

## ESTUDIO COMPARATIVO DEL CRECIMIENTO Y LA RAMIFICACIÓN DE BROTES ANUALES EN DOS ESPECIES DE *NOTHOFAGUS* (NOTHOFAGACEAE) Y EN HÍBRIDOS INTER - ESPECÍFICOS

CRISTIAN TORRES<sup>1</sup>, JAVIER PUNTIERI<sup>1</sup> y MARINA STECCONI<sup>1</sup>

**Summary:** Comparative study of annual shoot growth and branching in two species of *Nothofagus* (Nothofagaceae) and inter-specific hybrids. Main and secondary branches are more or less differentiated according to the species and this could be observed during the primary growth of the shoots that produce them. In young-adult trees of *Nothofagus obliqua*, *N. nervosa* and hybrids between them growing in a common garden, growth dynamics, size and morphology were compared between two distal shoots produced by main branches: one of these shoots continued the extension of the main branch whereas the other initiated a secondary branch. The two distal shoots differed from each other more notably in *N. nervosa* and in the hybrids than in *N. obliqua*. Despite the environmental homogeneities at the nursery and the common geographic origin of the individuals of *N. nervosa* and the hybrids, there were phenological and morphological differences of these entities. Growth duration and rate and final shoot length were largely variable within each entity. The variation between entities regarding axis differentiation could indicate differences in their capacities to use the surrounding space. The differentiation between main and secondary branches would start at the bud stage. Intra-specific phenological and morphological variation could be useful in artificial selection programs.

**Key words:** annual shoot, primary growth, axis differentiation, hybrids, Nothofagaceae, *Nothofagus nervosa*, *Nothofagus obliqua*.

**Resumen:** Las ramas principales y secundarias se diferencian en mayor o menor medida según las especies, lo cual puede observarse en base al crecimiento primario de los brotes que las originan. En ejemplares de vivero juveniles-adultos de *Nothofagus obliqua*, *N. nervosa* e híbridos entre ambas especies, se compararon la dinámica de alargamiento, el tamaño y la morfología de dos brotes distales de ramas principales: uno que continúa el alargamiento de la rama principal y el otro que inicia una rama secundaria. En *N. alpina* y en híbridos, los dos brotes más distales se diferencian más que en *N. obliqua*. A pesar de la homogeneidad ambiental en el vivero y el origen geográfico común para los ejemplares de *N. nervosa* y los híbridos, hubieron diferencias fenológicas y morfológicas entre estas entidades. La duración y tasa de alargamiento y la longitud final de los brotes fueron altamente variables en cada entidad. Las variaciones entre entidades en la diferenciación de ejes podrían indicar diferencias en sus capacidades de uso del espacio circundante. La diferenciación entre ramas principales y secundarias se iniciaría en el estado de yema. La variación intra-específica fenológica y morfológica es útil para programas de selección artificial de individuos.

**Palabras clave:** brote anual, crecimiento primario, diferenciación de ejes, híbridos, Nothofagaceae, *Nothofagus nervosa*, *Nothofagus obliqua*.

---

<sup>1</sup> INIBIOMA: Centro Regional Universitario Bariloche-Universidad Nacional del Comahue y CONICET, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina.  
cristiantorres@crub.uncoma.edu.ar  
jpuntier@crub.uncoma.edu.ar,  
stecconi@crub.uncoma.edu.ar.

## INTRODUCCIÓN

El estudio del crecimiento primario y sus variaciones permite avizorar las potencialidades y limitaciones del crecimiento de las plantas (e.g. Damgaard *et al.*, 2002). Las comparaciones del crecimiento primario entre entidades botánicas emparentadas contribuyen a una mejor comprensión de sus diferencias arquitecturales y su evolución, además de abrir posibilidades de selección artificial de aquellas entidades arquitecturalmente más aptas para determinados propósitos. Pero hasta el momento el análisis comparativo del crecimiento primario se ha aplicado en pocas ocasiones (e.g. Costes & Guédon, 1997; Snowball, 1997; Laurie & Terouanne, 1998; Puntieri *et al.*, 1998; Sabatier *et al.*, 1998; Sabatier & Barthélémy, 1999; Stecconi *et al.*, 2000).

Una de las dificultades en el estudio comparativo del crecimiento primario entre especies resulta en discriminar las variaciones endógenas que exhibe cada especie (entre y dentro de las fases ontogenéticas) de las variaciones inducidas por factores exógenos que afectan el crecimiento primario (Barthélémy & Caraglio, 2007). Las variaciones intra- e inter-específicas en la modalidad de crecimiento primario inciden significativamente en la arquitectura global de las plantas (Barthélémy *et al.*, 1997; Barthélémy & Caraglio, 2007).

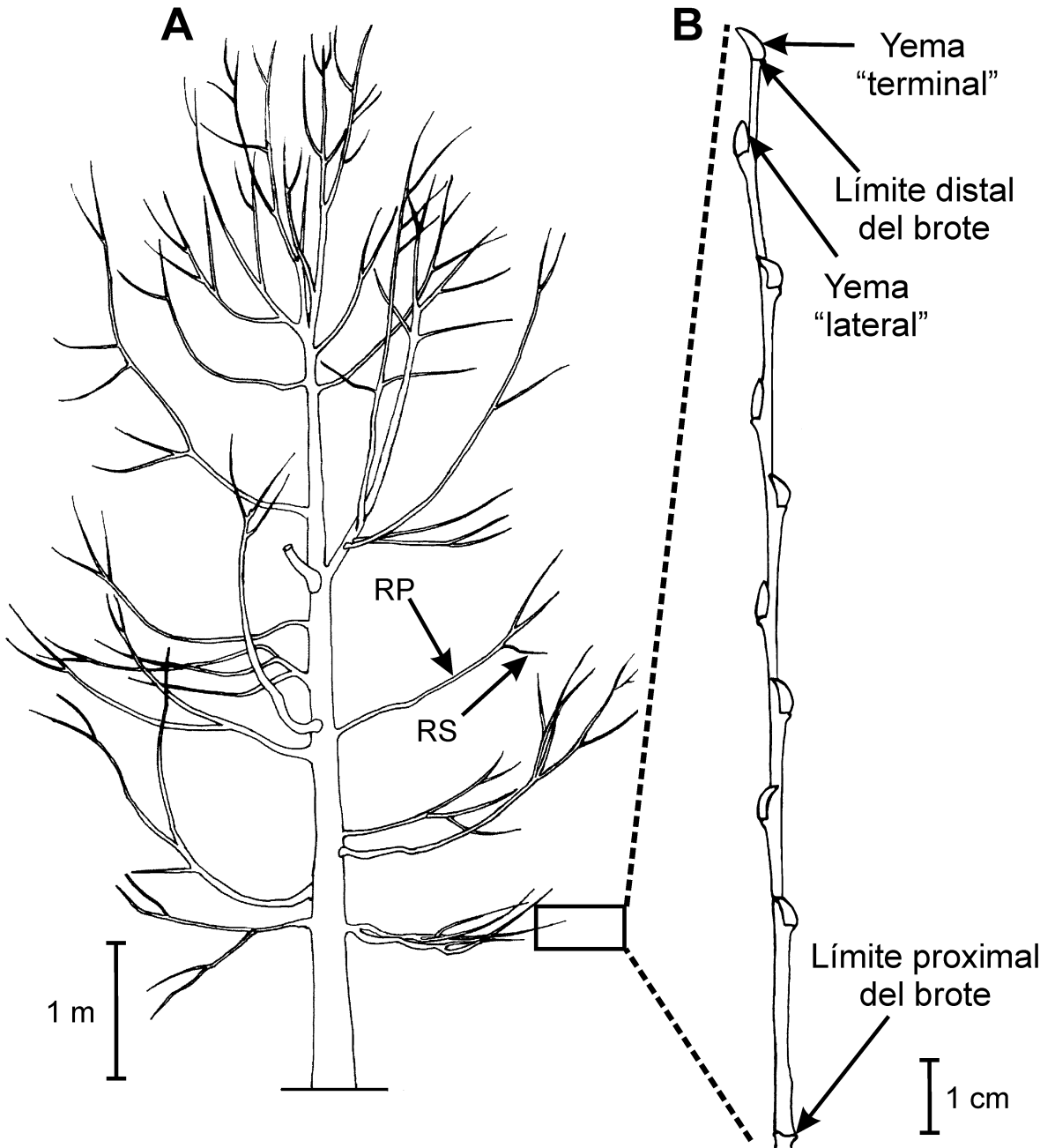
*Nothofagus* (Nothofagaceae) es un género de especies arbóreas de los bosques templados del hemisferio sur de gran importancia económica, ecológica y evolutiva (Jones, 1986; Hill, 1992; Veblen *et al.*, 1996; Takhtajan, 1997). Pese a la abundancia de estudios ecológicos sobre las especies de *Nothofagus* de Sudamérica (ver Donoso, 2006 y sus referencias), pocas veces se ha evaluado su crecimiento primario (Puntieri *et al.*, 1998; Stecconi *et al.*, 2000). Estudios recientes han permitido establecer criterios de identificación de las fases ontogenéticas de desarrollo de varias especies de *Nothofagus* y las categorías de ejes que integran su arquitectura (como son el tronco, las ramas principales, las ramas secundarias y las ramas cortas; e.g. Barthélémy *et al.*, 1999; Stecconi, 2006). Asimismo, en cada categoría de ejes se han podido identificar marcadores morfológicos que delimitan los brotes anuales (en adelante llamados brotes; Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 2007).

