

Gradientes climáticos modelan la diversidad genética en especies leñosas de amplia distribución: el caso de *Nothofagus pumilio* en los Andes del sur

G. Ignazi¹, P. Mathiasen¹, A.C. Premoli^{1,*}

(1) Laboratorio Ecotono, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, INIBIOMA-CONICET, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina

* Autor de correspondencia: A.C. Premoli [andrea.premoli@gmail.com]

> Recibido el 12 de enero de 2018 - Aceptado el 10 de enero de 2019

Ignazi, G., Mathiasen, P., Premoli, A.C. 2019. Gradientes climáticos modelan la diversidad genética en especies leñosas de amplia distribución: el caso de *Nothofagus pumilio* en los Andes del sur. *Ecosistemas* 28(1):35-47 Doi.: 10.7818/ECOS.1547

Los gradientes climáticos modelan la diversidad genética en especies leñosas de amplia distribución: este es el caso del *Nothofagus* ampliamente distribuido en los Andes del sur. Las especies de amplia distribución son un excelente modelo para analizar las respuestas adaptativas a distintos hábitats. Se estudió la variación genética en *Nothofagus pumilio* que habita bosques de montaña y altas latitudes, a lo largo de diferentes gradientes climáticos en Patagonia. Los resultados obtenidos muestran una fuerte relación entre el clima y los diferentes gradientes ambientales; y cómo éstos afectan a la variación genética de *N. pumilio*. Las variables bioclimáticas más influyentes están relacionadas a las precipitaciones de verano y temperaturas de invierno, siendo la tendencia general de mayor diversidad genética a mayores precipitaciones y temperaturas moderadas. Esto demuestra que la distribución espacial de la diversidad genética de esta especie no ocurre aleatoriamente, sino que los patrones de estructuración responden a modelos climáticos complejos. Comprender cómo la adaptación genética y/o los factores ambientales influyen sobre el rango de distribución de las especies resulta esencial para evaluar su supervivencia a largo plazo. Mientras que algunos genotipos pueden extinguirse localmente bajo distintos escenarios climáticos, otros podrían estar adaptados a condiciones climáticas particulares. Taxones de amplia distribución como *N. pumilio* han soportado cambios climáticos en el pasado, como los períodos glaciarios, a través de la adaptación y la plasticidad. Resaltamos la importancia de conservar la diversidad genética de las poblaciones, no solamente para la persistencia a largo plazo, sino también para amortiguar los impactos negativos del cambio climático global.

Palabras clave: adaptación local; cambio climático; plasticidad fenotípica; variables bioclimáticas

Ignazi, G., Mathiasen, P., Premoli, A.C. 2019. Climatic gradients model genetic diversity in widespread woody trees: the case of *Nothofagus pumilio* in the southern Andes. *Ecosistemas* 28(1):35-47 Doi.: 10.7818/ECOS.1547

Climatic gradients model genetic diversity in widespread woody trees: the case of the widely distributed *Nothofagus* in the southern Andes. Widespread forest species are well suited to be the subject of studies combining adaptive responses to distinct habitats. We studied the genetic diversity of the wide-ranging *Nothofagus pumilio* that inhabits high-elevation and high-latitude forests, along different environmental gradients in Patagonia. The results of this study show a strong relationship between climate and the different environmental gradients; which in turn affect the genetic variation of *N. pumilio*. The most influential variables were related to summer precipitations and winter temperatures, where greater genetic diversity was associated to higher precipitations and milder temperatures. This demonstrates that the genetic diversity of this species is not randomly distributed in space, but it is structured according to complex climatic models. To understand how genetic adaptation and/or environmental aspects influence species' distribution ranges is crucial to evaluate their potential for long term survival. While some genotypes may become locally extinct under different climatic settings, others might be locally adapted to particular climatic conditions, which may allow them to endure such changes. Widespread taxa as *N. pumilio* has undergone past environmental changes, such as those that occurred during glacial periods, through adaptation and plasticity. We highlight the importance of conserving genetic diversity of populations, not only to ensure the long-term persistence, but also to mitigate the negative impacts of global climate change.

Key words: local adaptation; climate change; phenotypic plasticity; bioclimatic variables

Una perspectiva general de la genética de poblaciones y la variabilidad en especies leñosas del hemisferio sur

Las especies de amplio rango que habitan a lo largo de gradientes ambientales encuentran condiciones cambiantes en el medio físico que generan presiones diferenciales de selección que juntamente con la plasticidad fenotípica resultan en poblaciones genéticamente polimórficas. Sumado a esto, las fuerzas neutrales

como el aislamiento genético entre distintas poblaciones y a las variaciones en los tamaños poblacionales sufridos a lo largo del tiempo, generan gran heterogeneidad a nivel intraespecífico que puede estudiarse en el seno de las poblaciones.

El potencial de responder a cambios evolutivos depende de los niveles de variación genética (Reed y Frankham 2003). Por lo tanto, poblaciones con reducida diversidad genética tendrían una capacidad limitada para responder a cambios ambientales (Sgrò et al. 2011). Esto es relevante bajo escenarios de cambio donde la resi-

liencia a cambios futuros estará dada por la diversidad genética presente en las poblaciones. La diversidad genética también se integra con múltiples componentes de la demografía de la población que influyen en la tasa de crecimiento poblacional y la viabilidad, a saber, procesos estocásticos debido al tamaño de la población (es decir, deriva génica) y dispersión entre poblaciones (es decir, flujo de genes) (Allendorf et al. 2013). Poblaciones pequeñas o con conectividad reducida a menudo poseen baja diversidad genética y, por lo tanto, capacidad reducida para responder al cambio ambiental futuro a través de ajustes adaptativos por selección natural, y mayor probabilidad de sufrir los efectos negativos de la endogamia (Willi et al. 2006; Hoffmann y Willi 2008).

Los gradientes ambientales y las características del hábitat pueden influir en el flujo de genes entre poblaciones directamente, interrumpiendo la dispersión (por ejemplo, barreras físicas), o indirectamente, impidiendo el establecimiento exitoso y/o posterior supervivencia (por ejemplo, mediante mecanismos de adaptación local) (Nosil et al. 2005; White et al. 2010; Burgess et al. 2012). Asimismo, cambios a lo largo de dichos gradientes, como los ocurridos durante las oscilaciones climáticas del período Cuaternario, afectaron significativamente a las poblaciones ocupando distintas porciones de los mismos y acarreando diferentes consecuencias en especies que difieren en sus características de historia de vida (i.e. autoecológicas). Así, por ejemplo, aquellas especies sensibles a las bajas temperaturas probablemente sufrieron cuellos de botella demográficos y hasta en algunos casos se podría haber producido la extinción local de sus poblaciones, debiendo colonizar el área perturbada una vez restablecidas las condiciones favorables (Souto et al. 2015). Esto resulta en poblaciones empobrecidas genéticamente debido al efecto fundador, que surge de la acción de la deriva genética a lo largo del frente de recolonización, a diferencia de las especies tolerantes a las bajas temperaturas, que pudieron sobrevivir localmente conservando su estructura genética original (Markgraf et al. 1995; Premoli et al. 2000).

Los bosques templados del sur de Sudamérica poseen el rasgo característico de estar dominados por especies del género *Nothofagus*. Estas son especies principalmente de árboles y también arbustos que están presentes a lo largo de los más de 3000 km de extensión latitudinal que posee el bosque templado de Sudamérica. Una de las especies más conspicuas de los bosques de Patagonia es *Nothofagus pumilio* y ha sido objeto de numerosos estudios de la distribución de la variación genética combinando análisis moleculares con experimentos manipulativos en jardín común y de trasplantes recíprocos (Premoli et al. 2007; Mathiasen y Premoli 2010; Mathiasen y Premoli 2016).

