

VARIACIONES EN EL TAMAÑO Y LA COMPOSICIÓN DE LAS YEMAS DE *NOTHOFAGUS PUMILIO* Y *N. DOMBEYI* (FAGACEAE)

JAVIER G. PUNTIERI ^{1,3}, CECILIA A. M. BRION ¹, DANIEL BARTHÉLÉMY ² & MARÍA SOL SOUZA ¹

¹ Departamento de Botánica, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina.

E-mail: jpuntier@crub.uncoma.edu.ar

² CIRAD/INRA, Unité Mixte de Recherche "modélisation des plantes", TA 40/E, 34398 Montpellier, Cédex 5, Francia. E-mail: barthelemy@cirad.fr

ABSTRACT: Puntieri, J. G., Brion, C. A. M., Barthélémy, D. & Souza, M. S. 2001. Variations in bud size and composition for *Nothofagus pumilio* and *N. dombeyi* (Fagaceae). *Darwiniana* 39(1-2): 1-10.

The length and diameter of buds were studied for *Nothofagus pumilio* and *N. dombeyi* (Fagaceae) in shoots from different types of axes of young trees growing in natural conditions. Variations in bud length according to bud position on the shoot and on the tree were assessed. In both species, shoots with more than 20 nodes developed buds with wide ranges of length and number of nodes, whereas smaller shoots always developed small buds consisting of a low number of nodes. In shoots with more than 20 nodes, bud length was maximum in buds close to the shoot's distal end. Buds of *N. pumilio* were almost twice longer and wider than those of *N. dombeyi* for each shoot size category considered. The number of nodes for buds of a given length was higher for *N. dombeyi* than *N. pumilio*. Multiple linear regressions including bud length, bud diameter, bud position on its parent shoot, and number of nodes of the parent shoot as independent variables, explained 81% and 74% of the variation in the number of leaf primordia per bud for *N. pumilio* and *N. dombeyi* respectively.

Key words: Architecture, Shoot, Bud, Preformation, Trees, *Nothofagus*.

RESUMEN: Puntieri, J. G., Brion, C. A. M., Barthélémy, D. & Souza, M. S. 2001. Variaciones en el tamaño y la composición de las yemas de *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi* (Fagaceae). *Darwiniana* 39(1-2): 1-10.

Se estudió la longitud y el diámetro de yemas de *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi* (Fagaceae) en brotes procedentes de diferentes tipos de ejes de árboles jóvenes desarrollados en condiciones naturales. Se evaluaron las variaciones de la longitud de las yemas según su posición sobre el brote portador y sobre el árbol. En ambas especies, los brotes con más de 20 nudos desarrollaron yemas con un amplio rango de longitudes y de número de nudos, mientras que los brotes más cortos desarrollaron siempre yemas pequeñas y de bajo número de nudos. Para los brotes con más de 20 nudos, las yemas de mayor tamaño fueron aquellas próximas al extremo distal del brote. Las yemas de *N. pumilio* fueron aproximadamente dos veces más largas y anchas que las de *N. dombeyi* en una posición similar. Para cada longitud de yema considerada, el número de nudos de la yema fue mayor para *N. dombeyi* que para *N. pumilio*. Regresiones lineales múltiples que incluyeron como variables independientes a la longitud y el diámetro de la yema, la posición de la yema sobre el brote portador y el número de nudos del brote portador, permitieron explicar el 81% y el 74% de la variación en el número de nudos por yema de *N. pumilio* y de *N. dombeyi*, respectivamente.

Palabras clave: Arquitectura, Brote, Yema, Preformación, Árboles, *Nothofagus*.

INTRODUCCIÓN

La identificación de las unidades estructurales de significación biológica que componen los ejes foliados de las plantas leñosas es un paso fundamental en el estudio de la arquitectura de esas espe-

cies. En las especies leñosas de crecimiento rítmico, tales unidades pueden delimitarse por los marcadores morfológicos resultantes de la alternancia entre períodos de alargamiento de los ejes y períodos en los cuales porciones de eje permanecen en estado embrionario constituyendo yemas terminales o axilares (Hallé et al., 1978; Caraglio & Barthélémy,

³Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET

1997). El reconocimiento de categorías de ejes y de las unidades estructurales que componen cada eje permite realizar descripciones y modelos precisos de la arquitectura de los árboles (Reffye et al., 1991; Reffye & Houllier, 1997; Barthélémy et al., 1997). Algunos estudios demuestran que el número de órganos que constituyen una yema puede relacionarse con la longitud, el diámetro y el número de órganos del brote derivado de la misma (Remphrey & Davidson, 1994; Souza et al., 2000). Por otro lado, la longitud y el diámetro de una yema podrían ser buenos indicadores de la cantidad de órganos que la constituyen y, por lo tanto, del tamaño del brote que derivará de ella. Pese a ello, el número de estudios que incluyen el análisis del tamaño de las yemas y su relación con su composición es muy limitado (Remphrey & Davidson, 1994). El conocimiento de las variaciones intraespecíficas en el tamaño de las yemas y su relación con la composición de las mismas según criterios arquitecturales permite una mejor comprensión de la conformación de la copa de los árboles y una evaluación más precisa del estado de desarrollo presente y futuro de árboles individuales o de sus ejes componentes (Caraglio & Barthélémy, 1997; Sabatier & Barthélémy, 2000).

