41°09'S; 71°10'O, 1350 m.s.n.m., precipitación anual: ~800 mm; Conti 1998), donde la intervención humana ha originado claros de más de 100 m² entre los árboles adultos de *N. pumilio* remanentes del bosque original. Dichos claros se encuentran ocupados por la abundante regeneración de esta especie. El tercer sitio de muestreo es el Valle del Chall-Huaco (denominado Chall-Huaco de aquí en adelante; 41°09'S; 71°18'O, 1350 m.s.n.m., precipitación anual: ~1100 mm; Barros et al. 1983), el cual está incluido en un área protegida donde la cobertura de individuos adultos de *N. pumilio* es relativamente alta; la regeneración de *N. pumilio* en este sitio tiene lugar bajo pequeños claros del dosel. Además de las precipitaciones, la principal diferencia ambiental entre los sitios de regeneración de *N. pumilio* seleccionados reside en el grado de luminosidad, que es relativamente bajo para los individuos jóvenes de Chall-Huaco, intermedio para los del Cerro Otto y elevado para los del Cerro Catedral.

En cada sitio se cortaron brotes de árboles jóvenes en fase de crecimiento vigoroso (Barthélémy et al. 1999), de entre 11 y 21 años de edad, con un diámetro del tronco (a 1.5 m de altura) de entre 2.7 y 5.5 cm. Se cosecharon brotes al final del período de alargamiento de los mismos, mientras sus nomofilos se encontraban en pie. No se consideraron en el presente estudio las hojas escumiformes o catafilos (que en esta especie suelen presentarse en número de cuatro; Puntieri et al. 1999; Souza et al. 2000). A fin de abarcar en la mayor medida posible los diferentes tamaños de brotes desarrollados en esta especie, se cosecharon cuatro brotes por árbol, cada uno correspondiente a uno de los cuatro ejes indicados arriba (tronco, ramas principales, ramas secundarias y ramas cortas). La variación intra-individual en el tamaño de las hojas de cada tipo de brote no fue considerada en este estudio.

Se realizó un primer muestreo en los tres sitios al final del período de crecimiento 1996-1997. El número de árboles seleccionados por sitio fue de 14 en Cerro Catedral, 15 en Chall-Huaco y 16 en Cerro Otto. Con el objetivo de analizar las variaciones interanuales en el tamaño y la forma de las hojas, se realizó

un segundo muestreo de brotes a partir de una muestra (independiente de la primera) de 65 árboles del Cerro Otto luego de finalizado el período de crecimiento 1997-1998.

Se registró el número de nomofilos de cada brote muestreado. A cada nomofilo de cada brote se le asignó un número de rango correspondiente a su posición contada a partir del extremo proximal de su brote portador. Se midieron con calibre la longitud y el ancho máximo de la lámina de cada nomofilo, con una precisión de 0.1 mm. De todos los brotes muestreados al finalizar el período de crecimiento 1996-1997 se midió la superficie (unifacial) de cada lámina, escaneada con el programa SIGMA SCAN. La medición del tamaño sólo se realizó sobre aquellas láminas no dañadas o poco dañadas; las láminas severamente dañadas (aproximadamente más del 25% de la lámina faltante) fueron descartadas. Se registró el número de láminas severamente dañadas (aparentemente por insectos) por brote. Los brotes con más del 25% de las láminas faltantes fueron excluidos de las comparaciones estadísticas.

Para cada sitio, los brotes fueron agrupados según el número de nomofilos, en concordancia con estudios previos sobre esta especie (Puntieri et al. 1999; Souza et al. 2000). Los grupos considerados fueron: 1) grupo 1: brotes con 3 nomofilos; 2) grupo 2: brotes con 4-10 nomofilos; 3) grupo 3: brotes con 11-15 nomofilos; 4) grupo 4: brotes con 16-20 nomofilos; y 5) grupo 5: brotes con 21-29 nomofilos (Tabla 1). Se encontraron brotes con más de 29

Tabla 1. Número de brotes de *N. pumilio* en cada grupo de tamaño de brote en los sitios de muestreo del Parque Nacional Nahuel Huapi. Los grupos están definidos en *Métodos*.

Table 1. Number of shoots of *N. pumilio* for each shoot-size group in sampling sites in Nahuel Huapi National Park. Groups are defined in *Methods*.

