

# Arquitectura del alerce y del ciprés de las Guaitecas.

Javier Grosfeld<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Observatorio Socio-ambiental, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas CONICET, Centro Científico Tecnológico Patagonia Norte, Av. Pioneros 2.350, Bariloche. grosfeldje@comahue-conicet.gov.ar

## Resumen

Se analiza la arquitectura y la secuencia de desarrollo de *Fitzroya cupressoides* (alerce) y *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas), dos especies endémicas de Cupressaceae, amenazadas y protegidas a nivel internacional, que habitan los sectores más húmedos de los bosques Andino-Patagónicos. Se examina la evolución de la arquitectura de estas dos especies durante los sucesivos estadios desde la germinación hasta la etapa de senescencia, que puede durar varios siglos, mediante el proceso de duplicación o reiteración parcial secuencial. Los efectos del medio ambiente, principalmente debido a traumatismos, afectan sólo cuantitativamente la arquitectura, disminuyendo la velocidad del desarrollo, las longitudes de cada estructura y la importancia de las reiteraciones. Finalmente se señala la utilidad del análisis arquitectural en el estudio de la biología y ecología de las Cupressaceae patagónicas.

## Abstract

This study focuses on the architecture and developmental sequence of *Fitzroya cupressoides* (alerce) and *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas), two Cupressaceae species, endemic of southern Chile and Argentina. Both species inhabit the wettest sites of the Andean-Patagonian forests, are considered to be under threat and are protected at international level. The evolution of the architecture of both species through successive stages from germination to senescence, which may extend over several centuries, was investigated by means of the evaluation of duplication and sequential partial reiteration. Environmental factors, mainly in the form of traumatismos, affect only quantitatively the architecture and developmental sequence of these species. The usefulness of the architectural analysis in the study of the biology and ecology of the Patagonian Cupressaceae is highlighted.

## Introducción

Desde su inicio en los años '70, el estudio de la arquitectura de las plantas ha aportado una visión detallada e integradora sobre el desarrollo de las plantas, incrementando los conocimientos acerca de los procesos que controlan el crecimiento y determinan la forma final de un árbol. La concepción básica del análisis arquitectural es una visión integradora de la estructura y de la dinámica del desarrollo de los vegetales, teniendo en cuenta los procesos internos que determinan la forma (por ejemplo genéticos o eco-fisiológicos), así como los efectos ejercidos por el medio ambiente. La descripción arquitectural de la secuencia de desarrollo contribuye a diagnosticar el estado de desarrollo y sanitario de los individuos, así como a predecir su desarrollo futuro. El análisis arquitectural cuenta con cuatro conceptos principales para describir el desarrollo de cualquier planta: la arquitectura básica o modelo arquitectural, la arquitectura específica de cada especie o unidad arquitectural, el proceso de duplicación y multiplicación de la arquitectura denominado reiteración y la evidencia de gradientes morfológicos relacionados con la edad fisiológica de los meristemas. Las herramientas y conceptos aportados por la arquitectura vegetal tienen, en la actualidad, diferentes aplicaciones en arboricultura, silvicultura, ecología, ecofisiología, genética forestal y modelización matemática.

*Fitzroya cupressoides* (alerce) es el árbol de mayor porte de los bosques andino-patagónicos, pudiendo alcanzar 50m de alto y 3,5m de diámetro, con un escaso incremento diametral. Habita en el norte de la Patagonia, en sitios donde las precipitaciones superan los 2.000mm (Figura 1) y es la especie arbórea más longeva del Hemisferio Sur, pudiendo superar los 3.600 años. En el caso de *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas) se extiende a lo largo de 1.600km desde los 39° 36' hasta los 54° 20' de latitud sur, siendo la más austral de las coníferas del mundo. Habita sitios generalmente inundados, mallines o turberas, formando masas ralas. Es un árbol longevo que puede superar los 1.000 años, de crecimiento radial lento y que puede alcanzar 20m de altura y 1m de diámetro.

En Argentina ambas especies son muy raras y presentan una distribución muy fragmentada, aunque afortunadamente la mayor parte de las poblaciones argentinas se encuentran protegidas dentro del sistema de áreas protegidas, nacionales o provinciales.



## Contribución al Parque Nacional Nahuel Huapi

Este trabajo describe por primera vez la secuencia de desarrollo de dos especies amenazadas y prioritarias para la conservación que habitan el Parque Nacional. El conocimiento de la evolución de la arquitectura en los diferentes ambientes que habitan, así como de la reacción de estas plantas a eventos traumáticos permite realizar un diagnóstico preciso y detallado de cada individuo y, de ser necesario, proponer pautas de manejo, especialmente en sectores de acceso turístico.