El presente estudio aporta información concerniente al tamaño de las yemas y a los componentes de las mismas en relación a su posición sobre la planta para dos de las especies de *Nothofagus* de Sudamérica: la "Lenga", *N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser, y el "Coihue", *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. *Nothofagus pumilio* es un árbol de hojas caducas hasta de 25 m de altura y es el componente más importante de los bosques de mayor altitud de la Patagonia. *N. dombeyi* es un árbol perennifolio hasta de 40 m de altura que habita en las zonas más bajas y húmedas de la Patagonia andina. En regiones donde habitan ambas especies, el límite altitudinal superior de *N. dombeyi* suele corresponder con el límite altitudinal inferior de *N. pumilio*.

Si bien en la última década se han publicado varios estudios integradores acerca de la taxonomía y las relaciones evolutivas de las especies de *Nothofagus* (por ejemplo Hill, 1992; Hill & Jordan, 1993; Hill & Dettmann, 1996; Manos, 1997; Jordan & Hill, 1999), sólo en años recientes se han publicado estudios referidos a la morfología de sus unidades estructurales y a su relación con la arquitectura de algunas especies de este género (Thiébaud et al., 1997; Puntieri et al., 1998; Raffaele et al., 1998; Barthélémy et al., 1999; Puntieri et al., 1999). Publica-

ciones recientes analizan las variaciones en la cantidad de hojas presentes en las yemas de *N. pumilio* (Souza et al., 2000) y de *N. dombeyi* (Puntieri et al., 2000). La presente comunicación complementa los resultados presentados en esas dos publicaciones y proporciona información concerniente al tamaño de las yemas de ambas especies y su relación con la composición de las yemas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para cada especie se seleccionó una población de individuos en fase de rápido crecimiento en altura (véase Barthélémy et al., 1999) y con baja interferencia mutua. La población de *N. pumilio* muestreada ocupa unas 10 Ha de la ladera sudeste del Cerro Otto, Bariloche, Río Negro (41°09' S, 71°10' O; altitud: 1300; precipitación anual media: ~800 mm; Conti, 1998), donde *N. pumilio* constituye un bosque monoespecífico cuyos individuos adultos forman una cubierta discontinua. Hay abundante regeneración natural de esta especie bajo los claros del dosel. La población de *N. dombeyi* muestreada se encuentra a lo largo de 1000 m del borde de la ruta 258, en proximidades de Villa Mascaradi, Río Negro (41°10' S, 71°10' O; altitud: 850 m; precipitación anual media: ~1000 mm; Barros et al., 1983). Los coihues muestreados constituyen la regeneración natural del bosque disturbado por la construcción del camino. Al realizarse el muestreo, los individuos de *N. pumilio* muestreados tenían entre 12 y 20 años de edad, de 3,0 a 5,7 m de altura y de 33 a 103 mm de diámetro basal, y los de *N. dombeyi* tenían de 10 a 15 años, de 3,4 a 5,3 m de altura y de 37 a 95 mm de diámetro basal. Las edades se estimaron mediante la identificación de límites entre unidades de crecimiento anuales y el conteo de dichas unidades a lo largo del tronco¹ (véase Barthélémy et al., 1999).

Para cada especie, se seleccionaron 52 árboles. Se evitaron aquellos individuos afectados por la sombra de árboles vecinos o con daño severo en el tronco por algún factor externo. En abril de 1998 se seleccionaron, de cada árbol, cuatro tipos de ejes: (1) el tronco, (2) una rama principal, (3) una rama secundaria y (4) una rama corta (véase Barthélémy et al., 1999). Para cada eje se cortó la porción más distal, alargada durante el período de crecimiento 1997-98 y que, de aquí en adelante denominaremos "brote anual" o "brote". Durante el período de alar-

¹ Debido al escaso diámetro basal de los árboles, se evitó el uso de la técnica de extracción de tarugos y el conteo de anillos de crecimiento en grosor para la determinación de la edad de los árboles.

gamiento de un brote vegetativo de estas dos especies, los nudos más proximales de cada brote suelen carecer de yema axilar visible o poseen una yema de tamaño reducido cuya disección manual es imposible, mientras que los nudos distales portan una yema axilar manualmente disecable o, menos frecuentemente, una rama alargada simultáneamente con su brote portador (rama inmediata; Barthélémy et al., 1997, 1999). En ambas especies, es muy frecuente la muerte del ápice de un brote luego de finalizado el alargamiento del mismo. En este caso, el eje correspondiente puede continuar posteriormente su crecimiento longitudinal a partir de alguna de las yemas axilares distales del eje (Barthélémy et al., 1999; Puntieri et al., 1999). En estas especies, el número de nudos de un brote es muy variable y sería un buen indicador de la edad fisiológica del meristema que le dio origen (Puntieri et al., 1998). A fin de comparar grupos de brotes similares entre las dos especies, sólo se consideraron aquellos brotes derivados de yemas axilares y carentes de ramas inmediatas, los cuales fueron clasificados de acuerdo al número de nudos: (a) brotes de entre 21 y 41 nudos, (b) brotes de entre 11 y 20 nudos y (c) brotes de entre 7 y 10 nudos. Se midieron la longitud y el diámetro basal y se contaron los nudos de cada brote cosechado. A cada yema axilar de cada brote se le asignó un rango contado a partir del ápice del brote portador correspondiente. Estos rangos se definieron en base a la distribución de frecuencias de los tamaños de brotes en ambas especies. Se midieron la longitud y el diámetro máximo de cada yema axilar de cada brote. Se registró el número de nudos de cada yema mediante disección bajo microscopio estereoscópico (Olympus SZ30, 40X; Fig. 1). Las yemas afectadas por insectos fueron excluidas de los análisis.

