



## Una mirada arquitectural a las formas de crecimiento de *Nothofagus antarctica* (ñire) en el Norte de Patagonia

Marina Stecconi <sup>1\*</sup>, Daniel Barthélémy <sup>2</sup> y Javier Puntieri <sup>1</sup>

1. Inibioma (Conicet – Universidad Nacional del Comahue), Quintral 1250, 8400-Bariloche y Universidad Nacional de Río Negro, Argentina.

2. Unité Mixte CIRAD-CNRS-INRA-IRD-Université Montpellier 2, AMAP, Montpellier, Francia.

\* steconim@comahue-conicet.gob.ar

**Resumen:** *Nothofagus antarctica* (ñire, *Nothofagaceae*) es una especie de importancia forestal en Patagonia, utilizada actualmente como leña o en sistemas silvopastoriles. Esta especie presenta amplia distribución en Patagonia y distintas formas de crecimiento. En este trabajo se describen las formas de crecimiento de *N. antarctica* en distintas condiciones (con y sin limitaciones ambientales), en el norte de Patagonia. Mediante el estudio de características morfológicas y arquitecturales durante el desarrollo de las plantas, se evidenció la secuencia de diferenciación de esta especie. Los resultados muestran que las variaciones arquitecturales de esta especie responden tanto a causas endógenas como ambientales, que afectan a las plantas a diferentes niveles de organización. Los efectos de factores extremos o traumáticos en esta especie se relacionan con la producción de reiteraciones (ejes que repiten la secuencia de desarrollo pero en forma abreviada). Las variaciones arquitecturales se pueden interpretar como modificaciones cuantitativas del desarrollo de las plantas debidas a efectos ambientales. Este estudio aporta una nueva mirada de las variaciones en la forma de crecimiento de *N. antarctica* y abre otras posibilidades de manejo de esta especie. Asimismo, discute algunos conceptos forestales tradicionales que deberían ser revisados.

**Palabras clave:** arquitectura, morfología, ejes foliados, formas de crecimiento, reiteraciones.

### Introducción

*Nothofagus antarctica* (ñire) es una especie de amplia distribución en Patagonia (desde Neuquén hasta Tierra del Fuego; Correa 1984) que ocupa diversos ambientes y resiste condiciones extremas. Su madera es fácil de trabajar y se emplea para cercos, postes y construcciones en general (Tortorelli 2009), sin embargo es principalmente usada como leña, por su deficiente estado sanitario (Rizuto 2003), o en sistemas silvopastoriles (Bahamonde et al. 2013). Puede desarrollarse en forma arbórea, alcanzando 15 a 20 m de altura, pero muy frecuentemente crece en forma de arbusto bajo o achaparrado (Donoso et al. 2004). Se han descrito morfotipos de esta especie relacionados con las condiciones de crecimiento (Ramírez et al. 1985) y con diferencias genéticas (Steinke et al. 2008).

La arquitectura vegetal (Hallé et al. 1978) es una disciplina dentro de la Botánica con una visión integradora de

la estructura y dinámica de crecimiento de los vegetales. El desarrollo de una planta es visto como una secuencia precisa y ordenada de eventos, determinada principalmente por el funcionamiento coordinado del conjunto de los meristemas de la planta. El análisis arquitectural permite llegar a una síntesis del modo de desarrollo de una especie, utilizando conceptos relativamente simples basados en características morfológicas comunes a todos sus individuos, como el tipo de crecimiento, la filotaxis y el patrón de ramificación.

La arquitectura del género *Nothofagus* puede ser descrita a distintos niveles de organización: la planta entera, los ejes y los brotes anuales (Barthélémy et al. 1999, Puntieri et al. 2003). El conjunto de los ejes conforman la arquitectura de la planta entera. Los ejes se “construyen” por la adición de brotes anuales, cada uno de los cuales es una porción de tallo desarrollada en una estación de crecimiento. Al finalizar el crecimiento de un brote anual, su

ápice puede permanecer vivo y ser capaz de retomar el crecimiento (crecimiento indefinido), o morir (crecimiento definido), en cuyo caso el crecimiento del eje puede continuar a partir de una yema axilar distal. En *N. antarctica* las hojas pueden estar dispuestas a lo largo de dos hileras longitudinales (filotaxis alterno-dística) o de tres hileras longitudinales (filotaxis alterno-trística). La disposición de las hojas determina la posición de las ramas que se originan a partir de las yemas axilares. La ramificación puede desarrollarse simultáneamente con el alargamiento del brote que las origina (ramas inmediatas) o, más comúnmente, al año siguiente, luego de permanecer en estado de yema durante otoño-invierno (ramas diferidas en un año).