Gradiente latitudinal, influencia de factores históricos

Para muchas especies arbóreas, es conocido el efecto que tuvieron las últimas glaciaciones sobre sus rangos de distribución. Durante períodos fríos las especies tendieron a reducir sus rangos de distribución, quedando restringidas a zonas denominadas de refugio, bajo climas menos extremos. En el caso del hemisferio norte muchas especies se refugiaron hacia el extremo sur (i.e. cálido) de distribución de las especies (Hewitt 2000). Tal sería el caso de especies sensibles al frío que no habrían tolerado las bajas temperaturas registradas durante periodos fríos. Sin embargo, dadas las condiciones físicas del sur de Sudamérica tales como la mayor influencia oceánica y la heterogeneidad del paisaje debido a la presencia de la Cordillera de los Andes, se postuló que las especies tolerantes a las bajas temperaturas habrían podido sobrevivir en pequeñas poblaciones bajo condiciones microclimáticas favorables (Markgraf et al. 1995) a lo largo de sus distribuciones actuales dando lugar a la existencia de refugios múltiples (Premoli et al. 2000). Esta hipótesis fue analizada mediante marcadores moleculares y técnicas de modelado de nicho ecológico a lo largo de la distribución latitudinal de *N. pumilio* que permitieron establecer que *N. pumilio* subsistió a las condiciones del último máximo glacial, ocurrido en Patagonia 25 000 años antes del presente, principalmente hacia el extremo norte (i.e. cálido) de su distribución latitu-

dinal. Sin embargo, no solamente el modelaje de nicho sino también la presencia de polen a altas latitudes, daban cuenta de la posible presencia *in situ* de *Nothofagus* a través del tiempo a latitudes tan australes como Tierra del Fuego (Premoli et al. 2010). El análisis genético de distintas poblaciones a lo largo de la distribución latitudinal de *N. pumilio* indicó que las poblaciones ubicadas hacia el sur no mostraron evidencia de menor diversidad genética que las del norte, tal como se esperaría si estas últimas hubieran sido la fuente de propágulas de la colonización postglaciaria. No solamente no fue menor la diversidad genética hacia el sur, sino que algunos parámetros poblacionales como la heterocigosis y la riqueza alélica mostraron mayores valores en estas últimas (Mathiasen y Premoli 2010). Por lo tanto, estos resultados sugieren la presencia de un acervo genético que fue conservado a lo largo de las oscilaciones climáticas del Cuaternario de Patagonia.

Gradiente altitudinal, variación genética y demográfica

Las especies leñosas generalmente poseen fecundación cruzada predominante, debido a la polinización y dispersión de semillas anemófilas, y configuran poblaciones de gran tamaño con amplias distribuciones geográficas. Las poblaciones de gran tamaño son relativamente menos afectadas por la deriva génica, que erosiona la diversidad genética en poblaciones pequeñas (Allendorf et al. 2013). Esto, juntamente con el hecho de que las especies principalmente alógamas mantienen altas tasas de flujo génico entre distintas poblaciones, resulta en especies genéticamente variables. Sin embargo, dicha variación genética está lejos de distribuirse homogéneamente en las poblaciones y suele estructurarse a distintas escalas espaciales de manera jerárquica; desde individuos, familias (i.e. grupos de individuos emparentados), poblaciones (conjunto de individuos que comparten un acervo genético común y relativamente diferenciado de otras poblaciones), y regiones geográficas (e.g. Epperson 2003; Wagner y Fortin 2013).

La Cordillera de los Andes presenta marcados gradientes altitudinales a lo largo de los cuales las condiciones ambientales tales como, la temperatura, la radiación solar, la exposición al viento y las características del suelo, varían marcadamente con la altitud en distancias de unos pocos cientos de metros. En el extremo superior del gradiente altitudinal, las condiciones extremas imponen restricciones severas para la reproducción y establecimiento de plantas por semillas, debido a un acortamiento de la estación de crecimiento, a las bajas temperaturas y a la persistencia de la cobertura de nieve (Körner 2007). Como consecuencia, se espera encontrar una gran variación morfológica en especies que habitan un amplio rango altitudinal. Esta variación puede estar explicada no sólo por la capacidad de aclimatación de dichas especies a distintos ambientes (plasticidad fenotípica) sino también por la selección diferencial de genotipos bajo distintas condiciones de un gradiente ambiental. Además, un restringido flujo génico dentro y entre poblaciones, provocaría un incremento en la diferenciación genética resultando en una compleja estructura genética. Dichas restricciones al flujo génico dentro de las poblaciones pueden ocurrir por limitada dispersión de semillas y establecimiento local de propágulos, y/o marcadas diferencias en la fenología de la floración que aíslan reproductivamente aún a poblaciones contiguas.

A lo largo del gradiente altitudinal *N. pumilio* presenta una variación morfológica significativa en sus formas de crecimiento (Rusch 1993; Barrera et al. 2000). Experimentos de jardín común mostraron que las diferencias en la arquitectura de las plantas, la morfología foliar y caracteres ecofisiológicos poseen base genética (Premoli 2004; Premoli y Brewer 2007; Premoli et al. 2007). Se ha descrito un alto grado de asociación fenológica con la altitud, habiendo un desfase significativo de dos semanas en la apertura de las yemas (y por lo tanto en la floración) entre sitios de los límites altitudinal inferior y superior (Rusch 1993). El mantenimiento de dichas diferencias en jardín común demostró que la fenología foliar está determinada genéticamente (Premoli et al. 2007). Modelos demográficos en gradientes altitudinales de *N. pumilio* mostraron que la disponibilidad de semillas y el establecimiento de adultos se vuel-

ven cada vez más escasos con el aumento de la altitud donde además la regeneración ocurre principalmente por una abundante producción de rebrotes (y escasez de renuevos) (Martínez-Pastur et al. 1997; Cuevas 2000; Daniels 2000; Premoli 2004). En cambio, en el límite inferior del bosque la regeneración de *N. pumilio* ocurre principalmente gracias a la apertura de claros bajo el dosel, ya sea por la caída de árboles (Heinemann et al. 2000) u otros disturbios a mayor escala (e. g. avalanchas, incendios, vulcanismo).

Gradiente longitudinal de precipitación

Sobre las laderas orientales de la Cordillera de los Andes existe un marcado gradiente ambiental longitudinal. Esto se debe principalmente a la influencia de los vientos predominantes provenientes del océano Pacífico y el efecto sombra de la cordillera. De esta manera, se genera un pronunciado gradiente de precipitación de oeste a este, en el cual las precipitaciones anuales disminuyen de 3000 mm a menos de 800 mm en una distancia de sólo 50 Km (Veblen et al. 1996). Hacia el extremo seco del gradiente de precipitación, en el ecotono entre la estepa y bosque subandino, *N. pumilio* forma poblaciones pequeñas y aisladas. Dichas poblaciones consideradas marginales sufren el efecto combinado del aislamiento y la deriva genética que juntamente con presiones diferenciales de selección resultarán en diferencias genéticas (Yang et al. 2016).

Caso de estudio: variación genética y ecológica de una especie leñosa de amplia distribución en el hemisferio Sur (*Nothofagus pumilio*)

Si bien existe abundante información sobre las presiones de selección divergentes en *N. pumilio* a lo largo de su rango de distribución, resta analizar la influencia del clima sobre el acervo genético

de sus poblaciones. En este trabajo analizamos el efecto del clima sobre distintos parámetros de diversidad genética neutral de una especie de bosque de amplia distribución que ocupa los gradientes ambientales altitudinal, latitudinal, y longitudinal de Patagonia. El objetivo del trabajo es dilucidar las variables climáticas que mayor influencia tienen sobre la variación genética de las poblaciones. De esta manera, patrones de variación en rasgos de base genética en relación con el clima podrían utilizarse para guiar la transferencia de semillas para reforestación e implementación de prácticas de translocación de individuos y facilitar la adaptación rápida a climas cambiantes (Aitken y Whitlock 2013). Se utilizarán datos genéticos propios (gradiente longitudinal) e información previamente publicada por los demás autores de este trabajo (gradientes altitudinal y latitudinal) como variables dependientes de modelos de regresión múltiple en las que las variables bioclimáticas a lo largo de cada uno de dichos gradientes serán utilizadas como variables explicatorias independientes.

Material y métodos

Especie de estudio

Nothofagus pumilio es una especie de hoja caduca que forma bosques puros y domina el límite altitudinal superior a lo largo de toda la distribución del bosque templado austral, ocupando también los pisos altitudinales inferiores llegando hasta el nivel del mar en el extremo austral (Fig.1). Por lo tanto, se ve afectada por los tres gradientes: latitudinal (norte-sur), longitudinal (este-oeste) y altitudinal de elevación. Los mismos representan gradientes complejos dados por un paisaje montañoso con la presencia de la Cordillera de los Andes que corre de norte a sur y la influencia de los vientos predominantes del oeste que determinan el más abrupto de los gradientes ambientales y que corresponde al longitudinal.