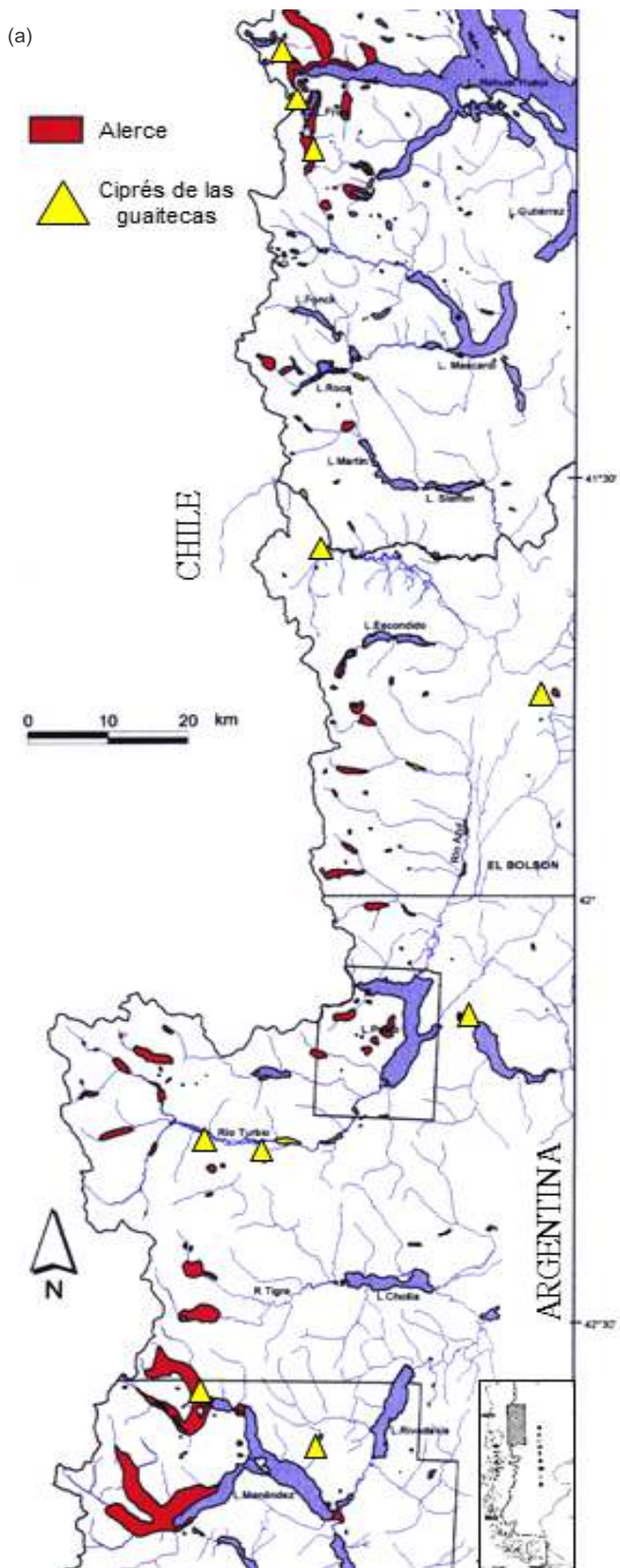


Figura 1: (a) Mapa de distribución de *Fitzroya cupressoides* (alerce) y *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas) (en basado en Kitzberger et al 2000).

Dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi estas especies cohabitan en varias poblaciones en la zona de Puerto Blest, aunque en el caso del alerce también puede ser encontrado en otros sectores de este Parque Nacional. Ambas especies son consideradas como paleoendemismos de los bosques Andino-Patagónicos del sur de Argentina y Chile. Se ha determinado que estas dos especies de Cupressaceae se encuentran amenazadas, por lo tanto su aprovechamiento y comercialización están restringidos internacionalmente ya que están incluidas en el "Apéndice I", de máxima protección, de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora CITES). Si bien existen datos detallados acerca del incremento radial, la variación genética, distribución y diferentes aspectos de la ecología de estas especies, los datos que se disponen acerca de su desarrollo y crecimiento primario son escasos. Incluso datos básicos de su biología, como la sexualidad de sus ejemplares, fueron dilucidados hace relativamente poco. El objetivo de este trabajo es el de analizar la arquitectura y la secuencia de desarrollo endógena del alerce y el ciprés de las Guaitecas en condiciones naturales, poniendo en evidencia distintos aspectos morfológicos y arquitecturales, que puedan contribuir en el manejo y conservación de estas especies y al mejor conocimiento de su biología.

