

Nothofagus Bl., pieza clave en la reconstrucción de la biogeografía del hemisferio austral¹

Andrés Moreira Muñoz,
geógrafo, Universidad de Erlangen-Nürnberg, Alemania.
amoreira@geographie.uni-erlangen.de

INTRODUCCIÓN

Desde la visita del inglés J. D. Hooker a los territorios australes a bordo del buque “Erebus” de la Royal Navy (1839-1843), los naturalistas han intentado dilucidar las causas de la estrecha relación transpacífica entre las biotas de Australasia y Sudamérica. Las afinidades son marcadas en muchos grupos florísticos y faunísticos, los cuales exhiben un patrón de distribución disyunta en ambos continentes. Dos explicaciones (casi paradigmáticas) suelen competir: una es la dispersión a larga distancia, esto es, dispersión transoceánica desde un continente a otro por vía aérea o marítima; la segunda explicación se refiere al proceso de vicarianza, es decir, a la interposición de una barrera (en este caso un océano) como la causa de la fragmentación de una biota original, situada inicialmente en un continente único (Gondwana) fragmentado después, según la teoría de la tectónica de placas. El género *Nothofagus* se ha convertido en uno de los favoritos para probar dichas hipótesis biogeográficas, debido a la riqueza de especies actuales en Sudamérica y Oceanía, y también por su rico registro fósil. Los antecedentes paleobotánicos, corológicos y taxonómicos de *Nothofagus* nos permitirán profundizar hasta cierto punto en el problema de la reconstrucción biogeográfica del hemisferio sur.

TAXONOMÍA Y FILOGENIA

El género *Nothofagus* fue descrito por Blume en 1850, como miembro de la familia Fagaceae, asociado con *Fagus* en la subfamilia Fagoideae (de ahí deriva el nombre *Nothofagus*: “falso *Fagus*”). Estudios recientes han propuesto incluir el género en una familia propia, formando el único género de la familia Nothofagaceae (Romero 1986, Cronquist 1988, Hill & Jordan 1993). Pero la relación filogenética de *Nothofagus* con los miembros de la familia Fagaceae está aún poco resuelta. Nixon (1989) ha propuesto una relación más cercana con Betulaceae, sin embargo, varios autores insisten en la estrecha relación entre *Nothofagus* y *Fagus* (Van Steenis 1971, Hill & Jordan 1993). Recientemente Li *et al.* (2004) han confirmado el parentesco, situando a *Nothofagus* y *Fagus* en un clado hermano al del resto de las familias del orden Fagales. En las Fotos 1 y 2 se aprecia la similitud morfológica de las cúpulas entre ambos géneros.

Van Steenis (1971) dividió el género *Nothofagus* en dos secciones: *Nothofagus* y *Calusparassus*; la primera sección corresponde básicamente a las especies de hoja caduca de Sudamérica, más la especie caducifolia *N. gunnii* de Tasmania. En la sección *Calusparassus* incluyó las especies siempreverdes de Oceanía, más las tres especies siempreverdes

¹ El título de este artículo se inspira en los trabajos de Van Steenis, y constituye un sencillo homenaje a este eximio conocedor de la flora austral.

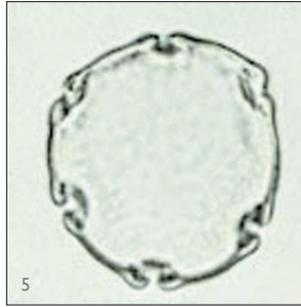
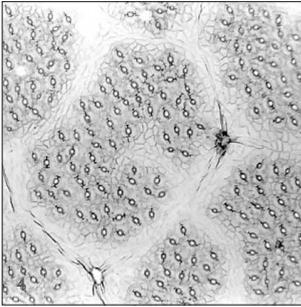


Foto 1. Cúpulas de *Fagus sylvatica* (Andrés Moreira-M). **Foto 2.** Cúpulas de *Nothofagus alessandrii* (SGO, gentileza Mélica Muñoz-S.). **Foto 3.** Cicatrices de las 7 semillas en la cúpula de *Nothofagus alessandrii* (SGO, gentileza Mélica Muñoz-S.). **Foto 4.** Estomas de *Nothofagus dombeyi* (SGO, gentileza Elizabeth Barrera). **Foto 5.** Polen de *Nothofagus nitida* (Heusser 1971).

sudamericanas (*N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida*).

Estudios taxonómicos más recientes tienden a desestimar el carácter caducifolio/siempreverde como importante en la clasificación, favoreciendo las características morfológicas del polen; el carácter caducifolio/siempreverde tendría mayor significado ecológico que filogenético (Ramírez *et al.* 1997). La posibilidad de hibridación tanto entre las especies caducifolias (Donoso *et al.* 1990) como entre las especies caducifolias y siempreverdes (Stecconi *et al.* 2004) sustenta esta última posición. Es así como Hill & Read (1991), Hill & Jordan (1993), Manos (1997) y Setoguchi *et al.* (1997) reconocen cuatro grupos monofiléticos concordantes con las diferencias del polen. Dichos grupos han sido propuestos en la categoría de subgéneros: *Brassospora*, *Nothofagus*, *Fuscospora* y *Lophozonia*.