Las características morfo-arquitecturales de los ejes de *Nothofagus* pueden cambiar a lo largo de la vida, de acuerdo a gradientes morfogenéticos que se van expresando a lo largo del tiempo (Stecconi 2006, Stecconi et al. 2010). En etapas avanzadas de esta secuencia es común el desarrollo de las llamadas reiteraciones, que consisten en ejes que duplican total (reiteración total) o parcialmente (reiteración parcial) la secuencia de desarrollo de la especie. Las reiteraciones totales se reconocen como ejes con aspecto de “arbolitos” dentro de la copa, mientras que las reiteraciones parciales se reconocen

como duplicaciones de la estructura de las ramas. Si las reiteraciones se desarrollan luego de que un eje ha sufrido un traumatismo o daño se las denominan traumáticas.

El objetivo de este trabajo es describir cualitativamente la secuencia de desarrollo arquitectural de *N. antarctica* en condiciones no limitantes y mostrar las variaciones arquitecturales en ambientes con distintas limitaciones para el crecimiento. El entendimiento de la dinámica de desarrollo de esta especie permite abrir las posibilidades de intervenir los ñirantales de acuerdo a distintos usos de la tierra. Esta perspectiva aporta una nueva mirada de las formas de crecimiento que podría ser considerada y aplicada para el manejo forestal de esta especie como recurso y para su conservación. Asimismo se discuten algunos aspectos considerados tradicionalmente en estudios forestales que deberían ser revisados.

### Materiales y métodos

#### Sitios de muestreo

Se trabajó principalmente en la zona Norte de la distribución de la especie en Argentina, en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Tabla 1), tratando de abarcar la mayor variedad de ambientes y condiciones ocupadas por *N. antarctica*.

Tabla 1. Sitios de muestreo y observación de *N. antarctica* en el Norte de Patagonia. Provincia (Neuquén, Río Negro o Chubut), ubicación geográfica (latitud y longitud), altitud (m.s.n.m.) y condiciones de crecimiento (L= limitantes y NL= no limitantes) de cada sitio.

Sitios de estudio	Provincia	Latitud sur	Longitud oeste	Altitud	Condiciones
1. Pucará	Nqn.	40° 09'	71° 39'	900	NL
2. San Martín de los Andes	Nqn.	40° 10'	71° 21'	932	NL
3. Villa Traful	Nqn.	40° 40'	71° 20'	800-1000	NL
4. Villa La Angostura	Nqn.	40° 46'	71° 39'	1028	NL
5. Brazo Huemul	Nqn.	40° 55'	71° 18'	800	L
6. Puerto Blest	RN	41° 01'	71° 46'	760-1100	NL
7. San Carlos de Bariloche	RN	41° 08'	71° 19'	757	L
8. Cerro Otto	RN	41° 09'	71° 18'	800-1400	L
9. Chall-Huaco	RN	41° 13'	71° 13'	900	L
10. Ñirihuau	RN	41° 16'	71° 09'	1000-1400	NL
11. Lago Guillermo	RN	41° 20'	71° 44'	900	L
12. Lago Roca	RN	41° 23'	71° 45'	850	NL
13. Cañadón de la Mosca	RN	41° 32'	71° 29'	1100-1300	NL
14. Cerro Santa Elena	RN	41° 34'	71° 36'	400-1500	L
15. El Manso Inferior	RN	41° 35'	71° 37'	370	L
16. El Bolsón	RN	41° 59'	71° 32'	310	L
17. Cerro Piltriquitrón	RN	41° 59'	71° 28'	400-1300	L
18. Parque Nac. Lago Puelo	CH	42° 06'	71° 37'	240	NL
19. Puerto Patriada, Laguna los Alerces	CH	42° 13'	71° 26'	500	L

Los sitios considerados con condiciones “no limitantes” para esta especie (Tabla 1) son lugares de baja altitud, generalmente fondos de valle, donde las plantas presentan buena disponibilidad de luz, buenas condiciones edáficas y buen nivel de precipitaciones. Las condiciones consideradas “limitantes” fueron las más comunes para la especie, a altitudes elevadas, turberas de *Sphagnum*, mallines y sitios recientemente afectados por incendios, tala o ganado; se considera que en todas ellas existe por lo menos un factor ambiental evidente que limita el crecimiento de la especie.