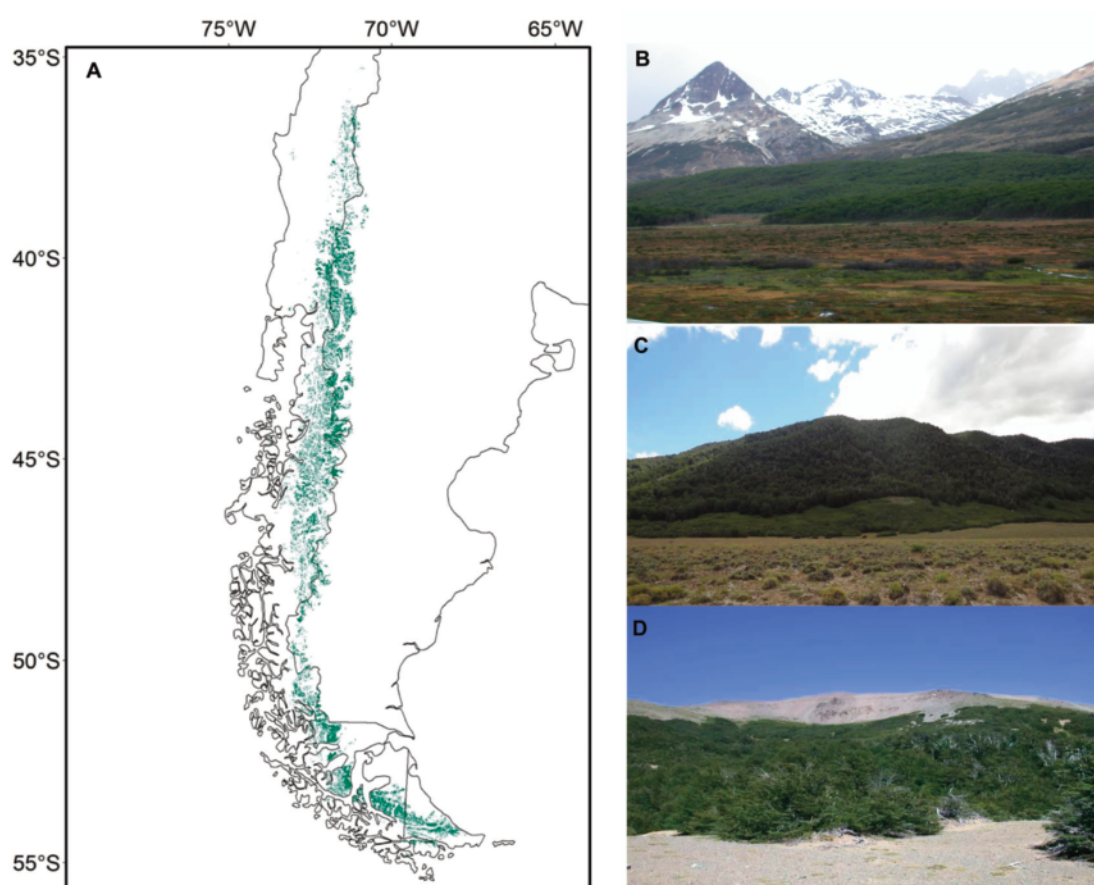


Figura 1. Mapa del área de distribución espacial de *N. pumilio* en los Andes del sur (A), y fotografías donde se muestran poblaciones ubicadas en los extremos de los gradientes latitudinal (B), longitudinal (C), y altitudinal (D).

Figure 1. Map of the spatial distribution area of *N. pumilio* in the southern Andes (A), and photographs depicting populations in the extremes of the latitudinal (B), longitudinal (C), and altitudinal (D) gradients.

Análisis de datos

Se analizó la variación en la diversidad genética neutral de *N. pumilio* a lo largo de los gradientes climáticos latitudinal, longitudinal y altitudinal mediante marcadores moleculares neutros isoenzimáticos. Se utilizaron datos de diversidad genética extraídos de trabajos publicados anteriormente para 14 y 27 poblaciones de los gradientes altitudinal (Premoli 2003) y latitudinal (Mathiasen y Premoli 2010), respectivamente (Tablas A1, A2 y A3). Para el gradiente longitudinal se sumaron datos isoenzimáticos de 35 poblaciones de *N. pumilio* ubicadas entre los 40 y 43°S a los datos ya publicados de 7 poblaciones centrales en el mismo rango (Mathiasen y Premoli 2010). El procedimiento de extracción y análisis de isoenzimas para las nuevas poblaciones se realizó siguiendo la metodología descrita en Premoli (2003). Para cada sitio se extrajeron los datos climáticos en base a 19 variables bioclimáticas que fueron obtenidas de la base de datos de WorldClim versión 1 (Hijmans et al. 2005; <http://www.worldclim.org>) con una resolución espacial de 30 seg (Tabla A4). Estas variables son derivadas de promedios mensuales de temperatura y precipitación representativos de las dimensiones climáticas relevantes para la determinación de la distribución de especies (Hijmans et al. 2005). A continuación, se realizaron regresiones lineares simples para evaluar la relación entre las variables bioclimáticas y los diferentes gradientes ambientales latitudinal, longitudinal y altitudinal. Además, para evaluar la diversidad genética en cada gradiente se utilizaron los datos de cuatro parámetros de diversidad genética extraídos de los trabajos mencionados anteriormente, que consistieron en: número de alelos efectivo (Ae), riqueza alélica (Ar), heterocigosis observada (Ho) y heterocigosis esperada (He). Dichos parámetros fueron calculados utilizando los programas POPGENE v1.32 (Yeh et al. 1999) y FSTAT v 2.9.3 (Goudet 2001). Para evaluar la variación en la diversidad genética de la especie en función de los gradientes latitudinal, longitudinal y altitudinal se realizaron regresiones lineares simples entre las cuatro variables de diversidad genética (Ae, Ar, Ho y He) y la latitud, longitud y altitud para cada gradiente, respectivamente. Se realizaron regresiones múltiples para evaluar la relación entre las variables de diversidad genética (variables dependientes) y las 19 variables bioclimáticas (variables independientes). Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa STATISTICA v.7.0 (StatSoft, Inc. 2004) y se probaron los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homocedasticidad (evaluada mediante gráfico de residuales vs. predichos). Las regresiones fueron consideradas significativas con una significancia de $P < 0.05$. En el caso de las regresiones múltiples los p-valores fueron corregidos siguiendo a Benjamini y Hochberg (1995).

Resultados

Los análisis de regresiones simples realizadas entre las 19 variables bioclimáticas y los diferentes gradientes ambientales arrojaron resultados significativos en la mayoría de los casos (Tablas A5-A7). Para el gradiente latitudinal 16 de las 19 variables bioclimáticas mostraron una asociación significativa con la latitud, las variables asociadas con la precipitación aumentan hacia latitudes más altas, mientras que las variables asociadas a la temperatura mostraron los menores valores hacia el sur de la distribución de la especie (Tabla A5). En el gradiente longitudinal, 13 de las 19 variables bioclimáticas mostraron una asociación significativa con la longitud, de manera que las variables relacionadas con la precipitación disminuyen hacia el este de la distribución de la especie, mientras que las variables asociadas a la temperatura aumentan (Tabla A6). Por otro lado, en el gradiente altitudinal, 14 de las 19 variables bioclimáticas arrojaron una relación significativa con la altitud (Tabla A7). Las variables de temperatura mostraron una relación negativa con la altitud, mientras que las variables de precipitación mostraron diferentes tendencias según la época del año. En los meses más fríos y húmedos, las precipitaciones fueron menores en altitudes menores, mientras que en los meses más cálidos y secos las precipitaciones fueron menores a mayor altitud (Tabla A7).

Las regresiones simples entre la diversidad genética neutral y los distintos gradientes ambientales arrojaron relaciones significativas entre los parámetros de diversidad genética neutral y la latitud y la altitud (Tabla A8, Fig. 2). No se encontraron relaciones significativas entre los parámetros de diversidad genética y el gradiente longitudinal (Tabla A8, Fig. 2). Para el gradiente latitudinal, se encontró un incremento significativo ($P < 0.05$) de Ae ($r^2 = 0.30$), Ar ($r^2 = 0.29$), Ho ($r^2 = 0.33$), y He ($r^2 = 0.29$) con la latitud (Tabla A8, Fig. 2). Por otro lado, las regresiones simples realizadas para el gradiente altitudinal mostraron una disminución significativa ($P < 0.05$) en Ae ($r^2 = 0.31$), Ar ($r^2 = 0.38$), y en Ho ($r^2 = 0.63$) y He ($r^2 = 0.32$) con la altitud (Tabla A8, Fig. 2).

