



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y
CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y GENÉTICO DE CARACTERES
TEMPRANO EN PLANTAS DE *Araucaria araucana* (Molina). K.
Koch, EN UN ENSAYO DE PROGENIE EN VIVERO

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

LILIAN CARLA SAAVEDRA PAILLAO

Profesor guía: Dr. Carlos R. Magni Diaz. Ingeniero Forestal

Santiago, Chile

2021

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE
LA NATURALEZA

ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y GENÉTICO DE CARACTERES
TEMPRANO EN PLANTAS DE *Araucaria araucana* (Molina). K.
Koch EN UN ENSAYO DE PROGENIE EN VIVERO

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

LILIAN CARLA SAAVEDRA PAILLAO

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Dr. Carlos Magni Díaz
Prof. Consejero Dr. Benito González Pérez
Prof. Consejero Dr. Víctor Martínez Moncada

DEDICATORIA

AGRADECIMIENTOS

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Variación fenotípica y genética de las especies arbóreas.	2
1.1.1. Variación de caracteres en crecimiento inicial de plántulas.	2
1.1.2. Desarrollo ontogénico de plántulas y árboles juveniles	2
1.1.3. Patrones geográficos y variación genética de especies arbóreas.	3
1.2. Caso estudio: <i>Araucaria araucana</i>	4
1.2.1. Distribución geográfica.	4
1.2.2. Principales amenazas en los bosques de araucaria	5
1.2.3. Daño foliar de Araucaria	6
1.2.4. Conservación <i>in-situ</i> de la especie	6
1.2.5. Conservación <i>ex situ</i> : Migración asistida para araucaria.	7
1.2.6. Diversidad genética en araucaria.	7
1.3. Objetivos	10
2. MATERIAL Y MÉTODO	11
2.1. Material de estudio	11
2.2. Método	14
2.2.1. Variación de caracteres temprano de araucaria.	14
2.2.2. Relación entre variables morfológicas de plantas, con variables climáticas y espaciales de las zonas de poblaciones	14
2.2.2.1. Variación climática de las poblaciones de Araucaria araucana	15
2.2.2.2. Dependencia espacial entre caracteres morfológicos y geográficos/ climáticos	15
2.2.2.3. Análisis de autocorrelación espacial	16
2.2.3. Estimación y análisis de parámetros genéticos para caracteres morfológicos.	17
2.2.3.1. Estimación de componentes de varianzas	17
2.2.3.3. Coeficientes de la variación genética aditiva	20
2.2.3.3. Diferenciación genética entre poblaciones	20

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	22
3.1. Resultados	22
3.1.1. Variación de caracteres temprano de araucaria.	22
3.1.2. Relación entre variables morfológicas de plantas, con variables climáticas y espaciales de las zonas de poblaciones.	26
3.1.2.1. Variación climática de las poblaciones de A. araucana	26
3.1.2.2. Dependencia espacial entre caracteres morfológicos y geográficos/climáticos	29
3.1.2.3. Análisis de autocorrelación espacial.	31
3.1.3. Estimación y análisis de parámetros genéticos para rasgos morfológicos.	32
3.2. Discusión	34
3.2.1. Variación de caracteres temprano de araucaria	34
3.2.2. Relación entre caracteres morfológicos y patrones geográficos/climáticos	35
3.2.3. Estimación de parámetros genéticos.	36
4. CONCLUSIONES	39
5. BIBLIOGRAFÍA	40
ANEXO I. Daño foliar en árboles madre de araucaria	49
APÉNDICES.	50
Apéndice I. Correlaciones entre caracteres temprano de araucaria.	50
Apéndice II. Resultados de parámetros genéticos en caracteres morfológicos.	51

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resumen de poblaciones muestreadas para la colecta de semillas.	12
Cuadro 2. Modelos mixtos lineales aplicados en la estimación de varianzas.....	18
Cuadro 3. Grupos geográficos de araucaria del muestreo estratificado	18
Cuadro 4. Referencia de coeficientes de coancestría.....	19
Cuadro 5. Resumen estadístico de rasgos a nivel de macrozona y estratos genéticos-ecológicos de araucaria.	23
Cuadro 6. Coeficiente de varianza de los rasgos para las macrozonas y estratos genéticos-ecológicos de araucaria.....	23
Cuadro 7. Resumen estadístico de variables a nivel de poblaciones naturales de A. araucana.....	25
Cuadro 8. Coeficiente de varianza de los rasgos para las poblaciones naturales de araucaria.	25
Cuadro 9. Resumen de Análisis de componentes principales para variables climáticas.....	27
Cuadro 10. Prueba de Mantel de relación entre distancias morfológicas, geográficas y climáticas.....	29
Cuadro 11. Registro de los coeficientes de Moran de los caracteres morfológicos .	31
Cuadro 12. Parámetros genéticos de caracteres morfológicos de araucaria Modelo 1	32
Cuadro 13. Parámetros genéticos de caracteres morfológicos de araucaria Modelo 4	32
Cuadro 14. Categorías de parámetros evaluados en arboles madres de araucaria en relación a DFA	49
Cuadro 15. Cantidad de árboles madre por población según nivel de afectación de DFA.....	49
Cuadro 16. Correlaciones entre caracteres de araucaria	50
Cuadro 17. Estimación de parámetros genéticos considerando poblaciones y familias.....	51
Cuadro 18. Estimación de parámetros genéticos considerando grupo geográfico, poblaciones y familias.....	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura. 1. Localidades donde se recolectaron las semillas de <i>A. araucana</i>	11
Figura. 2. Variables morfológicas evaluadas en crecimiento temprano..	13
Figura. 3. Redes de conexión de localizaciones de árboles madre de araucaria araucana.....	17
Figura. 4. ACP variables bioclimáticas asociadas a 415 familias de araucaria.	28
Figura. 5. Dendrograma bioclimático de las poblaciones de araucaria.	28
Figura. 6. Correlación entre rasgos morfológicos y variables climáticas	30

RESUMEN

El conocimiento de la diversidad genética es fundamental para comprender el potencial evolutivo y capacidad de responder ante las presiones del cambio climático conservar esta diversidad en especies arbóreas en peligro es una prioridad para los planes de conservación. La caracterización de la diversidad morfológica y genética de especies en etapas tempranas de crecimiento corresponde a una primera aproximación de cómo se comportan los caracteres en ensayos de jardines comunes.

El objetivo de esta memoria fue analizar la variación morfológica y genética de caracteres temprano de plantas de *Araucaria araucana* en un ensayo de progenie en vivero, donde se plantearon tres preguntas: ¿Existen diferencias entre macrozonas, estratos ecológicos-genéticos, poblaciones y familias para cada carácter?; ¿La diferenciación morfológica estará siendo influenciada por patrones geográficos y climáticos de sus poblaciones naturales?, y finalmente ¿Cuál es la variación genética cuantitativa en los caracteres morfológicos?. Para responder este objetivo, se evaluó una colección de plántulas de araucaria de un año de viverización, de 418 familias de medios hermanos que pertenecen a 12 poblaciones naturales en Chile.

Los resultados de esta memoria indicaron que existe una variación en los casi todos los caracteres, a excepción de la altura inicial, para los cuatro niveles de estudio, esta variación intraespecífica para los caracteres tempranos de araucaria complementa a lo registrado para araucaria, especialmente la diferenciación entre las poblaciones de la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes. Respecto a la relación entre patrones geográficos, climáticos y morfológicos, se determinó una dependencia espacial entre las distancias geográficas y morfológicas, para los caracteres ** ** y largo total, además la presencia de autocorrelación espacial para **, ** y largo total, ambos enfoques permitieron determinar una estructura espacial significativa para los caracteres altura total y largo total, ***. Finalmente, los parámetros genéticos cuantitativos de los caracteres morfológicos para comprender cual es la variación genética de estos para araucaria revelaron un alto control genético para la altura inicial, presencia de ramas y largo total, valores moderados para el coeficiente de varianza genética aditiva, aunque no variaron entre los caracteres (oscilaron entre ***), además,

Palabras claves: *Araucaria araucaria*, caracteres temprano, genética cuantitativa, variabilidad, conservación.

ABSTRACT

The knowledge of genetic diversity is fundamental for understand how species was ***evolutionary potential and capacity of answers ***, ** this diversity in endangered forest species is a priority for conservation plans.

The aim in this research was to analyze morphological and genetic variation of early traits of seedling *Araucaria araucana* in a progeny test in nursery, **** ** three questions, ****?, The morphological variation *** ** for geographic and climate patterns from natural population? and, What is quantitative genetic variation of morphological traits? For answer our objective, it was evaluated a seedling collection of araucaria of one year of ****, of 418 families of half-sibling that belong 12 Chilean populations. Early traits evaluated were ***

The results of this research

Key words: *Araucaria araucaria*, early traits, quantitative genetic, variability, ***

1. INTRODUCCIÓN

El rápido avance del cambio climático ha tenido consecuencias importantes en los bosques en el mundo, pues estos han presentado graves problemas en su ecosistema particular a causa del estrés ambiental que están sometidos actualmente, ante este escenario las respuestas como la plasticidad fenotípica, adaptación o migración natural de las especies serán importantes para el éxito de su permanencia en el largo plazo, donde las poblaciones de árboles responderán mediante tres opciones: adaptación, migración o la extinción (Aitken *et al.*, 2008). Especialmente para las especies que han visto reducido su tamaño poblacional, están en peligro de extinción y que han sido objeto de estudio para estrategias de conservación, se debe relevar, la importancia de conservar la variabilidad genética. Esta variación es uno de los objetivos de los planes de conservación, además, es cada vez más requerida para una adecuada planificación y entendimiento de los fenómenos actuales (Lande y Shannon, 1996).