#### Metodología de estudio

Mediante el método denominado análisis arquitectural (Hallé et al. 1978) se estudiaron las características morfológicas y arquitecturales de *N. antarctica*. A partir de la observación de cientos de individuos de distintas edades se realizaron análisis más detallados sobre 20 ejemplares considerados representativos de cada estadio, que fueron algunos dibujados con distinto nivel de detalle para extraer la máxima información posible en cuanto a su morfología y arquitectura. Las variables registradas en cada ejemplar fueron la edad y altura total, el número de ejes, la presencia y tipo de reiteraciones, el tipo de crecimiento, filotaxis y presencia de ramas inmediatas de los brotes distales. La edad de las plantas se calculó mediante el conteo retrospectivo de las unidades de crecimiento (Barthélémy et al. 1999; Stecconi, 2006). El conjunto de los individuos representativos de cada estadio permitió reconstruir la secuencia de desarrollo desde la germinación hasta la muerte. El estudio de las variaciones arquitecturales en distintas condiciones limitantes para el crecimiento permitió evaluar las influencias ambientales sobre el desarrollo de las plantas.

Comparando el conjunto de las observaciones de los estadios de desarrollo y las variaciones en distintos ambientes se identificaron las características comunes a todos los individuos de la especie, deduciéndose de esta forma la secuencia endógena de diferenciación de la especie y las posibles variaciones introducidas por el ambiente.

#### Resultados

##### Secuencia de desarrollo en condiciones no limitantes

Observamos que los primeros brotes de las **plántulas** son pequeños (2-6 cm) y no se ramifican (Figura 1a). A los dos o tres años de edad, los **renovales** comienzan el desarrollo de la ramificación secuencial (Figura 1b). La ramificación es rítmica (en cada eje alternan porciones ramificadas y no ramificadas), acrótona (se ramifica la parte distal de cada brote) y principalmente diferida. A medida que el árbol

gana altura, se establece un patrón jerárquico entre cuatro categorías de ejes que forman la copa de los **árboles juveniles**: tronco, rama principal, rama secundaria y rama corta (Figura 1c). El tronco es el eje principal del árbol que se desarrolla en forma vertical y le permite crecer en altura. Las ramas principales son los ejes laterales largos que amplían la copa en sentido lateral. Las ramas secundarias son ramas de tamaño medio que ocupan progresivamente los espacios entre las ramas principales. Los espacios libres entre los ejes mencionados anteriormente son ocupados por las ramas cortas. Cerca de los 20 años de edad, los **árboles adultos** comienzan con la floración desde las zonas bajas hasta la parte superior de la copa (Figura 1d). Los **árboles reiterados** producen reiteraciones parciales y totales en forma espontánea por desdiferenciación de ejes adultos (Figura 1e). Se llega a un estadio en el cual los incrementos en volumen de copa y en altura del árbol se reducen y los nuevos brotes tienden a aumentar la densidad de la copa. En los **árboles viejos o senescentes**, los ejes que conforman el núcleo de la arquitectura del árbol, como el tronco y ramas principales, van envejeciendo y muriendo. Esta pérdida se compensa con la producción de reiteraciones en distintas posiciones del árbol. En esta etapa, la copa pasa a estar conformada principalmente por reiteraciones parciales y totales diferidas que generan en su conjunto una copa abierta y fragmentada (Fig. 1f). Las reiteraciones que mueren son reemplazadas por otras de menor vigor hasta la muerte del individuo.

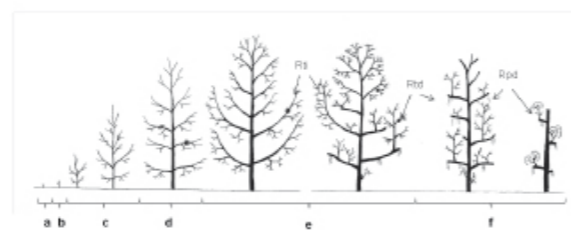


Figura 1. Secuencia de desarrollo de *N. antarctica* en condiciones “no limitantes”. (a) plántula, (b) renewal, (c) árbol juvenil, (d) árbol adulto, (e) árbol reiterado y (f) árbol viejo. Rtd= reiteración total diferida, Rpd= reit. parcial diferida, Rti= reit. total inmediata. En d, e y f se observan algunos *Misodendron* sobre las ramas, una planta hemiparásita endémica de *Nothofagus*.