Por último, los análisis de regresión múltiple entre los parámetros de diversidad genética y las variables bioclimáticas arrojaron resultados significativos para los distintos gradientes ambientales (Tabla 1). En el gradiente latitudinal, Ae, Ar, Ho y He presentaron una relación positiva significativa con las variables de precipitación, especialmente precipitaciones de verano, y además presentaron mayores valores en sitios donde las variables de temperatura alcanzaban valores intermedios (Tabla 1, Fig. A1). En el gradiente longitudinal, Ae mostró una relación significativa positiva con la precipitación del mes más seco, es decir la de verano (Tabla 1, Fig. A1). En el gradiente altitudinal, Ae y He presentaron una relación significativa y positiva con la precipitación del mes más seco (verano), mientras que las variables Ar y Ho mostraron una relación significativa y positiva con la temperatura media de los meses más húmedos, que corresponden a los meses de otoño-invierno (Tabla 1, Fig. A1).

Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo ponen en evidencia una fuerte relación entre el clima, a lo largo de gradientes ambientales (latitudinal, longitudinal y altitudinal) modelando los niveles de variación genética de las poblaciones de *N. pumilio*. Las variables bioclimáticas más influyentes sobre la diversidad genética se encontraron relacionadas principalmente a las precipitaciones de verano y temperaturas de invierno, siendo la tendencia general de mayor diversidad genética a mayores precipitaciones y temperaturas.

Comprender cómo la adaptación genética y/o los factores ambientales influyen sobre el rango de distribución de las especies resulta esencial para evaluar su supervivencia a largo plazo (Kappeller et al. 2016). La persistencia de las poblaciones bajo cambios ambientales puede ser posible si las poblaciones incluyen variantes genéticas adaptadas a esos ambientes (Safriel et al. 1994; Sabatier et al. 2011), o exhiben alta plasticidad fenotípica. Bajo escenarios de calentamiento global se espera una retracción en el rango de distribución de las especies, siendo las poblaciones ubicadas en los extremos de los gradientes ambientales (latitudinal, longitudinal y altitudinal) las que sufrirán en mayor medida los efectos negativos del cambio climático. La sensibilidad potencial de las especies a estos cambios puede ser, al menos en parte, estimada *a priori* a partir de su distribución geográfica a lo largo de gradientes y de sus características de nicho (Broennimann et al. 2006). Si las especies no se adaptan lo suficientemente rápido, o su amplitud de tolerancia es muy restringida para responder mediante plasticidad fenotípica, deberán desplazarse en el espacio geográfico para encontrar condiciones ambientalmente favorables, dando lugar a procesos de colonización o extinción local. Debido a esto, el estudio e interpretación de patrones de variación genética a lo largo de gradientes ambientales se ha convertido en un objetivo prioritario en conservación. Una de las predicciones bajo calentamiento es la migración de las especies hacia altas latitudes, i.e. hacia el sur en el Hemisferio Sur, rastreando su óptimo climático (Parmesan y Yohe 2003). El aumento de la variación genética encontrado hacia el sur sugiere que dichas poblaciones de *N. pumilio* contarían con un acervo genético diverso para responder ante climas cambiantes.

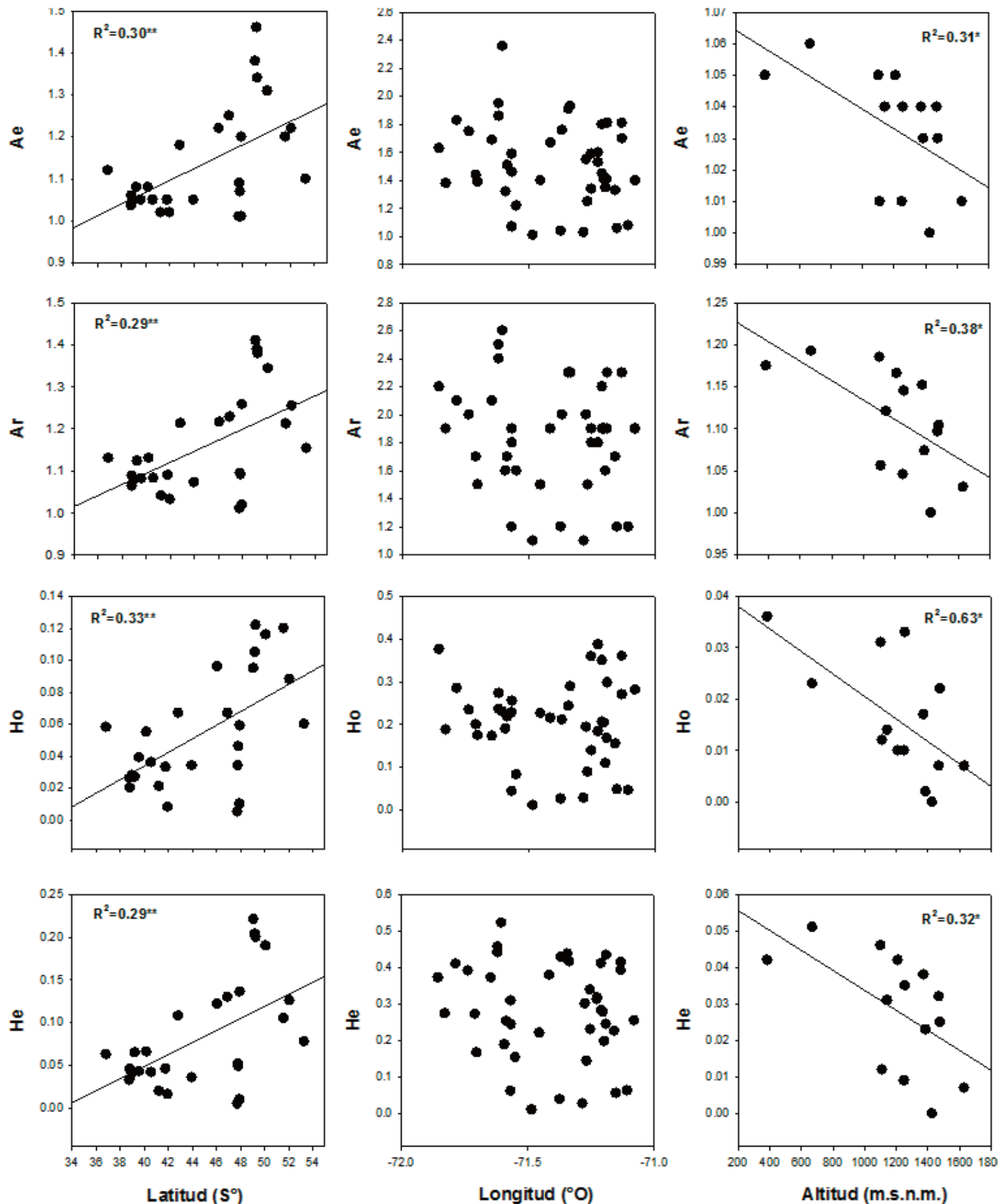


Figura 2. Relación entre los parámetros de diversidad genética y los diferentes gradientes ambientales de *N. pumilio*. Ae, número efectivo de alelos; Ar, riqueza alélica; Ho, heterocigosis observada; He, heterocigosis esperada.

Figure 2. Relationship among genetic diversity parameters and the different environmental gradients of *N. pumilio*. Ae, effective number of alleles; Ar, allelic richness; Ho, observed heterozygosity; He, expected heterozygosity.

Tabla 1. Resumen de las regresiones múltiples entre las variables de diversidad genética y las 19 variables bioclimáticas para *N. pumilio* en los diferentes gradientes ambientales. Ae, número efectivo de alelos; Ar, riqueza alélica; Ho, heterocigosis observada; He, heterocigosis esperada. Las referencias de las variables bioclimáticas se encuentran en la Tabla A4.

Table 1. Multiple regression summary among genetic diversity parameters and the 19 bioclimatic variables for *N. pumilio* for the different environmental gradients. Ae, effective number of alleles; Ar, allelic richness; Ho, observed heterozygosity; He, expected heterozygosity. References for bioclimatic variables are in Table A4.