Hill & Jordan (1993) proponen como género basal en la filogenia a *Fuscospora*, incluyendo la especie *N. alessandrii*, también propuesta por Van Steenis (1971) como la especie más ancestral del género, debido a sus cúpulas de 7 flores (Foto 3). En cambio Setoguchi *et al.* (1997) y Manos (1997), basados en análisis morfológicos y moleculares, sitúan al subgénero *Lophozonia* en la base de la filogenia, como se muestra en la Fig. 1, principalmente debido a la presencia de cúpulas con tricomas simples, un perianto abierto estaminado con más de 20 estambres, y polen con colpos en forma de "V". El grupo filogenético hermano que contiene a los demás subgéneros está sustentado por cúpulas con lamelas membranosas, polen con colpos cortos engrosados internamente, y hojas con tricomas unicelulares solitarios tipo C. En este grupo, el

subgénero *Fuscospora* está determinado por la presencia de tricomas unicelulares de tipo A y la ausencia de tricomas cónicos unicelulares. La relación de parentesco entre los subgéneros *Brassospora* y *Nothofagus* se caracteriza por estípulas peltadas y estomas de igual tamaño (Foto 4). El subgénero *Brassospora* en cambio se reconoce por cúpulas con dos valvas simétricas, flores pistiladas dímeras, polen con amb poligonal, madera sin traqueidas, vernación de la hoja conduplicada y estomas grandes. El subgénero *Nothofagus* se caracteriza por los colpos del polen con engrosamientos externos (Foto 5), hojas sin piezas T de cutina en los polos estomáticos, y con estomas paralelos al eje longitudinal de la hoja (Manos 1997).

En relación con la filogenia propuesta por Hill & Jordan (1993), en la cual el subgénero *Fuscospora* es el que aparece como basal, Manos (1997, p. 1145) opina que las características del polen no fueron adecuadamente interpretadas. Pero reconoce que *Fuscospora* muestra numerosos caracteres ancestrales, por lo que no aparece como monofilético en todos los árboles morfológicos que arroja su estudio.

PALEOBOTÁNICA: ESPECIACIÓN V/S EXTINCIÓN

El registro fósil de *Nothofagus* está compuesto de microfósiles (polen) y macrofósiles (hojas y frutos). El polen

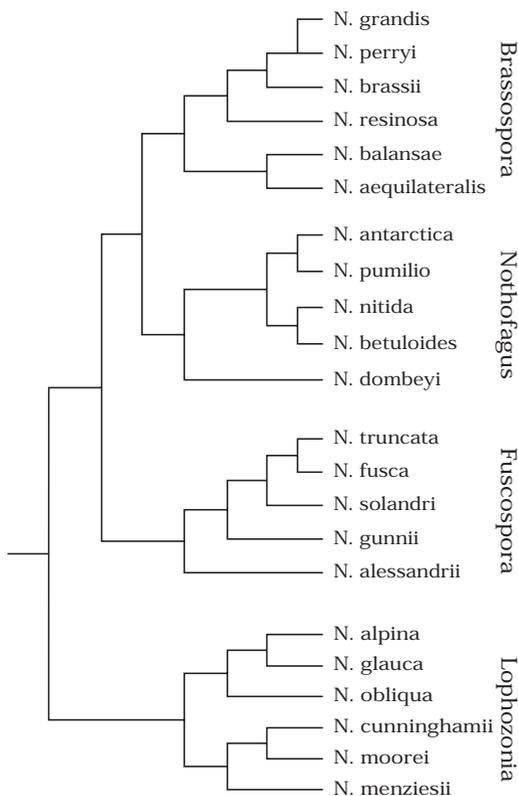


Figura 1. Relación filogenética de los cuatro subgéneros de *Nothofagus*, sobre la base de 22 especies analizadas (Manos 1997).

resulta de especial utilidad pues es producido en grandes cantidades, es morfológicamente distintivo y se conserva muy bien en depósitos sedimentarios (Hill & Dettmann 1996, Hill 2001). Actualmente se pueden reconocer ocho tipos de polen en el género; cuatro se encuentran en las especies actuales (tipos *brassii*, *fusca* A, *fusca* B, *menziesii*) y los demás en las especies fósiles (Dettmann *et al.* 1990). La ocurrencia más antigua que se conoce comprende la presencia de los cuatro tipos actuales de polen en depósitos del Cretácico superior de la Antártica (Campaniano = ca. 83

Ma) y de Sudamérica (Maastrichtiano = ca. 70 Ma), (Tabla 1). También se encuentran los cuatro tipos en depósitos más modernos de Australia, Tasmania y Nueva Zelanda, lo que sugiere una distribución ancestral continua para los cuatro subgéneros, desde Sudamérica hasta Australasia a través de la Antártica. Su presencia en la Antártica habría durado hasta la glaciación ocurrida durante el Plioceno (Hill & Dettmann 1996).