##### Variaciones en distintas condiciones de crecimiento

Las plantas afectadas por ramoneo intensivo por ganado en general resultan ser bajas (1-2 m de altura) pero también pueden adquirir forma arbórea. Los estadios más afectados son los iniciales, ya que el ramoneo impide el establecimiento

de la estructura jerárquica de las plantas. Sin embargo, una vez superada la altura que alcanza el ganado, el eje principal de la planta puede retomar la secuencia de desarrollo y originar una copa alta (Figura 2a). El corte distal de los ejes estimula el desarrollo de reiteraciones parciales traumáticas que se desarrollan en distintas partes del eje y adquieren follaje compacto. Con el tiempo, las ramas bajas van muriendo y originan reiteraciones diferidas a partir de yemas remanentes de los brotes del tronco o de la base de las ramas.

Las plantas afectadas por incendios intensos y aquellas taladas presentan una respuesta similar a las afectadas por herbivoría: gran cantidad de reiteraciones totales traumáticas a partir de las zonas bajas de la planta (Figura 2b). Estas reiteraciones presentan inicialmente mucho vigor (con alargamientos de hasta 1 m o más en un año), crecimiento indefinido, filotaxis trística y numerosas ramas inmediatas. Con los años, los ejes desarrollan brotes más cortos, con crecimiento definido y filotaxis dística y desprovistos de ramas inmediatas. Asimismo, el número de ejes de la planta disminuye con los años, ya que se van muriendo a medida que aumenta el tamaño de la planta.

En alta montaña existen limitaciones para el crecimiento debido a varios factores como peso de la nieve, vientos fuertes, deslizamientos de rocas y heladas todo el año. Las plantas inicialmente disponen de un eje principal de crecimiento, pero éste rápidamente se multiplica en varios ejes principales (Figura 2c). Cada uno de estos ejes se quiebra o muere por el efecto de uno o varios de los factores mencionados, lo que estimula el desarrollo de reiteraciones totales traumáticas. Los ejes que toman contacto con el suelo pueden enraizar. Con los años, las plantas se vuelven muy bajas (<0,5m), con varios ejes principales tortuosos, horizontales u oblicuos y numerosas ramas que en su conjunto forman una estructura compacta y densa, con el follaje ubicado en la periferia. Los brotes de los ejes son cortos, presentan crecimiento definido, filotaxis en general dística y ramificación diferida.

Las plantas desarrolladas en turberas de *Sphagnum* o mallines presentan porte arbóreo bajo o arbustivo. Hacia el centro de la turbera o mallín es más común la presencia de plantas bajas; hacia la periferia predominan aquellas de mayor altura. Las plantas arbustivas están formados por ejes vigorosos en un inicio pero que rápidamente han perdido vigor, y alcanzan una altura de entre 1 y 2 m (Figura 2d). Los ejes desarrollan brotes relativamente cortos, con crecimiento definido y ramas diferidas. Las plantas arbóreas de los bordes de turberas y mallines presentan un tronco principal que puede alcanzar hasta 10 m de altura, y están formados por brotes largos, con crecimiento indefinido, filotaxis trística y ramas inmediatas.

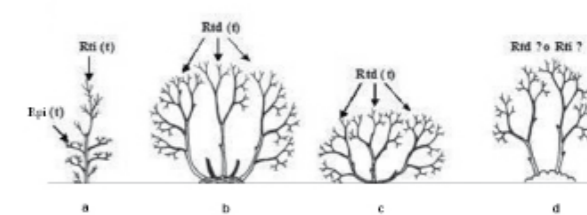


Figura 2. Variaciones arquitecturales de *N. antarctica* en condiciones limitantes. (a) árbol juvenil sometido a ramoneo intensivo, (b) árbol reiterado regenerado luego de incendios, (c) individuo achaparrado creciendo a altitud elevada y (d) individuo creciendo en turbera de *Sphagnum* sp. Rtd= reiteración total diferida, Rpd= reit. parcial diferida, (t)= reit. traumática.

#### Discusión

En este estudio se delimitaron seis estadios de desarrollo de *N. antarctica*, de acuerdo a los eventos arquitecturales más relevantes en la vida de las plantas (Figura 1). Tradicionalmente los estudios forestales delimitan los estadios de desarrollo de las especies arbóreas de acuerdo al tamaño del árbol, definido por su altura total o por el diámetro, ya sea basal o a la altura del pecho del tronco (DAP). Árboles de igual tamaño podrían ser el resultado de historias de vida muy diferentes, presentar ejes con características morfológicas y fisiológicas contrastantes y tener roles ecológicos diferentes. El análisis arquitectural permite poner en evidencia las etapas de desarrollo que siguió cada árbol para alcanzar un tamaño determinado.