	Variable dependiente	R ²	F	Df	P	Variables predictoras	B
Gradiente latitudinal	Ae	0.80	13.52	6;20	<0.001	BIO14	2.56
						BIO17	-7.34
						BIO18	5.45
						BIO8	-0.61
						BIO9	0.83
						BIO15	-0.76
	Ar	0.78	9.44	7;19	0.029	BIO17	-6.89
						BIO18	5.02
						BIO8	-0.82
	Ho	0.79	12.47	6;20	0.033	BIO18	6.84
						BIO17	-8.57
						BIO8	-0.33
						BIO14	2.49
						BIO9	0.67
Gradiente longitudinal	Ae	0.32	3.46	5;36	0.050	BIO14	2.80
						BIO18	-4.36
						BIO9	-0.73
						BIO16	7.96
	Ae	0.38	7.31	1;12	0.019	BIO14	0.62
						BIO8	0.62
						BIO8	0.76
						BIO14	0.59

Los gradientes ambientales son el resultado de interacciones complejas de variables climáticas que impactan en el seno de las poblaciones naturales. Las especies de amplias distribuciones mostrarán ajustes a dichas variaciones ambientales pudiendo responder de manera adaptativa (i.e. con base genética) en respuesta a dichos gradientes. Si bien se espera que la selección natural opere principalmente sobre caracteres poligénicos cuantitativos, se ha sugerido que medidas de diversidad genética pueden utilizarse como sustitutos de la aptitud (Reed y Frankham 2003). En particular, los patrones encontrados para marcadores neutrales en este trabajo en el gradiente altitudinal se pueden correlacionar con las respuestas adaptativas medidas sobre *N. pumilio* provenientes de condiciones contrastantes de altitud.

Experimentos de jardines comunes reflejaron diferencias de base genética fenológicas, ecofisiológicas, arquitecturales de las plantas y morfología foliar que reflejan el abrupto gradiente climático altitudinal (Premoli et al. 2007; Premoli y Brewer 2007). Así, la mayor diversidad genética encontrada bajo mayores temperaturas se correlaciona con mayor crecimiento a menores alturas (Premoli et al. 2007). Sin embargo, el acervo genético de las poblaciones no solamente reflejará los efectos directos del clima, sino también indirectos que impactan sobre la demografía de las poblaciones y se ven reflejados en su estructura genética. Así ocurre por ejemplo, en rodales de *N. pumilio* de baja a mediana altitud donde la predo-

minante regeneración por semillas resulta en una estructura demográfica compleja que consiste en el agrupamiento espacial de individuos con genotipos emparentados y una mayor diversidad genética (Mathiasen y Premoli 2013). En cambio, en el límite altitudinal superior, predomina la propagación vegetativa con una esporádica reproducción sexual, produciendo una mayor homogeneidad genética. Si bien bajo cambio global se predicen migraciones altitudinales de las especies (Parmesan y Yohe 2003), experimentos de trasplantes recíprocos de *N. pumilio* sugieren que las poblaciones genéticamente diversas de menores altitudes tendrán más capacidad de respuesta que las que se encuentran hacia el límite altitudinal superior del bosque, las que a su vez serían propensas de sufrir decaimiento local (Mathiasen y Premoli 2016). Estos resultados muestran que las repuestas que se predicen bajo calentamiento en el gradiente altitudinal pueden ser más complejas que lo esperado.

Otra de las predicciones bajo el calentamiento global se refiere al aumento de estrés por sequía, el cual se espera sea aún más marcado hacia los extremos de distribución de las especies (Jump et al. 2009). Sumado a esto, en Patagonia, la influencia de la Cordillera de los Andes crea un pronunciado gradiente de precipitación longitudinal de oeste a este debido al efecto sombra de lluvia de los vientos húmedos provenientes del Pacífico (Veblen et al. 1996). Por lo cual las poblaciones de *N. pumilio* en los extremos más xé-

ricos se encuentran bajo intensas presiones de selección. En este trabajo encontramos una asociación significativa entre el número efectivo de alelos y el aumento de la precipitación del mes más seco con la longitud. Sin embargo, el análisis de poblaciones a lo largo del gradiente longitudinal mediante secuencias conservadas de ADN del cloroplasto mostró la presencia de variantes genéticas únicas hacia el extremo seco de precipitación, lo que destaca el rol de las poblaciones marginales como reservorio genético en el largo plazo (Ignazi G. datos sin publicar). Por otro lado, el cultivo en jardín común de *N. pumilio* de los extremos del gradiente de precipitación, si bien resultaron similares para caracteres cuantitativos (número de ramas, rasgos morfológicos foliares y densidad estomática), las respuestas ecofisiológicas a un experimento de déficit hídrico de plántulas provenientes del extremo húmedo mostraron menor eficiencia en el uso del agua que las del seco sugiriendo la existencia de diferencias genéticas entre orígenes (Ignazi G. datos sin publicar). Esta evidencia indica que las poblaciones de *N. pumilio* que habitan el extremo seco han desarrollado adaptaciones diferenciales a las condiciones contrastantes de precipitación del gradiente longitudinal.

Conclusiones

En este trabajo resaltamos la importancia de la puesta en valor de la diversidad genética en el seno de las poblaciones como prioritario, no solamente para la persistencia a largo plazo de las especies, sino también para amortiguar los impactos negativos de los rápidos cambios ambientales que ocurren actualmente. En relación con esto último, las especies forestales estarían en riesgo debido a sus ciclos de vida largos y madurez reproductiva tardía, lo cual puede impactar negativamente sobre la capacidad de desarrollar respuestas rápidas (Jump et al. 2008). Resulta entonces primordial la protección y manejo ecológico de los hábitats hacia los extremos de distribución de las especies, reduciendo por ejemplo otras presiones extrínsecas de origen antrópico (Moritz et al. 2012), con el objetivo de conservar la diversidad existente (Kapeller et al. 2016).

Las especies de amplia distribución que habitan gradientes ambientales presentan variación en una gran cantidad de caracteres, muchos de los cuales poseen base genética. Conocer el grado de variación genética y/o de plasticidad fenotípica para distintos caracteres de especies dominantes, es relevante para predecir posibles respuestas futuras a cambios en el clima. Bajo escenarios de calentamiento global se espera una retracción en el rango de distribución de las especies. Se hipotetiza que las poblaciones ubicadas en los extremos de los gradientes ambientales (latitudinal, longitudinal y altitudinal) serán las que sufrirán en mayor medida los efectos negativos del cambio climático. Las poblaciones ubicadas hacia el norte, en mayores alturas y hacia los extremos secos serían más vulnerables al calentamiento dada la relativamente reducida diversidad genética que poseen para responder a nuevas condiciones.

Referencias

- Aitken, S.N., Whitlock, M.C. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44:367-388.
- Allendorf, F.W., Luikart, G., Aitken, S.N. 2013. *Conservation and the Genetics of Populations*, 2nd edition. Wiley- Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society, series B* 57: 289-300.
- Barrera, M.D., Frangi, J.L., Richter, L.L., Perdomo, M.H., Pinedo, L.B. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 11: 179-188.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G.O., Midgley, G.F., Alkemade, J.R.M., Guisan, A. 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology* 12: 1079-1093.
- Burgess, S.C., Treml, E., Marshall, D.J. 2012. How do dispersal costs and habitat selection influence realized population connectivity? *Ecology* 93: 1378-1387.
- Cuevas, J.G. 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 88: 840-855.
- Daniels, L.D. 2000. *The dynamics of altitudinal treelines in northern Patagonia: spatio-temporal influences of climate*. Ph.D Thesis, University of Colorado, Estados Unidos.
- Epperson, B.K. 2003. *Geographical Genetics*. Princeton University Press, New Jersey, Estados Unidos.
- Goudet, J. 2001. *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (v 2.9.3)*. Disponible en <https://www2.unil.ch/pop-gen/softwares/fstat.htm>.
- Heinemann, K., Kitzberger, T., Veblen, T.T. 2000. Influences of gap micro-heterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 25-31.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hoffmann, A.A., Willi, Y. 2008. Detecting genetic responses to environmental change. *Nature Reviews Genetics* 9: 421-432.
- Jump, S., Marchant, R., Peñuelas, J. 2008. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science* 14: 51-58.
- Jump, A.S., Csaba, M., Peñuelas, J. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 694-701.
- Kapeller, S., Dieckmann, U., Schueler, S. 2016. Varying selection differential throughout the climatic range of Norway spruce in Central Europe. *Evolutionary Applications* 10: 25-38.
- Körner, C. 2007. The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Markgraf, V., McGlone, M., Hope, G. 1995. Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems: a southern perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 143-147.
- Martínez Pastur, G.J., Pinedo, L., Fernández D.C. 1997. Germinación de semillas y sistemas de propagación clonal en bosques de Tierra del Fuego. *Actas II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano*. Tomo Bosques Nativos y Protección Ambiental. Posadas, Argentina.
- Mathiasen, P., Premoli, A.C. 2010. Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in austral South America. *Molecular ecology* 19: 371-85.
- Mathiasen, P., Premoli, A.C. 2013. Fine-scale genetic structure of *Nothofagus pumilio* (lenga) at contrasting elevations of the altitudinal gradient. *Genetica* 141: 95-105.
- Mathiasen, P., Premoli, A.C. 2016. Living on the edge: adaptive and plastic responses of the tree *Nothofagus pumilio* to a long-term transplant experiment predict rear-edge upward expansion. *Oecologia* 181: 607-619.
- Moritz, C., Langham, G., Kearney, M., Krockenberger, A., VanDerWal, J., Williams, S. 2012. Integrating phylogeography and physiology reveals divergence of thermal traits between central and peripheral lineages of tropical rainforest lizards. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 1680-1687.
- Nosil, P., Vines, T.H., Funk, D.J. 2005. Reproductive isolation caused by natural selection against immigrants from divergent habitats. *Evolution* 59: 705-719.
- Parmesan, C., Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Premoli, A.C. 2003. Isozyme polymorphisms provide evidence of clinal variation with elevation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Heredity* 94: 218-226.
- Premoli, A.C. 2004. Variación en *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasner (Lenga). En: Donoso, C., Premoli, A.C., Gallo, L., Iliniza, R.(eds) *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*, pp. 145-166. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- Premoli, A.C., Brewer, C.A. 2007. Environmental vs genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. *Australian Journal of Botany* 55: 585-591.