En los *Nothofagus*, así como en otras especies arbóreas, el crecimiento diferencial de las distintas categorías de ejes condiciona la arquitectura de la copa. Las ramas principales crecen horizontalmente a partir del tronco y determinan el volumen y la forma de la copa (Barthélémy *et al.*, 1999; Fig. 1 A). En individuos juveniles y adultos de *Nothofagus*, las ramas principales se componen comúnmente de brotes largos. El ápice de cada brote de una rama principal suele morir al finalizar el alargamiento del brote, en cuyo caso el crecimiento de la rama al año siguiente continúa a partir de una de las yemas más distales del último brote. Las ramas secundarias derivan de yemas axilares distales de cada brote de las ramas principales, ocupando los espacios entre éstas (Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 2003). La diferencia de tamaño que se establece entre cada rama principal y sus ramas secundarias determina la forma de ocupación del espacio de la copa del árbol (Fig. 1 A; Puntieri *et al.*, 2003). El grado de diferenciación puede variar entre entidades genéticamente cercanas (Grosfeld, 2002). Esto determinaría parte de las diferencias arquitecturales observadas entre especies emparentadas de *Nothofagus*. El presente estudio pretende determinar, para dos especies de *Nothofagus* y ejemplares híbridos entre ellas: (a) en qué medida la diferenciación entre una rama principal y una secundaria se establece al inicio del desarrollo de esta última, (b) si tal diferenciación se refleja en parámetros del crecimiento primario de ambos tipos de ramas y (c) si existen variaciones en la expresión de esa diferenciación entre ejemplares de la misma especie, entre especies emparentadas y entre éstas y los híbridos que resultan de su cruzamiento.

## MATERIALES Y MÉTODO

### *Especies en estudio*

*Nothofagus nervosa* (Phil.) Krasser (= *N. alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst.) y *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., conocidos comúnmente como raulí y roble pellín respectivamente, son dos especies caducifolias nativas de Argentina y Chile. *Nothofagus nervosa* se distribuye entre 39° y 41° S en



**Fig. 1.** Esquema de (A) un ejemplar modelo utilizado en el estudio donde se indica una rama principal (RP) y una rama secundaria (RS) y de (B) un brote portador y sus yemas en las posiciones "lateral" y "terminal".

un rango de altitud de 100 a 1200 m s.n.m., mientras que *N. obliqua* habita entre 33° y 41° 30' S desde niveles cercanos al mar hasta 2000 m s.n.m. (Gallo *et al.*, 2000, 2004; Donoso *et al.*, 2004). Ambas especies se encuentran entre las de mayor potencialidad como árboles forestales de zonas templado-frías, debido a su rápido crecimiento, la buena calidad de su madera y su resistencia a la contaminación (Lebedeff, 1942; Stewart, 1979; Destremau, 1988; Deans *et al.*, 1992). Su explotación forestal en Argentina y Chile se limita a la extracción de madera de poblaciones naturales, las que se encuentran seriamente amenazadas (Loewe *et al.*, 1998a,b). Varios estudios revelaron la existencia de híbridos naturales entre estas dos especies (Stewart, 1979; Donoso *et al.*, 1990; Gallo *et al.*, 1997; Gallo *et al.*, 2000), con buenas perspectivas forestales (Gallo *et al.*, 1997; Crego, 1999).

#### *Población de estudio*

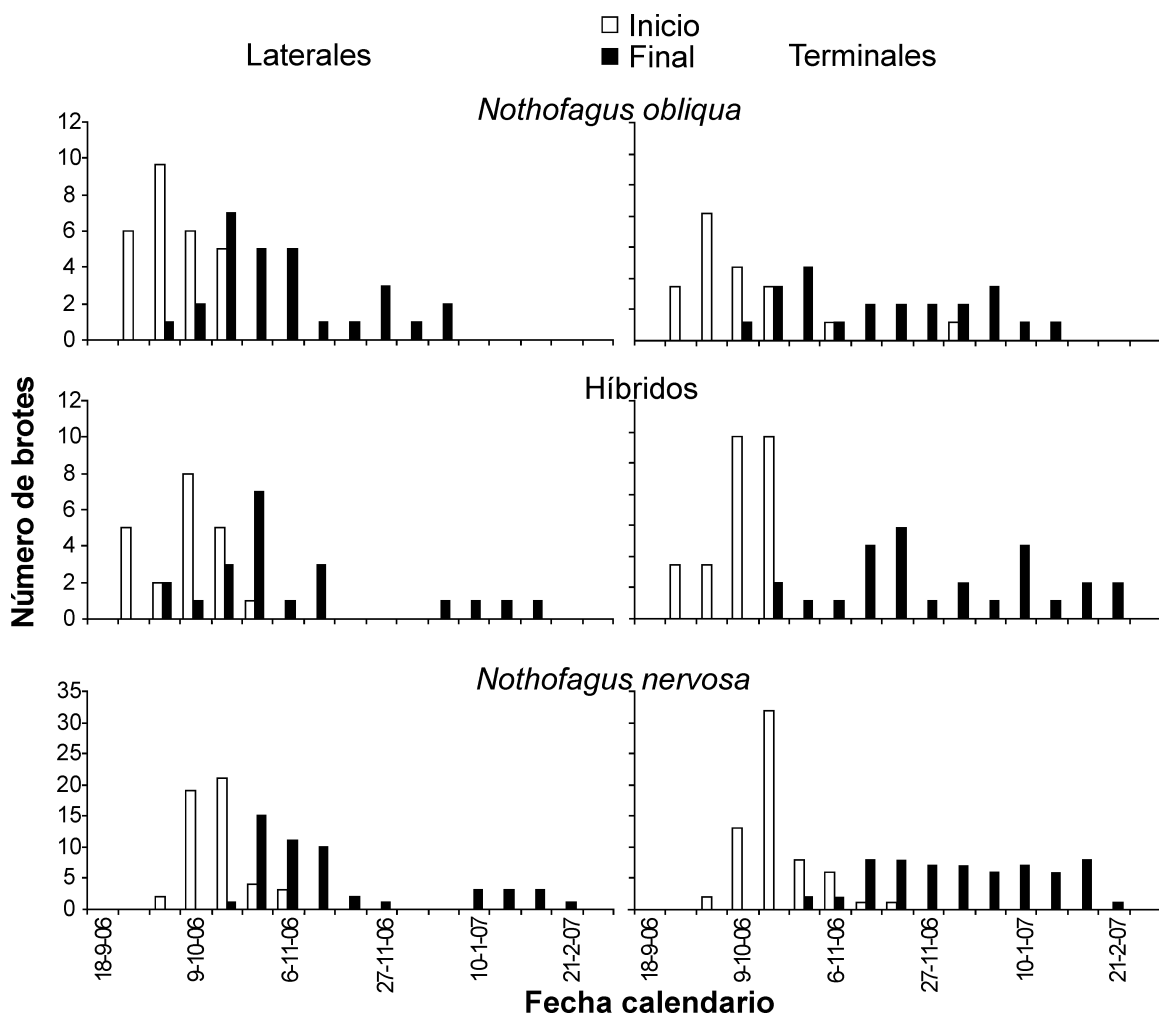
Para el presente estudio se utilizó una población mixta de *N. nervosa*, *N. obliqua* e híbridos entre estas especies presente en el vivero de la Unidad de Genética Forestal de la EEA Bariloche del INTA, ubicado a unos 5 km al este del centro de la ciudad de San Carlos de Bariloche (41° 07' 15" S, 71° 15' 06" W; 770 m s.n.m.). Los árboles se encuentran en una superficie de 3000 m<sup>2</sup>, separados entre sí por lo menos por 3 m, bajo riego controlado. Los individuos de *N. nervosa* e híbridos derivaron de semillas del mismo año obtenidas en un bosque de *N. nervosa* de la zona del Lago Lácar, Parque Nacional Lanín. Los individuos híbridos fueron identificados mediante la utilización de marcadores génicos isoenzimáticos (Gallo *et al.*, 1997). Estas plantas fueron mantenidas en el mismo vivero desde el inicio de su desarrollo. Los ejemplares de *N. obliqua* fueron adquiridos en un vivero comercial de San Carlos de Bariloche en 1996, cuando tenían alrededor de cinco años de edad, y mantenidos desde ese momento en el vivero del INTA. Al momento de realizado este estudio, se estima que los ejemplares de *N. obliqua* tenían alrededor de 17 años y los de *N. nervosa* e híbridos 12 años de edad. Por ese entonces, los árboles de las tres entidades se encontraban en una fase de desarrollo juvenil a