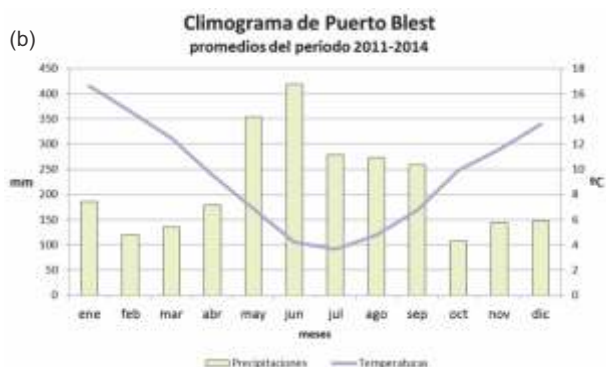
### Materiales y métodos

Se estudiaron principalmente poblaciones naturales situadas en la parte norte de la Patagonia argentina, donde ambas especies pueden aparecer asociadas o separadamente. En el Parque Nacional Nahuel Huapi se estudiaron las poblaciones de Puerto Blest, laguna Los Cántaros y sendero Ortiz Basualdo, paso Raúlíes, paso de las Nubes, lago Roca y cascada Los Alerces. Este estudio ha sido efectuado siguiendo el método del análisis arquitectural, consistente en el análisis detallado y global de la estructura de los individuos de una especie. Para el análisis de las dos especies, se ilustraron mediante dibujos, esquemas o fotografías, aspectos generales y detalles relativos a características morfológicas de los ejes (tipo de hoja, filotaxis, modo de crecimiento y ramificación, orientación, largo y disposición relativa de los ejes y posición de los conos y amentos) y la arquitectura de numerosos ejemplares en diferentes estados de desarrollo, desde la germinación hasta los estadios ulteriores de desarrollo. La observación de grandes ejemplares se realizó utilizando binoculares para examinar su copa. Para cada una de las especies, se estimaron parámetros de crecimiento y ramificación de las principales categorías de ejes, con el objeto de caracterizar el funcionamiento meristemático. Mediante conteo de anillos de tarugos extraídos con barrenos de Pressler se determinaron las edades de los individuos analizados. Se comparó el desarrollo arquitectural de estas especies creciendo en los mejores sitios, con la de ejemplares creciendo en condiciones más limitantes de luz y sustrato. Por cuestiones de espacio, en los resultados se presenta principalmente la secuencia de desarrollo creciendo en condiciones "no limitantes".

### Resultados

#### I. Arquitectura y secuencia de desarrollo.

La germinación de las semillas del alerce (Figura 2a) y ciprés de las Guaitecas (Figura 3a) sucede entre los meses de octubre y diciembre. Ambas presentan un par de cotiledones recurvos, al que le sigue un primer par de hojas pequeñas, que se disponen en un plano perpendicular con los cotiledones. Las plántulas de





alerce rápidamente pasan a su característica filotaxis de 3 hojas por nudo, mientras que el ciprés de las Guaitecas es la única especie de toda la familia Cupressaceae que mantiene una filotaxis opuesta-decusada durante toda su vida (Figura 3b). El tipo de hoja juvenil es acicular, poco adherente y el limbo tiene una gran parte libre decumbente. El meristema apical de los ejes está protegido por primordios foliares en distintos grados de diferenciación y durante los meses de invierno su funcionamiento disminuye y no se observa alargamiento. Durante el primer año de vida la planta no se ramifica, evento que puede retrasarse hasta el décimo año de vida en ambientes de baja luminosidad.

En los renovales de ambas especies (Figura 2b y 3c) aparece el tipo de hoja adulta, que es principalmente decurrente y más larga que ancha. Se establece la ramificación del tronco, que es lateral, difusa (ramas distribuidas al azar sobre el eje portador) y de desarrollo inmediato (las ramas no presentan una fase de reposo o yema antes de su desarrollo). Las primeras ramas aun presentan hojas juveniles, son de escaso desarrollo, no se ramifican y son caducas a corto plazo.