Para cada grupo de brotes de cada especie se analizaron, mediante regresiones lineales, las relaciones: longitud de yema / número de nudos por yema y diámetro de yema / número de nudos por yema. Se utilizó análisis de covariancia (Sokal & Rohlf, 1981) para determinar los efectos de la especie y del número de nudos del brote portador sobre el número de nudos de una yema, incluyendo a la longitud de la yema como covariable. Se seleccionaron las mejores variables predictoras del número de nudos de una yema (variable dependiente) mediante análisis de regresión "stepwise" ("forward selection procedure"; Sokal & Rohlf, 1981); las variables independientes empleadas fueron: longitud

de la yema, diámetro de la yema, posición de la yema sobre el brote portador y grupo de tamaños al que pertenece el brote portador (1 = 21-41 nudos, 2 = 11-20 nudos y 3 = 7-10 nudos).

RESULTADOS

La longitud y el diámetro basal de los brotes portadores fueron mayores para brotes con más nudos que para brotes con menos nudos (Tabla 1). Para ambas especies (en particular para *N. pumilio*), los brotes de menos de 11 nudos fueron desproporcionadamente más cortos que los brotes con mayor número de nudos (Tabla 1). Los brotes de *N. pumilio* tuvieron un diámetro basal mayor que los brotes de *N. dombeyi* con similar número de nudos.

Para ambas especies, brotes con mayor número de nudos tendieron a desarrollar yemas de mayor tamaño. En el caso de los brotes con más de 20 nudos, la longitud y el diámetro de las yemas disminuyeron desde el extremo distal hasta el extremo proximal de cada brote, aunque no en forma lineal (Fig. 2). Las yemas distales fueron semejantes entre sí en cuanto a su tamaño aunque, en ambas especies, la segunda yema contada desde el extremo distal de esos brotes fue más corta y angosta que la primera yema y que las yemas inmediatamente más proximales. En los brotes de hasta 20 nudos, la variación en la longitud y el diámetro de las yemas fue menos notable que en el caso de los brotes de más de 20 nudos. Para cada uno de los grupos de brotes considerados, las yemas de *N. pumilio* tuvieron, en promedio, el doble de longitud y de diámetro que las de *N. dombeyi* en posición similar sobre el brote portador (Fig. 2).

Todas las yemas disecadas se componían de un brote vegetativo embrionario; no se observaron primordios de estructuras reproductivas en ninguna de las yemas. Las yemas de los brotes constaron de una serie de catafilos en sus nudos proximales (predominantemente cuatro en *N. pumilio* y dos en *N. dombeyi*; véase Barthélémy et al., 1999) y primordios de nomofilos en los nudos restantes.

Para cada grupo de brotes, la relación longitud de yema / número de nudos por yema tuvo una pendiente menor para *N. pumilio* que para *N. dombeyi*: el número de nudos de las yemas tendió a incrementarse en menor medida con la longitud de la yema en *N. pumilio* que en *N. dombeyi* (Fig. 3). A igualdad de longitud, la cantidad de nudos por yema fue siempre mayor para *N. dombeyi* que para *N.*