- Premoli, A.C., Kitzberger, T., Veblen, T.T. 2000. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography* 27: 251-260.
- Premoli, A.C., Raffaele, E., Mathiasen, P. 2007. Morphological and phenological differences in *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations: Evidence from a common garden. *Austral Ecology* 32: 515-523.
- Premoli, A.C., Mathiasen, P., Kitzberger, T. 2010. Southern-most *Nothofagus* trees enduring ice ages: Genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54°S) glacial refugia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 298: 247-256.
- Reed, D.H., Frankham, R. 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- Rusch, V.E. 1993. Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 131-141.
- Sabatier, Y., Azpicueta, M.M., Marchelli, P., González-Peñalba, M., Lozano, L., García, L., Martínez, A. et al. 2011. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46: 131-138.
- Safriel, U.N., Volis, S., Kark, S. 1994. Core and Peripheral Populations and Global Climate Change. *Israel Journal of Plant Sciences* 42: 331-345.
- Sgrò, C.M., Lowe, A.J., Hoffmann, A.A. 2011. Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications* 4: 326-337.
- Souto, C.P., Kitzberger, T., Arbetman, M.P., Premoli, A.C. 2015. How do cold-sensitive species endure ice ages? Phylogeographic and paleodistribution models of postglacial range expansion of the mesothermic drought-tolerant conifer *Austrocedrus chilensis*. *New Phytologist* 208: 960-972.
- StatSoft, Inc. 2004. *STATISTICA (data analysis software system)*, version 7. Disponible en <https://www.statsoft.com>.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T., Rebertus, A. 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: Veblen, T.T., Hill, R.S., Read, J. (eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*, pp. 293-353. Yale University Press, New Haven, Estados Unidos.
- Wagner, H.H., Fortin, M. 2013. A conceptual framework for the spatial analysis of landscape genetic data. *Conservation Genetics* 14: 253-261.
- White C., Selkoe, K.A., Watson, J., Siegel, D.A. Zacherl, D.C., Toonen, R.J. 2010. Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 1685-1694.
- Willi, Y., Van Buskirk, J., Hoffmann, A.A. 2006. Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 433-458.
- Yang, A., Dick, C.W., Yao, X., Huang, H. 2016. Impacts of biogeographic history and marginal population genetics on species range limits: a case study of *Liriodendron chinense*. *Scientific Reports* 6: 1-12.
- Yeh, F.C., Yang, R.C., Boyle, T.B.J., Ye, Z.H., Mao, J.X. 1999. *POPGENE 1.32*, the User-Friendly Shareware for Population Genetic Analysis. *Molecular Biology and Biotechnology Center*, University of Alberta, Edmonton, Estados Unidos. Disponible en <https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene.html>.

Anexo

Tabla A1. Características geográficas y diversidad genética de las 27 poblaciones analizadas de *Nothofagus pumilio* en el gradiente latitudinal. Ae, número de alelos efectivo; Ar, riqueza alélica; Ho, heterocigosis observada y He, heterocigosis esperada.

Table A1. Geographical characteristics and genetic diversity of the 27 analyzed populations of *Nothofagus pumilio* for the latitudinal gradient. Ae, effective number of alleles; Ar, allelic richness; Ho, observed heterozygosity and He, expected heterozygosity.

Población*	ID	Latitud	Longitud	Altitud	Ae	Ar	Ho	He
Lag. Epulauquen	EPU	-36.86	-71.07	1663	1.12	1.13	0.058	0.063
Po. Icalma	ICA	-38.80	-71.27	1330	1.04	1.06	0.026	0.033
Vn Batea Mahuida.	BMH	-38.84	-71.23	1500	1.06	1.09	0.020	0.046
L. Moquehue	MIR	-39.00	-71.38	1275	1.05	1.08	0.028	0.041
L. Rucachoroi	RCH	-39.24	-71.21	1380	1.08	1.12	0.027	0.065
Po. Tromen	TRO	-39.59	-71.43	1125	1.05	1.08	0.039	0.043
Co. Chapelco	CHP	-40.20	-71.31	1375	1.08	1.13	0.055	0.066
Po. Cordoba	CBA	-40.59	-71.16	1360	1.05	1.08	0.036	0.042
Co. Challhuaco	CHA	-41.25	-71.28	1325	1.02	1.04	0.021	0.020
Co. Perito Moreno	PMO	-41.79	-71.56	990	1.05	1.09	0.033	0.046
Co. Piltriquitron	PQN	-41.97	-71.48	1250	1.02	1.03	0.008	0.016
Co. La Hoya	LHY	-42.84	-71.26	1275	1.18	1.21	0.067	0.108
L. Vintter	VIN	-43.97	-71.52	950	1.05	1.07	0.034	0.036
El Portezuelo	PTZ	-46.07	-71.69	1001	1.22	1.22	0.096	0.122
A. Canalele	CAN	-46.93	-71.86	1087	1.25	1.23	0.067	0.130
Mte. San Lorenzo	SLZ	-47.75	-72.35	1100	1.01	1.01	0.005	0.005
Co. Leones	LEO	-47.79	-72.12	890	1.09	1.09	0.034	0.052
L. Azara	AZA	-47.84	-72.27	900	1.07	1.09	0.046	0.049
Riviera	RIV	-47.94	-72.37	850	1.01	1.02	0.010	0.010
L. Burmeister	BUR	-47.95	-72.12	910	1.20	1.26	0.059	0.136
L. del Desierto	DES	-49.08	-72.89	457	1.38	1.41	0.095	0.221
Chaltén Seco	CTS	-49.21	-72.95	454	1.46	1.39	0.105	0.204
El Chaltén	CTN	-49.27	-72.95	687	1.34	1.38	0.122	0.200
L. Onelli	ONI	-50.11	-73.30	196	1.31	1.34	0.116	0.190
L. Grey	GRE	-51.59	-72.60	118	1.20	1.21	0.120	0.105
Mte. Alto	MAL	-52.08	-71.86	292	1.22	1.26	0.088	0.126
Pta. Arenas	ARE	-53.29	-71.05	162	1.10	1.15	0.060	0.078

* datos extraídos de [Mathiasen y Premoli \(2010\)](#).

Tabla A2. Características geográficas y diversidad genética de las 42 poblaciones analizadas de *Nothofagus pumilio* en el gradiente longitudinal. Ae, número de alelos efectivo; Ar, riqueza alélica; Ho, heterocigosis observada y He, heterocigosis esperada.

Table A2. Geographical characteristics and genetic diversity of the 42 analyzed populations of *Nothofagus pumilio* for the longitudinal gradient. Ae, effective number of alleles; Ar, allelic richness; Ho, observed heterozygosity and He, expected heterozygosity.