juvenil-adulta (siguiendo criterios de Barthélémy *et al.*, 1999). Algunos de los ejemplares desarrollaron sus primeros brotes florales en el período 2005-2006 (J. Puntieri, observación personal).

#### *Recolección de datos*

Durante agosto de 2006, con anterioridad a la apertura de las yemas, se seleccionaron ocho ejemplares de *N. obliqua*, 18 de *N. nervosa* y siete ejemplares híbridos entre estas dos especies. Los individuos utilizados tenían, en promedio, 7,3 m de altura y 15,5 cm de diámetro basal (Fig. 1 A). La cantidad de individuos utilizados de cada entidad dependió de la disponibilidad de ejemplares en el vivero. De cada individuo se eligieron cuatro ramas principales bajas derivadas del tronco a 2-3 m de altura desde el nivel del suelo. Debido a la presencia de una barrera de pinos en la margen este de la parcela y su posible efecto sobre el desarrollo de los brotes, se eligieron dos ramas con orientación este y dos con orientación oeste. De cada rama principal se seleccionó el brote más distal, cuyo alargamiento tuvo lugar en la estación de crecimiento 2005-2006; denominado en adelante "*brote portador*". De cada brote portador se marcaron las dos yemas más distales (Fig. 1 B). Los brotes seleccionados presentaban muerte de ápice luego de su alargamiento, por lo cual todas las yemas marcadas eran de origen axilar. A fin de diferenciar claramente ambas yemas axilares marcadas, la más distal de ellas será denominada "*yema terminal*" y la restante "*yema lateral*". En correspondencia, los brotes derivados de las mismas serán denominados "*brote terminal*" y "*brote lateral*", respectivamente.

Entre septiembre de 2006 y marzo de 2007 se realizaron observaciones sucesivas semanales hasta el mes de diciembre y quincenales posteriormente. Se registró el momento de apertura de las yemas, la longitud acumulada y el momento de finalización del alargamiento de cada brote. Se consideró el momento de apertura de las yemas y de inicio del alargamiento a la fecha a partir de la cual la separación de los catafilos y de las estípulas de los nomofilos proximales permitía visualizar el tallo del brote en crecimiento. Dado que el tallo en crecimiento no es visible por métodos no destructivos



**Fig. 2.** Distribuciones de frecuencias de los momentos de inicio y finalización del alargamiento para brotes laterales y terminales de las tres entidades en estudio.

antes de la apertura de la yema, la fase intra-gemaria del alargamiento no fue evaluada. La longitud de cada brote en crecimiento fue medida desde su extremo proximal, marcado por las cicatrices de catafilos, hasta su extremo distal (Fig. 1B). Se consideró que el alargamiento de un brote había finalizado cuando el incremento en longitud registrado fue, por un período no menor a tres semanas, inferior al error de medición. Dicho error fue estimado en 3 mm a partir de 100 mediciones tomadas a campo sobre un brote de longitud intermedia (119 mm en promedio) y un brote largo (360 mm). La duración

del alargamiento de un brote se consideró como el número de semanas transcurrido entre el inicio y la detención total del alargamiento.

Al final del alargamiento, los brotes fueron cosechados y trasladados en bolsas plásticas al laboratorio y para cada uno de ellos se registró: la longitud, el diámetro basal, el número de catafilos (hojas basales no fotosintéticas) y el número de nomofilos (hojas verdes). Sumando catafilos y nomofilos se obtuvo el número total de nudos. El diámetro basal de los brotes fue medido inmediatamente por encima de las cicatrices de los

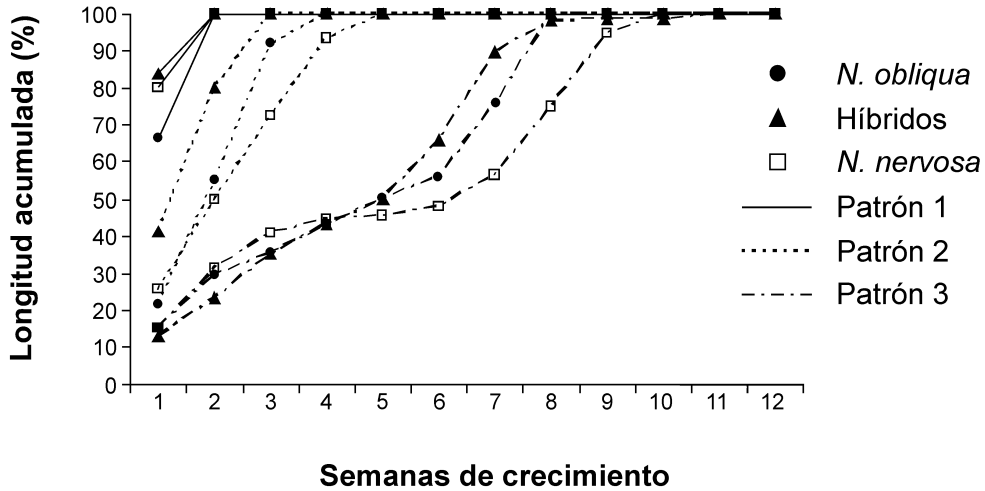


Fig. 3. Ejemplos de los tres patrones de curvas de alargamiento observados en las tres entidades en estudio.

catafilos. La longitud y el diámetro fueron medidos con calibre digital con 0,1 mm de precisión. Aquellos brotes que sufrieron algún tipo de daño durante su crecimiento (mayormente debido a insectos) fueron descartados del estudio. Aquellos brotes de *N. obliqua* que desarrollaron flores durante su alargamiento también fueron excluidos del estudio por el posible efecto de la floración en la dinámica de alargamiento y el tamaño de los brotes.