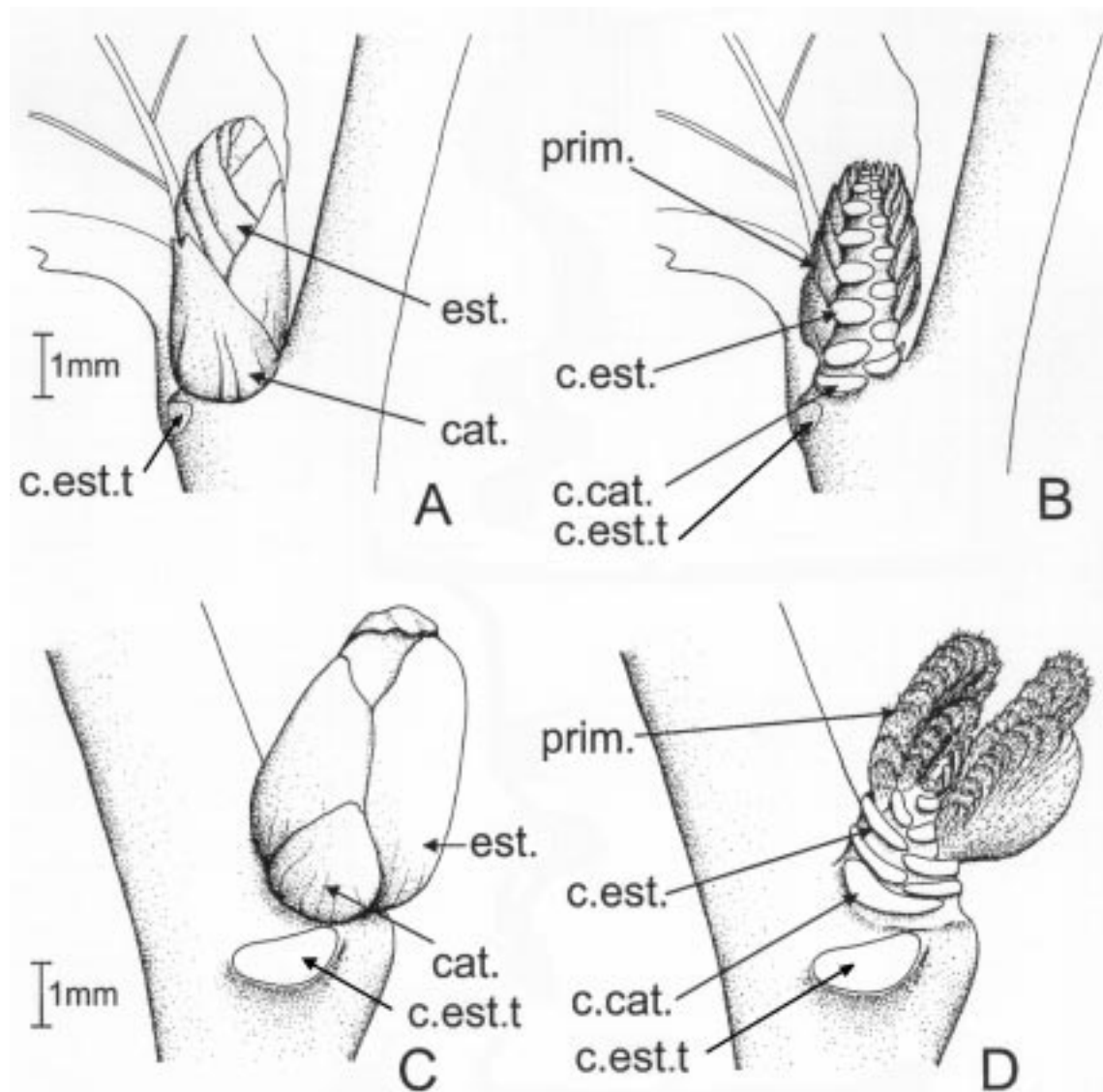


Fig. 1.- Yemas axilares de *N. dombeyi* (A, B) y de *N. pumilio* (C, D) completas (A, C) y desprovistas de catafilos y estípulas (B, D). Referencias: cat., catafilo; c.cat., cicatriz de catafilo; c.est., cicatriz de estípula; c.est.t, cicatriz de la estípula de la hoja tectriz; est., estípula; prim., primordio de nomofilo.

pumilio. Se encontraron diferencias muy significativas ($p < 0.001$) en el número de nudos por yema entre especies ($F = 1520$) y entre brotes portadores con diferente número de nudos dentro de cada especie ($F = 153$), aún luego de considerar el efecto, también muy significativo, de la longitud de las yemas sobre el número de nudos por yema ($F = 7131$).

Para ambas especies, la longitud de una yema resultó el mejor estimador de su número de nudos (Tabla 2). En el caso de *N. pumilio*, fue posible explicar alrededor del 80% de la variación en el nú-

mero de nudos de una yema incorporando a la ecuación el diámetro máximo de la yema y el grupo al que pertenece el brote portador (Tabla 2). La incorporación adicional de la posición de la yema sobre el brote portador aumentó en 1% el porcentaje de la variación explicada en el número de nudos por yema. En el caso de *N. dombeyi*, las mejores variables predictoras del número de nudos de una yema fueron la longitud, el diámetro y el grupo del brote portador, aunque en este caso se llegó a explicar sólo el 74% de la variación en el número de nudos por yema (Tabla 2).

Tabla 1.- Media y error estándar (EE) de la longitud, del diámetro basal y del número de nudos de los brotes de *Nothofagus pumilio* y de *N. dombeyi* portadores de las yemas medidas y disecadas. Los brotes se agruparon en las siguientes categorías: brotes de 7 a 10 nudos, brotes de 11 a 20 nudos y brotes de 21 a 41 nudos. N= número de muestras.

Número de nudos		<i>Nothofagus pumilio</i>			<i>Nothofagus dombeyi</i>		
		longitud (cm)	diámetro (mm)	número de nudos	longitud (cm)	diámetro (mm)	número de nudos
7-10	media	1,5	1,9	7,4	2,5	1,6	8,0
	EE	0,25	0,05	0,14	0,19	0,06	0,18
	N	62	62	62	62	63	63
11-20	media	15,6	3,4	15,1	11,7	2,5	14,5
	EE	0,81	0,09	0,30	1,00	0,07	0,34
	N	99	99	97	58	58	60
21-41	media	38,0	5,4	24,1	35,2	3,5	25,9
	EE	1,51	0,18	0,37	2,94	0,18	0,86
	N	45	45	44	30	30	31

Tabla 2.- Resultados de las regresiones “stepwise” por las que se obtuvieron ecuaciones de estimación del número de nudos de las yemas de *N. pumilio* y de *N. dombeyi* a partir de las variables independientes: longitud de la yema (longitud), diámetro de la yema (diámetro), grupo de tamaños del brote portador de la yema (portador, 1: 21-41 nudos, 2: 11-20 nudos, 3: 7-10 nudos), y posición de la yema sobre el portador (posición). Para cada paso del análisis, se indican: la ordenada al origen, el coeficiente de regresión de cada variable independiente (negritas) y el valor del estadístico *t* de Student respectivo (itálicas). R²: coeficiente de determinación múltiple de cada regresión.