Grupo	Sitio			
	Cerro Catedral	Chall-Huaco	Cerro Otto	
			1996-1997	1997-1998
1	14	15	16	65
2	17	12	11	51
3	11	14	18	48
4	9	11	6	21
5	5	8	13	15

nomofilos, pero su número fue demasiado bajo, de manera que no fueron considerados. Para cada grupo de cada sitio se obtuvieron promedios de la longitud, la relación longitud/ancho (que se utilizó como indicador de la forma de la lámina) y la superficie para cada posición de los nomofilos sobre los brotes. Se realizaron comparaciones de estas tres variables entre grupos de tamaño de brote y entre sitios para las posiciones 3, 8, 12 y 16, contadas a partir del extremo proximal de los brotes. Las láminas en posición 3 se compararon entre los cinco grupos. Las láminas en posición 8 se compararon entre los grupos 2 a 5, aquellas en posición 12 entre los grupos 3 a 5 y aquellas en posición 16 entre los grupos 4 y 5. Las comparaciones se realizaron mediante ANOVA de dos factores para diseños no balanceados (Sokal & Rohlf 1981), usando los sitios y los grupos de tamaño de brote como factores. Para la longitud y la relación longitud/ancho de la lámina se realizaron comparaciones entre Cerro Cathedral, Chall-Huaco (muestreo de 1996-1997), Cerro Otto de 1996-1997 y Ce-

rrro Otto de 1997-1998. En el caso de la superficie de la lámina se compararon las tres muestras de brotes desarrollados en 1996-1997.

RESULTADOS

En todos los grupos de tamaño de brote la longitud de la lámina se incrementó desde el nomofilo en posición 1 al nomofilo en posición 3 a 5 (Figura 1). En los grupos 2 a 5, la longitud de la lámina decreció desde la posición 4 ó 5 hacia posiciones más distales. Esta disminución de la longitud de la lámina fue más notable y consistente en los brotes más cortos que en los más largos. La longitud de la lámina varió irregularmente para las posiciones más distales de los brotes del grupo 5. Tanto el grupo de tamaño de brote como el sitio afectaron significativamente la longitud de la lámina para las posiciones 3, 8 y 12 (Tabla 2). La longitud de la lámina de las hojas en posición 16 fue significativamente afectada por el número de nomofilos del brote portador, pero no difirió entre sitios. La interacción entre gru-

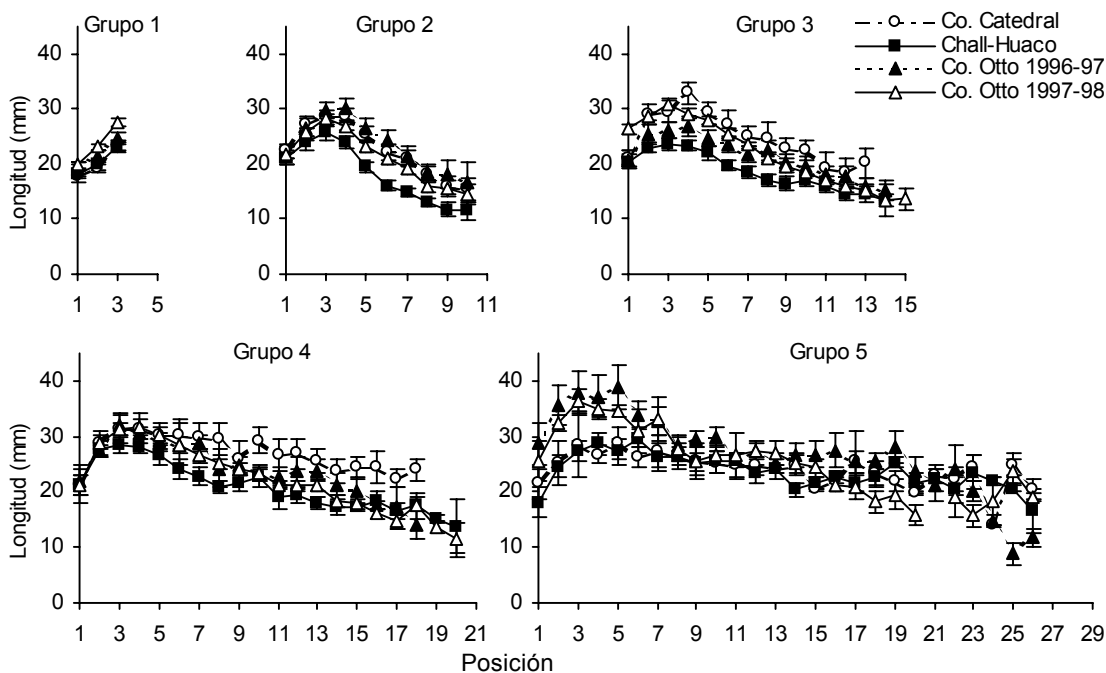


Figura 1. Longitud (promedio \pm EE) de la lámina de nomofilos de *N. pumilio* de los sitios de muestreo del Parque Nacional Nahuel Huapi, expresados en función del número de rango del nomofilo contado a partir del extremo proximal del brote portador. Se muestran los valores para cada grupo de tamaño de brote definido en *Métodos*.