Las plantas jóvenes presentan una copa cónica a piramidal (Figura 2c). El tronco (al que denominamos "A1") es un monopodio, de desarrollo vertical con ramas radialmente alrededor (ortotrópico), su crecimiento es potencialmente continuo, pero modulado por las frías temperaturas invernales, y se encuentra lignificado en gran parte de su extensión. En este estadio alcanzan su máxima velocidad de crecimiento en altura, pudiendo llegar a tener brotes anuales de hasta 50-60cm en el caso del alerce, y entre 15 y 25cm para el ciprés de las Guaitecas. La ramificación difusa e inmediata del tronco origina las ramas principales (ejes de categoría 2 o "A2"), que son de crecimiento definido a largo plazo, lignificadas y presentan hojas del tipo adulto. En ambas especies, las ramas ubicadas en la parte superior a media de la planta presentan un ángulo de inserción más abierto mientras que las ramas basales son horizontales a péndulas. Las ramas principales son más rectas en el ciprés de las Guaitecas que en el alerce, que tienden a ser más curvas. La ramificación lateral, difusa e inmediata de los ejes A2, da origen a las ramas secundarias (ejes de categoría 3 o "A3"). Los A3 se ubican de forma radial respecto de su eje portador, son poco lignificados y de crecimiento definido a corto plazo, siendo más abundantes en el alerce que en el ciprés de las Guaitecas. A medida que una rama (A2) se alarga, los ejes A3 ubicados en su parte media y apical son cada vez más vigorosos y pueden

ramificarse también de forma monopodial, inmediata y difusa, dando origen a la última categoría de eje (ejes de categoría 4 o "A4") que son cortos, de crecimiento definido a corto plazo y no se ramifican. Las hojas de los dos últimos órdenes de ramificación (A3 y A4) son escuamiformes, bien imbricadas, tan largas como anchas, y notablemente más chicas que la de los ejes A1 y A2.

La longitud promedio de los entrenudos del tronco y de las ramas aumenta progresivamente desde la germinación, indicando un incremento gradual del crecimiento. La longitud y el número de entrenudos de los brotes anuales son mayores en el tronco que en las ramas y, en éstas, la producción anual disminuye desde las ramas distales a las ramas ubicadas en la porción más basal del árbol.

En los individuos vigorosos que crecen a pleno sol, la aparición de las estructuras reproductivas y la consiguiente madurez sucede cuando la planta supera un umbral de diferenciación, evidenciado morfológicamente por el desarrollo de ejes A4, lo cual en condiciones óptimas puede ocurrir cuando los árboles tiene entre 20 y 50 años de edad y entre 3 y 5m de altura (Figura 2d y 3d). En estas especies dioicas (sexos separados en diferentes árboles), los primeros conos o amentos se ubican de forma terminal en los A3, portados por ramas que se ubican en la parte distal del árbol (Figura 2e y 3e). A medida que la planta se desarrolla, los conos y amentos se ubican únicamente en los ejes A4, siempre de forma terminal (Figura 2f y 3f). La ubicación terminal de los conos y amentos impide que los ejes portadores puedan seguir con su desarrollo, por lo que los mismos permanecen como ejes fotosintéticos y luego de un cierto tiempo mueren y caen. Con los años, la cantidad de ramas implicadas en la sexualidad se multiplica progresivamente abarcando la integridad del árbol, pero siempre exclusivamente sobre los ejes A4.

Luego de la aparición de la sexualidad, el desarrollo ulterior de los ejemplares presenta el mismo patrón cualitativo de crecimiento y ramificación hasta alcanzar la máxima dimensión de copa (Figura 2g y 3g). Sobre algunas ramas se observa que ciertas A3 se vuelven más vigorosas y gradualmente empiezan a adquirir las mismas características morfológicas y funcionales del eje A2 que los porta (Figura 2h y 3h). En verdad, estos ejes marcan el comienzo del proceso de reiteración parcial, que implica la duplicación sucesiva de la estructura de las ramas, produciéndose un aumento aparente de los órdenes de ramificación de la copa del árbol sin que aparezcan nuevas categorías de ejes morfológica y funcionalmente diferentes a las ya descritas (A1, A2, A3 y A4). Las reiteraciones parciales generalmente se desarrollan primero en las ramas de la parte basal a media del árbol, pero a medida que la planta crece los complejos reiterados se vuelven más comunes y finalmente el proceso de reiteración parcial termina por generalizarse para todo el árbol, provocando un aumento global del número de los órdenes de ramificación. El proceso de reiteración parcial puede expresarse durante cientos e incluso miles de años en el caso del alerce.

La planta alcanza su máxima altura pudiendo sobrepasar los 50m en el caso del alerce (Figura 2i), y más de 20m en el caso del ciprés de las Guaitecas (Figura 3i), presentando una copa piramidal a cónica de gran tamaño. La mayor parte de las ramas de los árboles viejos están conformadas por ejes ampliamente reiterados, generados en sucesivas olas de reiteración parcial secuencial (Figura 2j y 3j). La morfología de la mayor parte de los ejes que conforman la copa del árbol reiterado es similar entre sí, con hojas



Figura 2: Secuencia de desarrollo del alerce. (a) Plántula, (b) renovoal, (c) planta juvenil, (d) planta adulta, (e) detalle de rama femenina adulta, (f) detalle de cono femenino (izq.) y amento masculino (der.), (g) árbol reiterado, (h) detalle de reiteración parcial secuencial, (i) árbol viejo, (j) rama reiterada. (A2: rama principal, A3: rama secundaria, A4: rama corta, A'2: complejo reiterado parcial, r.p.s.: reiteraciones parciales secuenciales).