Población	ID	Latitud	Longitud	Altitud	Ae	Ar	Ho	He
Po. Córdoba*	CBA	-40.60	-71.15	1237	1.06	1.24	0.05	0.06
Co. La Mona	MON	-40.58	-71.70	1081	1.39	1.48	0.18	0.17
Cuyin Manzano 6	6CUY	-40.82	-71.19	1529	1.41	1.89	0.17	0.25
Cuyin Manzano 5	5CUY	-40.84	-71.20	1576	1.35	1.58	0.11	0.19
Cuyin Manzano 4	4CUY	-40.86	-71.19	1739	1.81	2.25	0.3	0.43
Cuyin Manzano 3	3CUY	-40.91	-71.22	1717	1.53	1.82	0.18	0.31
Cuyin Manzano 2	2CUY	-40.93	-71.27	1757	1.55	1.95	0.19	0.30
Cuyin Manzano 1	1CUY	-40.94	-71.34	1208	1.93	2.28	0.29	0.42
Ea. Altos del Fortín	FOR	-40.97	-71.22	1155	1.6	1.77	0.39	0.32
L. Ortiz Basualdo	BAS	-40.98	-71.85	1131	1.63	2.17	0.38	0.37
Lag. Los Clavos	CLA	-41.05	-71.83	1230	1.38	1.92	0.19	0.27
Po. de las nubes	PDN	-41.08	-71.78	1555	1.83	2.15	0.29	0.41
Co. López*	LOP	-41.09	-71.55	1213	1.22	1.56	0.08	0.15
Lag. Negra	LN	-41.14	-71.57	1184	1.59	1.88	0.23	0.31
Co. Otto*	OTO	-41.15	-71.37	1102	1.04	1.17	0.03	0.04
A. del medio	AM	-41.21	-71.21	1100	1.8	2.23	0.35	0.41
Jesus	JES	-41.23	-71.25	1003	1.34	1.80	0.14	0.23
Co. Challhuaco*	CHA	-41.25	-71.28	1325	1.03	1.13	0.03	0.03
Ñirihuau Arriba	NIR	-41.29	-71.25	1118	1.59	1.87	0.36	0.34
Ea. Buitrera	BUI	-41.30	-71.13	1299	1.81	2.31	0.36	0.39
V. Llodconto	LLO	-41.39	-71.59	1397	1.32	1.64	0.19	0.19
A. Chenquenillén	CHE	-41.50	-71.08	1390	1.4	1.87	0.28	0.26
Baguales	BAG	-41.50	-71.34	1371	1.91	2.33	0.24	0.44
Lengas de Oro	LDO	-41.67	-71.11	1224	1.08	1.25	0.05	0.06
A. las Minas	ALM	-41.74	-71.16	1242	1.33	1.73	0.16	0.23
Las Huaytekas	HUA	-41.76	-71.41	1349	1.67	1.92	0.22	0.38
Co. Perito Moreno*	PMO	-41.80	-71.57	990	1.07	1.25	0.04	0.06
Ref. Natación	NAT	-41.88	-71.58	1183	1.51	1.70	0.22	0.25
Ea. Mallín Kume	MAK	-41.90	-71.21	1058	1.45	1.89	0.21	0.28
Pob. Soto	SOT	-41.93	-71.37	940	1.76	1.99	0.21	0.43
Co. Piltriquitron*	PQN	-41.97	-71.48	1250	1.01	1.05	0.01	0.01
Ref. Motoco	MOT	-41.98	-71.71	813	1.44	1.70	0.2	0.27
Cñd. del zorro	CDZ	-42.41	-71.13	1081	1.7	2.27	0.27	0.41
Cholila	CHO	-42.42	-71.62	1200	1.95	2.40	0.24	0.44
Co. La Momia	MOM	-42.58	-71.60	950	2.36	2.64	0.23	0.52
Pob. Neira	NEI	-42.65	-71.57	1177	1.46	1.79	0.26	0.24
Lag. Escondida	ESC	-42.76	-71.74	913	1.75	2.03	0.23	0.39
Co. La Hoya*	LHY	-42.83	-71.27	1275	1.25	1.49	0.09	0.14
Alto del Río Percey	PER	-42.84	-71.45	1049	1.4	1.54	0.23	0.22
A. Cascada	CAS	-42.91	-71.64	1061	1.69	2.06	0.17	0.37
Co. Cocinero	COC	-42.95	-71.62	1093	1.86	2.49	0.27	0.46
Co. Nahuel Pan	NAP	-43.01	-71.20	943	1.41	1.92	0.2	0.28

* Datos extraídos de Mathiasen y Premoli (2010),

Tabla A3. Características geográficas y diversidad genética de *Nothofagus pumilio* en los cuatro cerros analizados en el gradiente altitudinal. Ae, número de alelos efectivo; Ar, riqueza alélica; Ho, heterocigosis observada y He, heterocigosis esperada.

Table A3. Geographical characteristics and genetic diversity of *Nothofagus pumilio* in the four mountains analyzed for the altitudinal gradient. Ae, effective number of alleles; Ar, allelic richness; Ho, observed heterozygosity and He, expected heterozygosity.

Población*	Latitud	Longitud	Altitud	Ae	Ar	Ho	He
Co. Challhuaco	-41.27	-71.30	1630	1.01	1.03	0.01	0.01
	-41.26	-71.30	1470	1.04	1.10	0.01	0.03
	-41.26	-71.28	1250	1.01	1.05	0.01	0.01
	-41.25	-71.28	1110	1.01	1.06	0.01	0.01
Co. López	-41.10	-71.56	1478	1.03	1.10	0.02	0.03
	-41.10	-71.56	1386	1.03	1.07	0.002	0.02
	-41.10	-71.55	1256	1.04	1.15	0.03	0.04
	-41.09	-71.55	1143	1.04	1.12	0.01	0.03
Co. Otto	-41.15	-71.39	1427	1.00	1.00	0.00	0.00
	-41.15	-71.38	1373	1.04	1.15	0.02	0.04
	-41.15	-71.36	1210	1.05	1.17	0.01	0.04
	-41.15	-71.34	1102	1.05	1.19	0.03	0.05
Vn. Martial	-54.79	-68.39	670	1.06	1.19	0.02	0.05
	-54.80	-68.37	385	1.05	1.18	0.04	0.04

* datos extraídos de Premoli (2003).

Tabla A4. Variables bioclimáticas extraídas de la base de datos de Worldclim.

Table A4. Bioclimatic variables extracted from the Worldclim database.

D	Variable bioclimática	Descripción	Unidades
BIO1	Temperatura media anual	Promedio de las temperaturas medias registradas en cada mes	°C
BIO2	Rango diurno promedio	Promedio de los valores mensuales de (Tmax-Tmin)	°C
BIO3	Isotermalidad	(BIO2/BIO7)*100	°C
BIO4	Estacionalidad de la temperatura	Desviación estándar *100	%
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido		°C
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío		°C
BIO7	Rango anual de la temperatura	(BIO5-BIO6)	°C
BIO8	Temperatura media del cuarto más húmedo	Promedio de la temperatura de los cuatro meses más húmedos del año	°C
BIO9	Temperatura media del cuatrimestre más seco	Promedio de la temperatura de los cuatro meses más secos del año	°C
BIO10	Temperatura media del cuatrimestre más cálido	Promedio de la temperatura de los cuatro meses más cálidos del año	°C
BIO11	Temperatura media del cuatrimestre más frío	Promedio de la temperatura de los cuatro meses más fríos del año	°C
BIO12	Precipitación anual		Mm
BIO13	Precipitación del mes más húmedo		Mm
BIO14	Precipitación del mes más seco		Mm
BIO15	Estacionalidad de la precipitación	Coeficiente de variación	%
BIO16	Precipitación del cuatrimestre más húmedo	Promedio de la precipitación de los cuatro meses más húmedos del año	Mm
BIO17	Precipitación del cuatrimestre más seco	Promedio de la precipitación de los cuatro meses más secos del año	Mm
BIO18	Precipitación del cuatrimestre más cálido	Promedio de la precipitación de los cuatro meses más cálidos del año	Mm
BIO19	Precipitación del cuatrimestre más frío del año	Promedio de la precipitación de los cuatro meses más fríos del año	Mm

Tabla A5. Regresiones simples entre las 19 variables bioclimáticas y la latitud.**Tabla A5.** Simple regressions among the 19 bioclimatic variables and latitude.