Entre las actividades destinadas a estudiar la variabilidad genética existen dos enfoques, uno que se encarga de las consecuencias de la deriva genética (neutral) y otro de las consecuencias de la selección natural (adaptativo), medidos con marcadores moleculares y caracteres cuantitativos, respectivamente. El análisis de los caracteres cuantitativos tiene relevancia para comprender cómo éstos están respondiendo a la presión de la selección natural y así entender la adaptación de la especie ante el cambio climático. Para esto, la aplicación de ensayos en jardines comunes que caracteriza a nivel fenotípico y genético diferentes rasgos de plántulas y/o árboles, son esenciales en etapas iniciales de crecimiento (Alberto *et al.*, 2013).

Sobre la base de lo expuesto, una caracterización de la variación fenotípica y genética es necesaria en especies en peligro en nuestro país, con el objeto de contribuir en su conservación. Un potencial caso de estudio es *Araucaria araucana*, una emblemática especie de los bosques templados del cono sur de América, con importancia ecológica y cultural (Aagesen, 1998), pero que pese a ser una de las especies con altos niveles de protección a su conservación en nuestro país, sus poblaciones se han visto afectadas por diferentes amenazas como la fragmentación, incendios forestales, alta demanda de sus semillas, el efecto negativo del pastoreo (Drake *et al.*, 2009; Quezada, 2008; Donoso *et al.*, 2009; Zamorano *et al.*, 2012) y actualmente problemas fitosanitarios como el Daño Foliar de *Araucaria* (Saavedra y Willhite, 2017). En este contexto, se han fomentado diferentes estrategias de conservación como complemento a las ya establecidas (generalmente *in-situ*).

En el año 2018, se implementó un plan de conservación *ex situ* denominado “Migración asistida para *Araucaria*” con el objetivo de salvaguardar la diversidad genética y el potencial evolutivo de la especie, mediante ensayos de procedencia y progenie fuera de su distribución natural, específicamente en la Región de Aysén (Ipinza, 2018). El conocimiento de su variabilidad genética es fundamental para el éxito de esta estrategia. Los estudios actuales sobre diversidad genética neutral han concluido que existe altos niveles de variabilidad genética en la especie, especialmente entre las poblaciones de la Cordillera de los Andes y Cordillera de la Costa, donde en esta última se encuentra la población que ha reducido más sus niveles de diversidad genética diferenciándose de las demás, Villas Las Araucarias (Bekessy *et al.*, 2002).

Una caracterización fenotípica y genética de araucaria en etapas iniciales son necesarias para comprender cómo la especie podría responder a la presión del cambio climático.

1.1. Variación fenotípica y genética de las especies arbóreas.

1.1.1. Variación de caracteres en crecimiento inicial de plántulas.

Las especies arbóreas tienden a presentar diferencias fenotípicas como una respuesta a la adaptación local, además se ha evidenciado que estas variaciones estarían siendo promovidas por el avance del cambio climático (Ferrière *et al*, 2004). En este contexto, se han estudiado las diferencias en rasgos morfológicos, fisiológicos y/o fenológicos de las plantas en etapas tempranas, enfocados en experimento que buscan respuestas adaptativas ante algún de estrés ambiental, especialmente para los de tipo hídrico y lumínico, los que pueden ser evaluados ya sea en condiciones de ambientes controlados (invernaderos) o en campo (Matesanz y Ramírez-Valiente, 2019). Entre los caracteres morfológicos, se pueden mencionar que la altura, la tasa de crecimiento, el DAC y ramas son los más utilizados en plantas, pues tienen importancia en la adaptación local de las especies arbóreas (Neale y Wheeler, 2019). El crecimiento de las plantas está controlado por procesos endógenos propios de la especie y restricciones exógenas del medio ambiente, el análisis arquitectónico de las plantas corresponde a un enfoque del estudio de la estructura y forma de diferentes caracteres morfológicos realizados generalmente en plantas pequeñas (Barthélémy y Caraglio, 2007).

1.1.2. Desarrollo ontogénico de plántulas y árboles juveniles

La variación en el desarrollo ontogénico en plantas ha sido estudiada en diferentes rasgos de ellas, Schlichting y Pigliucci (citado en Wright y McConnaughay, 2002) indicaron que estos cambios pueden ocurrir como resultado de la deriva genética, por ejemplo, los cambios en la biomasa de las raíces de plántulas se pueden interpretar como la respuesta a millones de años de presión selectiva, estos cambios fenotípicos podrían haber sido provocado por el medio ambiente. Chambel *et al.* (2007) al estudiar cuatro especies de pinos mediterráneos (*Pinus pinaster*, *Pinus halepensis*, *Pinus canariensis* y *Pinus pinea*) encontraron divergencia interespecífica en los cambios fenotípicos de las plantas sometidas a diferentes condiciones de riego, especialmente de *P. canariensis* una especie con una alta resistencia a la sequía, el desarrollo ontogénico para esta fue lento al compararlas con las demás, debido a la ausencia de meristemas axilares. En la misma línea Climent *et al.* (2006) estudiando la variación en desarrollo de diferentes rasgos de la especie, determinaron la existencia de cambios heteroblásticos en el desarrollo ontogénico, como la formación de acículas secundarias en los brotes e inicio del crecimiento primario en ambientes contrastantes (poblaciones de ambiente seco y húmedas), determinando que aquellas plantas que provenían de ambientes secos presentaron un desarrollo juvenil retardado. Otros estudios

relacionados con los cambios morfológicos durante la ontogenia de algunas especies coníferas, ha indicado que para la variación en diferentes características foliares estaría siendo respuesta defensiva ante la herbivoría en etapas juveniles (Day y Greenwood, 2011).

1.1.3. Patrones geográficos y variación genética de especies arbóreas.

Otro enfoque en que se estudian las variaciones fenotípicas, son los ensayos en jardines comunes (en inglés *common garden*), que permiten determinar el potencial evolutivo de las especies forestales debido a la uniformidad o control de las condiciones ambientales, pues los estudios en estos ensayos se centran en las diferencias genéticas de los caracteres de las plantas. Los ensayos de procedencia-progenie, corresponde a ejemplos de jardines comunes y permiten estimar la variación genética de los rasgos fenotípicos de una especie a nivel intra poblacional e inter poblacional (Alberto *et al.*, 2013). Aunque el objetivo principal es determinar los patrones genéticos de una especie, mediante diferentes ensayos, se puede además analizar como los gradientes geográficos y climáticos de las procedencias podrían estar causando diferencias entre los caracteres (White, *et al.*, 2007).

La existencia de patrones geográficos tanto en la variación genética como fenotípica se debe principalmente a los patrones espaciales de la variación ambiental, permitiendo una mejor comprensión de las contribuciones del flujo de genes, el medio ambiente y la selección natural en especies arbóreas (White *et al.*, 2007). Generalmente se han estudiado patrones geográficos de la variación genética determinando la Estructura Genética Espacial (en inglés “*SGS*” *Spatial Genetic Structure*), en presencia de ésta, es que existe la hipótesis que el flujo de genes a distancias menores proporciona mejores oportunidades para la variación genética adaptativa a nivel local (Sork, 2015). Mientras que los patrones geográficos de la variación fenotípica han tomado interés en el campo de la genética del paisaje concentrados en rasgos morfológicos de las plantas (Liu *et al.*, 2016; Teich, 2012 y 2019). Los enfoques analíticos para estudiar este tipo de patrones son múltiples, como regresiones lineales, técnicas multivariadas, modelación de la distribución, entre otras, las más utilizadas corresponde a la dependencia lineal de las distancias geográficas y genéticas, estimada mediante la Prueba de Mantel y la autocorrelación espacial, determinada frecuentemente por el Índice de Moran (Legendre y Legendre, 2012).

La prueba de Mantel se ha utilizado en diferentes estudios de genética poblaciones de especies forestales (Legendre y Legendre, 2012), principalmente con parámetros genéticos derivados de los análisis moleculares determinando la relación entre las distancias genéticas y distancias geográficas, un ejemplo de esto en Sudamérica fue propuesto por Teich (2012), quien analizó la estructura espacial de la variación genética y fenotípica de *Prosopis fluctuosa* y *Prosopis chilensis* utilizando diferentes

técnicas estadísticas, entre ellas la Prueba de Mantel, la autora determinó una baja correlación espacial para la variabilidad morfológica con un nivel de significancia del 10% e indicó que es necesario aplicar pruebas complementarias para determinar patrones geográficos.