Figure 1. Mean (\pm SE) length of leaf lamina for *N. pumilio* in sampling sites in Nahuel Huapi National Park, expressed according to the rank number of the leaf on its bearing shoot (counted from the shoot's proximal end). Values for each shoot-size group defined in *Methods* are shown.

po de tamaño de brote y sitio fue significativa en el caso de la longitud de las láminas en posiciones 3 y 16. Para una posición determinada, las hojas de brotes con mayor número de nomofilos presentaron una lámina de mayor longitud que las de menor número de nomofilos. En términos generales, las hojas de los brotes de Chall-Huaco presentaron láminas algo más cortas (para una posición determinada) que aquellas de los otros sitios (Figura 1).

En los brotes de los grupos 1 y 2, la relación longitud/ancho de la lámina se incrementó desde las hojas proximales a las hojas en posiciones intermedias o distales (Figura 2). En los grupos 3 y 4, esta relación tendió a incrementarse desde las hojas más proximales a las hojas en posiciones intermedias y a decrecer para las hojas distales. Las variaciones en el grupo 5 dependieron del sitio considerado, aunque en la mayoría de los brotes las hojas en posiciones 7 a 15 tendieron a presentar una lámina con relación longitud/ancho mayor que la de hojas más proximales y más distales. En

todos los sitios la relación longitud/ancho de la lámina de hojas en posición 3 fue significativamente menor para el grupo 1 que para los otros grupos (Figura 2 y Tabla 2). Para las láminas de las hojas en posiciones 8, 12 y 16, esa relación fue independiente tanto del grupo de tamaño de brote como del sitio. Para cada grupo de tamaño de brote, las hojas de Cerro Catedral y de Chall-Huaco tendieron a presentar una lámina con relación longitud/ancho mayor que aquellas de Cerro Otto (Figura 2). La interacción entre grupo y sitio no afectó significativamente la relación longitud/ancho de la lámina para ninguna de las posiciones consideradas (Tabla 2).

En los brotes del grupo 1, la superficie de la lámina se incrementó linealmente desde las hojas proximales a las hojas distales (Figura 3). En los brotes de los grupos 2, 3 y 4, la superficie de la lámina se incrementó desde la hoja más proximal a las hojas en posiciones 3 a 4, y decreció gradualmente para hojas más distales. En los brotes del grupo 5 se presentó un segundo pico en los valores de superficie de

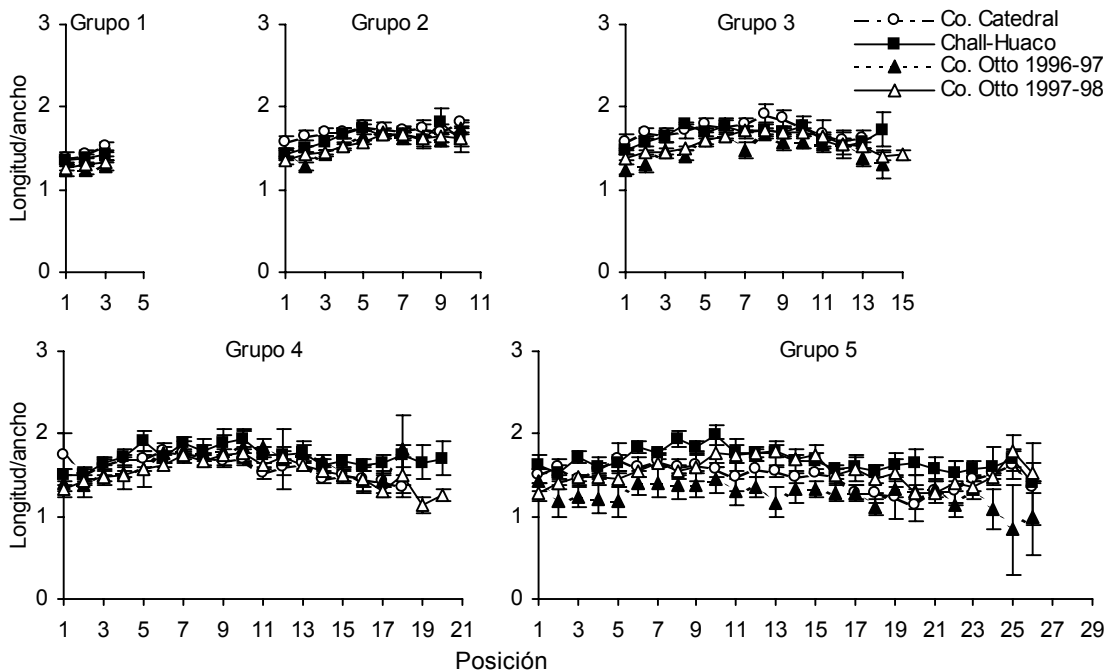


Figura 2. Relación entre la longitud y el ancho de la lámina (promedio \pm EE) en láminas de nomofilos de *N. pumilio* de los sitios de muestreo del Parque Nacional Nahuel Huapi, expresados en función del número de rango del nomofilo contado a partir del extremo proximal del brote portador. Se muestran los valores para cada grupo de tamaño de brote definido en *Métodos*.