*Análisis de Datos*

A partir de los datos de longitud acumulada, para cada brote se diagramó la curva de alargamiento y se calculó la **tasa semanal de alargamiento relativo (TSR)** según la fórmula:

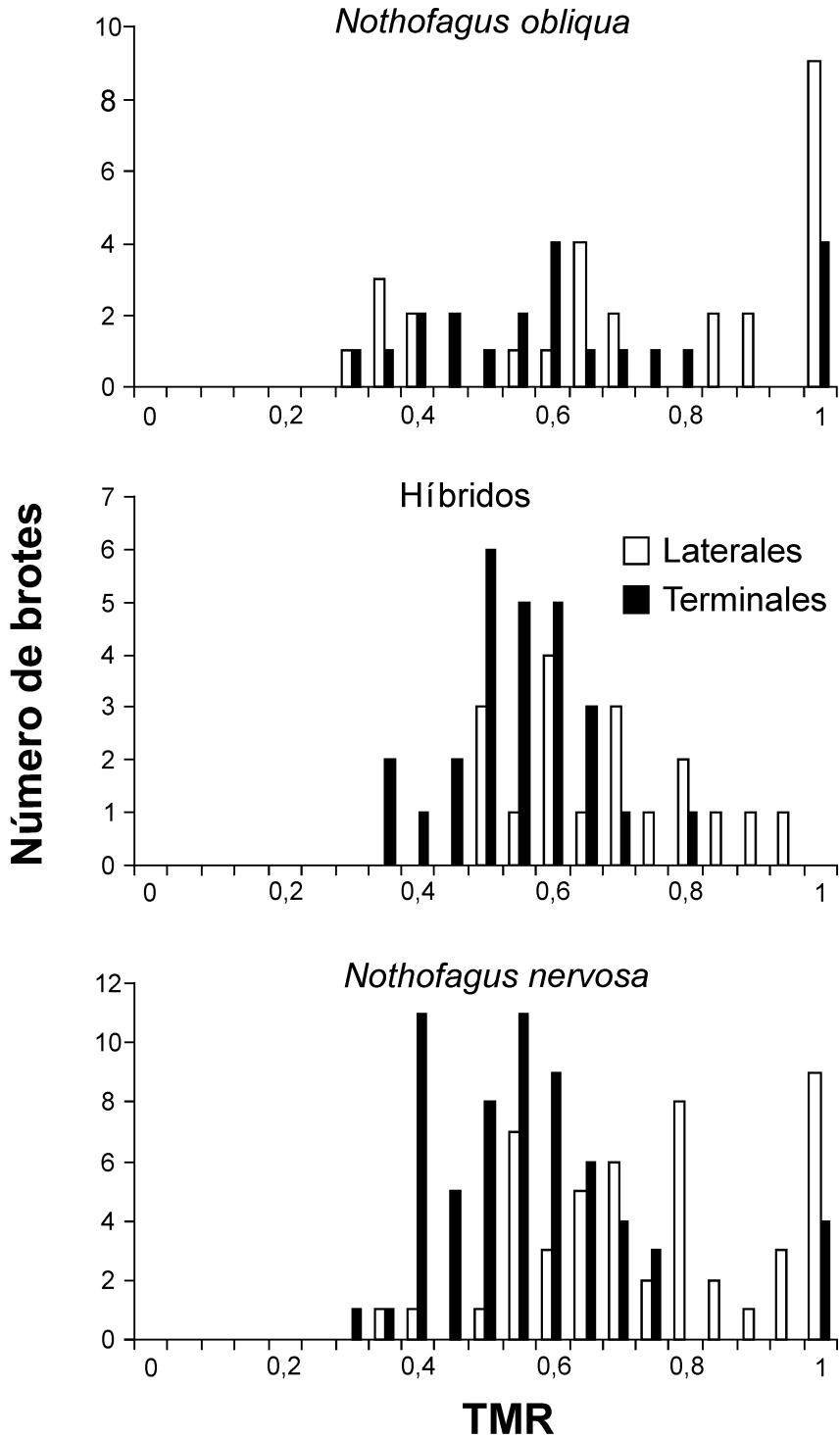
$$\{[\log(L_2) - \log(L_1)] / (t_2 - t_1)\} * 7$$

donde  $L_2$  y  $L_1$  son las longitudes medidas en los días  $t_2$  y  $t_1$ , respectivamente, contados a partir del día de inicio del alargamiento.

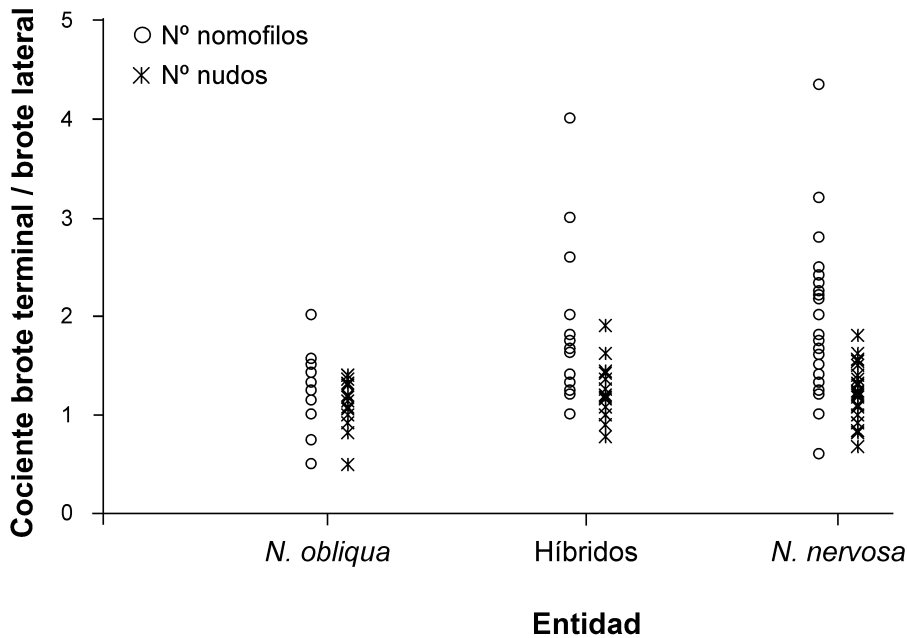
Al valor máximo de la TSR durante el período de alargamiento de cada brote se lo denominó **tasa semanal de alargamiento relativo máxima (TSR<sub>M</sub>)**. Se calculó el cociente entre la TSR<sub>M</sub> y la sumatoria de las TSR a lo largo del período de alargamiento de cada brote. Este cociente, denominado **tasa máxima relativa (TMR)**, indica la rele-

vancia de la TSR<sub>M</sub> en el alargamiento total de un brote. Para cada brote se calcularon las relaciones: longitud / diámetro, longitud / número de nomofilos y diámetro / número de nomofilos. A fin de estimar y comparar entre especies el grado de diferenciación entre los brotes terminal y lateral al final del alargamiento, se calcularon los siguientes cocientes para cada brote portador: (1) número de nudos del brote terminal / número de nudos del brote lateral y (2) número de nomofilos del brote terminal / número de nomofilos del brote lateral.

Entre los brotes laterales y terminales de cada entidad y entre brotes de posiciones equivalentes de *N. nervosa* e híbridos se compararon: (1) momento de inicio del alargamiento, (2) momento de finalización del alargamiento, (3) duración del alargamiento, (4) TSR<sub>M</sub>, (5) TMR, (6) longitud final, (7) diámetro basal, (8) número de nudos y las relaciones (9) longitud / diámetro, (10) longitud / número de nomofilos y (11) diámetro / número de nomofilos. Se utilizó análisis de variancia (ANDEVA) y pruebas *F* de Fisher para las variables 3, 4 y 6 a 11, que cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de variancias (pruebas gráficas y cociente media / variancia; Sokal & Rohlf, 1981). En estos análisis se utilizó la posición del brote (lateral o terminal) como factor principal, la orientación de las ramas (este u oeste) como bloque y el individuo como



**Fig. 4.** Distribución de frecuencias de la tasa máxima relativa (TMR) para brotes laterales y terminales de las tres entidades en estudio.



**Fig. 5.** Relación entre el brote lateral y terminal de cada brote portador en cuanto al número de nudos y al número de nomofilos.

factor aleatorio. En los casos en que el efecto del bloque no fue significativo, el mismo fue excluido del diseño. Las mismas variables se compararon entre las entidades *N. nervosa* e híbridos mediante ANDEVA incluyendo la entidad y la posición del brote como factores fijos. Las variables 1, 2 y 5 presentaron distribuciones notablemente desviadas de la normalidad o presentaron heterogeneidad de variancias, por lo cual las comparaciones referidas a esas variables se realizaron mediante pruebas no paramétricas de Kolmogorov-Smirnov (K-S; Siegel & Castellan, 1989). La fecha de inicio del alargamiento fue comparada entre brotes de *N. nervosa* e híbridos, incluyendo los brotes de las dos posiciones consideradas. *Nothofagus obliqua* no fue incluido en las comparaciones entre entidades debido a la mayor edad de los ejemplares de esta especie. Las comparaciones de proporciones se realizaron mediante pruebas de Chi<sup>2</sup>. Para todas las pruebas estadísticas se adoptó el nivel de significación del 5%.