El estudio de la variación genética de especies forestales ha tomado importancia en programas de conservación y restauración, pues tanto el potencial evolutivo como la capacidad de respuesta ante los diferentes impactos producto del cambio global, dependen de esta diversidad (Lande y Shannon, 1996). Para definir el grado de variación genética de poblaciones en una determinada especie, se requiere conocer los efectos de la deriva y aislamiento genético mediante el uso de herramientas moleculares, además, conocer las respuestas adaptativas derivadas de la variación en caracteres fenotípicos obtenidos a través de la genética cuantitativa mediante la estimación de parámetros como coeficientes de varianzas, heredabilidad y diferenciación poblacional de caracteres cuantitativos (Holderegger *et al.*, 2006). Altos niveles en la heredabilidad (control genético) en rasgos morfológicos y fisiológicos permiten inferir que existe una alta probabilidad de responder favorablemente a la adaptación, esto tiene gran importancia más aún con el rápido avance del cambio global, pues aquellas especies que presenten este tipo de rasgos serán las que tendrán mejores oportunidades para la permanencia y establecimiento en su nicho ecológico (Etterson, 2004). Además, una fuerte divergencia cuantitativa de rasgos entre poblaciones (Q_{st}) indica la existencia de genotipos preadaptados climáticamente que pueden utilizarse en esquemas de migración asistida (Aitken y Bemmels, 2016).

Los estudios de variación genética, incluyendo la diferenciación fenotípica y geográfica, se han realizado principalmente en especies del género *Pinus* y *Quercus* en el hemisferio norte (especialmente en Norte América y Europa), evaluando un amplio rango de caracteres morfológicos y fisiológicos, tanto en etapas tempranas como adultas (Aitken *et al.*, 2008). Mientras que en Sudamérica para especies como *Nothofagus alpina* y *Austrocedrus chilensis* específicamente en Argentina se han realizado para contribuir en el manejo de la conservación de dichas especies (Aparicio, 2013; Mondino, 2014). Estos enfoques pueden aplicarse en especies con problemas de conservación que se encuentran en nuestro país y un caso potencial podría ser *Araucaria araucana*, por los motivos que se mencionan en el siguiente apartado.

1.2. Caso estudio: *Araucaria araucana*

1.2.1. Distribución geográfica.

Araucaria araucana es una especie arbórea de los bosques templados del centro-sur Chile y Argentina, debido a su longevidad es considerada una reliquia del Terciario pues se tiene registro de individuos con más de 1.000 años, alcanzando alturas sobre los 50 m y diámetros de 2 m, su gruesa corteza ha sido una estrategia adaptativa de su ecología para sobrevivir a perturbaciones (Donoso, 1995). En relación a su distribución geográfica es posible encontrar poblaciones en el territorio nacional en la

Cordillera de los Andes en un rango altitudinal de 1.000 a 1.600 m.s.n.m. y algunas poblaciones en la Cordillera de la Costa entre los 850 y 1.400 m.s.n.m., además, la especie se encuentra asociada principalmente con bosques de diferentes especies del género *Nothofagus*, principalmente con *Nothofagus alpina* en su distribución andina y con *Nothofagus dombeyi* a nivel altitudinal de 900 a 1.300 m.s.n.m. (González *et al.*, 2013). Sin embargo, estos bosques en su distribución natural han sido susceptibles a diferentes amenazas (Aagesen, 1998), las que se exponen a continuación.

1.2.2. Principales amenazas en los bosques de araucaria

Los bosques de araucaria se vieron afectados por altas tasas de deforestación y fragmentación del paisaje especialmente en la cordillera de Nahuelbuta, donde se han desarrollado plantaciones de especies exóticas (Donoso, 1995; González *et al.*, 2013), además, habilitación de terreno para uso agrícola y ganadero (Aagesen, 1998). También, Molina *et al.* (2015), identificaron áreas prioritarias de conservación de la especie basados en la fragmentación junto con la correlación entre variables estructurales y condiciones de regeneración. Los sectores de mayor preocupación corresponden a la cordillera de la Costa y sector preandino, pues la presencia de parches pequeños con menor proximidad y conectividad entre ellos provocaría consecuencias en el mediano y largo plazo en procesos ecológicos como la polinización, dispersión de semillas y regeneración natural. En este contexto, Drake *et al.* (2009), ya habían determinado que existen lugares donde araucaria se encuentra altamente fragmentada afectando negativamente la conservación de los recursos genéticos, pues observaron que la regeneración natural era baja. El pastoreo por ganado y fauna exóticas como jabalí y ciervos rojos, también han contribuido en la degradación de los bosques de araucaria, ya que la ganadería tiene un efecto negativo en la compactación del suelo, lo que conlleva a cambios en la estructura de éste y aumentando el estrés hídrico en períodos secos (Hobbs, 2001). En este contexto Zamorano *et al.* (2012), estudiando el efecto del ganado sobre la regeneración de araucaria demostraron que al aumentar la cantidad e intensidad del ganado incrementa su efecto negativo, provocando la reducción en la densidad de plántulas y en la proporción de regeneración sexual y asexual.

La extracción de las semillas de araucaria llamadas comúnmente “piñones” también corresponden a una amenaza en su regeneración natural. Donoso *et al.* (2009), evaluaron la extracción de piñones en cuatro localidades de la Comuna de Lonquimay abarcando una superficie de bosques de araucaria de 12.681 ha, entre los años 2003 a 2005. Determinaron que las familias cosecharon 133,9 kg/ha, si bien la regeneración en el año 2006 en estas cuatro localidades presentó diferencias significativas, los autores indican que existió una tendencia a disminuir el número de plantas/ha. en comparación a la medición en 2004.

Adicionalmente, el aumento de incendios forestales a lo largo del país durante las últimas décadas ha afectado importantes extensiones de vegetación de los bosques de araucaria, especialmente dentro de los parques nacionales, siendo en el año 1531 uno de los primeros incendios registrados mediante el estudio dendrocronológico de la

especie en el Parque Nacional Villarrica por Quezada (2008). En 2015 se registraron grandes incendios en la Región de La Araucanía principalmente en los Parques Nacionales Conguillio y Tolhuca y las Reservas Nacionales China Muerta y Malleco afectando 9.234,6 ha, donde la superficie del tipo Forestal Araucaria fue el más alterado por dicha causa (Ibáñez, 2017). A estas amenazas se han sumado problemas de carácter fitosanitario en la especie.

1.2.3. Daño foliar de Araucaria

Desde el año 2015, se ha registrado la decoloración en ramas y hojas de individuos de araucaria que ha afectado a gran parte de la población de la especie en su distribución natural, siendo denominado Daño Foliar de la Araucaria (DFA). De acuerdo con el monitoreo realizado por la Corporación Nacional Forestal y diferentes instituciones encargadas de estudiar este fenómeno, en el periodo de 2016-2017 cerca del 93,3% de las poblaciones estaban presentando los síntomas, después de un año el porcentaje de individuos con DFA llegaban al 98,3% y una mortalidad del 11% debido a enfermedad (CONAF, 2020). Los síntomas asociados al DFA son la muerte de hojas y ramas desde la base de la copa a la parte media, clorosis tanto en ramas como hojas, debilitamiento en ramas y resinación en la base del tronco, todos fueron observados en general, sin distinción entre árboles adultos y jóvenes ni en tamaño. Se ha inferido que la prolongada mega-sequía del centro-sur de Chile ha favorecido el desarrollo de la enfermedad (Saavedra y Willhite, 2017).

Actualmente, se ha evidenciado que la causa de DFA podría estar siendo provocado por algunas especies de hongos que se ha propagado en las poblaciones naturales en Chile, específicamente *Neofusicoccum nonquesitum* (Perez *et al.*, 2018), *Diplodia mutila* (Besoain *et al.*, 2017) y *Diplodia seriata* (Besoain *et al.*, 2019), estos corresponden a los primeros reportes científicos que han evidenciado la relación entre estos patógenos en diferente sintomatología del DFA. De acuerdo al estudio de Balocchi *et al* (2021) se ha encontrado un nuevo hongo que estaría involucrado en los síntomas del DFA denominado *Pewenomyces kutranfy gen. nov. et sp. nov.* Cabe destacar que esta enfermedad también se ha presentado en poblaciones argentinas (aunque en menor grado de afectación 77%) (Sanguinetti *et al*, 2018), un reciente estudio determinó que especies del hongo *Mortierella* (*M. apina* y *M. aff. Basiparvipora*) podrían estar involucrada en síntomas de la enfermedad que se presentan actualmente en *A. araucana* específicamente en el territorio argentino (Vélez, *et al.*, 2020).