Figure 2. Mean (\pm SE) length/width ratio of individual leaves of *N. pumilio* in sampling sites in Nahuel Huapi National Park, expressed according to the rank number of the leaf on its bearing shoot (counted from the shoot's proximal end). Values for each shoot-size group defined in *Methods* are shown.

Table 2. Efectos del grupo de tamaño de brote (1 a 5), del sitio (Cerro Catedral, Chall-Huaco y Cerro Otto) y de su interacción sobre la longitud, la relación longitud/ancho y la superficie de la lámina en *N. pumilio*, para hojas en posiciones 3, 8, 12 y 16, contadas a partir del extremo proximal del brote portador. Se muestran los valores del estadístico *F* de Fisher. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$.

Table 2. Effects of shoot-size group (1 to 5), site (Cerro Catedral, Chall-Huaco and Cerro Otto) and their interaction on the length, the length/width ratio and the area of the lamina in *N. pumilio*, for leaves in positions 3, 8, 12 and 16, counted from their bearing shoot's proximal end. Values for the Fisher's statistic *F* are shown. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$.

	Grupo	Sitio	Interacción
Longitud			
posición			
3	12.7 ***	10.8 ***	2.0 *
8	27.5 ***	6.6 ***	0.8 ns
12	32.0 ***	3.8 *	1.0 ns
16	7.9 **	1.8 ns	2.8 *
Longitud/ancho			
posición			
3	7.0 ***	13.1 ***	1.1 ns
8	2.2 ns	2.6 ns	1.8 ns
12	1.3 ns	1.2 ns	1.2 ns
16	0.1 ns	1.2 ns	0.3 ns
Superficie			
posición			
3	5.7 ***	5.9 **	1.3 ns
8	17.3 ***	11.5 ***	1.1 ns
12	15.2 ***	6.2 **	1.3 ns
16	1.3 ns	1.6 ns	1.4 ns

la lámina para hojas en posiciones intermedias a distales (Figura 3). La superficie de la lámina de las hojas en posiciones 3, 8 y 12 dependió del grupo de tamaño de brote (mayor para brotes mayores) y del sitio (menor para Chall-Huaco que para los otros). La superficie de la lámina de las hojas en posición 16 no dependió del grupo ni del sitio (Tabla 2). Para ninguna de las posiciones se encontró un efecto significativo de la interacción entre grupo y sitio sobre la superficie de la lámina.

Para todas las muestras, el porcentaje de láminas dañadas por brote tendió a ser menor en brotes cortos que en brotes largos (Figura 4). En este sentido, la mayor variación entre grupos de tamaño de brote se presentó para Cerro Catedral, y la menor para Chall-Huaco.

DISCUSIÓN

Variaciones ontogenéticas

Este estudio muestra que tanto el tamaño como la forma de la lámina de las hojas de *N. pumilio* varían siguiendo gradientes relacionados tanto con la posición de la hoja desde el extremo proximal del brote que la porta, como con la posición del brote portador en el árbol. El incremento en la longitud y la superficie de la lámina desde la hoja más proximal hasta hojas ubicadas en los tres o cuatro nudos siguientes hacia el extremo distal del brote, parece ser una tendencia general en todos los tipos de brotes, independientemente del tamaño del brote y del sitio donde se desarrolla el árbol que lo porta (Figura 5). Asimismo, el decrecimiento en la longitud de la lámina hacia el extremo distal de brotes de más de tres nomofilos parece ser una característica de esta especie. En *N. pumilio*, las hojas que se desarrollan cerca del extremo proximal de un brote tienden a presentar una lámina de contorno más ampliamente ovado (i.e., con una baja relación longitud/ancho) que hojas más distales del mismo brote. Esta tendencia es menos notable para brotes de mayor tamaño que para brotes más cortos.

Las tendencias en cuanto a la longitud, la superficie y la relación longitud/ancho de la lámina hacia el extremo distal de brotes con más de 20 nudos fueron menos consistentes que las mencionadas para brotes más cortos. Esta discrepancia podría deberse a que los brotes de *N. pumilio* de más de 20 nudos suelen presentar algunas hojas neoformadas (i.e., que se alargan al tiempo que se diferencian) distalmente con respecto a sus hojas preformadas (i.e., diferenciadas como parte de una yema con anterioridad al alargamiento del brote) (Souza et al. 2000). Las variaciones entre brotes en cuanto al número de hojas preformadas podrían determinar que, al promediar tamaños de láminas para una posición cercana al extremo distal de un brote, se estuvieran considerando, sin distinción, hojas preformadas y hojas neoformadas. Como se observa en otras especies, el tamaño y la forma de hojas preformadas y de hojas neoformadas de la misma especie pueden diferir (Critchfield 1960; Barthélémy et al. 1997). Esta combinación incrementaría la dispersión de los datos alrededor de los promedios. El alto porcentaje de hojas distales de los brotes lar-