Las variaciones arquitecturales de *N. antarctica* son muy diversas. A nivel de la planta entera, puede variar desde formas bajas y achaparradas hasta formas altas y esbeltas. En base a caracteres morfológicos y poblacionales de esta especie y caracteres edáficos de los lugares donde habita en Chile, Ramírez et al. (1985) reconocieron tres morfotipos: uno arbóreo, que crece en condiciones óptimas, otro caméfito típico de turberas, y uno de tamaño intermedio, arbustivo achaparrado. En el Norte de Patagonia, Steinke et al. (2008) encontraron diferencias morfológicas (tamaño de la planta) y genéticas entre cuatro variantes morfológicas creciendo en distintos tipos de hábitats. En ese estudio se vinculan las diferencias morfológicas con las condiciones (edáficas) del sitio y con variaciones genéticas por selección diferencial y deriva génica. De acuerdo con nuestras observaciones, la arquitectura que adquiere esta especie puede cambiar de acuerdo a distintos factores ambientales que intervienen sobre la expresión de la secuencia de desarrollo, como eventos traumáticos o condiciones adversas de crecimiento.



Desde esta perspectiva, la arquitectura de *N. antarctica* en un momento dado es el resultado de una historia previa y no es estática (Figura 3). En una planta desarrollada desde su germinación bajo condiciones no limitantes, pueden producirse cambios notables en su secuencia de desarrollo por algún disturbio como, por ejemplo, ramoneo de su eje principal. Como resultado, esa planta adquiere forma arbustiva en lugar de la forma arbórea que habría alcanzado de no haberse producido el disturbio. Si se interrumpiera el ramoneo, un eje principal podría retomar el crecimiento vertical, y la planta llegaría, con el tiempo, a desarrollarse como árbol. Si una planta arbustiva, formada por varios ejes codominantes, fuera podada dejando un solo eje principal y las condiciones ambientales lo permitieran, ese individuo podría aumentar su crecimiento en altura y alcanzar forma arbórea. En contraposición, un árbol desarrollado sin limitaciones, al ser afectado por fuego puede adquirir forma arbustiva. Esta plasticidad en las formas de crecimiento de *N. antarctica* refleja la capacidad de respuesta de esta especie frente a los disturbios.

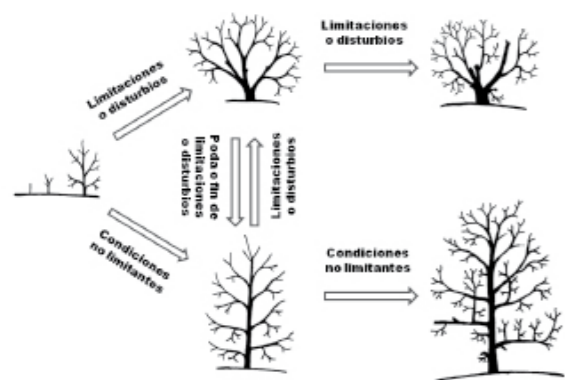


Figura 3: Algunas de las opciones posibles en la secuencia de desarrollo de *N. antarctica*.

Los disturbios como incendios o tala interrumpen la secuencia de desarrollo de *N. antarctica* y estimulan la producción de reiteraciones traumáticas. La recurrencia de disturbios provoca que se exprese de forma cada vez más abreviada la secuencia de desarrollo típica de la especie, conduciendo al envejecimiento cada vez más rápido de los ejes. Las plantas regeneradas luego de incendios intensos o tala producen reiteraciones totales que son vigorosas en los primeros años de desarrollo pero que pierden vigor con los años. Si los incendios o tala se repiten, las reiteraciones pierden vigor más rápidamente y la altura final de la planta es cada vez más baja. Las condiciones que se presentan a altitud elevada aceleran la secuencia de desarrollo debido a las limitaciones en el crecimiento y a los sucesivos eventos

traumáticos a los que están expuestos. La gran capacidad de *N. antarctica* de rebrotar luego de eventos traumáticos es un atributo que le permite a esta especie ocupar lugares disturbados donde otras especies no sobreviven.