1.2.4. Conservación *in-situ* de la especie

Según el último monitoreo del Catastro de los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile entre el período 1997 a 2011, la superficie total del tipo Forestal Araucaria es 253.739 ha, donde 91.092 ha. se encuentra protegida en los Parques y Reservas Nacionales entre las regiones del Biobío y la de Los Ríos, concentrándose mayormente en la Región de La Araucanía (CONAF, 2011). Debido al fuerte deterioro de sus poblaciones en el año 1969 mediante el Decreto Supremo N°94 se establecieron regulaciones en su explotación maderera (MINAGRI, 1969), sin embargo, en los

siguientes años los bosques seguían presentando amenazadas en su conservación lo que llevó a que se declarará Monumento Nacional por el Decreto Supremo N°43 en el año 1990 el cual prohíbe toda intervención sin previa autorización de CONAF (MINAGRI, 1990). Además, mediante el D.S. N° 79 Reglamento de Clasificación de Especies Silvestres (RCE) del Proceso XIV (MMA, 2018), se reclasificaron las poblaciones de la Cordillera de Nahuelbuta en “En peligro” y a las del sector de la Cordillera de Los Andes como “Vulnerable”.

1.2.5. Conservación *ex situ*: Migración asistida para araucaria.

Debido a las amenazas que han presentado los bosques de araucaria en toda su distribución natural y su posible pérdida de variabilidad genética a nivel de especie, sumado el reciente daño foliar que afecta a un gran porcentaje de individuos, se ha presentado un programa de conservación *ex situ* de la especie. El principal objetivo que persigue este programa es salvaguardar la diversidad genética y el potencial evolutivo a través de ensayos de progenie y poblaciones, denominado “Migración asistida para Araucaria” (Ipinza, 2018). Este tipo de conservación *ex situ* se define como el movimiento de especies gestionado de acuerdo con estrategias silvícolas que permita facilitar o imitar las condiciones que sus poblaciones podrían tener fuera de los límites de su distribución actual, con el fin de evitar la pérdida de diversidad y lograr que éstas sean más resilientes ante la variabilidad climática proyectada a futuro (Aitken *et al.*, 2008; Hewitt, *et al.*, 2011).

El proyecto de conservación *ex situ* de araucaria contempla diferentes etapas para el éxito en el largo plazo, los que son: estudio de diversidad genética neutral basado en la distribución natural, estudio de diversidad genética adaptativa de plantas en ambientes controlados (donde se desarrolla esta memoria), plantación de la especie en la Región de Aysén (Reserva Nacional Coyhaique) y evaluaciones de selección, finalmente su reintroducción (Ipinza, 2018; Ipinza *et al.*, 2019).

Como primer estudio sobre las poblaciones y familias seleccionadas para el proyecto de Migración asistida para araucaria, Gutiérrez (2019) estudió la relación entre la emergencia de las plántulas con el daño foliar, además, indicó que para el número de semillas por kilo existe una diferenciación entre la Cordillera de los Andes con un menor valor que la Cordillera de la Costa. González *et al.* (2013) han indicado que este carácter se encuentra en rangos de 100 a 300 semillas por kilo. Este rasgo ha sido ampliamente estudiado en coníferas demostrando que la disponibilidad de recursos en ambiente favorables facilita un mayor tamaño en semillas (Zas *et al.*, 2013)

Las caracterizaciones genéticas de sus poblaciones son esenciales para el entendimiento de la especie en el largo plazo y para el proceso de conservación tanto *in situ* como *ex situ*, algunos estudios genéticos de las especies son presentados en el siguiente punto.

1.2.6. Diversidad genética en araucaria.

Los estudios de diversidad genética de araucaria que se han realizado se basan en marcadores moleculares, siendo el primer trabajo el de Bekessy *et al.* (2002), mediante el uso de marcadores aleatorios de ADN polimórficos amplificados (sigla en inglés RAPD). Ellos estudiaron trece poblaciones de la especie en sectores de la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes, en ésta última tanto en Chile como en Argentina, determinaron que existen altos niveles de variabilidad genética, donde el 87,2% fue explicada por la variación dentro de las poblaciones, 11% entre las poblaciones y 1,77% entre regiones (sector andinos chileno y argentino considerando también la costa). Según estos resultados, los autores concluyeron que, dado los altos niveles de variación genética dentro de las poblaciones, eventos históricos como la glaciación no han provocado la reducción de su distribución geográfica, descartando cuellos de botella genéticos y por consiguiente una reducción de variabilidad genética. Por otro lado, los mismos autores enfatizan que en su análisis se presentan antecedentes de variación importante en poblaciones específicas como es el caso de Villas Las Araucarias, diferenciándose genéticamente de otras poblaciones, dado que su nivel de polimorfismo (54,9%) se encontraban bajo del promedio (68,4%).

Posteriormente, Bekessy *et al.* (2003) realizaron un análisis comparativo de diversidad genética, considerando estudios que utilizaron marcadores moleculares (Bekessy *et al.*, 2002a) y caracterización de rasgos cuantitativos en plántulas en un jardín común para evaluar respuesta a la tolerancia de la sequía (proporción de masa de raíces y variación en la discriminante de isótopos de carbono ^{13}C) (Bekessy *et al.* 2002b), además, se consideraron variaciones geográficas y climáticas, precipitaciones especialmente, para determinar si existía correlación entre éstas y la variabilidad genética de la especie, mediante la prueba de Mantel, concluyendo que la vertiente oriental y estepa argentina podrían presentar una mejor adaptación a la sequía. Dichos autores, encontraron discrepancias al comparar los dos enfoques de la diferenciación poblacional genética de araucaria estudiada a esa fecha, tanto en el análisis de variabilidad genética como la relación de ésta con las variaciones geográficas y climáticas. Finalmente, los autores recomiendan que se deben seguir realizando estudios de diversidad de genética en araucaria, pero integrando datos moleculares y caracteres cuantitativos, especialmente en este último considerando un amplio número de rasgos fisiológicos y morfológicos.

Para las poblaciones de Argentina de araucaria se han llevado a cabo diferentes estudios de genética en el marco de proyecto Pehuén: “*Conservation, management and sustainable use of Araucaria araucana genetic resources in Argentina*” (Gallo *et al.*, 2004), en uno de estos estudios se analizó la divergencia genética neutral y adaptativa para poblaciones argentinas mediante diferentes métodos. Izquierdo (2009) estudió diferentes rasgos cuantitativos (altura al segundo y tercer año, incremento de altura y número de ramas) de plántulas en condiciones de vivero, estos rasgos presentaron heredabilidades entre 0,14 (incremento de altura) a 0,97 (altura al segundo año), mientras que la diferenciación poblacional de caracteres varió entre 0,051 para el número de ramas y 0,22 para la altura al tercer año, esta baja diferenciación podría ser causada por ser un ensayo en vivero. Mientras que los análisis con marcadores moleculares indicaron que algunas poblaciones estarían siendo relictos previos a las glaciaciones del pre-pleistoceno, estudio que fue publicado por Marchelli, *et al.* (2010). Estos autores evaluaron la estructura genética de diferentes poblaciones de araucaria en la estepa patagónica, con el objetivo de verificar si aquellas poblaciones que se encontraban en el límite oriente de la especie pertenecían a refugios glaciares del pre-pleistoceno dado por el aislamiento de su distribución. Sus resultados permitieron probar esta hipótesis fundamentando además que, existen altas tasas de diversidad genética en comparación a las poblaciones de occidente.

Martín *et al.* (2014), verificaron la hipótesis en araucaria de la diferenciación entre las poblaciones ubicadas en la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes dada por Bekessy *et al.* (2002), esto a través del estudio de la estructura genética de 12 poblaciones de la especie presente en Chile, mediante marcadores moleculares de tipo microsatélites. Los resultados mostraron diferenciación entre las poblaciones andinas y costeras con un porcentaje mayor a lo que se había encontrado en estudios anteriores. De igual modo determinaron que existe una diferenciación significativa a nivel intrapoblacional, notándose más en las poblaciones ubicadas en la Cordillera de la Costa que en las de la Cordillera de los Andes. De acuerdo con los diferentes métodos para el estudio de la estructura genética a escala del paisaje, los autores definieron cinco grupos que se diferenciaban significativamente considerando los parámetros genéticos estimados. Estos grupos corresponden a dos en el sector costero (Parque Nacional Nahuelbuta-Caramavida y Villas Las Araucarias) y tres grupos en los Andes (Valle de Lolca- Reserva Nacional Nalcas- Parque Nacional Malalcahuello- Icalma; Galletue- Villarrica y Parque Nacional Conguillio-Ruta Interlagos- Distrito de Cunco).

Si bien, existe la base de la variación genética de las poblaciones de araucaria, es necesario actualizar estas pautas incorporando mayores análisis desde un punto de vista morfológico, geográfico y genético de los caracteres tempranos en condiciones controladas, como una primera aproximación de la variabilidad que podrían presentar la descendencia de las poblaciones en la distribución natural en Chile y así contribuir a programas de conservación de la especie.

1.3. Objetivos

Objetivo general

- Analizar la variación morfológica y genética de caracteres temprano de plantas de *Araucaria araucana* (Molina). K. Koch en un ensayo de progenie en vivero.