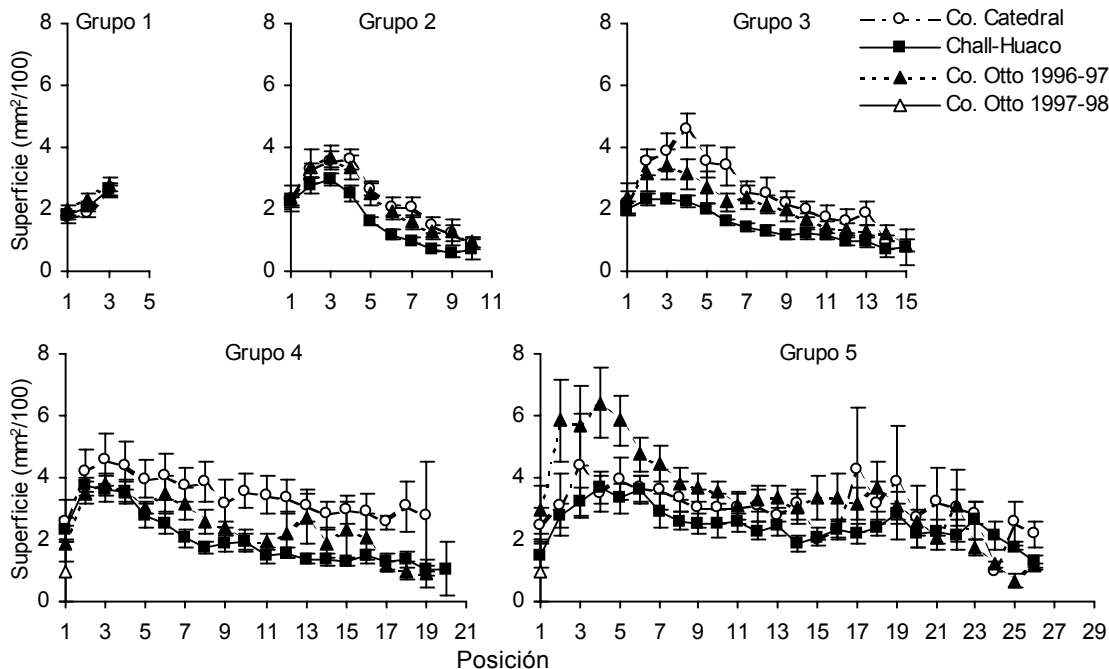


Figura 3. Superficie (promedio \pm EE) de la lámina de nomofilos de *N. pumilio* de los sitios de muestreo del Parque Nacional Nahuel Huapi, expresados en función del número de rango del nomofilo contado a partir del extremo proximal del brote portador. Se muestran los valores para cada grupo de tamaño de brote definido en *Métodos*.

Figure 3. Mean (\pm SE) area of individual leaves of *N. pumilio* in sampling sites in Nahuel Huapi National Park, expressed according to the rank number of the leaf on its bearing shoot (counted from the shoot's proximal end). Values for each shoot-size group defined in *Methods* are shown.

gos que fueron descartadas de los cálculos por encontrarse seriamente dañadas habría incrementado aún más dicha dispersión.

Ocupación del espacio

En *N. pumilio*, el tamaño de un brote es sumamente variable y depende de su posición en el árbol (Puntieri et al. 1999; Souza et al. 2000), como en otras especies (Sabatier et al. 1998; Sabatier & Barthélémy 1999). En los árboles jóvenes de esta especie, las denominadas ramas cortas se suelen desarrollar en posiciones no periféricas de la copa, a partir de yemas ubicadas cerca de los extremos proximales de ramas de mayor tamaño. Los brotes de las ramas cortas, que poseen tres nomofilos sobre un tallo de menos de 1 cm de longitud, serían un medio eficiente para interceptar radiaciones en los micrositos cercanos al tronco del árbol, donde solo llega la luz que no es interceptada por los órganos más periféricos de la planta. El escaso desarrollo del tallo de las ramas cortas, que en muchas ocasiones se

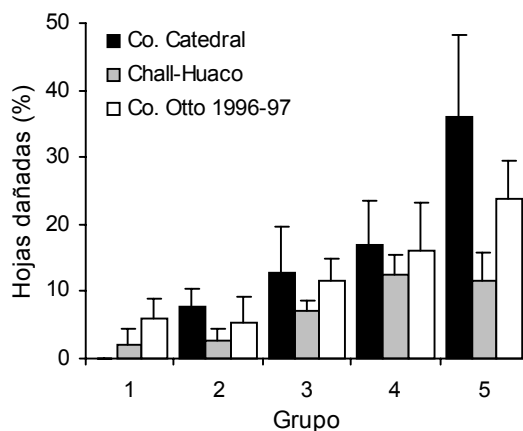


Figura 4. Porcentaje (+ EE) de hojas con más del 25% de la lámina faltante en brotes de *N. pumilio* correspondientes a diferentes grupos de tamaño de brote en los sitios de muestreo del Parque Nacional Nahuel Huapi. Los grupos están definidos en *Métodos*.