El registro fósil de *Nothofagus* se conoce en América a partir del Maastrichtiano (fines del Cretácico, ca. 70 Ma), (Troncoso & Romero 1998), lo que coincide con la mayor expansión del género en la historia de Sudamérica.

Como los cuatro mayores linajes (subgéneros) ya existían en el Cretácico tardío (80 Ma), antes del desmembramiento total de Gondwana, muchos taxa actuales deben haber sufrido un proceso de especiación simpátrica en un rango geográfico en ese entonces continuo (Swenson *et al.* 2001); las posibilidades de hibridación entre especies actuales sustentan esta hipótesis. Los posteriores eventos de fragmentación de la biota no harían más que acentuar el proceso de especiación, y el patrón actual disyunto estaría dado principalmente por las extinciones (Manos 1997, Swenson *et al.* 2001). Macrofósiles de hojas y cúpulas similares a *N. betuloides* y *N. dombeyi* (subgénero *Nothofagus*) encontrados en depósitos oligocénicos de Tasmania, demuestran la presencia y posterior extinción de este grupo en Australasia (Hill 1991). También el registro microfósil muestra la extinción de especies de *Brassospora* en Sudamérica, Antártica y Nueva Zelanda, y de especies del subgénero *Nothofagus* en Antártica, Tasmania y Nueva Zelanda (Manos 1997).

La extinción en Australia incluye a los subgéneros *Brassospora* y *Nothofagus* (así como 10 géneros de Podocarpaceae y dos géneros de Araucariaceae, Crisp *et al.* 2004). Según Hill (2001), la mayor diversidad de especies de *Nothofagus* en Australia sudoriental sucedió entre el Oligoceno tardío y el Mioceno, incluidos los cuatro

	<i>Lophozonia</i>	<i>Fuscospora</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>Brassospora</i>
Campaniano/ Maastrichtiano (83-65 Ma)	Antártica, Sudamérica	Antártica, Sudamérica	Antártica, Sudamérica	Antártica, Sudamérica
Paleoceno (65-53 Ma)	Australia	Australia, Tasmania, Nueva Zelanda	Australia, Tasmania, Nueva Zelanda	Australia, Tasmania
Eoceno (53-34 Ma)	Nueva Zelanda, Tasmania	–	–	Nueva Zelanda
Mioceno (23-5 Ma)	–	–	–	Nueva Guinea

Tabla 1. Registro microfósil de *Nothofagus* (polen) en diferentes épocas y territorios durante el Cretácico y Terciario. Simplificado de Swenson *et al.* (2001).

subgéneros y 10 especies (en la actualidad sólo hay dos especies, Tabla 2). Si bien la descripción e interpretación tanto de macro y microfósiles de *Nothofagus* no está exenta de dificultades (Hill 2001), el registro fósil del género es uno de los más informativos en la paleobotánica del hemisferio austral, de manera que incluso su ausencia es informativa: la inexistencia de fósiles del género en India y África permite suponer un origen y radiación posterior a la separación de estos territorios en los inicios de la fragmentación del megacontinente Gondwana.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA ACTUAL (COROLOGÍA)

El género *Nothofagus* posee una distribución disyunta en los territorios del Pacífico austral, desde los 33° a 55°S en Sudamérica, y desde el Ecuador (0°) hasta 47°S en Oceanía: Nueva Guinea (incluyendo las islas de Entrecasteaux y Nueva Bretaña), Nueva Caledonia, Australia, Tasmania y Nueva Zelanda (Van Steenis 1971).

Las 36 especies actualmente reconocidas se distribuyen en Australasia y el sur de Sudamérica, como muestra la Tabla 2.

En la Fig. 2 se indican los trazos que unen las especies que componen los subgéneros de *Nothofagus*, mostrando tres patrones disyuntos: entre las especies de *Lophozonia* (Fig. 2b), entre las especies de *Fuscospora* (Fig. 2c), y el patrón disyunto entre los subgéneros *Nothofagus* y *Brassospora* (Fig. 2a). Las respectivas relaciones filogenéticas han sido representadas siguiendo la hipótesis filogenética de Manos (1997).