Objetivos específicos

- Determinar la variación de caracteres temprano de plantas de araucaria.
- Analizar la relación entre variables morfológicas de plantas, con variables climáticas y espaciales de las poblaciones.
- Estimar y analizar parámetros genéticos cuantitativos de rasgos morfológicos.

2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1. Material de estudio

En la temporada verano-otoño del año 2018 se les colectaron a 418 árboles madre de araucaria, más de 200 semillas a cada uno, distribuidas en 12 poblaciones naturales de Chile, como se describe en el Cuadro 1. Además, en el Anexo I, se indica el nivel de daño foliar de los árboles madre.

La evaluación de la variabilidad considera cuatro niveles geográficos: a) macrozonas, b) estratos genéticos-ecológicos, c) poblaciones y d) familias. Las que se muestran en el cuadro 1. Las macrozonas corresponden a las poblaciones de Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes con dos y diez poblaciones respectivamente, según lo concluido por Martín *et al.* (2014). Los estratos genéticos-ecológicos corresponden a los definidos por Alarcón (en comunicación personal). Las poblaciones seleccionadas abarcan un gran porcentaje de la distribución natural en Chile, además, corresponden a las consideradas por Martín *et al.* (2014) al estudiar la estructura genética de araucaria.

Las poblaciones de colecta y estratos genético-ecológicos se indican en la Figura 1.

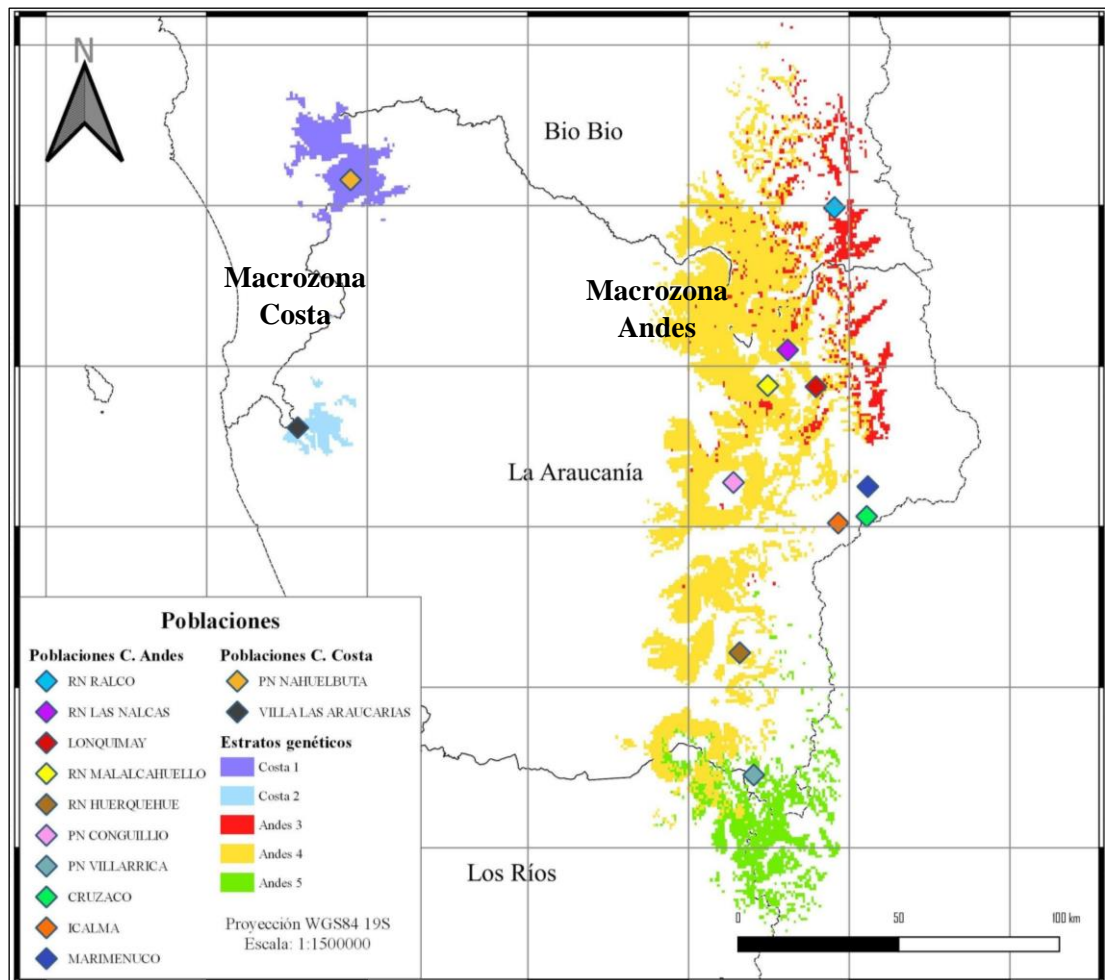


Figura 1. Localidades donde se recolectaron las semillas de *A. araucana*.

Cuadro 1. Resumen de poblaciones muestreadas para la colecta de semillas.

Población	N° Familia	Macro zona	E	Lon UTM	Lat UTM	Altitud (msnm)	TMA (°C)	TMax (°C)	TMin(°C)	PPA (mm)	Ibc
PN Nahuelbuta	21	Costa	E1	673362	5815832	1230	6,7	15,4	-2,6	1447	0,63
Villas Las Araucarias	26	Costa	E2	652610	5737825	666	9,1	17,7	-0,1	1414	0,88
RN Ralco	97	Andes	E3	294932	5798197	1211	8,3	21,2	-5,7	1704	0,35
RN Las Nalcas	46	Andes	E4	282226	5761214	930	9,1	21,8	-4,7	2188	0,42
Lonquimay	8	Andes	E4	288895	5744208	1376	7,1	19,9	-5,9	1752	0,2
RN Malalcahuello	32	Andes	E4	276009	5743758	1352	7,0	18,9	-5,7	1854	0,21
PN Conguillio	46	Andes	E4	264623	5717816	1245	7,4	18,8	-5,0	1883	0,31
Marimenuco	8	Andes	E4	311388	5707090	1425	7,5	21	-7	1170	0,09
Cruzaco	20	Andes	E4	305856	5702953	1455	7,2	19,5	-6,3	1203	0,09
Icalma	38	Andes	E4	297600	5700901	1058	8,0	20,1	-5,3	1427	0,18
RN Huerquehue	32	Andes	E4	266224	5660713	1388	7,2	16,9	-4,4	1519	0,08
PN Villarrica	44	Andes	E5	283815	5617110	1190	7,1	18,3	-5,2	1273	0,04

E: Estratos ecológicos-genéticos; Lon: Longitud; Lat: Latitud; TMA: Temperatura media anual; TMax: Temperatura máxima; TMin: Temperatura mínima, PPA: precipitación anual e Ibc: índice de estrés bioclimático. Fuente: Fick y Hijmans, 2017; Santibáñez y Santibáñez, 2018.

El conjunto de semillas y posteriormente plántulas se denominará familia la que tendrá la codificación del número de árbol madre donde se colectó dicho material genético.

Parte de las semillas colectadas fueron analizadas en el laboratorio de semillas del Instituto Forestal (INFOR) en la ciudad de Concepción, donde se evaluó el número de semillas por kilo por árbol (NS).

Las semillas fueron viverizadas en los invernaderos del vivero Carlos Douglas perteneciente a la empresa Forestal Mininco en el junio del mismo año. En enero de 2019 se evaluó la capacidad germinativa (CG), definida para este estudio el porcentaje final de la emergencia de las plántulas desde la siembra (junio de 2018) hasta el mes de enero (Gutiérrez, 2019).

Posteriormente se realizaron dos evaluaciones para las plántulas de araucaria: la primera se llevó a cabo en enero de 2019 donde se midió la altura inicial (H_i), en diez plántulas de cada madre considerando la totalidad de las familias (418). La segunda evaluación se realizó en septiembre del mismo año, donde se consideró un muestreo estratificado, con el 25% de familias de cada población. Las variables consideradas son: altura total (H_t), Presencia de ramas, siendo el porcentaje de plántulas que presentaron ramas sobre el total de plántulas (R), altura hasta el primer verticilo (H_v), largo de rama primaria y secundaria (Lr_1 y Lr_2 , respectivamente) y el largo total (L_t) que corresponde a la suma de H_t , Lr_1 y Lr_2 , todas estas en centímetros (cm), como se muestra en la figura 2. Finalmente, en enero 2020 se evaluó la sobrevivencia a nivel familiar (SUP). Los rasgos se registraron en una base de datos formato Hoja de cálculo de Microsoft Excel que es la base de este trabajo. Cabe mencionar que, todas las bases de datos tienen como identificador único el número de madre (1 al 418) e información geográfica (coordenadas, poblaciones, altitud).