Figure 4. Percentage (+ SE) of leaves with more than 25% of the blade missing per shoot of *N. pumilio* according to shoot-size group in sampling sites in Nahuel Huapi National Park. Groups are defined in *Methods*.

orienta verticalmente, permite a estas ramas ocupar por varios años sitios lumínicamente favorables en el interior de la copa, aumentando el nivel de utilización fotosintética del espacio ocupado por la copa del árbol. Aunque los brotes cortos se desarrollan en un microambiente más sombreado que aquél en el que se desarrollan las ramas más periféricas (de mayor tamaño), las hojas de los brotes cortos tienden a ser menores que aquellas de los brotes periféricos. Este resultado se opone a la idea, generalmente aceptada, de que hojas desarrolladas en ambientes más sombríos presentan mayor tamaño que aquellas desarrolladas en ambientes menos sombríos (e.g., Björkman 1981; Morales et al. 1991; Poorter 1999). En un estudio sobre *Fagus sylvatica* se han identificado variaciones en el tamaño de las hojas de los brotes cortos siguiendo un

gradiente (no considerado en el presente estudio) que se expresa entre la juventud y la senescencia del árbol (Nicolini & Chanson 1999).

Los brotes de tamaño intermedio de *N. pumilio* (entre 4 y 20 nomofilos) se forman en la periferia de la copa. Podría considerarse que estos brotes juegan un papel exploratorio, incrementando el volumen en el que el árbol puede captar las radiaciones necesarias para la fotosíntesis (Givnish 1995). Sin embargo, dado el gradiente de tamaño decreciente de las hojas hacia el extremo distal de estos brotes, la mayor proporción del área foliar de esos brotes se despliega cerca del extremo proximal de los mismos. Las reglas arquitecturales de ésta y de otras especies del género *Nothofagus* determinan que las yemas localizadas cerca del extremo distal de un brote sean las que presentan mayor potencialidad de desarrollo de brotes largos (Puntieri et al. 1999; Souza et al. 2000). De modo que el desarrollo de un brote de tamaño intermedio en *N. pumilio* representaría un beneficio para la planta en términos de exploración del ambiente circundante, principalmente un año después del alargamiento de ese brote, cuando el mismo emite, a su vez, nuevos brotes.

Dada la mayor concentración del área foliar hacia el extremo distal en los brotes de más de 20 hojas, el desarrollo de estos brotes en *N. pumilio* representaría, en términos de ocupación de nuevo espacio, una ventaja más inmediata que aquella proporcionada por los brotes de tamaño intermedio. Si bien el desarrollo de hojas mayores en el extremo distal de los brotes de mayor tamaño de *N. pumilio* parece ser ventajoso para la exploración del espacio circundante, un alto porcentaje de esas hojas se encuentran dañadas al finalizar el período de crecimiento. Las observaciones realizadas no nos permiten llegar a conclusiones en este sentido. A juzgar por la elevada proporción de hojas distales aparentemente cortadas o con daño de variada intensidad provocado por insectos (se han observado larvas de Lepidoptera, aún no identificadas), dichas hojas parecen ser más apetecidas por los herbívoros que las hojas más proximales o las hojas de brotes más cortos. Se desconoce si esa preferencia resulta de diferencias de palatabilidad entre hojas desarrolladas en diferentes momentos del período de crecimiento (e.g.,

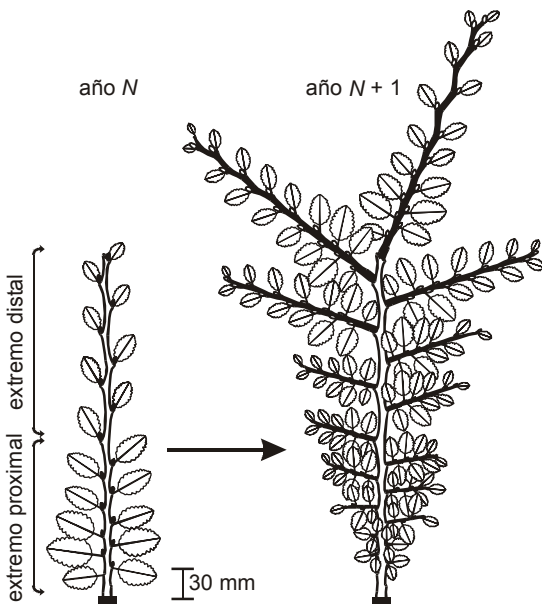


Figura 5. Representación semi-esquemática de un brote de *N. pumilio* de tamaño intermedio inmediatamente después de su alargamiento (año N , izquierda, tallo blanco) y un año después de su alargamiento (año $N + 1$, derecha), al finalizar el alargamiento de los brotes (tallo negro) derivados de sus yemas axilares.