Autoría: J. Grosfeld

## II. Principales efectos ambientales en la arquitectura.

Las principales variables ambientales que modifican la secuencia de desarrollo del alerce y el ciprés de las Guaitecas, están relacionadas con la ocurrencia e intensidad de traumatismos, la densidad del bosque, el tipo de sustrato, y ciertos factores de estrés como exposición a vientos constantes, altitud elevada, fuerte acumulación de nieve o alta frecuencia de disturbios antrópicos (incendios, ganado, tala, etc.).

Si bien ambas especies se desarrollan mejor en ambientes abiertos, el alerce también puede establecerse bajo un dosel arbóreo no muy cerrado que permita la llegada de la luz al suelo, o en claros dentro de los bosques provocados por la caída de un árbol o de una gran rama. Aunque la secuencia de desarrollo es cualitativamente similar, estos ejemplares en el sotobosque tienen modificaciones cuantitativas y se desarrollan mucho más lentamente. Las plantas portan menos ramas vivas sobre el tronco y su incremento en altura es mínimo año a año. Una característica destacable de los individuos que crecen en el sotobosque es que todas las categorías de ejes presentan hojas de tipo juvenil durante mucho tiempo. Luego de decenas de años de crecer bajo el dosel, la madurez sucede cuando el árbol tiene una altura y una edad mayor que los ejemplares que crecen en bosque abierto (más de 15m de altura y a partir de los 150 años de edad). La parte viva de la copa adulta abarca de 1/2 a 1/3 de la longitud total del tronco. Los ejemplares adultos presentan una copa cónica, corta y estrecha, que lleva ramas sólo en su parte superior, exhibiendo muy pocas ramas basales vivas. En estas condiciones, la aparición de reiteraciones parciales puede suceder antes que el desarrollo de los primeros conos o amentos. Las últimas etapas de desarrollo suceden una vez superado el dosel, donde el desarrollo del árbol ya no está condicionado por la falta de luz, presentando similares características que las descriptas para los individuos que se desarrollan toda su vida en bosque abierto.

En cualquier momento de la secuencia de diferenciación de los árboles de alerce y ciprés de las Guaitecas pueden suceder eventos traumáticos naturales (como caídas de ramas, incendios parciales de copa, heladas tardías, herbivoría, etc.) que den origen a quebraduras o muertes parciales y deterioren en mayor o menor medida la estructura de la copa, modificando el desarrollo de los ejes. La reacción de la planta luego de producirse el traumatismo, se produce mediante la desdiferenciación de uno o varios ejes cercanos al lugar del traumatismo, restableciendo la arquitectura original de la misma, asumiendo la misma función y estructura que fuera dañada, ya sea el tronco (reiteraciones totales) o las ramas (reiteraciones parciales). Cualquiera sea la categoría de eje afectada, generalmente el

nuevo eje sigue la misma secuencia de diferenciación que el eje reemplazado, presentando una estructura similar, constituyendo complejos reiterados de origen traumático. Las reiteraciones traumáticas generalmente se originan cerca del lugar del traumatismo y pueden ser totales, si funcionan como relevos del tronco, o traumáticas parciales, en el caso que la estructura reemplazada por el complejo reiterado sea una rama lateral. Si el eje dañado es el tronco y el traumatismo se produce relativamente alejado de su ápice, existe una alta probabilidad que se formen horquetas, y la repetición de este proceso tiene como resultado la formación de un árbol multitronco generalmente de fuste sinuoso o con severas deformaciones, compuesto por varias reiteraciones totales.

La exposición a fuertes vientos puede modificar ampliamente la arquitectura de la planta por aumento de la frecuencia de traumatismos en ramas y tronco, la copa presenta una forma asimétrica, siendo alargada sobre un eje coincidente con la dirección de los vientos predominantes. En los casos extremos, este proceso lleva a la formación de "árboles en forma de bandera", con la copa desarrollada sólo del lado protegido del viento.