		paso del análisis			
		1	2	3	4
<i>N. pumilio</i>	ordenada	-0,56	-1,90	1,31	4,02
	longitud (mm)	2,26	1,32	1,29	1,15
		72,1	21,2	21,8	19,3
	diámetro (mm)		2,01	1,70	1,73
			16,8	14,7	15,4
	portador			-1,26	-1,94
				-13,7	-17,4
	posición				-0,10
<i>N. dombeyi</i>					-10,3
	R ²	74,2	77,7	79,8	80,9
	ordenada	3,38	2,02	0,98	
	longitud (mm)	2,33	1,49	1,53	
		56,8	19,7	20,2	
	diámetro (mm)		2,10	2,25	
			12,9	13,6	
	portador			0,43	
<i>N. dombeyi</i>				4,4	
	R ²	70,7	73,9	74,3	

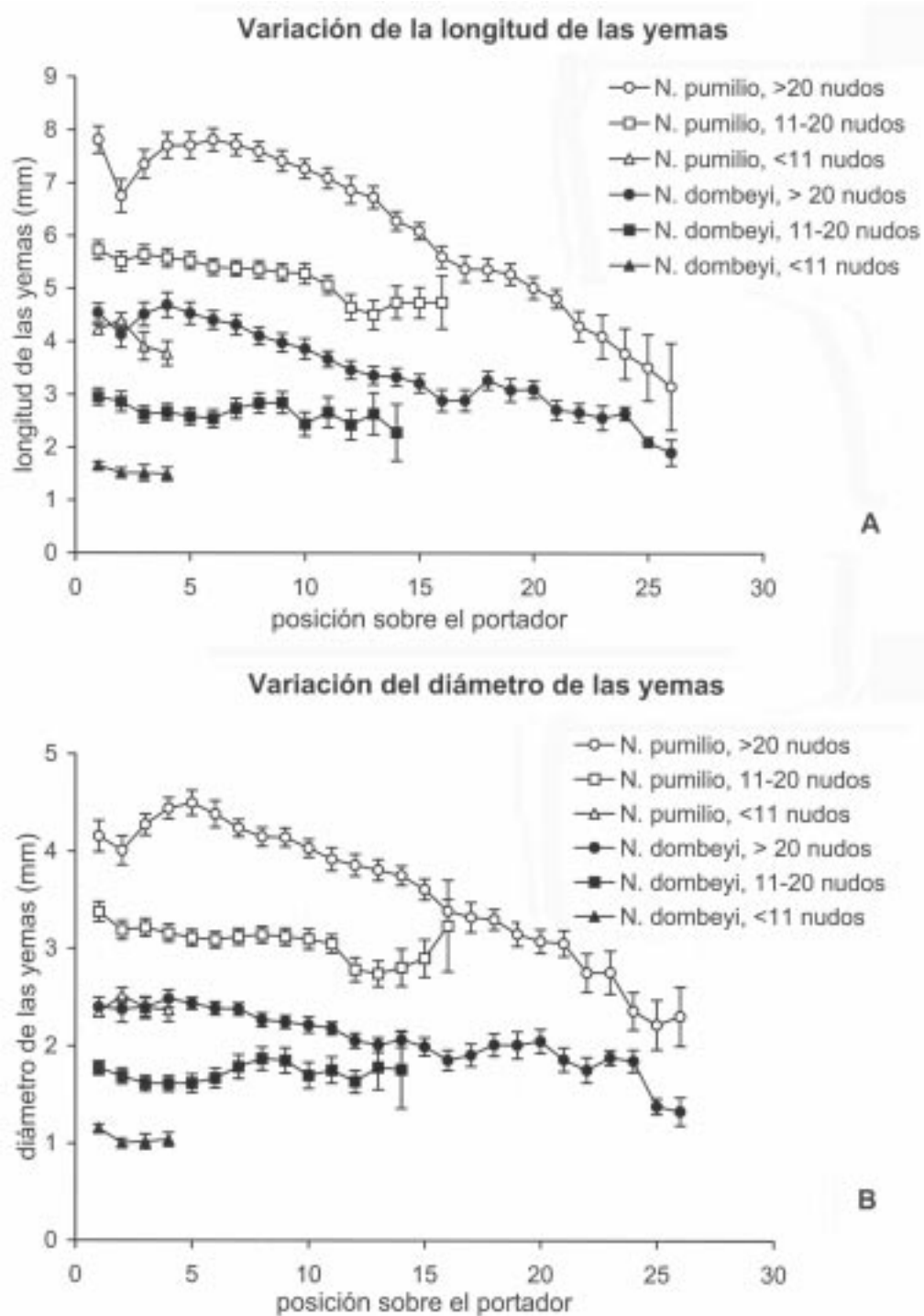


Fig. 2.- Variación de la longitud (A) y del diámetro (B) (media $\pm$ error estándar) de las yemas de *N. pumilio* (símbolos blancos) y de *N. dombeyi* (símbolos negros) en función de su posición con referencia al ápice en brotes de 21-41 nudos (círculos), de 11-20 nudos (cuadrados) y de 7-10 nudos (triángulos).