## RESULTADOS

### *Período de alargamiento*

La apertura de la mayoría de las yemas se registró entre el 25 de septiembre y el 19 de octubre de 2006 para *N. obliqua* e híbridos, y entre el 2 de octubre y el 21 de noviembre para *N. nervosa* (Fig. 2). Para ninguna de las entidades se observaron diferencias significativas en el momento de inicio del alargamiento entre brotes laterales y terminales. Los brotes de *N. nervosa* tienden a iniciar el alargamiento significativamente más tarde que los de los híbridos (prueba de K-S; Fig. 2).

Para *N. obliqua*, la finalización del alargamiento ocurrió entre principios de octubre y fines de enero; no se registraron diferencias significativas entre brotes laterales y terminales en el momento de finalización ni en la duración del alargamiento (Fig. 2, Tabla 1). En los híbridos y en *N. nervosa* los brotes de posición terminal finalizaron su alargamiento, en general, más tarde que los brotes

**Tabla 1.** Promedio y coeficiente de variación (CV) de variables de crecimiento y morfología de brotes laterales y terminales de *Nothofagus obliqua*, *N. nervosa* e híbridos entre estas especies.  $TSR_M$  = tasa semanal relativa máxima de alargamiento. Para cada variable y entidad se muestran los resultados de las comparaciones (prueba  $F$  de Fisher y probabilidad de error,  $p$ ) entre los brotes de posición lateral y terminal. \*\*\*  $p < 0,001$ , \*\*  $p < 0,01$ , ns  $p > 0,05$ .

	<i>Nothofagus obliqua</i>					Híbridos					<i>Nothofagus nervosa</i>				
	Lateral (N=27)		Terminal (N=21)		p	Lateral (N=21)		Terminal (N=26)		p	Lateral (N=47)		Terminal (N=62)		p
	Media	CV	F			Media	CV	F			Media	CV	F		
Longitud (mm)	35,4	0,77	55,7	2,6	ns	33,8	0,51	117,2	16,6	***	42,7	0,99	127,2	34,6	***
Diámetro (mm)	1,7	0,25	1,8	1,5	ns	1,7	0,23	2,6	17,3	***	1,9	0,21	2,7	46,8	***
Nudos	12,3	0,17	13,4	0,9	ns	10,6	0,12	13,3	12,7	***	11,0	0,09	12,8	10,0	***
TSRM	0,1	0,67	0,2	1,5	ns	0,1	0,52	0,3	43,4	***	0,2	0,75	0,3	55,7	***
Duración alargamiento (semanas)	4,4	0,71	6,1	2,3	ns	4,2	0,84	7,8	9,5	**	5,8	0,91	8,5	8,0	**
Longitud/diámetro	19,1	0,59	27,0	2,7	ns	18,3	0,76	40,9	20,4	***	21,7	0,44	43,3	51,9	***
Longitud/nº de nomoflos	5,9	0,46	6,8	0,3	ns	6,6	0,72	12,8	12,5	**	9,4	0,46	15,1	27,5	***
Diámetro/nº de nomoflos	0,31	0,23	0,29	0,9	ns	0,39	0,24	0,33	7,7	**	0,44	0,27	0,37	9,1	**

**Tabla 2.** Distribución de los patrones de alargamiento de brotes de *Nothofagus obliqua*, *N. nervosa* e híbridos entre estas especies. Patrón 1: una semana de alargamiento; patrón 2: más de una semana de alargamiento sin interrupción; patrón 3: dos picos de alargamiento separados por un período de baja tasa de alargamiento. Se indican los números (Nº) y porcentajes (%) de brotes con cada patrón por posición del brote (lateral y terminal) y entidad. Los resultados de las comparaciones entre las distribuciones de los brotes laterales y terminales con los patrones 1 y 2 para cada entidad (prueba de Chi<sup>2</sup>, -2) se indican en la última fila. \*\*\*  $p < 0,001$ , ns  $p > 0,05$ .

Entidad Patrón	<i>Nothofagus obliqua</i>						Híbridos						<i>Nothofagus nervosa</i>					
	Lateral			Terminal			Lateral			Terminal			Lateral			Terminal		
	Nº	%		Nº	%		Nº	%		Nº	%		Nº	%		Nº	%	
1	14	63,6		7	38,9		16	76,2		5	19,3		38	79,2		12	20,0	
2	7	31,9		10	55,5		5	23,8		8	69,2		10	20,8		44	76,7	
3	1	4,5		1	5,6		0	0		3	11,5		0	0		2	3,3	
χ <sup>2</sup> - p	2,47 ns						13,05 ***						34,52 ***					

laterales (prueba de K-S; Fig. 2). La finalización del alargamiento de la mayor parte de los brotes laterales se registró entre principios de octubre y mediados de noviembre para los híbridos y entre mediados de octubre y fines de noviembre para *N. nervosa*. Los brotes terminales de ambas entidades finalizaron el alargamiento entre mediados de octubre y fines de febrero (Fig. 2). La duración del alargamiento fue significativamente mayor en los brotes terminales que en los laterales tanto para los híbridos como para *N. nervosa* (Tabla 1). Para brotes en posición equivalente no se registraron diferencias significativas entre *N. nervosa* e híbridos en cuanto a la duración del alargamiento ( $F=2,2$ ;  $p=0,14$ ).

#### *Dinámica de alargamiento*

En las tres entidades, todas las curvas de alargamiento presentaron un máximo próximo al inicio del alargamiento, seguido de una disminución. Se observó una notable variación en las curvas de alargamiento de los brotes, las cuales se sintetizaron en tres patrones (Fig. 3): (1) el alargamiento ocurrió en una semana, (2) el alargamiento transcurrió en más de una semana con tendencia a la disminución en la tasa de alargamiento solo al final del mismo y (3) el alargamiento se prolongó por más de una semana y se registró un período de baja tasa de alargamiento entre dos períodos de alta tasa de alargamiento. En el primer patrón de alargamiento, el crecimiento desde el momento de la brotación fue bajo en relación al tamaño del primordio del brote en la yema. Este patrón fue mayoritario entre los brotes laterales de las tres entidades (Tabla 2). La mayoría de los brotes de posición terminal presentaron el segundo patrón de alargamiento. El tercer patrón de alargamiento se registró para una proporción muy baja de brotes de las tres entidades. Al comparar las proporciones de brotes con los patrones 1 y 2, las diferencias entre las posiciones lateral y terminal fueron significativas en *N. nervosa* e híbridos, no así en *N. obliqua* (los brotes con el patrón 3 no se incluyeron en el análisis debido a su bajo número; Tabla 2). Los ejemplares de *N. nervosa* y los

híbridos presentaron similares proporciones de brotes con los patrones 1 y 2 tanto para la posición lateral ( $\text{Chi}^2=0,08$ ,  $p=0,78$ ) como para la posición terminal ( $\text{Chi}^2=0,00$ ,  $p=0,98$ ).

En *N. obliqua* no se registraron diferencias significativas entre las  $\text{TSR}_M$  medias de brotes laterales y terminales (Tabla 1). En híbridos y en *N. nervosa* los brotes terminales mostraron valores medios de la  $\text{TSR}_M$  significativamente mayores que los laterales (Tabla 1). Para brotes de posiciones equivalentes no se registraron diferencias significativas entre híbridos y *N. nervosa* ( $F=0,9$ ;  $p=0,34$ ). Las distribuciones de frecuencias de la TMR de brotes laterales y terminales no difirieron significativamente en *N. obliqua* (prueba de K-S; Fig. 4). En el caso de los híbridos y de *N. nervosa*, los brotes laterales presentaron valores altos de la TMR más frecuentemente que los brotes terminales (prueba de K-S; Fig. 4).

#### *Morfología de los brotes*

En *N. obliqua* no hubo diferencias significativas entre brotes laterales y terminales en cuanto a la longitud, el diámetro, el número de nudos y las relaciones longitud / diámetro, longitud / número de nomofilos y diámetro / número de nomofilos (Tabla 1). En el caso de los híbridos y *N. nervosa*, los brotes terminales presentaron significativamente mayores longitud, diámetro y número de nudos y mayores relaciones longitud / diámetro y longitud / número de nomofilos que los laterales; la relación diámetro / número de nomofilos fue mayor para los brotes laterales que para los terminales (Tabla 1). Para posiciones equivalentes, los brotes de *N. nervosa* presentaron mayores diámetros ( $F=4,6$ ;  $p=0,03$ ) y mayores relaciones longitud / número de nomofilos ( $F=6,3$ ;  $p=0,01$ ) y diámetro / número de nomofilos ( $F=5,8$ ;  $p=0,02$ ) que los de los híbridos. No se detectaron diferencias significativas entre estas entidades en la longitud ( $F=0,6$ ;  $p=0,46$ ), el número de nudos ( $F<0,1$ ;  $p=0,96$ ) y la relación longitud / diámetro ( $F=0,9$ ;  $p=0,35$ ).