La identificación de características morfo-arquitecturales con bajo nivel de variación dentro de *N. antarctica* permitió reconocer la secuencia de desarrollo endógena. A nivel de los ejes, existe un gradiente morfogenético a lo largo de esa secuencia, desde brotes largos con crecimiento indefinido, filotaxis trística, y ramas inmediatas hacia brotes cortos caracterizados por crecimiento definido, filotaxis dística y ausencia de ramas inmediatas. La combinación de filotaxis trística y ramas inmediatas le permite a esta especie aumentar considerablemente la superficie de asimilación por unidad de longitud de sus ejes, favoreciendo la ocupación de lugares abiertos.

### Conclusiones

Las variaciones arquitecturales de *N. antarctica* son muy diversas y dinámicas, ya que un individuo de forma arbustiva con el tiempo puede desarrollar forma arbórea y viceversa, dependiendo de las condiciones de crecimiento, de los disturbios que los afecten y de la frecuencia de éstos. Las formas que adquiere esta especie responden a causas endógenas y ambientales; estas últimas parecen alterar sólo de manera cuantitativa la expresión de una misma secuencia de desarrollo de la especie. La clasificación de *N. antarctica* en morfotipos y estadios debería contemplar no sólo el tamaño alcanzado sino también la fase ontogenética que se está expresando en un momento dado.

La versatilidad de *N. antarctica*, puesta en evidencia en este trabajo, y su amplia distribución hacen de esta especie un recurso de gran valor en Patagonia, que debería ser manejado de acuerdo al uso de la tierra. Por ejemplo, favorecer mediante podas el desarrollo de un único eje vertical en ejemplares afectados por fuego puede significar el potencial desarrollo de un rodal de árboles de ñire en lugar de un matorral, como suele observarse en sitios no manejados de esta forma luego de incendios. Este trabajo sirve de base para investigaciones sobre los usos potenciales de *N. antarctica* como así también sirve como herramienta para aplicar en el manejo y la conservación de esta especie en Patagonia.

### Agradecimientos

A la Administración de Parques Nacionales por permitirnos acceder a los sitios de muestreo y a la Universidad Nacional del Comahue y el CONICET por el financiamiento. A la Lic. Priscila Edwards y Lic. Sheila Saleha por su colaboración en los trabajos de campo.

### Referencias bibliográficas

- Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Alvarez, R., Barneix, A., Moretto, A., Martínez Pastur, G., 2013. Silvopastoral use of *Nothofagus antarctica* in southern Patagonian forests, influence over net nitrogen soil mineralization. *Agroforest Syst.* 87, 259-271.
- Barthélémy, D., Puntieri, J., Brion, C., Raffaele, E., Marino, J., Martínez, P., 1999. Morfología de las unidades estructurales y modo de desarrollo básico de especies patagónicas de *Nothofagus* (Fagaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 34 (1-2), 29-38.
- Correa, M., 1984. Fagaceae. En: *Flora Patagónica*. Tomo IVa, Col. Científica INTA, Bs As.
- Donoso, C., Premoli, A., Gallo, L., Ipinza R., 2004. Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed. Universitaria, Santiago, Chile.
- Hallé, F., Oldeman, R.A., Tomlinson, P.B., 1978. *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. Springer, Berlin.
- Puntieri, J.G., Souza, M.S., Brion, C., Mazzini, C., Barthélémy, D., 2003. Axis differentiation in two South American *Nothofagus* species (*Nothofagaceae*). *Annals of Botany* 92, 589-599.
- Ramírez, C., Correa, M., Figueroa, H., San Martín, J., 1985. Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. *Bosque* 6(2), 55-73.
- Rizzuto, S., 2003. Diversidad y grado de infestación por insectos xilófagos en bosque de *Nothofagus antarctica* en Cerro Centinela, Chubut, Argentina. Tesis de Maestría. Univ. Nac. San Juan Bosco. Esquel, Argentina.
- Stecconi M., 2006. Variabilidad arquitectural de especies nativas de *Nothofagus* de la Patagonia. Tesis Doctoral. Univ. Nac. del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Stecconi, M., Puntieri, J.G., Barthélémy, D., 2010. An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (*Nothofagaceae*) along an altitudinal gradient. *Botany* 88 (8), 699-709.
- Steinke, L.R., Premoli, A., Souto, C., Hedrén, M., 2008. Adaptive and neutral variation of the resprouter *Nothofagus antarctica* growing in distinct habitats in north-western Patagonia. *Silva Fennica* 42(2), 177-188.
- Tortorelli, L.A., 2009. *Maderas y bosques argentinos*. 2da. Edición. Orientación Gráfica Ed., Bs As.