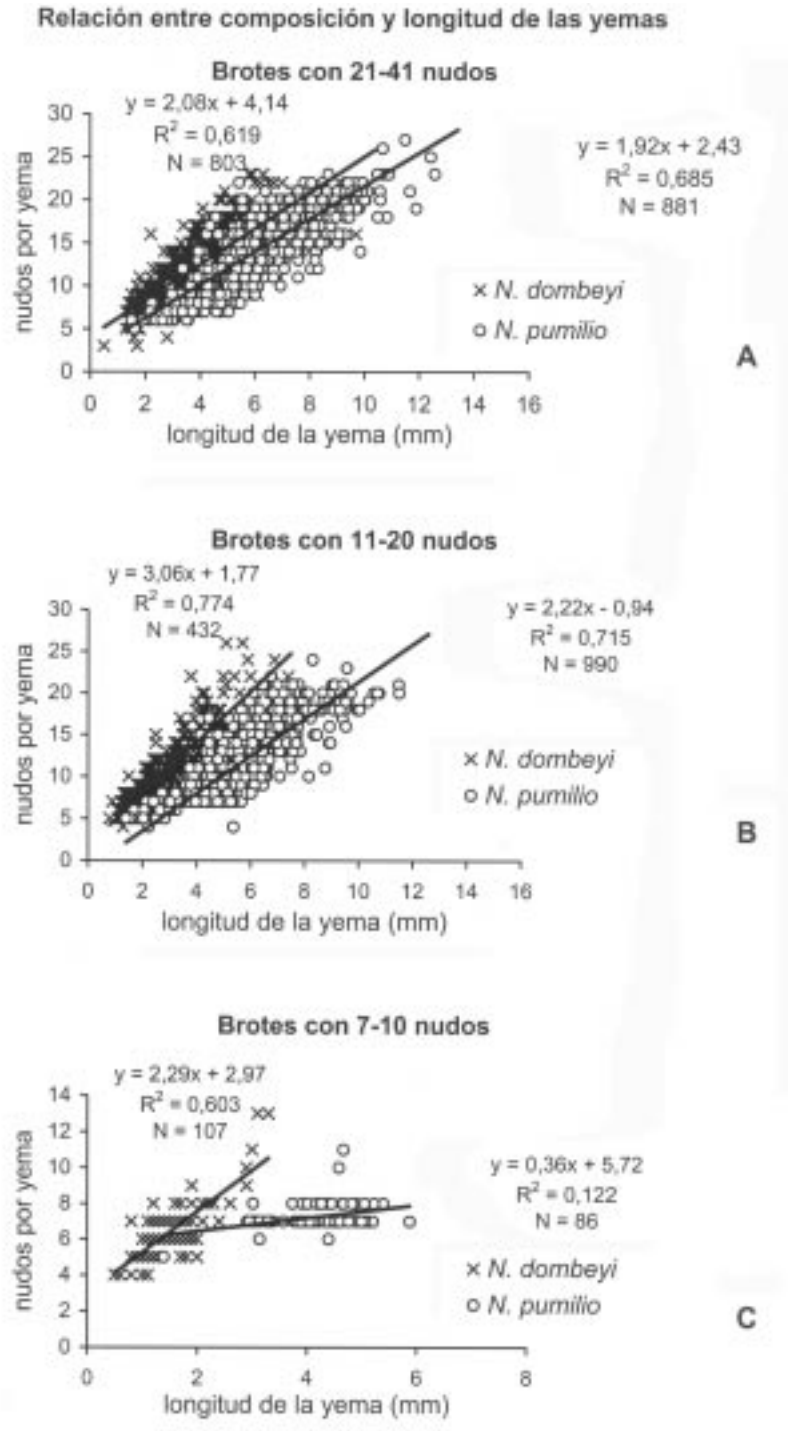


Fig. 3.- Relación entre la longitud (variable independiente) y el número de nudos (variable dependiente) de las yemas de *N. pumilio* (círculos) y de *N. dombeyi* (cruces) derivadas de brotes de 21-41 nudos (A), de 11-20 nudos (B) y de 7-10 nudos (C). Para cada especie y cada grupo de brotes se indican: la línea de regresión, su ecuación y el coeficiente de determinación (R^2) correspondientes y el número de yemas (N) sobre las que se basa la regresión.

DISCUSIÓN

El tamaño de las yemas desarrolladas a lo largo de brotes de *N. pumilio* y *N. dombeyi* varía siguiendo gradientes similares para brotes con similar número de nudos. Tanto el tamaño de las yemas como el gradiente de variación del mismo a lo largo de los brotes dependen del número de nudos del brote portador de la yema.

En los brotes de más de 20 nudos de ambas especies, las yemas desarrolladas cerca del extremo distal son similares entre sí y presentan un alto número de primordios de hojas en comparación con yemas más proximales de esos brotes. Yemas de *N. dombeyi* y *N. pumilio* como las observadas en este estudio brotan en el período siguiente al período en el cual se alargó la porción de eje portadora de las yemas. De estas yemas depende el aumento de longitud y la ramificación de los ejes en estos árboles durante gran parte de su desarrollo, tal como ocurre en otras especies leñosas de crecimiento rítmico (Garrison, 1949a, b, 1955; Borchert, 1991; Stafstrom, 1995; Nitta & Ohsawa, 1998). De modo que la presencia de varias yemas distales semejantes en tamaño y composición (Souza et al., 2000; Puntieri et al., 2000), determina que varias de las ramas de un mismo brote alcancen tamaños similares. Esta sería una de las razones por las cuales la pérdida de la yema más distal, por ejemplo por la acción de insectos o por abscisión espontánea del ápice (de ocurrencia habitual en ambas especies), no limita el desarrollo ulterior del eje portador.