La relación entre el número de nomofilos del brote terminal y del lateral de cada brote portador fue notablemente mayor en *N. nervosa* e híbridos que en *N.*

*obliqua* (Fig. 5). Comparativamente con esta relación, para las tres entidades, la relación entre los números de nudos de los brotes terminal y lateral del mismo portador fue más baja y menos variable (Fig. 5).

En las comparaciones con ANDEVA entre brotes de distintas posiciones, el efecto del individuo sólo fue significativo para la relación diámetro / número de nomofilos, en el caso de los híbridos, y para la  $TSR_M$  y la relación longitud / diámetro, en el caso de *N. nervosa*.

## DISCUSIÓN

### *Patrón de alargamiento y tamaño de los brotes en función de su posición*

Para los ejemplares estudiados de *N. obliqua*, *N. nervosa* y los híbridos entre estas entidades, las dos yemas más distales de un mismo brote portador no difirieron en el momento de inicio de la brotación. Se ha demostrado en *Cedrus atlantica* que el inicio del alargamiento no difiere incluso entre brotes derivados de ejes de distinta categoría (Sabatier & Barthélémy, 1999). En *N. nervosa* y en los híbridos de esta entidad con *N. obliqua*, los brotes terminales se alargaron, en promedio, alrededor de tres semanas más que los laterales. Además, en las entidades recién mencionadas, los brotes terminales presentaron una mayor tasa de alargamiento máxima que los laterales, mientras que en estos últimos el crecimiento se concentró en un período de tiempo más corto (mayor TMR). Estas diferencias en la dinámica de alargamiento de los brotes laterales y terminales se traducen en diferencias en el tamaño final de los brotes, es decir en su longitud, diámetro y número de nudos. *Nothofagus obliqua* mostró tendencias similares a las obtenidas para las otras entidades aunque las diferencias en el crecimiento y tamaño entre brotes terminales y laterales fueron menores. El incremento acrópeto de tamaño de los brotes derivados de un mismo portador caracteriza a la ramificación de diversas especies leñosas, entre ellas las de *Nothofagus* (Hallé *et al.*, 1978; Puntieri *et al.*, 2003). Por lo menos en lo que respecta a los dos brotes más distales derivados de una rama

principal, en *N. nervosa* y en los híbridos de esta especie con *N. obliqua*, dicho gradiente resulta de variaciones en la duración y velocidad de alargamiento de los brotes según su posición.

Se encuentra evidencia de que los brotes laterales y terminales comenzarían a diferenciarse desde el estado de yema. Esto se deduce en base a que, en *N. nervosa* y en los híbridos, los brotes lateral y terminal de un mismo portador difieren respecto al número de nomofilos más que respecto al número de nudos totales (es decir la suma de catafilos y nomofilos). Esto indica que parte de la diferencia entre ambos brotes se debe al desarrollo o no de un primordio de lámina en nudos proximales durante la diferenciación de las yemas. Como se observó en un estudio anterior sobre plántulas de *N. nervosa* (Puntieri *et al.*, 2007), se diferencian más catafilos en los brotes proximales que en los distales derivados del mismo brote portador, lo cual compensa, al menos parcialmente, el menor número de nomofilos de los brotes proximales respecto de los distales. De manera que la diferenciación entre los dos brotes más distales derivados de una misma rama principal se iniciaría en el momento de formación de las yemas a partir de los meristemas axilares correspondientes, es decir, un año antes del alargamiento de los brotes (Puntieri *et al.*, 2000; Souza *et al.*, 2000).

Por otra parte, en *N. nervosa* y en los híbridos, se encontraron diferencias entre brotes laterales y terminales respecto de su forma. Los brotes terminales resultaron más delgados en relación a su longitud y a su número de nudos y presentaron entrenudos más largos que los laterales. Otros estudios han observado variaciones similares en estas relaciones según el tamaño de los brotes (Costes *et al.*, 1992; Costes & Guédon, 1997; Nicolini, 1998; Puntieri *et al.*, 2003), pero en ninguno de estos casos para brotes tan próximos entre sí sobre un mismo portador. Estas diferencias implicarían que el mayor desarrollo en longitud y en número de nudos de los brotes terminales (posiblemente asociado a neoformación), no estaría acompañado de un incremento de iguales proporciones en el desarrollo radial de los brotes. Asimismo, la mayor longitud de los brotes terminales respecto de los laterales deriva, no sólo de una mayor cantidad de nudos, sino también de un mayor desarrollo de los entrenudos.

*Diferencias entre entidades en el crecimiento de los brotes*

El período de alargamiento de los brotes de las tres entidades transcurrió principalmente entre fines de septiembre y mediados de octubre, prolongándose, en los brotes más largos, hasta enero y febrero. Los brotes de *N. nervosa* comenzaron su alargamiento alrededor de dos semanas más tarde que los de *N. obliqua* y una semana más tarde que los de los híbridos. Dadas las homogeneidades ambiental y ontogenética y el parentesco entre los ejemplares de *N. nervosa* y los híbridos (que provenían de semillas recolectadas de la misma población en el mismo año), la diferencia en el tiempo de brotación entre estas dos entidades resulta de particular interés: el tiempo de brotación se encontraría entre las diferencias biológicamente significativas entre las dos entidades. Dado que la brotación temprana podría tener consecuencias negativas en zonas con mayor incidencia de heladas tardías en primavera, este resultado debería tenerse presente para determinar las áreas de implantación de cada una de estas entidades.

El período de finalización del alargamiento fue muy variable en las tres entidades estudiadas. Para brotes de posiciones equivalentes, la duración del alargamiento no fue significativamente diferente entre *N. nervosa* y los híbridos. En un estudio anterior se compararon los ejemplares de *N. nervosa* y los híbridos incluidos en el presente estudio en cuanto a su crecimiento primario estacional en una fase de desarrollo más temprana (Crego, 1999). En dicho estudio se concluyó que los brotes de los ejemplares híbridos tienden a finalizar el alargamiento más tarde que los de *N. nervosa*. Esos resultados no se corroboraron en este trabajo, lo cual podría deberse a que las mediciones se realizaron en diferentes tipos de ejes (el tronco en el trabajo citado y las ramas principales en el presente estudio) y en diferentes momentos cronológicos y ontogenéticos de esos ejemplares. A lo largo de la ontogenia, podrían ocurrir diferencias en el patrón de crecimiento de los brotes (Von Wühlisch & Muhs, 1986 en Barthélémy *et al.*, 1997).

Entre las variables descriptoras de los brotes incluidas en el presente estudio, aquellas que

permiten distinguir a los ejemplares de *N. nervosa* de los híbridos se relacionan con la fenología de crecimiento y la morfología de los brotes. Concretamente, el inicio del alargamiento fue más tardío en *N. nervosa* y la longitud de los entrenudos, la relación diámetro / número de nomofilos y, marginalmente, el diámetro de los brotes fueron mayores para *N. nervosa* que para los híbridos. Las diferencias en las relaciones nombradas anteriormente podrían vincularse al funcionamiento y demanda de agua y minerales por parte de las hojas, lo cual debería analizarse mediante estudios anatómicos y fisiológicos (ver Reich *et al.*, 1998).