VICARIANZA V/S DISPERSIÓN CENTROS DE ORIGEN

La impresión que tuvo J.D. Hooker en la visita a los territorios australes fue la de una antigua biota continua, fragmentada posteriormente por eventos climáticos y geológicos. Luego los biogeógrafos inventaron complicadas narrativas incluyendo centros de origen y dispersión: por ejemplo, Darlington (1965) postuló para *Nothofagus* un centro de origen en el hemisferio norte (Asia) con posteriores eventos de migración (dispersión de larga distancia) hacia el sur. También en la década del '60, Cranwell (1963) propuso un origen y posterior radiación austral, hipótesis concordante con los registros más antiguos del polen en la Antártica y Sudamérica, lo cual soporta un origen del género en Gondwana occidental (Romero 1986). Van Steenis (1971) planteó la hipótesis de una evolución contemporánea *Fagus-Nothofagus* a partir de una matriz "Fagacea" original, en el Sudeste Asiático, donde además confluyen representantes de casi todos los géneros de la familia Fagaceae (*Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus* y *Trigonobalanus*). Los territorios que actualmente separan el rango de distribución de *Nothofagus* y *Fagus* (desde el sur de China hasta Nueva Guinea), (Fig. 3) tal vez albergaron un ancestro común para ambos géneros, dando paso a un proceso de especiación alopátrica al momento de separarse los clados. Este rango de distribución bihemisférico es compartido por varios taxa no relacionados directamente con *Nothofagus*, por ejemplo *Euphrasia* (Van Steenis 1971). Ello hizo suponer a Van Steenis un proceso biogeográfico generalizado común para

Subgénero	Tipo de polen	Distribución	N° sp.	Especie
<i>Nothofagus</i>	<i>fusca</i> A	Sudamérica	5	<i>N. antarctica</i> , <i>N. betuloides</i> , <i>N. dombeyi</i> , <i>N. pumilio</i> , <i>N. nitida</i>
<i>Fuscospora</i>	<i>fusca</i> B	Sudamérica	1	<i>N. alessandrii</i>
		Tasmania	1	<i>N. gunnii</i>
		Nueva Zelanda	3	<i>N. truncata</i> , <i>N. fusca</i> , <i>N. solandri</i>
<i>Lophozonia</i>	<i>menziesii</i>	Sudamérica	4	<i>N. alpina</i> , <i>N. glauca</i> , <i>N. macrocarpa</i> , <i>N. obliqua</i>
		Nueva Zelanda	1	<i>N. menziesii</i>
		Australia - Tasmania	1	<i>N. cunninghamii</i>
		Australia	1	<i>N. moorei</i>
<i>Brassospora</i>	<i>brassii</i>	Nueva Caledonia	5	<i>N. balansae</i> , <i>N. baumanniae</i> , <i>N. codonandra</i> , <i>N. discoidea</i> , <i>N. aequilateralis</i> ,
		Nueva Guinea	14	<i>N. brassii</i> , <i>N. carrii</i> , <i>N. crenata</i> , <i>N. flaviramea</i> , <i>N. grandis</i> , <i>N. nuda</i> , <i>N. perryi</i> , <i>N. pseudoresinosa</i> , <i>N. pullei</i> , <i>N. resinosa</i> , <i>N. rubra</i> , <i>N. starkerborghii</i> , <i>N. stylosa</i> , <i>N. womersleyi</i>

Tabla 2. Composición y distribución geográfica de subgéneros de *Nothofagus*. Fuente: varios autores en Veblen et al. 1996; Rodríguez & Quezada (2003) para las especies sudamericanas.

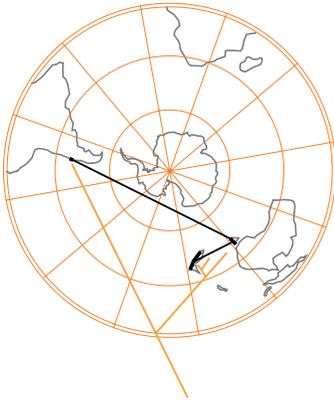


Fig. 2a Nothofagus - Fuscospora

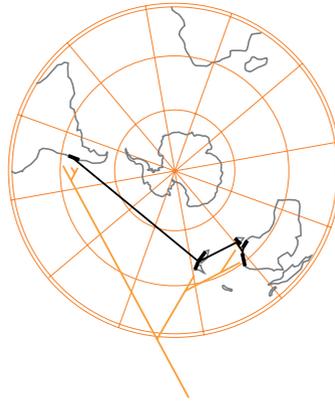


Fig. 2b Lophozonia

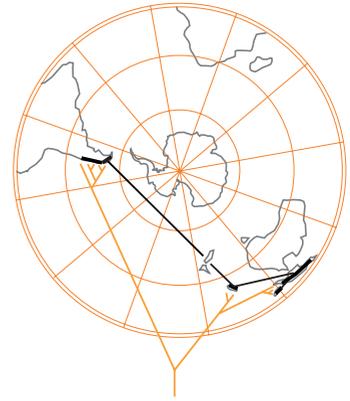


Fig. 2c Brassospora

Figura 2. Trazos que unen los territorios de las especies de *Nothofagus* (subgéneros), y su relación con la filogenia de Manos (1997), (Fig. 1).