Variable dependiente	R ²	F(1;25)	P	β
BIO1	0.24	7.91	0.009	-0.49
BIO2	0.92	272.13	0.000	-0.96
BIO3	0.80	101.51	0.000	-0.90
BIO4	0.54	28.85	0.000	-0.73
BIO5	0.79	95.53	0.000	-0.89
BIO6	0.02	0.48	0.495	-0.14
BIO7	0.92	295.55	0.000	-0.96
BIO8	0.34	12.89	0.001	0.58
BIO9	0.75	74.83	0.000	-0.87
BIO10	0.52	27.12	0.000	-0.72
BIO11	0.10	2.67	0.115	-0.31
BIO12	0.33	12.36	0.002	-0.58
BIO13	0.71	61.89	0.000	-0.84
BIO14	0.22	7.22	0.013	0.47
BIO15	0.96	574.79	0.000	-0.98
BIO16	0.68	53.09	0.000	-0.82
BIO17	0.14	4.17	0.052	0.38
BIO18	0.20	6.32	0.019	0.45
BIO19	0.74	70.59	0.000	-0.86

Tabla A6. Regresiones simples entre las 19 variables bioclimáticas y la longitud.**Tabla A6.** Simple regressions among the 19 bioclimatic variables and longitude.

Variable dependiente	R ²	F(1;40)	P	β
BIO1	0.04	1.55	0.221	0.19
BIO2	0.66	78.29	<0.001	-0.81
BIO3	0.05	2.07	0.158	0.22
BIO4	0.79	154.17	<0.001	-0.89
BIO5	0.02	0.78	0.384	-0.14
BIO6	0.17	8.00	0.007	0.41
BIO7	0.73	109.29	<0.001	-0.86
BIO8	0.09	3.85	0.057	0.30
BIO9	0.01	0.44	0.509	0.10
BIO10	0.00	0.03	0.873	0.03
BIO11	0.13	6.13	0.018	0.36
BIO12	0.80	157.85	<0.001	0.89
BIO13	0.64	72.53	<0.001	0.80
BIO14	0.90	342.37	<0.001	0.95
BIO15	0.64	72.30	<0.001	-0.80
BIO16	0.73	106.29	<0.001	0.85
BIO17	0.92	433.84	<0.001	0.96
BIO18	0.92	465.11	<0.001	0.96
BIO19	0.70	95.04	<0.001	0.84

Tabla A7. Regresiones simples entre las 19 variables bioclimáticas y la altitud.**Tabla A7.** Simple regressions among the 19 bioclimatic variables and altitude.

Variable dependiente	R ²	F(1;12)	P	β
BIO1	0.20	2.91	0.114	0.44
BIO2	0.79	44.31	<0.001	0.89
BIO3	0.002	0.02	0.886	-0.04
BIO4	0.71	29.09	<0.001	0.84
BIO5	0.54	14.25	0.003	0.74
BIO6	0.17	2.39	0.148	-0.41
BIO7	0.72	31.30	<0.001	0.85
BIO8	0.91	116.66	<0.001	-0.95
BIO9	0.51	12.65	0.004	0.72
BIO10	0.40	7.86	0.016	0.63
BIO11	0.003	0.04	0.846	0.06
BIO12	0.25	3.96	0.070	0.50
BIO13	0.50	11.99	0.005	0.71
BIO14	0.70	28.16	<0.001	-0.84
BIO15	0.73	32.85	<0.001	0.86
BIO16	0.54	13.87	0.003	0.73
BIO17	0.42	8.83	0.012	-0.65
BIO18	0.64	21.30	<0.001	-0.80
BIO19	0.57	15.63	0.002	0.75

Tabla A8. Regresiones simples entre las variables de diversidad genética y la altitud, la longitud y la latitud en cada gradiente.**Tabla A8.** Simple regressions among genetic diversity variables and the latitude, longitude and altitude for each gradient.

Variable dependiente	R ²	F	GI	P	Variable predictora	β
Gradiente latitudinal						
Ae	0.30	10.68	1;25	0.003	Latitudinal	0.55
Ar	0.29	10.39	1;25	0.004	Latitudinal	0.54
Ho	0.33	12.56	1;25	0.002	Latitudinal	0.58
He	0.29	10.28	1;25	0.004	Latitudinal	0.54
Gradiente longitudinal						
Ae	0.04	1.53	1;40	0.224	Longitud	0.19
Ar	0.01	0.59	1;40	0.447	Longitud	0.12
Ho	0.00	0.17	1;40	0.681	Longitud	0.07
He	0.02	0.97	1;40	0.332	Longitud	0.15
Gradiente altitudinal						
Ae	0.31	5.36	1;12	0.039	Altitud	-0.56
Ar	0.38	7.37	1;12	0.019	Altitud	-0.62
Ho	0.63	7.96	1;12	0.015	Altitud	-0.63
He	0.32	5.70	1;12	0.034	Altitud	-0.57

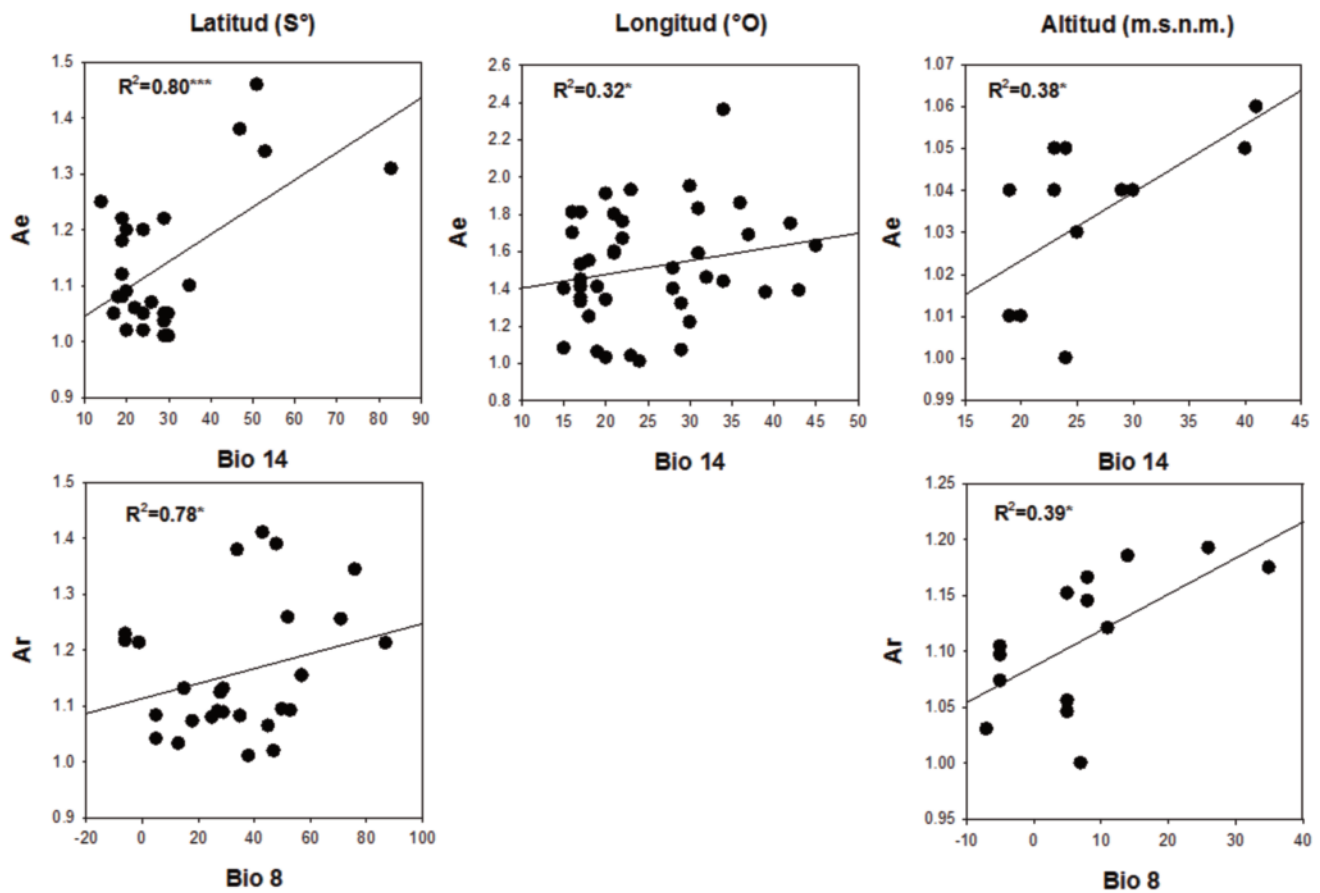


Figure A1. Relación entre el número efectivo de alelos (Ae) y la riqueza alélica (Ar) y las variables bioclimáticas Bio 14 y Bio 8 que arrojaron resultados significativos en las regresiones múltiples para los distintos gradientes.

Figure A1. Relationship among the effective number of alleles (Ae) and allelic richness (Ar) and the bioclimatic variables Bio 14 and Bio 8 that yielded significant results in the multiple regressions for the different gradients.