Figure 5. Semi-diagrammatic representation of a *N. pumilio* shoot of intermediate size in year N (left), immediately after its extension (stem in white) and in year $N + 1$ (right), after the extension of the shoots (stem in black) derived from its axillary buds.

entre hojas preformadas y neoformadas) o del comportamiento de los herbívoros. En otras especies de plantas se ha demostrado que el momento de desarrollo de una hoja podría vincularse con su resistencia a los efectos perjudiciales de factores ambientales (ver Orians & Solbrig 1977; Fliervoet & Van de Ven 1984; Reich et al. 1998).

Efectos ambientales sobre el tamaño de las hojas

Las diferencias entre las poblaciones muestreadas, en términos de tamaño y forma de la lámina, dependieron del tamaño del brote considerado: esas diferencias fueron mayores para brotes de tamaño intermedio que para los brotes más cortos o los más largos. El nivel de radiación incidente sobre los árboles muestreados habría decrecido desde Cerro Catedral a Chall-Huaco, al igual que el tamaño promedio de las hojas de los brotes de tamaño intermedio. Esto se contrapone con lo observado en otras especies (ver Björkman 1981; Smith et al. 1998). Factores genéticos y factores ambientales diferentes de la luz incidente podrían estar involucrados en las diferencias entre sitios en cuanto al tamaño de las hojas, como se observó en otras especies (Smith & Hake 1992; Kull & Niinemets 1993; Gratani 1996). Es probable que por lo menos algunas de las diferencias encontradas entre poblaciones de *N. pumilio* en cuanto al tamaño de las hojas (Rusch 1993; Barrera et al. 2000) se deban al efecto de factores ambientales sobre la maduración de los ejes y, como resultado, sobre la probabilidad de desarrollo de determinado tipo de brote (con las hojas que lo caracteriza).

Es interesante destacar la baja diferencia encontrada en cuanto a la longitud y la forma de las láminas entre los dos muestreos realizados en árboles del mismo sitio en dos años sucesivos. Este resultado parece indicar que las variaciones interanuales en las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollan los brotes de una planta no afectan en forma significativa el tamaño y la forma de las hojas. La realización de estudios que incluyan la medición no destructiva de hojas a lo largo de la ontogenia de distintos tipos de ejes de los mismos individuos contribuiría a un mejor discernimiento entre las influencias ambientales y las influencias ontogenéticas sobre la morfología y la fisiología foliares.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a D. Barthélémy, E. Nicolini y E. Raffaele por sus comentarios y discusiones sobre el tema de este trabajo. Este estudio es parte de un proyecto financiado por la Universidad Nacional del Comahue (proyecto B704) y por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) (PEI 0800/98). JPG es Investigador Asistente del CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

- AULD, BA; MD DENNETT & J ELSTON. 1978. The effect of temperature changes on the expansion of individual leaves of *Vicia faba* L. *Ann. Bot.* **42**:877–888.
- BARRERA, MD; JL FRANGI; LL RICHTER; MH PERDOMO & L PINEDO. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.* **11**:179–188.
- BARROS, VR; VH CORDON; CL MOYANO; RJ MÉNDEZ; JC FORQUERA & O PIZZIO. 1983. *Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén*. Fac. Cs. Agr., Univ. Nac. del Comahue, Cinco Saltos, Argentina.
- BARTHÉLÉMY, D; Y CARAGLIO & E COSTES. 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. Pp. 89–136 en: J Bouchon, P de Reffye & D Barthélémy (eds). *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*. INRA Editions, Science Update, París, Francia.
- BARTHÉLÉMY, D; J PUNTIERI; C BRION; E RAFFAELE; J MARINO & P MARTINEZ. 1999. Características morfológicas y arquitecturales de las especies de *Nothofagus* Blume (Fagaceae) del norte de la Patagonia Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* **34**:29–38.
- BAVA, J. 1998. Los bosques de lenga en Argentina. *Patagonia Forestal* **4**:5–8.
- BJÖRKMAN, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. Pp. 57–107 en: OL Lange, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds). *Encyclopedia of plant physiology*. Vol. 12A. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- BULL, TA. 1968. Expansion of leaf area per plant in field bean (*Vicia faba* L.) as related to daily maximum temperature. *J. Appl. Ecol.* **5**:61–68.
- CONTI, HA. 1998. Características climáticas de la Patagonia. Pp. 31–47 en: MN Correa (ed.). *Flora Patagónica VIII*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- CRITCHFIELD, WB. 1960. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. *Am. J. Bot.* **47**:699–711.
- DALE, JE. 1965. Leaf growth in *Phaseolus vulgaris*. 2. Temperature effects and the light factor. *Ann. Bot.* **29**:293–308.
- FARRIS, MA. 1984. Leaf size and shape variation associated with drought stress in *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae). *Am. Midl. Nat.* **111**:358–363.