Figura 3. Distribución geográfica bihemisférica de *Fagus* (gris) y *Nothofagus* (naranja).

la biota austral. El autor interpreta el origen del proceso mediante la teoría de “land bridges”, que postula tierras emergidas en diferentes épocas, que habrían conectado los territorios actuales.

Esta hipótesis ha sido reemplazada por los modernos modelos de deriva continental a partir de la teoría de la tectónica de placas. Esto ha dado un impulso al desarrollo de la biogeografía de la vicarianza (biogeografía cladística), uno de los programas de investigación que más fuerza ha tomado en biogeografía. Los métodos utilizados consisten básicamente en la generación y comparación de cladogramas de áreas o areagramas. En dichos cladogramas, basados en los tradicionales cladogramas

filogenéticos, se reemplazan los taxa terminales por las áreas que ocupan (Fig. 4). Las áreas pasan a ser “áreas de endemismo”, teniendo como condición la de compartir dos o más taxa. Sin embargo, Humphries (1981), uno de los máximos exponentes de la biogeografía cladística, no logra resolver de manera muy convincente la historia biogeográfica de *Nothofagus*, argumentando después del análisis que “*Nothofagus* no es informativo de la biogeografía austral”. Heads (1985) criticó enfáticamente dicha conclusión, aduciendo que lo único demostrado en este caso es la débil capacidad de los métodos utilizados. Pero Humphries (1985) defendería a brazo partido su enfoque. Posteriormente, utilizando los métodos de

biogeografía cladística, Linder & Crisp (1995) llegaron a la conclusión de que los fenómenos de especiación son bastante congruentes con los eventos de fragmentación de Gondwana a partir del Cretácico medio.

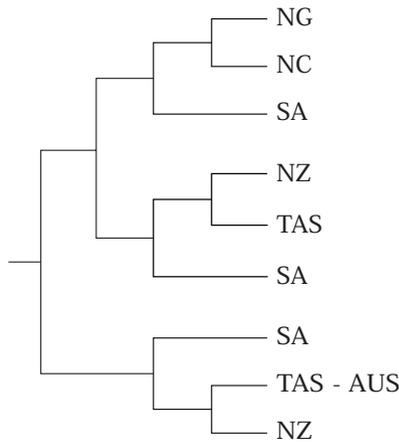


Figura 4. Cladograma de áreas para *Nothofagus* basado en la filogenia de Manos (1997), presentada en la Fig. 1. Abreviaciones: AUS = Australia, NC = Nueva Caledonia, NG = Nueva Guinea, NZ = Nueva Zelandia, TAS = Tasmania y SA = Sudamérica.

Swenson *et al.* (2001) retoman el enfoque y sobre la base de la filogenia de Manos (1997) proponen tres eventos de vicarianza: uno en el subgénero *Lophozonia* ocurrido en el Eoceno (35 Ma), que corresponde a la separación entre Antártica/Sudamérica y Australia; otro en *Fuscospora* ocurrido en el Cretácico (80 Ma), que corresponde a la separación entre Nueva Zelandia/Nueva Caledonia y el resto de Gondwana; y un evento que habría separado también tempranamente (Cretácico, 80 Ma) los dos clados del subgénero *Brassospora* entre Nueva Caledonia y Nueva Guinea. Los taxa disyuntos que no se explican mediante vicarianza son atribuidos a dispersión de larga distancia, como *N. gunnii*, *N. alessandrii* y *N. menziesii*. Esto podría insinuar un acercamiento entre los enfoques de vicarianza y dispersión, pero más bien muestra aún la ligazón con las narrativas biogeográficas dispersalistas; esto es, todo lo que no se puede explicar mediante vicarianza “debe ser” por dispersión de larga distancia. Sanmartín & Ronquist (2004, p. 237) afirman de manera explícita que “un evento de dispersión es simplemente un evento de vicarianza no predicho por el cladograma de áreas”. Pero una pregunta queda flotando en el aire (agua): ¿es posible efectivamente la dispersión de larga distancia según las características de los frutos y semillas? Investigaciones tempranas fueron tajantes en eliminar esta posibilidad (Preest 1963, Burrows & Lord