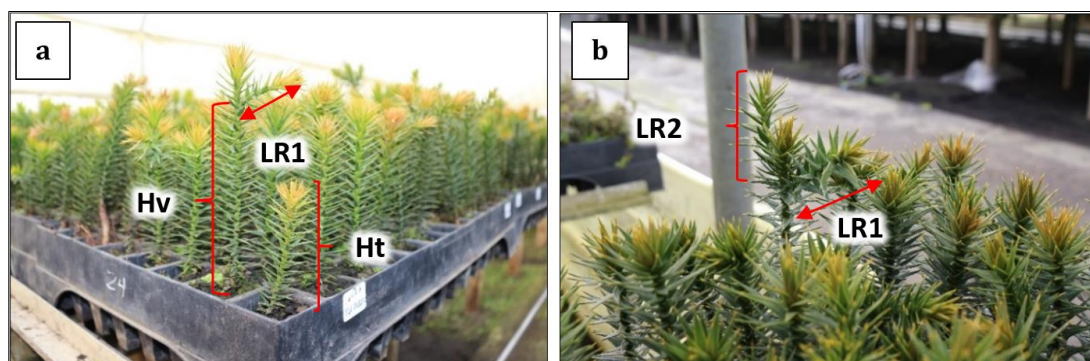


Figura. 2. Variables morfológicas evaluadas en crecimiento temprano. En la Figura 2a se indican: **Ht**; **Hv** y **LR1**, mientras que, en la Figura 2b se muestran: **LR1** y **LR2**.

Se consideraron variables climáticas, para todas las localidades analizadas, las que se obtuvieron desde la base de datos de WorldClim (Fick y Hijmans, 2017) que poseen información global en formato ráster con una resolución espacial de $0,0038^\circ$ equivalente a 1 km^2 , éstas corresponden a 19 variables bioclimáticas que se encuentran relacionadas con la precipitación y temperatura, sin embargo, cinco de ellas corresponden a variables de combinación entre ellas. Con estas variables se desarrollaron análisis que permiten entender las diferencias entre las poblaciones, en función de las variaciones de caracteres morfológicos de las plántulas y su relación con las variables mencionadas.

2.2. Método

Con la información colectada descrita en el punto anterior se evaluaron macrozonas, estratos genéticos-ecológicos, poblaciones y familias en relación con los parámetros CG, NS, SUP de los árboles madre y los caracteres morfológicos de crecimiento inicial Hi, Ht, R, Hv, Lr1, Lr2 y Lt de plántulas de las familias consideradas en el muestreo de araucaria.

2.2.1. Variación de caracteres temprano de araucaria.

Los caracteres pertenecientes a las etapas de germinación y crecimiento inicial de las plántulas de araucaria se analizaron mediante estadística descriptiva (medias, errores estándar y coeficientes de variación). Además, sobre todas las variables evaluadas se utilizaron análisis de varianzas (ANOVA). Para las variables germinación (CG y NS) y SUP se utilizó un modelo de un factor, definido en la Ecuación 1, estas variables están en función de los árboles madre, mientras que para los caracteres morfológicos (Hi, Ht, R, Hv, Lr1, Lr2 y Lt) de las plántulas correspondiente a las familias se utilizó el modelo mixto de dos factores definido en la Ecuación 2.

$$Y_{ij} = \mu + P_i + \varepsilon_{ij} \quad \text{Ec. 1}$$

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk} \quad \text{Ec. 2}$$

Donde Y_{ijk} : valor observado del carácter de la plántula de la familia j -ésima de polinización abierta, dentro de la población i -ésima; μ es la media del carácter cuantitativo; P_i es el efecto fijo de la población i -ésima; $F_j(P_i)$ es el efecto aleatorio de la familia j -ésima anidada en la población i -ésima y ε_{ijk} es el error experimental

Para los caracteres morfológicos que presentaron diferencias significativas se realizaron pruebas de comparaciones múltiples de medias Bonferroni, pues es considerada como una prueba conservadora para la aplicación de modelos mixtos lineales (Šidák, 1967). Para las variables CG, NS y SUP se realizaron análisis no paramétrico Kruskal-Wallis, dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad para los residuos del modelo ANOVA.

Todos los procedimientos de análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el programa R-project versión 4 (R Core Team, 2020) y Microsoft Excel.

2.2.2. Relación entre variables morfológicas de plantas, con variables climáticas y espaciales de las zonas de poblaciones

Para comprender la relación entre las variables morfológicas de las plántulas de araucaria ya descritos (Hi, Ht, Hv, Lr1, Lr2 y Lt) con patrones climáticos y geográficos de las poblaciones en su distribución nacional, se realizaron tres tipos de análisis: el primero de tipo exploratorio de la variación climática de 12 poblaciones de araucaria, el segundo un análisis de dependencia espacial y el tercero un análisis de autocorrelación espacial, los tres se describen a continuación:

2.2.2.1. Variación climática de las poblaciones de *Araucaria araucana*

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA en inglés) para resumir la variación climática de las poblaciones de los árboles madre, considerando 14 variables bioclimáticas de la base de datos WorldClim (Fick y Hijmans, 2017), con el fin de evitar problemas de multicolinealidad se eliminaron cinco variables correspondientes a combinaciones entre algunas de estas variables. Además, se utilizó como análisis *a priori* para obtener variables sintéticas denominada PC1 y PC2, que son combinaciones lineales de las variables bioclimáticas utilizadas que explicaron en un alto porcentaje (~81%) de la variación climática de las poblaciones, tanto PC1 como PC2 se utilizaron para estudiar su relación con las variables morfológicas de las plántulas de araucaria, a través de la Prueba de Mantel, descrita posteriormente. Luego del PCA, se llevó a cabo un Análisis de Conglomerados para formar agrupaciones entre las poblaciones de acuerdo con su similitud climática basada en aquellas variables bioclimáticas consideradas en el análisis anteriormente descrito. Esta técnica multivariada tiene como principal objetivo formar grupos de elementos que se parezcan entre sí, denominados tradicionalmente *cluster*, los que se pueden visualizar mediante un dendrograma (Balzarini, *et al.*, 2015).

Ambos análisis se realizaron en el software R-project versión 4 (R Core Team, 2020).

2.2.2.2. Dependencia espacial entre caracteres morfológicos y geográficos/ climáticos

Para estudiar la estructura espacial de la respuesta morfológica de las plántulas de araucaria de acuerdo con la población de los árboles madre, como primera aproximación se utilizó la prueba Mantel (1967), aunque inicialmente se utilizó para determinar la correlación lineal entre distancias genéticas y geográficas, se ha propuesto una alternativa de esta prueba, siendo una metodología estandarizada (Legendre y Legendre, 2012). Esta prueba tiene como propósito evaluar la significancia de la relación lineal entre dos matrices de distancias, a través de pruebas de permutaciones aleatorias, como por ejemplo simulaciones de Monte Carlo, el estadístico de la prueba de Mantel r_M utilizado en este análisis se expresa en la Ecuación 3.

$$r_M = \frac{1}{d-1} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \text{stand}(D_Y)_{ij} \text{stand}(D_X)_{ij} \quad \text{Ec 3}$$

Donde: r_M : Estadístico estandarizado de Mantel; D_{Y_i} es la matriz de distancia Y_{ij} ;

$D_{X_{ij}}$ es la matriz de distancia de X_{ij} ; i y j con las filas y columnas de las matrices D_Y ; $\text{stand}(D_Y)$ y $\text{stand}(D_X)$ corresponden a las distancias estandarizadas de la parte superior triangular y d es el número de distancias la parte superior triangular de cada matriz.

La significancia del estadístico de Mantel se obtuvo mediante 999 simulaciones de Monte Carlo, la hipótesis nula (H_0) fue “Las distancias entre los objetos en la matriz D_Y no están linealmente correlacionados las distancias correspondientes a la matriz D_X ”, mientras que la hipótesis alterna (H_1) fue “Las distancias entre los puntos en la Matriz D_Y están linealmente correlacionados con las distancias en D_X ”. En presencia de significancia estadística se rechazó la hipótesis nula y se concluyó la existencia de estructura espacial.

Se consideraron los caracteres morfológicos H_i , H_t , H_v , Lr_1 , Lr_2 y L_t del muestreo estratificado, utilizando las medias de las plántulas por familias, además, se analizó el NS de los árboles madre. Debido a que la prueba de Mantel se basa en la relación entre matrices de distancias, estas se calcularon tanto para los caracteres (distancias morfológicas: DM) como las distancias geográficas (DG) de los árboles madre según su ubicación indicada en la colecta. Para los H_v se utilizaron distancias de Canberra debido a la ausencia de ramas (0) en diferentes familias de las plántulas de araucaria, mientras que para los demás caracteres morfológicos y DG se calcularon distancias Euclidianas. Una vez obtenidas dichas matrices se realizaron las pruebas de Mantel para los siete caracteres. También, se evaluó la relación entre las distancias morfológica con las variables sintéticas PC1 y PC2, con el objetivo de determinar si las distancias en este caso “Climáticas” tienen una correlación lineal con las distancias morfológicas de las plántulas de araucaria, a través de la misma prueba.

Este análisis se realizó en R-Project versión 4 (R Core Team, 2020), a través del paquete estadístico “*vegan*” (Oksanen et al., 2020).