Algunos ejemplares, principalmente de alerce, pueden germinar y sobrevivir en paredones y acantilados rocosos donde el suelo es muy escaso y la acción de la nieve y el viento parece ser muy limitante para el desarrollo. Los ejes de estos individuos están formados por hojas pequeñas muy imbricadas y las ramas son cortas, como si toda la estructura del individuo estuviera "envejecida". La acción combinada del viento y la nieve, provoca frecuentes traumatismos de los ejes de la planta, impidiendo el normal desarrollo del tronco y ocasionando el quiebre de las ramas, por lo que muchas de estas plantas, que pueden tener cientos de años, presentan un porte arbustivo, incluso achaparrado, cuya estructura principal está formada principalmente por ejes del tipo A2. Los ejemplares que crecen en estos ambientes desarrollan largas raíces que se extienden superficialmente siguiendo las hendiduras de la roca. A partir de estas raíces superficiales los ejemplares se pueden propagar vegetativamente y sobrevivir mediante el desarrollo de reiteraciones parciales y/o totales. Sobre los acantilados, pero en sitios relativamente más protegidos, algunas de plantas pueden formar un tronco erecto, que alcanza de 1 a 3m de altura y si el suelo es más desarrollado, la planta puede alcanzar una mayor altura y un mayor desarrollo de la copa, llegando incluso a desarrollar estructuras reproductivas viables.

Si bien la ocurrencia de incendios puede llevar a la muerte de los individuos, muchos árboles pueden sobrevivir mediante el desarrollo de reiteraciones parciales o totales diferidas, o a partir del desarrollo de rebrotes epicórmicos que se originan ya sea del tocón remanente o a partir de raíces superficiales. Estos rebrotes son muy vigorosos y rápidamente desarrollan estructuras reproductivas, aunque raramente alcanzan las dimensiones de la planta madre.

El ramoneo por fauna nativa o ganado exótico de ambas especies afecta los renovales de hasta 1,5m, así como las ramas bajas de individuos más altos. Sus efectos se traducen en un fuerte estímulo al desarrollo de reiteraciones parciales a partir de ramas basales, formando ejemplares muy deformados de copa corta y circular, constituidas por ramas que se disponen de forma horizontal, pero que emiten brotes verticales. El follaje de estos árboles es muy compacto y los ejes presentan características morfológicas muy similares entre sí. En el caso de que algún eje de la planta logre superar la altura del ganado es posible que se desarrolle normalmente expresando la secuencia de diferenciación del tronco.

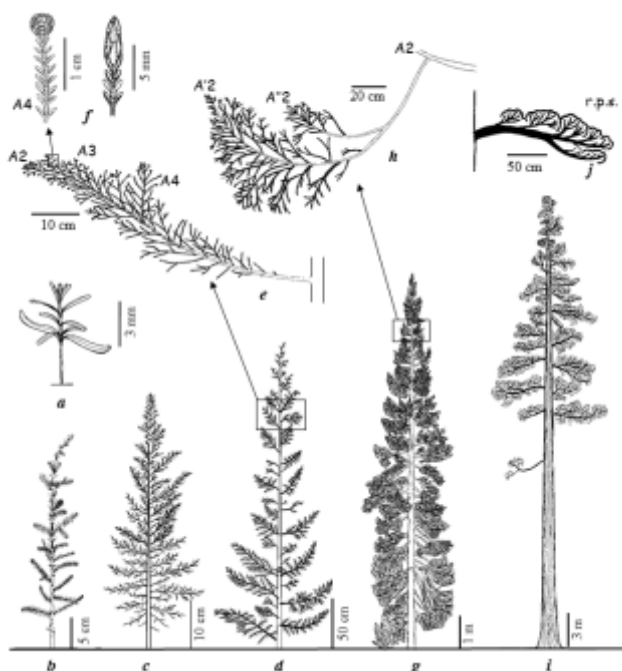


Figura 3: Secuencia de desarrollo del ciprés de las Guaitecas. (a) Plántula luego de la germinación, (b) plántula de dos años, (c) juvenil, (d) planta adulta, (e) detalle de rama femenina adulta, (f) árbol reiterado, (g) detalle de reiteraciones parciales secuenciales, (h) árbol viejo, (i) rama reiterada. (A2: rama principal, A3: rama secundaria, A4: rama corta, A'2: complejo reiterado parcial, r.p.s.: reiteración parcial secuencial, r.p.d.: reiteración parcial diferida) Autoría: J. Grosfeld

### III. Propagación vegetativa

Los individuos de ambas especies pueden propagarse vegetativamente a partir del desarrollo de brotes originarios de yemas adventicias ubicadas en raíces superficiales o en la base del tronco de los árboles. En las turberas de *Sphagnum magellanicum* también se pueden desarrollar rebrotes vegetativos a partir de ramas inferiores del árbol que quedan cubiertas por este musgo. Las ramas que quedan enterradas pueden desarrollar raíces adventicias y pueden surgir uno o más brotes vegetativos que construyen un nuevo vástago vertical constituyendo reiteraciones totales por desdiferenciación. Las ramas no sólo dan origen a estos rebrotes vegetativos, sino que ellas mismas pueden formar un acodo, enderezarse y seguir creciendo como un eje vertical, formando reiteraciones totales.