Al comparar las tres entidades, se destaca el menor grado de diferenciación entre brotes laterales y terminales (con referencia a la dinámica de alargamiento y el tamaño y forma de los brotes) en *N. obliqua* que en las otras dos entidades. Los brotes de *N. obliqua* se asemejaron en longitud, diámetro y período de alargamiento a los brotes de menor tamaño (laterales) de *N. nervosa* e híbridos, y fueron intermedios entre los brotes terminales y laterales de dichas entidades en la tasa de alargamiento máxima. Sin embargo, brotes de las tres entidades en igual posición (lateral o terminal) se asemejaron en cuanto al número de nudos. Las conclusiones que pueden extraerse a partir del presente estudio en cuanto a la comparación entre las tres entidades deben tomarse con cautela debido a que los ejemplares de *N. obliqua* tenían edad algo mayor que los de *N. nervosa* e híbridos. La edad de los ejes de los árboles afecta las características de crecimiento de sus brotes (Kironko & Mason, 2004). No obstante, las diferencias entre *N. obliqua* y las otras dos entidades podrían reflejar distintos grados de diferenciación entre las ramas principales y las secundarias que determinarían modalidades de captura de luz contrastantes. La mayor tolerancia a la sombra de *N. nervosa* en comparación con *N. obliqua* (Donoso, 2006) podría, en parte, relacionarse con la pronta diferenciación de sus ejes. Algunos ejes tendrían una alta asignación de recursos al crecimiento longitudinal, especializados en la exploración del espacio circundante (las ramas principales), y otros tendrían un bajo desarrollo longitudinal en beneficio del desarrollo foliar, especializados en la captura de luz al interior de la copa (las ramas secundarias).

*Variaciones en el patrón de alargamiento de los brotes*

Este trabajo muestra las variaciones en el patrón de alargamiento y el tamaño de los brotes ubicados en posiciones arquitecturalmente equivalentes de árboles juveniles-adultos de *N. nervosa*, *N. obliqua* e híbridos entre estas especies desarrollados bajo condiciones ambientales semejantes. Tales variaciones se relacionaron con: (a) el período de alargamiento de los brotes, (b) su tasa de alargamiento máxima, (c) la ocurrencia o no de un segundo pico en la tasa de alargamiento y (d) la relevancia de la tasa de alargamiento máxima respecto de la suma de las tasas de alargamiento (TMR).

A nivel intra-específico, el período de apertura de las yemas fue relativamente homogéneo, mientras que la duración del alargamiento resultó muy variable. La homogeneidad en el inicio del alargamiento estacional de los brotes ya se ha mencionado para otras especies leñosas (Kramer & Kozłowski, 1960; Mitchell, 1965), incluso dentro del género *Nothofagus* (Puntieri *et al.*, 1998; Crego, 1999; Stecconi *et al.*, 2000) y tendría componentes genéticos, ontogenéticos y ambientales (Kozłowski, 1964; Howe *et al.*, 2000; Borchert *et al.*, 2005). El momento de detención del alargamiento fue notablemente más variable que el inicio del mismo. Los brotes con un segundo pico en la tasa de alargamiento se registraron en árboles diferentes (datos no mostrados). Tales brotes nunca presentaron un período de reposo de más de 15 días entre las dos fases de alta tasa de alargamiento. Este patrón de alargamiento se asemeja al de los brotes policíclicos de otras especies. En estos casos se produce la detención del alargamiento con formación de una yema entre dos picos de alargamiento de un mismo brote anual, lo cual posteriormente se evidencia por la presencia de porciones del tallo con entrenudos muy cortos (Thiébaud *et al.*, 1981; Thiébaud & Puech, 1984; Cabanettes *et al.*, 1995; Drénou, 1995; Guérard, 1996; Nicolini, 1996; Collet *et al.*, 1997). Al contrario, en los brotes de las tres entidades aquí estudiadas no se observó la formación de yemas entre fases de alta tasa de alargamiento y sólo se observaron entrenudos apenas más cortos que los demás en la porción de cada brote correspondiente a la fase con tasa de

alargamiento baja o nula. Los brotes más vigorosos de *N. dombeyi* también pueden presentar dos picos de alargamiento sin formación de yema entre ambos y el segundo pico correspondería al alargamiento de órganos neoformados (Puntieri *et al.*, 1998, 2000). Algo semejante ocurriría en las entidades estudiadas aquí ya que, para *N. nervosa*, se demostró la existencia de neoformación en brotes largos (Guédon *et al.*, 2006; Puntieri *et al.*, 2007). La fracción que representa la tasa de alargamiento máxima sobre la suma de las tasas de alargamiento (TMR) disminuye a medida que el alargamiento se prolonga más allá del momento en que ocurre la tasa de alargamiento máxima. Es decir que la expresión de un segundo pico de alargamiento no dependería de un valor elevado de la tasa de alargamiento máxima sino de la prolongación del período de alargamiento.

Con respecto al tamaño final de los brotes, en las tres entidades y para brotes de posiciones equivalentes se observó mayor variación en la longitud de los brotes que en el diámetro y el número de nudos de los brotes. Para *N. nervosa* e híbridos, además del mayor grado de diferenciación entre ejes que en *N. obliqua*, se evidenció mayor variación en tal diferenciación (Fig. 5).

## CONCLUSIONES

En *N. nervosa* y en los híbridos, la diferenciación entre ramas principales y ramas secundarias se establece desde el inicio del desarrollo de las ramas secundarias. El mayor vigor de las ramas de posición distal con respecto a sus vecinas más proximales (sobre el mismo brote portador) involucra el alargamiento más rápido y prolongado y la producción de mayor número de nomofilos. Tanto *N. nervosa* como los híbridos muestran una importante inversión en el crecimiento longitudinal de las ramas principales, lo que determinaría una amplia extensión lateral de la copa. En *N. obliqua* la diferenciación entre las ramas principales y las ramas secundarias es menos evidente. A pesar de que en el presente trabajo se mantuvo una elevada homogeneidad ambiental y ontogenética, el crecimiento y la morfología de los

brotos presentan altos niveles de variación dentro de cada entidad. Por esto, las especies estudiadas y sus híbridos representan un buen material para desarrollar programas de selección artificial de individuos con fines forestales.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Leonardo Gallo y al grupo de Genética Forestal del INTA Bariloche por el espacio brindado; a Nora Baccalá por su ayuda en los análisis estadísticos; a Paula Marchelli, Estela Raffaele, Cecilia Ezcurra y Gregório Ceccantini por sus valiosos comentarios; a Andrea Fassi, María Eugenia Sosa, Carolina Soto y Marina Gereá por sus aportes en el trabajo de campo. El proyecto en el cual se ha enmarcado este trabajo ha sido apoyado por la Secretaría de Investigación de la Universidad Nacional del Comahue, Bariloche (UNC B 116) y el INTA (PNFOR4232).