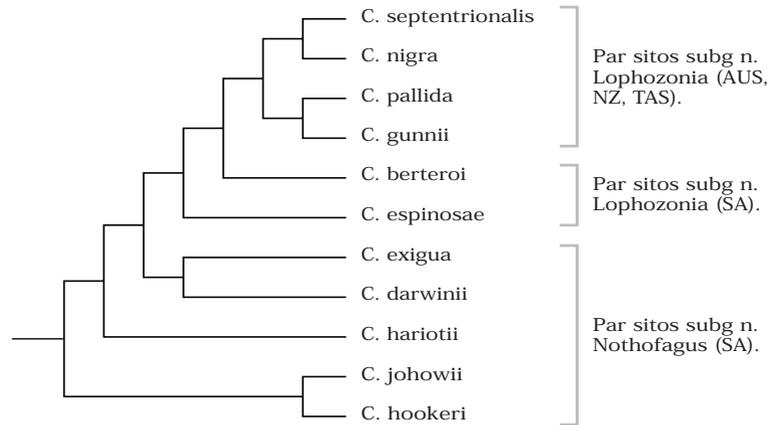
1993), pero las interpretaciones que explican disyunciones transcontinentales mediante dispersión de larga distancia han resurgido con fuerza, debido a que las dataciones evolutivas mediante relojes moleculares, aplicadas a los taxa australes, arrojan resultados mucho más jóvenes que los eventos tectónicos de fragmentación del continente Gondwana (e.g. Crisp *et al.* 2004). No obstante, las técnicas de datación molecular no están exentas de supuestos e incertidumbres recientemente sometidas a crítica (Heads 2004).

NOTHOFAGUS Y TAXA ASOCIADOS

Muchos taxa de diversa jerarquía muestran el mismo patrón disyunto Sudamérica-Australasia, como *Araucaria*, *Azorella*, *Jovellana*, *Laurelia*, *Eucryphia*, *Orites*, Winteraceae. La existencia de dichos taxa que muestran el mismo patrón de distribución ha hecho postular a varios autores, desde Hooker a Van Steenis, que lo más probable es que la biota austral haya sido un continuo que se ha ido fragmentando producto del paulatino proceso de vicarianza y especiación. Es decir, la biota austral ha sufrido un proceso evolutivo generalizado, que es muy difícil de interpretar como eventos aislados de dispersión de larga distancia. Incluso grupos que se reproducen mediante esporas ampliamente distribuidas por el viento (Muñoz *et al.* 2004), como los musgos, muestran señales del proceso de vicarianza (McDaniel & Shaw 2003). Volviendo a *Nothofagus*, varios autores resuelven la especie neozelandesa *N. menziesii* como el producto de un evento de dispersión de larga distancia (Hill & Dettmann 1996, Swenson *et al.* 2001). Sin embargo, *N. menziesii* es parasitado por tres especies diferentes del hongo *Cyttaria*. Dos de ellas, *C. pallida* y *C. nigra* tienen como único hospedero a dicho *Nothofagus*. Es más probable que esta relación sea producto de un evento ancestral de vicarianza, tal como proponen Humphries *et al.* (1986).

El análisis detallado de la filogenia de *Cyttaria* (Crisci *et al.* 1988, Barrera 2004) muestra una interesante relación con la filogenia de *Nothofagus* (Fig. 5): las especies más basales parasitan las especies del subgénero sudamericano *Nothofagus*, mientras que las especies más derivadas parasitan las especies del subgénero *Lophozonia*, tanto sudamericanas como australasianas². Es decir, un análisis filogenético independiente sustenta la monofilia de dos subgéneros de *Nothofagus*. Pero la filogenia

Figura 5. Filogenia de los hongos del género *Cyttaria*, parásitos de *Nothofagus* (relación filogenética según Crisci *et al.* 1988).



de *Cyttaria* a la vez arroja una interrogante sobre las relaciones entre los subgéneros en la hipótesis de Manos (1997), pues sugiere una mayor cercanía evolutiva entre los subgéneros *Lophozonia* y *Nothofagus*. Esto demuestra que el análisis integrado de taxa relacionados puede dar importantes luces tanto sobre la biogeografía como sobre la taxonomía de un grupo. Específicamente en cuanto a las relaciones de parasitismo, la “regla de Fahrenheit” predice que en el caso de parasitismo permanente, las relaciones del hospedero pueden deducirse de la sistemática del parásito (Mitter & Brooks 1983, Humphries *et al.* 1986).

COROLARIO

Manos (1997) ha desarrollado hasta el momento la hipótesis filogenética más convincente para *Nothofagus*; sin embargo, en la introducción de su trabajo afirma que el género se distribuye en áreas de endemismo bien definidas, y que tanto la edad como el origen del género son conocidos con gran certeza. Lo único cierto es que los fósiles más antiguos hasta ahora conocidos datan del Campaniano (Cretácico superior = 83 Ma), y se han encontrado en el Territorio Antártico, pero varios centros de origen han sido postulados para el género. El desarrollo evolutivo de los actuales taxa de *Nothofagus* es aún controvertido, y la presencia de muchos taxa extintos dificulta el diseño de una explicación general para la evolución del género. Además podemos ver que el patrón

de distribución de las especies y subgéneros no calza con áreas de endemismo bien definidas, por lo cual no existe todavía una explicación totalmente coherente para el patrón general disyunto. Dicho patrón transpacífico es compartido por numerosos géneros en distintas familias no directamente relacionadas. Tal como lo expresara Van Steenis (1971), *Nothofagus* es ciertamente una pieza clave en los estudios biogeográficos, pero para lograr una reconstrucción coherente de la historia de la biota austral, no se puede analizar el género como un fenómeno aislado, sino en conjunto con otros taxa australes que muestran similar patrón de disyunción transpacífica, así como coincidencia en los centros de riqueza y áreas de endemismo. Los enfoques permanecen en pugna y conceptos básicos como “centro de origen” y “área de endemismo” han sido permanentemente criticados (Cain 1944, Harold & Mooi 1994), insinuando aún tímidamente la (r)evolución de las herramientas biogeográficas teóricas y metodológicas para descifrar las claves del pasado.