- FLIERVOET, LM & JPM VAN DE VEN. 1984. Leaf characteristics of grassland in a microgradient of temperature and moist conditions. *Phytocoenology* **12**:479–493.
- GARNIER, E; JF FARRAR; H POORTER & JE DALE. 1999. *Variation in leaf structure. An ecophysiological perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, EEUU.
- GIVNISH, TJ. 1979. On the adaptive significance of leaf form. Pp. 375–407 en: O Solbrig, S Jain, GB Johnson & PH Raven (eds). *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York, EEUU.
- GIVNISH, TJ. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. Pp. 3–49 en: B Gartner (ed). *Plant stems: physiology and functional ecology*. Academic Press, San Diego, EEUU.
- GIVNISH, TJ & G VERMEIJ. 1976. Size and shape of liane leaves. *Am. Nat.* **110**:743–777.
- GRATANI, L. 1996. Leaf and shoot growth dynamics of *Quercus ilex* L. *Acta Oecol.* **17**:17–27.
- JONES, CS. 2001. The functional correlates of heteroblastic variation in leaves: changes in form and ecophysiology with whole plant ontogeny. *Bol. Soc. Arg. Bot.* **36**:171–184.
- KULL, O & Ü NIINEMETS. 1993. Variations in leaf morphology and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Physiol.* **12**:311–318.
- LAMBERS, H; FS CHAPIN III & TL PONS. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer, New York, EEUU.
- LOEWE, VM; M TORAL; ME CAMELIO; C LÓPEZ & E URQUIETA. 1997. *Monografía de coigüe, Nothofagus dombeyi*. Fundación para la Innovación Agraria, Corporación Nacional Forestal e Instituto Forestal, Santiago, Chile.
- MARTÍNEZ-PASTUR, GJ; JM CELLINI; PL PERI; RF VUKASOVIC & MC FERNÁNDEZ. 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego. *Forest Ecol. Manag.* **134**:153–162.
- MORALES, D; M JIMÉNEZ & M CABALLERO. 1991. Morphological and gas response of *Canarina canariensis* (L.) Vatke to sun and shade. *Photosynthetica* **25**:481–487.
- MORALES, D; M JIMÉNEZ; J WAGNER & W LARCHER. 1992. Caracterización morfológica de las hojas de sol y de sombra de *Persea indica* (L.) Spreng. y *Persea americana* Mill. *Vieraea* **21**:61–76.
- NICOLINI, E & B CHANSON. 1999. La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Can. J. Bot.* **77**:1539–1550.
- NIKLAS, KJ. 1999. Changes in the factor of safety within the superstructure of a dicot tree. *Am. J. Bot.* **86**:688–696.
- ORIAN, GH & OT SOLBRIG. 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *Am. Nat.* **111**:677–690.
- PARKHURST, D & O LOUCKS. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* **60**:503–537.
- POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* **13**:396–410.
- PUNTIERI, J; E RAFFAELE; P MARTINEZ; D BARTHÉLÉMY & C BRION. 1999. Morphological and architectural features of young *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **130**:395–410.
- REICH, PB; MB WALTERS; MG TJOELKER; D VANDERKLEIN & C BUSCHENA. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Funct. Ecol.* **12**:395–405.
- RODERICK, ML; SL BERRY & IR NOBLE. 1999. The relationship between leaf composition and morphology at elevated CO₂ concentrations. *New Phytol.* **143**:63–72.
- RUSCH, VE. 1993. Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **66**:131–141.
- SABATIER, S & D BARTHÉLÉMY. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Ann. Bot.* **84**:387–392.
- SABATIER, S; D BARTHÉLÉMY; I DUCOUSO & E GERMAIN. 1998. Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L. 'Lara' (Juglandaceae). *Can. J. Bot.* **76**:1253–1264.
- SCOPPA, CO. 1998. Los suelos. Pp. 15–30 en: MN Correa (ed.). *Flora Patagónica VIII*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- SMITH, LG & S HAKE. 1992. The initiation and determination of leaves. *Plant Cell* **4**:1017–1027.
- SMITH, WK; D BELL & K SHEPHERD. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sun light exposure in five western Australian communities. *Am. J. Bot.* **85**:56–63.
- SMITH, WK & PS NOBEL. 1977. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water-use efficiency for three desert broadleaf shrubs. *Ecology* **58**:1033–1043.
- SOKAL, RR & FJ ROHLF. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York, EEUU.
- SOUZA, MS; J PUNTIERI; D BARTHÉLÉMY & C BRION. 2000. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* **85**:547–555.