Con el fin de profundizar la relación entre las 14 variables bioclimáticas y los caracteres morfológicos de las plántulas de araucaria se realizaron correlaciones de Pearson (dada la distribución de los datos), de manera complementaria a la prueba de Mantel para las variables sintéticas climáticas. También, se utilizó el índice de estrés bioclimático propuesto por Santibáñez (2018), para las poblaciones de araucaria, con el propósito de determinar correlaciones con los caracteres morfológicos.

2.2.2.3. Análisis de autocorrelación espacial

Se estudiaron patrones espaciales de los caracteres morfológicos, a través de la autocorrelación espacial considerando el índice de Moran ($I(d)$). Este índice compara el valor de una determinada variable en un lugar con el promedio de dicha variable en localidades vecinas, oscilando en valores entre 1 (autocorrelación positiva, patrón de agrupación espacial) y -1 (autocorrelación negativa, patrón disperso espacial), (Legendre y Legendre, 2012) su ecuación está expresada:

$$I(d) = \frac{N \sum_i \sum_j W_{i,j} (X_i - \bar{X})(X_j - \bar{X})}{(\sum_i \sum_j W_{i,j}) \sum_i (X_i - \bar{X})^2} \quad \text{Ec 4}$$

Donde: **N** es número total de observaciones; **X_i**: es el valor de la variable en una localización particular *i*; **X_j** es valor de la variable en otra localización *j* y $\sum_i \sum_j W_{ij}$ corresponde al número total de vecindades de la matriz ponderada **W**.

La definición de la matriz de ponderación de vecindades **W** se obtiene mediante el uso de redes de conexión, en este procedimiento se utilizaron dos tipos “Red de Delaunay” y “Gráfico de Gabriel”, indicados en la figura 3 (Legendre y Legendre, 2012). Se calcularon los índices de Moran para todos los caracteres morfológicos considerando ambos tipos de redes de conexión.

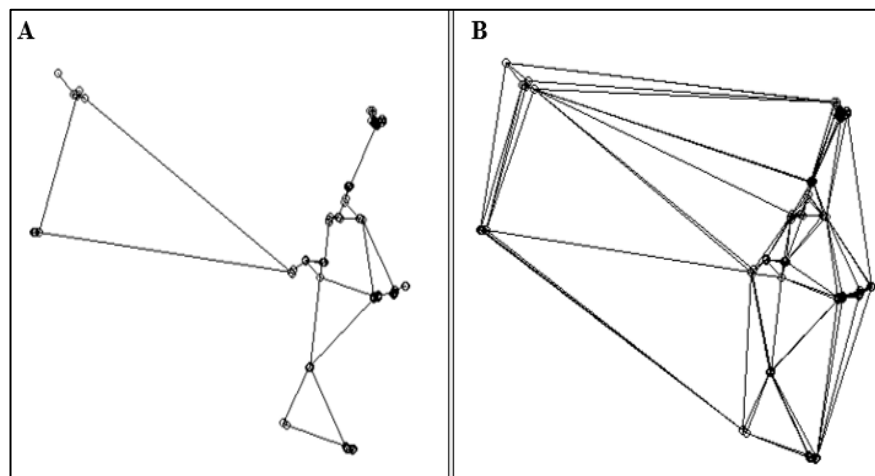


Figura. 3. Redes de conexión de localizaciones de árboles madre de araucaria araucana (A: Gráfico de Gabriel; B: Red de Delaunay).

Los análisis de autocorrelación espacial se realizaron en R-project versión 4 R (Core Team, 2020), mediante el paquete estadístico “*spdep*” (Bivand *et al.*, 2020).

2.2.3. Estimación y análisis de parámetros genéticos para caracteres morfológicos.

2.2.3.1. Estimación de componentes de varianzas

Para los carácter morfológico *H_i*, *H_t*, *R* y *L_t* se estimaron las varianzas familiares y residuales mediante diferentes modelos mixtos lineales, los que se pueden observar en el cuadro 2 y encontrar los resultados específicos de los parámetros genéticos en el Apéndice II, en dos modelos se consideraron los factores poblaciones y familias y en tres modelos se consideraron ambos factores y una reagrupación geográfica de las poblaciones de colecta de los árboles madre con el fin de equilibrar la cantidad de familias por grupo y evitar problemas de sesgo por del desbalance del modelo, esto realizado previamente en el software QGIS clasificando siete grupos geográficos, los que se pueden encontrar en el cuadro 3. La selección del modelo fue mediante el Criterio de Información Akaike (AIC). Para el carácter morfológico *R* se utilizaron

modelos lineales mixtos generalizados, pues al tener una distribución binaria el uso de este tipo de modelos permite una obtención de mejores conclusiones, se utilizaron los mismos modelos indicados en el cuadro 2, pero al algoritmo se le indicó que los datos provenían de una familia binaria y función Logit.

Cuadro 2. Modelos mixtos lineales aplicados en la estimación de varianzas

Modelo	Ecuación
1	$Y_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$
2	$Y_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$
3	$Y_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$
4	$Y_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$
5	$Y_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$

Cuadro 3. Grupos geográficos de araucaria del muestreo estratificado

Grupo geográfico	Poblaciones	N° de familias
Grupo 1	Villas Las Araucarias	7
Grupo 2	Marimenuco, Cruzaco, Icalma	17
Grupo 3	RN Huerquehue, PN Villarrica	19
Grupo 4	PN Nahuelbuta	6
Grupo 5	RN Ralco	25
Grupo 6	PN Conguillio	12
Grupo 7	RN Las Nalcas, Lonquimay, RN Malcalcahuello	22

El modelo que se seleccionó para la estimación de las varianzas familiares y residuales fue el modelo 4, aunque se comparó con el modelo 1:

$$Y_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde Y_{ijkl} : valor observado del carácter de la plántula de la familia k -ésima de polinización abierta, dentro de la población j -ésima; μ es la media del carácter morfológico; G_i es el efecto fijo del grupo geográfico; P_j es el efecto aleatorio de la población j -ésima; $F_k(P_j)$ es el efecto aleatorio de la familia k -ésima anidada en la población j -ésima y ε_{ijkl} es el error experimental.

Los modelos se aplicaron mediante el método de Máxima Verosimilitud Restringida (REML- *Restricted Maximun Likelihood*), esta metodología estadística consiste en la maximización de la función de probabilidad, basado en la estimación de varianzas y covarianzas de los efectos aleatorios y residuales, generalmente REML es utilizado para el ajuste de modelos lineales mixtos, especialmente en el campo de la genética de animales y plantas (Isik *et al.*, 2017).

Las varianzas familiares y residuales de cada carácter morfológico Hi, Ht, R y Lt se utilizaron posteriormente en la estimación de la heredabilidad en sentido estricto. Para el carácter R se asumió una varianza residual de $\pi^2/3$, ya que corresponde a la estimación asumida en escala subyacente para la función logit (Rabe-Hesketh y Skrondal 2008).

Todos los modelos fueron realizados a través del software R-project mediante el paquete “lme4” (Bates, *et al.*, 2020)

2.2.3.2. Heredabilidad en sentido estricto

Dado que este ensayo en vivero corresponde a polinización abierta y solo se conocen las madres, se estimó la heredabilidad en sentido estricto (h^2), que es la proporción de varianza genética aditiva sobre la varianza fenotípica, este valor oscila entre 0 (ausencia de efecto genético en el fenotipo) a 1 (efecto genético total en el fenotipo) (Falconer y Mackay, 2001). Considerando las varianzas estimadas en el procedimiento anterior, se formulará la ecuación 6 para estimar h^2 para las variables morfológicas:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} = \frac{1}{1/2\theta} * \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{na}^2 + \sigma_e^2} \quad \text{Ec 6}$$

Donde: σ_a^2 es la varianza genética aditiva, σ_p^2 es la varianza fenotípica; σ_f^2 es la varianza familia; σ_{na}^2 es la varianza genética no aditiva; σ_e^2 es la varianza ambiental y θ es coeficiente de coancestría.

Cuando se tienen familias procedentes de una polinización abierta, se considera que corresponden a medios hermanos por árbol, asumiendo que en estos casos la correlación de parentesco (r) teórico de 0,25 (Falconer y Mackay, 2001), este factor ha sido cuestionado en especies forestales, ya que generalmente los supuestos de que los padres no estén emparentados y que la endogamia sea nula no se cumple en árboles, pues la correlación intraclase entre hermanos de polinización abierta tiende a ser mayor, según lo concluido por Squillace (1974). Dado que a la fecha no se tiene registro de r para araucaria, o el coeficiente de coancestría (θ) que corresponde a la mitad de r , se probaron cinco θ , los que se indican en el cuadro 4, estos se aplicaron a cada modelo probado los que se pueden apreciar con mayor detalle en el Apéndice II.

Cuadro 4. Referencia de coeficientes de coancestría.