Los rebrotes vegetativos desarrollan sus propias raíces adventicias y si bien se pueden separar de la planta madre, generalmente se observa que mantienen las conexiones con la misma. En estos rebrotes, la secuencia de diferenciación del árbol sucede de una forma más rápida que en los vástagos nacidos de la germinación por semilla. La ramificación se desarrolla muy rápidamente. Para las dos especies, este tipo de reiteraciones totales fructifican con una altura cercana al metro y a una edad de 10 a 20 años, aunque ocasionalmente llegan a alcanzar las dimensiones de la planta madre.

### Discusión

El desarrollo de estas especies responde a una secuencia precisa y ordenada de eventos morfogénicos, que involucra cambios morfológicos durante la ontogenia y en el cual la organización de la planta se vuelve cada vez más compleja. Para ambas especies, a medida que la planta se desarrolla, se produce la construcción del tronco y el desarrollo de la ramificación secuencial, que caracterizan toda la etapa juvenil. La aparición de la sexualidad marca el momento en el que se expresa la arquitectura básica, funcional y morfológica, o sea la unidad arquitectural de cada una de las especies estudiadas, ya que en el desarrollo ulterior del árbol no aparece ninguna estructura morfológica cualitativamente nueva. La copa adulta y senescente se construye durante cientos de años mediante el proceso de reiteración parcial secuencial, que implica la duplicación de la estructura de las ramas.

El proceso de reiteración parcial secuencial permite una explotación efectiva del medio circundante, a partir de una estructura ya existente como las ramas, y añadiendo una mayor superficie fotosintética con la sola repetición de elementos estructurales ya presentes en la secuencia de diferenciación. Cuando la planta envejece, las ramas voluminosas se pueden quebrar y la estructura de la copa pierde unidad, quedando desestructurada. El desarrollo de reiteraciones diferidas en las etapas últimas de la secuencia de diferenciación del árbol, parece ser un proceso común en las especies leñosas, especialmente en las longevas como el alerce y el ciprés de las Guaitecas.

La arquitectura de estas especies es muy similar, por lo que muchas veces un observador no avisado puede confundirlas, ya que además de la estructura de los conos, la única diferencia al nivel de la unidad arquitectural es la filotaxis de los ejes, verticilada por tres en alerce y opuesta decusada en el ciprés de las Guaitecas. El análisis de la arquitectura de estas especies muestra que, en términos generales, los patrones de crecimiento y ramificación son muy parecidos entre sí y que difieren en algunas características morfológicas, principalmente la evolución de su filotaxis en los primeros años de vida, la tendencia a una mayor rectitud o curvatura de sus ramas principales, así como en la mayor expresión del proceso de reiteración parcial secuencial que se da en el alerce respecto del ciprés de las Guaitecas. Tampoco existen diferencias en la arquitectura elemental entre los individuos masculinos y femeninos de las dos especies a lo largo de su secuencia de desarrollo.

El proceso de reiteración traumática es importante para comprender la variación en la estructura de los árboles adultos. La ocurrencia de un traumatismo puede interrumpir el proceso de diferenciación secuencial de los ejes, imponiendo nuevas correlaciones tem-

porarias entre los ejes laterales cercanos al daño. El estadio arquitectural de la planta, la categoría de eje afectada, la posición relativa respecto del ápice y la recurrencia de eventos de traumatismos sobre el mismo eje son criterios de importancia para evaluar la influencia de un trauma en el devenir de la estructura del árbol. En consecuencia, los eventos de traumatismo pueden afectar ampliamente la forma final de la plantas, ya que puede inducir la formación de horquetas o de varios relevos, incluso en condiciones rigurosas, la alta frecuencia de traumatismos puede restringir fuertemente el desarrollo del tronco.