En estas especies de *Nothofagus*, parte de la variación en la cantidad de hojas de las ramas que derivarán de un mismo brote está determinada por la posición de las yemas de las cuales derivan esas ramas y por la composición o preformación de esas yemas (Souza et al., 2000; Puntieri et al., 2000). Esto sugiere que el fenómeno conocido como “control apical” y que suele aplicarse al efecto negativo ejercido por brotes distales sobre el alargamiento de brotes proximales (Brown et al., 1967; Wilson, 2000), tendría su inicio durante la diferenciación de las yemas. Cabe destacar que la segunda yema contada a partir del ápice en estos brotes tuvo consistentemente menor tamaño y menor número de nudos que la primera yema y que yemas más proximales (Fig. 2). Este patrón de variación en el tamaño y la composición de las yemas podría ser el resultado de un mayor efecto inhibitorio de la yema más distal sobre la segunda yema debido a la proximidad entre

ellas. Dado que estas dos yemas suelen estar separadas por un entrenudo mucho más corto que los entrenudos proximales subsiguientes, las hormonas producidas por la yema más distal (véase Prochazka & Truksa, 1999) tendrían un efecto más acentuado sobre la segunda yema que sobre las yemas siguientes. Los brotes más vigorosos de ambas especies de *Nothofagus* pueden desarrollar órganos neoformados en adición a aquellos preformados en las yemas (Souza et al., 2000; Puntieri et al., 2000). De esta forma, las diferencias de tamaño entre brotes derivados de un mismo brote portador tendrían dos fases de expresión: una al diferenciarse las yemas del brote portador y otra al alargarse los brotes derivados de esas yemas.

Los brotes de hasta 20 nudos de ambas especies presentan yemas axilares cuyos tamaños varían en menor medida que aquéllos de las yemas de brotes mayores. Es decir que el grado de control ejercido por las yemas más distales sobre el desarrollo de las yemas más proximales parece ser menor cuando el brote portador de tales yemas tiene un bajo número de nudos que cuando ese brote tiene más nudos. En un estudio reciente realizado sobre brotes de *Nothofagus antarctica* (también nativo de la Patagonia) de hasta 18 nudos, se observó un gradiente de variación del tamaño y el contenido de las yemas semejante a los obtenidos en el presente trabajo para brotes de más de 20 hojas (M. Stecconi, obs. pers.), en contraste con los resultados del presente estudio. Esta diferencia en los gradientes de tamaño y composición de yemas a lo largo de brotes de hasta 20 nudos entre *N. dombeyi* y *N. pumilio*, por un lado y *N. antarctica* por otro, podría relacionarse con la diferencia de hábito entre las plantas estudiadas, arbóreo para las dos primeras y arbustivo para la última.

En ambas especies estudiadas de *Nothofagus*, los diferentes grupos de brotes portadores se asemejaron entre sí en cuanto al tamaño de las yemas más cercanas al extremo proximal del brote. Las mayores dispersiones del tamaño medio de las yemas para posiciones proximales que para posiciones distales, se debieron al menor número de brotes promediados para las posiciones más proximales.

En *N. dombeyi* y *N. pumilio*, la longitud de una yema y, en menor medida, su diámetro, se relacionan directamente con el número de hojas que se encuentran en estado embrionario en esa yema. Más del 70% de la variación en el número de hojas conteni-

das en una yema puede explicarse a través de su longitud. El mayor número de hojas de las yemas de *N. dombeyi* que de las yemas de *N. pumilio* de similar tamaño se relacionaría con diferencias entre estas especies en cuanto al tamaño promedio de los primordios foliares o al gradiente de variación del tamaño de estos primordios a lo largo del brote preformado (Fig. 1). Es interesante notar que, pese a las diferencias de tamaño de las yemas y de los primordios foliares de las mismas entre estas especies, las variables que permiten una mejor estimación de la composición de una yema son las mismas para ambas especies. Pese a que la composición de una yema varía según la posición de la yema en el brote que la porta (Souza et al., 2000; Puntieri et al., 2000), esta variación es explicada, en gran medida, por la longitud y el diámetro de la yema, lo que hace innecesario conocer la posición de la yema sobre su portador para estimar su composición. Por otra parte, la categorización del brote portador según su número de nudos permite un leve, pero significativo, mejoramiento de la estimación de la composición de sus yemas.

El estudio de los patrones de variación del tamaño de las yemas permite un conocimiento más profundo de las reglas endógenas que determinan la forma de las plantas. Los modelos presentados aquí permiten estimar la composición de las yemas vegetativas de *N. dombeyi* y de *N. pumilio* a partir de datos de obtención no destructiva. Partiendo de la estimación del número de hojas de una yema y comparando esa estimación con el número de hojas del brote que deriva de la misma es posible determinar el grado de neoformación de órganos que se produjo durante el crecimiento de ese brote. Los datos presentados aquí permiten asimismo evaluar el efecto de factores exógenos sobre el desarrollo de estas especies. Por ejemplo, la acción de herbívoros o de condiciones ambientales extremas (heladas, sequías) podrían provocar diferencias en el tamaño de las yemas de un brote siguiendo gradientes diferentes a los observados en este trabajo. De hecho, se ha observado la existencia de insectos (aún no identificados) que habitan en yemas de estas especies de *Nothofagus* y que afectan el tamaño o la forma de las mismas, aunque sin alterar su aspecto externo, de manera que su presencia en algunas de las yemas de un brote alteraría el gradiente de tamaños descrito en este trabajo (M. S. Souza, obs. pers.).

AGRADECIMIENTOS

El proyecto en el cual se encuentra enmarcado este estudio ha sido subsidiado por la Secretaría de Investigación de la Universidad Nacional del Comahue (Proyecto UNC B096) y por el CONICET (PEI 800/99).