## BIBLIOGRAFÍA

- BARTHÉLÉMY, D., Y. CARAGLIO & E. COSTES. 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: BOUCHON, J., P. DE REFFYE & D. BARTHÉLÉMY (eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*, pp. 89-136. INRA Editions, Science Update, Paris.
- BARTHÉLÉMY, D., J. PUNTIERI, C. BRION, E. RAFFAELE, J. MARINO & P. MARTINEZ. 1999. Morfología de las unidades estructurales y modo de desarrollo básico de especies patagónicas de *Nothofagus* (Fagaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 34: 29-38.
- BARTHÉLÉMY, D. & Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99: 375-407.
- BORCHERT, R., K. ROBERTSON, M. D. SCHWARTZ & G. WILLIAMS-LINERA. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *Int. J. Biometeorol.* 50: 57-65.
- CABANETTES, A., F. COURDIER, C. MEREDIEU & P. TRICHET. 1995. Facteurs et expression du polycyclisme juvénile chez le chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L.) planté en conditions naturelles. *Ann. Forest. Sci.* 52: 489-506.
- COLLET, C., F. COLIN & F. BERNIER. 1997. Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus* *petraea* grown under different levels of resource availability. *Ann. Forest. Sci.* 54: 65-81.
- COSTES, E., P. DE REFFYE, J. LICHOU, Y. GUÉDON, A. AUDUBERT & M. JAY. 1992. Stochastic modelling of apricot growth units and branching. *Acta Hort.* 313: 89-98.
- COSTES, E. & Y. GUÉDON. 1997. Modeling the sylleptic branching on one-year-old trunks of apple cultivars. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122: 53-62.
- CREGO, M. P. 1999. Variación genética en el comportamiento fenológico y el crecimiento juvenil de progenies puras e híbridadas de raulí, *N. nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.
- DAMGAARD, C., J. WEINER & H. NAGASHIMA. 2002. Modelling individual growth and competition in plant populations: growth curves of *Chenopodium album* at two densities. *J. Plant Ecol.* 90: 666-671.
- DEANS, J. D., H. L. BILLINGTON & F. J. HARVEY. 1992. Winter frost hardiness of two Chilean provenances of *Nothofagus procera* in Scotland. *Forestry* 65: 205-212.
- DESTREMAU, D. X. 1988. La sylviculture des *Nothofagus* en Europe. *Monogr. Acad. Nac. Cs. Exactas, Fís. y Nat.* 4: 115-122.
- DONOSO, C., J. MORALES & M. ROMERO. 1990. Hibridación natural entre roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) y raulí (*N. alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst.), en bosques del sur de Chile. *Revista Chilena Hist. Nat.* 63: 49-60.
- DONOSO, C., L. GALLO, P. DONOSO & M. M. AZPILICUETA. 2004. Variación en *N. obliqua* (Mirb.) Oerst. (Roble, Coyán, Hualle o Pellín). In: DONOSO, D., A. PREMOLI, L. GALLO & R. IPINZA (eds.), *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados en Chile y Argentina*, pp. 79-113. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- DONOSO, C. 2006. *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología*. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia.
- DRÉNOU, C. 1995. La croissance polycyclique des chênes: quelques repères pour en pas s'y perdre. *Forêt-entreprise* 105: 11-12.
- GALLO, L., P. MARCHELLI & A. BREITEMBÜCHER. 1997. Morphological and allozymic evidence of natural hybridization between two southern beeches (*Nothofagus* spp.) and its relation to heterozygosity and height growth. *Forest Genet.* 4: 15-23.
- GALLO, L., P. MARCHELLI & P. CREGO. 2000. Dinámica de hibridación interespecífica entre Raulí y Roble Pellín. In: Ipinza, R., B. Gutiérrez & V. Emhart (eds.), *Domesticación y Mejora Genética de Raulí y Roble*, pp. 181-196. Universidad Austral de Chile/Instituto Forestal, Exsion Comunicaciones, Valdivia.
- GALLO, L., C. DONOSO, P. MARCHELLI & P. DONOSO. 2004. Variación en *N. nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. (*N. alpina*, *N. procera*) (Raulí o RoblÍ). In: DONOSO, D., A.

- PREMOLI, L. GALLO & R. IPINZA (eds.), *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosque templados en Chile y Argentina*, pp.115-139. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- GROSFELD, J. E. 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 Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.
- GUÉDON, Y., J. G. PUNTIERI, S. SABATIER & D. BARTHÉLÉMY. 2006. Relative extents of preformation and neoformation in tree shoots: analysis by a deconvolution method. *Ann. Bot.* 98: 835-844.
- GUÉRARD, N. 1996. *Influence de la compétition herbacée sur le développement architectural de jeunes chênes rouges d'Amérique* (*Quercus rubra* L., *Fagaceae*) en plantation. Mémoire de D. E. A. de Biologie Forestière, Université Henri Poincaré Nancy I.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- HILL, R. S. 1992. *Nothofagus*: evolution from a Southern perspective. *Trends Ecol. Evol.* 7: 190-194.
- HOWE, G. T., P. SARUUL, J. DAVIS & T. H. H. CHEN. 2000. Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F<sub>2</sub> family of hybrid poplars. *Theor. Appl. Genet.* 101: 632-642.
- JONES, J. H. 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 228-275.
- KIRONGO, B. B. & E. G. MASON. 2004. Decline in relative growth rate of 3 juvenile pine clones subjected to varying competition levels in Canterbury, New Zealand. *Ann. Forest. Sci.* 60: 585-591.
- KOZLOWSKI, T. T. 1964. Shoot growth in woody plants. *Bot. Rev.* 30: 335-392.
- KRAMER, P. J. & T. T. KOZLOWSKI. 1960. *Physiology of trees*. Mc Graw-Hill, New York.
- LAURIE, P. E. & E. TEROUANNE. 1998. The influence of shoot growth on the pattern of axillary development on the long shoots of young apple trees (*Malus domestica* Borkh.). *Int. J. Plant Sci.* 159: 283-296.
- LEBEDEFF, N. 1942. Informe preliminar sobre los estudios de los bosques en la reserva "Lanín." *Bol. For.* 1938/1940: 7-51.
- LOEWE, V., M. TORAL, G. FREITTE, M. A. CAMELIO, A. MERY, C. LÓPEZ & E. URQUIETA. 1998a. Monografía de raulí, *Nothofagus alpina*. INFOR- CONAF- FIA, Santiago de Chile.
- LOEWE, V., M. TORAL, A. MERY, M. A. CAMELIO, C. LÓPEZ & E. URQUIETA. 1998b. Monografía de roble, *Nothofagus obliqua*. INFOR- CONAF- FIA, Santiago de Chile.
- MITCHELL, A. F. 1965. The growth in early life of the leading shoot of some conifers. *Forestry* 38: 121-136.
- NICOLINI, E. 1996. Développement architectural et installation de la fourche chez le hêtre européen *Fagus sylvatica* L. *Forêt entreprise* 110: 37-46.
- NICOLINI, E. 1998. Architecture et gradients morphogénétiques chez des jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L. *Fagaceae*) en milieu forestier. *Canad. J. Bot.* 76: 1232-1244.
- PUNTIERI, J. G., D. BARTHÉLÉMY, P. MARTINEZ, E. RAFFAELE & C. BRION. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (*Fagaceae*). *Canad. J. Bot.* 76: 673-685.
- PUNTIERI, J. G., M. S. SOUZA, D. BARTHÉLÉMY, C. BRION, M. NUÑEZ & C. MAZZINI. 2000. Preformation, neoformation and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Blume (*Nothofagaceae*). *Canad. J. Bot.* 78: 1044-1054.
- PUNTIERI, J. G., M. S. SOUZA, C. BRION, C. MAZZINI & D. BARTHÉLÉMY. 2003. Axis differentiation in two South American *Nothofagus* species (*Nothofagaceae*). *Ann. Bot.* 92: 589-599.
- PUNTIERI, J. G., J. E. GROSFELD, M. STECCONI, C. BRION & D. BARTHÉLÉMY. 2007. Bud and growth-unit structure in seedlings and saplings of *Nothofagus alpina* (*Nothofagaceae*). *Amer. J. Bot.* 94: 1382-1390.
- REICH, P. B., M. B. WALTERS, M. G. 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.
- SABATIER, S., D. BARTHÉLÉMY, I. DUCOUSSO & E. GERMAIN. 1998. Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L. 'Lara' (*Juglandaceae*). *Canad. J. Bot.* 76: 1253-1264.
- 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.
- SIEGEL, S. & N. J. CASTELLAN. 1989. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill Book Company, New York.
- SNOWBALL, A. M. 1997. Axillary shoot bud development in selected *Actinidia* species. *New Zeal. J. Crop Hort.* 25: 233-242.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. 2nd ed. WH Freeman and Company, New York.
- SOUZA, M. S., J. G. 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.
- STECCONI, M., J. G. PUNTIERI & D. BARTHELEMY. 2000. Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (*Nothofagaceae*) from northern Patagonia. *Trees* 14: 289-296.

## C. Torres *et al.* - Crecimiento y la ramificación en *Nothofagus*

- STECCONI, M. 2006. Variabilidad arquitectural de algunas especies nativas de *Nothofagus* de la Patagonia (*N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombeyi*). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.
- STEWART, P. J. 1979. Le genre "*Nothofagus*" et son utilisation dans la sylviculture Britannique. *Rev. Forest. Franc.* 31: 473-482.
- TAKHTAJAN, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- THIÉBAUT, B., C. PAYRI, P. VIGNERON & S. PUECH. 1981. Observations sur la croissance et la floraison du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Nat. Monsp.* 48: 1-25.
- THIÉBAUT, B. & S. PUECH. 1984. Développement du Hêtre commun. Morphologie et architecture de l'arbre. II. Le développement des arbres. *Rev. Forest. Franc.* 36: 45-58.
- VEBLEN, T. T., R. S. HILL & J. READ. 1996. Introduction: themes and concepts in the study of *Nothofagus* forests. In: VEBLEN, T. T., R. S. HILL & J. READ (eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*, pp. 1-10. Yale University Press, Yale.

Recibido el 9 de diciembre de 2008, aceptado el 2 de septiembre de 2009.