Las especies estudiadas pueden crecer en diferentes condiciones ambientales mostrando una gran plasticidad morfológica ante variaciones en la intensidad lumínica, en las condiciones edáficas o ante situaciones de estrés. Sin embargo, la secuencia arquitectural de desarrollo de las dos especies es cualitativamente muy estable cualesquiera sean las condiciones ecológicas en las que estas especies estén creciendo. Los factores ambientales regulan la secuencia de diferenciación determinando diferentes velocidades en la expresión de los gradientes morfogénicos induciendo un adelanto o un retraso en la aparición de las sucesivas fases arquitecturales y un mayor o menor desarrollo de las diferentes categorías de ejes. Esta modulación de la velocidad de expresión actúa sobre el funcionamiento y correlaciones endógenas entre los meristemas, que se traduce en modificaciones en la arquitectura y forma final de los árboles. Sin embargo, no influyen en la propia naturaleza de la secuencia de diferenciación, modulando su expresión sólo cuantitativamente, tal como fue observado en plantas tropicales o templadas.

El conocimiento de la arquitectura y la secuencia de diferenciación de las especies posibilita realizar un diagnóstico del estado de desarrollo de cada árbol a un momento determinado y comprender los factores endógenos y externos que determinan su forma. Además permite "reconstruir" la historia de cada individuo de un rodal, infiriendo de una manera detallada su dinámica forestal, aspecto fundamental a la hora de proponer alternativas de manejo.

### Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional del Comahue y el CONICET. A la Administración de Parques Nacionales por los permisos de muestreo, en especial a su cuerpo de guardaparques del Parque Nacional Nahuel Huapi y a la Delegación Regional Patagonia por el soporte logístico y técnico. A Marcelo Bari por la recopilación y procesamiento de los datos meteorológicos de Puerto Blest. Este trabajo no pudo haberse realizado sin la dirección del Dr. Daniel Barthelemy del CIRAD (Francia). A Javier Puntieri, Cecilia Brion y Marina Stecconi por la colaboración brindada en distintas etapas de este trabajo.

## Bibliografía

- Barthélémy, D. y Y. Caraglio. 2007. Plant architectural: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99 (3): 375-407
- Guédon, Y., D. Barthélémy, Y. Caraglio y E. Costes. 2001 Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* 212: 481-520.
- Grosfeld, J. 2002 Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae) Tesis doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina, 298 pp.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forest. An architectural analysis. Springer, Berlin, Alemania, 441 pp.
- Kitzberger, T., A. Perez, G. Iglesias, A. Premoli y T.T. Veblen. 2000. Distribución y estado de conservación del alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) en Argentina. *Bosque* 21 (1): 79-89.
- Premoli, A., C. Souto, A. Lara y C. Donoso. 2004. Variación en *Fitzroya cupressoides* (Mol) Johnston (Alerce o Lahuán). En: Donoso, C., A. Premoli, L. Gallo & R. Ipinza (eds.) Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed. Universitaria, Santiago de Chile, 277-301.
- Rovere, A., A. Premoli, J.C. Aravena y A. Lara. 2004. Variación en *Pilgerodendron uviferum* (Don) Florin (Ciprés de las Guaitecas) En: Donoso, C., A. Premoli, L. Gallo & R. Ipinza (eds.) Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed. Universitaria, Santiago de Chile, 253-274.

### Línea de Investigación:

Trabajo en el CONICET y soy Director del Departamento de Botánica del CRUB. Especialista en arquitectura y movilización de plantas, específicamente de árboles de la Selva Valdiviana. En la actualidad coordino el área Forestal del Observatorio Socio-Ambiental del CCT-Patagonia Norte de CONICET.

## Glosario

- ACODO: rama de un tronco que se introduce en el suelo dejando el extremo superior en el exterior y se separa del tronco y conforma un individuo independiente.
- AMENTO: inflorescencia comúnmente péndula, con flores inconspicuas, generalmente unisexuales.
- COTILEDÓN: la o las primeras hojas de la planta ya preformadas en el embrión de las plantas con semilla.
- DECUMBENTE: tallos no erguidos o inclinados.
- DECURRENTE: parte de la lámina foliar que queda pegada al tallo.
- DECUSADAS: hojas opuestas, dispuestas en cruz con las de los nudos vecinos.
- EPICÓRMICO: brote que nace de yemas dormidas durante mas de una estación.
- ESCUAMIFORME: con forma de escama o parecido a ella.
- FILOTAXIS: disposición de las hojas en el tallo
- LIMBO: lámina de la hoja.
- MERISTEMA: tejido cuyas células se pueden dividir activamente.
- MONOPODIO: pie o soporte.
- ONTOGENIA: desarrollo de un organismo, órgano, tejido o célula desde el comienzo hasta la madurez.
- PALEOENDEMISMO: endemismo cuya presencia en el país se remonta a épocas geológicas antiguas. Una especie endémica es aquella que tiene una distribución restringida en una zona del planeta y no se encuentra en otro sitio.
- TOCÓN: parte del tronco de un árbol que queda unida a la raíz cuando lo cortan por el pie.