BIBLIOGRAFÍA

- Barros, V. R., Cordon, V. H., Moyano, C. L., Méndez, R. J., Forquera, J. C. & Pizzio, O. 1983. *Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén*. Fac. Cs. Agr., U. N. del Comahue, Cinco Saltos.
- Barthélémy, D., Caraglio, Y. & Costes, E. 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux, pp. 89-136, en J. Bouchon, P. de Reffye & D. Barthélémy (eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*. INRA Editions, Science Update, París.
- Barthélémy, D., Puntieri, J., Brion, C., Raffaele, C., Marino, J. & Martinez, P. 1999. Características morfológicas y arquitecturales de las especies de *Nothofagus* Blume (Fagaceae) del Norte de la Patagonia Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 34: 29-38.
- Borchert, R. 1991. Growth periodicity and dormancy, pp. 221-239, en A. S. Raghavendra (ed.), *Physiology of trees*. John Wiley & Sons, New York.
- Brown, C. L., McAlpine, R. G. & Kormanik, P. P. 1967. Apical dominance and form in woody plants: a reappraisal. *Amer. J. Bot.* 54: 153-162.
- Caraglio, Y. & Barthélémy, D. 1997. Revue critique des termes relatifs a la croissance et a la ramification des tiges des végétaux vasculaires, pp. 11-87, en J. Bouchon, P. de Reffye & D. Barthélémy (eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*. INRA Editions, Science Update, París.
- Conti, H. A. 1998. Características climáticas de la Patagonia, en M. N. Correa (ed.), *Fl. Patagónica, Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu.* 8: 31-47.
- Garrison, R. 1949a. Origin and development of axillary buds: *Syringa vulgaris* L. *Amer. J. Bot.* 36: 205-213.
- . 1949b. Origin and development of axillary buds: *Betula papyrifera* Marsh. and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. *Amer. J. Bot.* 36: 379-389.
- . 1955. Studies in the development of axillary buds. *Amer. J. Bot.* 42: 257-266.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer, Berlín.
- Hill, R. S. 1992. *Nothofagus*: evolution from a southern perspective. *Trends Ecol. and Evol.* 7: 190-194.
- . & Jordan, G. J. 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). *Austral. J. Syst. Bot.* 6: 111-126.

- Hill, R. S. & Dettmann, M. E. 1996. Origin and diversification of the genus *Nothofagus*, pp. 11-24, en T. T. Veblen, R. S. Hill & J. Read (eds.) *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, Yale.
- Jordan, G. J. & Hill, R. S. 1999. The phylogenetic affinities of *Nothofagus* (Nothofagaceae) leaf fossils based on combined molecular and morphological data. *Int. J. Plant Sci.* 160: 1177-1188.
- Manos, P. S. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *Amer. J. Bot.* 84: 1137-1155.
- Nitta, I. & Ohsawa, M. 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Ann. Bot.* 81: 115-129.
- Prochazka, S. & Truksa, M. 1999. Phytohormones and shoot apical dominance. *Adv. in Regul. of Plant Growth and Development* 1999: 221-232.
- Puntieri, J., Barthélémy, D., Martinez, P., Raffaele, E. & Brion, C. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canad. J. Bot.* 76: 673-685.
- Puntieri, J., Raffaele, E., Martinez, P., Barthélémy, D. & Brion, C. 1999. Morphological and architectural features of young *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae). *Bot. J. Lin. Soc.* 130: 395-410.
- Puntieri, J., Souza, M. S., Barthélémy, D., Brion, C., Núñez, M. & Mazzini, C. 2000. Preformation, neoformation and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Canad. J. Bot.* 78: 1044-1054.
- Raffaele, E., Puntieri, J., Martinez, P., Marino, J., Brion, C. & Barthélémy, D. 1998. Comparative morphology of annual shoots in seedlings of five *Nothofagus* species from Argentinian Patagonia. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 321: 305-311.
- Remphrey, W. R. & Davidson, C. G. 1994. Shoot preformation in clones of *Fraxinus pennsylvanica* in relation to site and year of bud formation. *Trees* 8: 126-131.
- Reffye, P. de, Elguero, E. & Costes, E. 1991. Growth units construction in trees: a stochastic approach. *Acta Biotheor.* 39: 325-342.
- Reffye, P. de & Houllier, F. 1997. Modelling plant growth and architecture: some recent advances and applications to agronomy and forestry. *Current Sci.* 73: 984-992.
- Sabatier, S. & Barthélémy, D. 2000. Bud content in relation to shoot morphology and position on vegetative shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Ann. Bot.* 87: 117-123.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Souza, M. S., Puntieri, J., Barthélémy, D. & Brion, C. 2000. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* 85: 547-555.
- Stafstrom, J. P. 1995. Developmental potential of shoot buds, pp. 257-279, en B. Gardner (ed.), *Plant Stems: Physiology and functional morphology*. Acad. Press, San Diego.
- Thiébaud, B., Serey, I., Druelle, J.-L., Li, J., Bodin, A. & Rechain, J. 1997. Forme de la plantule et architecture de quelques hêtres, chiliens (*Nothofagus*) et chinois (*Fagus*). *Canad. J. Bot.* 75: 640-655.
- Wilson, B. F. 2000. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *Amer. J. Bot.* 87: 601-607.

Original recibido el 10 de julio de 2000; aceptado el 26 de marzo de 2001.