AGRADECIMIENTOS

A Mélica Muñoz Schick y Elizabeth Barrera del Museo Nacional de Historia Natural (SGO), por información taxonómica y corológica de *Nothofagus* y *Cyttaria*. A Federico Luebert por comentarios y sugerencias bibliográficas. Se agradece también el financiamiento del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD).

² La presencia de *Cyttaria gunnii* como parásito de *Nothofagus solandri* (subgénero *Fuscospora*) en Nueva Zelandia es contradictoria (Crisci *et al.* 1988, McKenzie *et al.* 2000), por lo tanto se ha omitido del presente análisis.

GLOSARIO

amb = vista del contorno ecuatorial de una espora o grano de polen, con el eje polar dirigido hacia el observador.

areograma = cladograma de áreas, esto es, cladograma en que los taxa terminales han sido sustituidos por el área que ocupan.

cladograma = diagrama que representa las relaciones jerárquicas evolutivas entre los taxones.

colpo = surco o abertura alargada con una relación largo-ancho mayor que 2.

conduplicada = se aplica a las hojas en las yemas dobladas a lo largo de su nervio medio, que es el tipo más frecuente de vernación.

corología = distribución geográfica de un taxón.

cúpula = envoltura del fruto en la familia Fagaceae.

cutina = capa de material graso que se encuentra externamente a la pared de las células epidérmicas.

dímera (flor) = flor en que cada verticilo está formado por dos piezas.

distribución disyunta (disyunción) = rango discontinuo de un taxón, en el cual dos grupos estrechamente relacionados están separados por una gran distancia geográfica.

especiación alopatrica = surgimiento de especies como resultado de la evolución divergente de poblaciones geográficamente aisladas.

especiación simpátrica = surgimiento de nuevas especies a partir de poblaciones que comparten una misma área, es decir, no aisladas geográficamente.

filogenia (filogenético) = hipótesis de relaciones evolutivas entre taxones.

Ma = millones de años.

monofilia (monofilético) = grupo que incluye a todos los taxa que supuestamente descienden de un ancestro común.

peltado = órgano redondeado y con el vástago inserto en el medio, como un escudo.

traqueida = célula de paredes gruesas, alargada, conductora y de soporte de xilema.

tricoma = cualquier excrescencia epidérmica que constituye un resalto en la superficie de los órganos vegetales. El más común es el pelo.

vernación = postura de cada una de las hojas en la yema durante la primavera.

vicarianza = proceso de separación de taxa estrechamente relacionados o de una biota continua.

xilema = tejido vascular complejo a través del cual se conduce la mayor parte del agua y de los minerales de la planta.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barrera E. 2004. Especies chilenas de *Cyttaria* Berkeley (Cyttariaceae). Revista Chagual: este número.
- Burrows CJ & JM Lord. 1993. Recent colonisation by *Nothofagus fusca* at Cass, Canterbury. New Zealand Journal of Botany 31: 139-146.
- Cain SA. 1944. Foundations of Plant Geography. Harper & Brothers, New York and London.
- Cranwell LM. 1963. *Nothofagus*: living and fossil in: Gressitt JL (ed.). Pacific basin biogeography, 387-400. Bishop Museum Press, Hawaii.
- Crisi JV, I Gamundí & MN Cabello. 1988. A cladistic analysis of the genus *Cyttaria* (Fungi-Ascomycotina). Cladistics 4: 279-290.
- Crisp M, L Cook & D Stean. 2004. Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? Philosophical Transactions: Biological Sciences 359(1450): 1551-1571.
- Cronquist A. 1988. The evolution and classification of flowering plants. 2nd. ed. New York Botanical Garden.
- Darlington PJ. 1965. Biogeography of the Southern End of the World. Harvard University Press.
- Dettmann ME, DT Pocknall, EJ Romero, M del C Zamalao. 1990. *Nothofagidites* Erdman ex Potonie 1960: a catalogue of species with notes on the paleogeographic distribution of *Nothofagus* BL (Southern Beech). New Zealand Geological Survey Palaeontological Bulletin 60: 1-79.
- Donoso C, J Morales & M Romero. 1990. Hibridación natural entre roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) y raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst.) en bosques del sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 63: 49-60.
- Harold AS & RD Mooi. 1994. Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. Systematic Biology 43(2): 261-266.
- Heads M. 1985. Biogeographic analysis of *Nothofagus* (Fagaceae). Taxon 34(3): 474-480.
- Heads M (in press). Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. Cladistics.
- Heusser CJ. 1971. Pollen and spores of Chile. The University of Arizona Press.
- Hill RS & J Read. 1991. A revised infrageneric classification of *Nothofagus* (Fagaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 105: 37-72.

- Hill RS & GJ Jordan. 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). Australian Systematic Botany 6: 111-126.
- Hill RS & ME Dettmann. 1996. Origin and Diversification of the Genus *Nothofagus* in: Veblen TT, RS Hill & J Read (eds.). The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* Forests, pp. 11-24.
- Hill RS. 2001. Biogeography, evolution and palaeoecology of *Nothofagus* (Nothofagaceae): the contribution of the fossil record. Australian Journal of Botany 49: 321-332.
- Humphries CJ. 1981. Biogeographic methods and the southern beeches in: Forey PL (ed.). The evolving biosphere, 283-297. Cambridge Univ. Press.
- Humphries CJ. 1985. Temperate biogeography and an intemperate botanist. Taxon 34(3): 480-492.
- Humphries CJ, JM Cox & ES Nielsen. 1986. *Nothofagus* and its parasites: a cladistic approach to coevolution in: Stone AR & DL Hawksworth (eds.). Coevolution and Systematics, pp. 55-76. Clarendon Press, Oxford.
- Li RQ, ZD Chen, AM Lu, DE Soltis, PS Soltis & PS Manos. 2004. Phylogenetic relationships in Fagales based on DNA sequences from three genomes. International Journal of Plant Sciences 165(2): 311-324.
- Linder HP & MD Crisp. 1995. *Nothofagus* and Pacific biogeography. Cladistics 11: 5-32.
- Manos PS. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. American Journal of Botany 84(9): 1137-1155.
- McDaniel SF & AJ Shaw. 2003. Phylogeographic structure and cryptic speciation in the trans-antarctic moss *Pyrrhobryum mnioides*. Evolution 57(2): 205-215.
- McKenzie EHC, PK Buchanan & PR Johnston. 2000. Checklist of fungi on *Nothofagus* species in New Zealand. New Zealand Journal of Botany 38(4): 635-720.
- Mitter C & DR Brooks. 1983. Phylogenetic aspects of coevolution in: Futuyama DJ & M Slatkin (eds.). Coevolution, pp. 65-98. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Muñoz J, AM Felicísimo, F Cabezas, AR Burgaz & I Martínez. 2004. Wind as a Long-Distance Dispersal Vehicle in the Southern Hemisphere. Science 304: 1144-1147.
- Nixon KC. 1989. Origins of Fagaceae in: Crane PR & S Blackmore (eds.). Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, vol. 1: 23-43. Clarendon Press, Oxford.
- Preest DS. 1963. A note on the dispersal characteristics of the seed of New Zealand podocarps and beeches and their bio-geographical significance in: Gressitt JL (ed.). Pacific Basin Biogeography, pp. 415-424. Bishop Museum Press, Hawaii.
- Ramírez C, C San Martín, A Oyarzún & H Figueroa. 1997. Morpho-ecological study on the South American species of the genus *Nothofagus*. Plant Ecology 130: 101-109.
- Rodríguez R & M Quezada. 2003. Fagaceae in: Marticorena C & R Rodríguez. Flora de Chile vol. 2(2): 64-75. Universidad de Concepción, Chile.
- Romero EJ. 1986. Fossil evidence regarding the evolution of *Nothofagus*. Annals Missouri Bot. Gard. 73(2): 276-283.
- Sanmartín I & F Ronquist. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. Systematic Biology 53(2): 216-243.
- Setoguchi H, M Ono, Y Doi, H Koyama & M Tsuda. 1997. Molecular phylogeny of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on the atpB-rbcL intergenic spacer of the chloroplast DNA. Journal of Plant Research 110(1100): 469-484.
- Stecconi M, P Marchelli, J Puntieri, P Picca & L Gallo. 2004. Natural hybridization between a deciduous (*Nothofagus antarctica*, Nothofagaceae) and an evergreen (*N. dombeyi*) forest tree species: evidence from morphological and isoenzymatic traits. Annals of Botany 94(6): 775-786.
- Swenson U, RS Hill & S McLoughlin. 2001. Biogeography of *Nothofagus* supports the sequence of Gondwana break-up. Taxon 50: 1025-1041.
- Troncoso A & EJ Romero. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico en: Fortunato R & N Bacigalupo (eds.). Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica. Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden, vol. 68: 149-172.
- Van Steenis CGGJ. 1971. *Nothofagus*, key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea 19(1): 5-98.
- Veblen TT, RS Hill & J Read (eds.). 1996. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* Forests. Yale University