Parentesco	Aplicación	θ	Referencia bibliográfica
Hermanos completos	Teórico	0.25	Squillace, 1974
Medios hermanos	Teórico	0.125	Squillace, 1974
Medios hermanos	<i>Austrocedrus chilensis</i>	0.166	Aparicio, 2013
Medios hermanos	<i>N. obliqua</i> y <i>N. alpina</i>	0.175	Mondino, 2013
Medios hermanos	<i>Araucaria angustifolia</i>	0.202	Bittencourt y Sebbenn, 2007

Los errores estándar estimados para la heredabilidad (SE_{h^2}) de los caracteres se calcularon en función de la ecuación 7:

$$SE_{h^2} = \frac{1}{2\theta} * \sqrt{\frac{2 * \left[1 + (n-1) * \frac{h^2}{1/2\theta}\right]^2 * \left[1 - \frac{h^2}{1/2\theta}\right]^2}{n(n-1)*(N-1)}} \quad \text{Ec 7}$$

Donde: **N** es el número de familias por población; **n** es el número de individuos por familia y **θ** es coeficiente de coancestría.

2.2.3.3. Coeficientes de la variación genética aditiva

Se calcularon los coeficientes de varianza aditiva, con el fin de comparar la variación entre rasgos y poblaciones (Houle, 1992) para los caracteres morfológicos, considerando las varianzas estimadas mediante la ecuación 8:

$$CV_{ga} = 100 * \frac{\sqrt{\sigma_a^2}}{\mu} \quad \text{Ec 8}$$

Donde: **CV_{ga}** es el coeficiente de variación genética aditiva, **σ²_a**: varianza genética aditiva, **μ**: promedio del valor fenotípico de cada rasgo

El coeficiente de varianza aditiva corresponde a un parámetro estandarizado adimensional, el cual es utilizado en el campo de la genética cuantitativa para evaluar la capacidad de evolución en el largo plazo, además, este parámetro es útil para la comparación entre rasgos y taxones (Houle, 1992).

2.2.3.3. Diferenciación genética entre poblaciones

Finalmente, se calculó la diferenciación genética entre las poblaciones (**Q_{st}** de Wright) (Savolainen *et al.*, 2004) para los rasgos morfológicos **H_i**, **R** y **L_t**, considerando las varianzas estimadas en los procedimientos descritos anteriormente, se formuló la siguiente ecuación:

$$Q_{st} = \frac{\sigma_{pop}^2}{(\sigma_{pop}^2 + 2\sigma_a^2)} \quad \text{Ec 9}$$

Donde: **Q_{st}** es la proporción de variación genética debido a las diferencias entre poblaciones, **σ²_{pop}**: componente de la varianza entre las poblaciones, **σ²_a** es la varianza genética aditiva.

Se estimó este parámetro con las varianzas poblaciones y aditivas obtenidas del modelo 1 y 4, por lo tanto, se consideraron dos **Q_{st}**.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Resultados

3.1.1. Variación de caracteres temprano de araucaria.

El análisis estadístico para los caracteres temprano de araucaria se presenta a continuación, para cuatro niveles de estudio (macrozonas, estratos ecológicos-genéticos, poblaciones y familias) en cuadros de resumen con el promedio, error estándar, nivel de significancia, y diferencias significativas según las comparaciones múltiples realizadas (para estos últimos se trabajó con un 95% de confianza). Además, se presentan los coeficientes de variación por rasgos.

A mayor escala geográfica, las macrozonas y estratos genéticos ecológicos presentaron los siguientes resultados expresados en el cuadro 5. Mientras que en cuadro 6, se indican los coeficientes de variación.

Cuadro 5. Resumen estadístico de rasgos a nivel de macrozona y estratos genéticos-ecológicos de araucaria.

Rasgo	Macrozona		Dif significativas (p-value)	Estrato genético-ecológico					Dif significativas (p-value)
	Costa	Andes		1	2	3	4	5	
CG	77,0(2,2)	81,4(0,6)	0,199 ns	78,0(2,8)	77,2(3,3)	81,0(1,4)	81,0(0,7)	84,3(1,1)	0,208 ns
NS	281,7(9,1)a	265,3(3,6)b	0,046*	266,1(12,9)abc	294,3(14,4)a	268,8(8,1)ab	259,9(4,5)b	239,8(6,7)c	0,002*
Hi	8,2(0,2)	8,0(0,1)	0,286 ns	8,5(0,3)	8,0(0,3)	8,2(0,1)	7,9(0,1)	7,8(0,2)	0,180 ns
Ht	15,2(0,2)a	13,6(0,1)b	0,001*	14,7(0,9)ab	15,6(0,3)a	13,9(0,2)bc	13,7(0,1)c	11,9(0,2)d	<0,001*
R	86,2a	37,6b	<0,001*	95ab	78ab	31b	32b	38b	<0,001*
Hv	11,8(0,1)	11,3(0,3)	0,298 ns	10,9(0,4)a	12,6(0,4)a	11,78(0,2)b	11,3(0,2)b	10,4(0,3)b	0,015*
Lr1	5(0,2)a	4,3(0,1)b	<0,001*	4,9(0,3)a	5,1(0,3)a	3,9(0,1)b	4,4(0,1)b	4,3(0,3)b	<0,001*
Lr2	4,5(0,2)a	4,1(0,1)b	<0,001*	4,3(0,3)a	4,8(0,3)a	3,8(0,2)b	4,1(0,1)b	4,4(0,3)b	<0,001*
Lt	22,6(0,5)a	16,4(0,1)b	<0,001*	22,4(0,6)a	22,7(0,7)a	16,3(0,3)bc	16,6(0,2)b	15,2(0,5)c	<0,001*
SUP	85,5(1,8)a	90,2(0,5)b	0,013*	83,7(2,8)ab	86,9(2,5)abc	92,6(1,1)c	90,2(0,7)a	84,4(1,6)b	<0,001*

Promedio (error estándar). Capacidad germinativa (CG); Número de semillas por kilo por árbol (NS); Altura inicial (Hi); Altura total (Ht); % Presencia de ramas (R); Altura hasta el primer verticilo (Hv); Largo de rama 1 (Lr1); Largo de rama 2 (Lr2); Largo total (Lt); % de supervivencia (SUP); existen diferencias significativas al 95% (*); no existen diferencias significativas(ns)

Cuadro 6. Coeficiente de varianza de los rasgos para las macrozonas y estratos genéticos-ecológicos de araucaria

Rasgo	Macrozona		Estrato genético-ecológico				
	Costa	Andes	1	2	3	4	5
CG	0,19	0,14	0,17	0,22	0,18	0,12	0,08
SM	0,22	0,27	0,22	0,22	0,3	0,26	0,18
Hi	0,17	0,17	0,16	0,17	0,18	0,17	0,14
Ht	0,17	0,17	0,15	0,17	0,14	0,17	0,18
Hv	0,48	1,33	0,34	0,58	1,48	1,29	1,31
LR1	0,58	1,43	0,47	0,68	1,54	1,39	1,41
LR2	0,84	1,69	0,81	0,87	1,77	1,68	1,61
LT	0,25	0,29	0,22	0,28	0,26	0,29	0,35
SUP	0,15	0,12	0,15	0,15	0,12	0,11	0,12

A nivel de macrozonas se encontraron diferencias significativas en los caracteres NS, Ht, R, Lr1, Lr2, Lt y SUP, destacando la Costa con medias altas para NS, Ht, R y Lt, mientras que para los Andes fue SUP donde se presentan los mayores porcentajes. En el caso de los estratos ecológicos-genéticos se presentaron diferencias significativas para los mismos caracteres a nivel de las macrozonas y Hv. Los estratos 1 y 2 coinciden con la macrozona Costa en los caracteres Ht, R, Lr1 y el Lt, destacando por sus medias mayores en comparación a los estratos 3, 4 y 5 que pertenecen a Los Andes.

Respecto a los coeficientes de variación de los caracteres no difirieron entre los grupos de análisis (macrozonas y estratos), a excepción del carácter Lt que a nivel de los estratos si se presentó una mayor diferencia entre los CV de 0,22 a 0,35.

A nivel de poblaciones, en el cuadro 7 se indica un resumen estadístico de las medias, errores estándar, nivel de significancia y diferencias estadísticas para 12 localidades de la distribución natural de araucaria, en función de cada rasgo. Luego se presenta en el cuadro 8, los coeficientes de varianza para todos los rasgos estudiados por población.

En el análisis de los caracteres a nivel de poblaciones la gran mayoría presentaron diferencias significativas salvo Hi. Destacando la población de Lonquimay con mayor CG, Marimenuco con el NS más alto, Villas Las Araucarias para el carácter Ht, Hv, Lr1 mayores. PN Nahuelbuta fue la población que presentó mayor R. RN Ralco tuvo la mayor SUP. Pese a que las poblaciones costeras presentaron rápido crecimiento especialmente en el desarrollo de ramas y largo total, no fueron las que presentaron mayor porcentaje de sobrevivencia pues se encontraron bajo 86%, bajo las poblaciones de los Andes.

nivel familiar, las variables de germinación CG presentó medias de 22% (familias de RN Ralco) a 100% (familias de PN Villarrica), NS fluctuaron entre 144 a 506, con una alta variación a nivel intrafamiliar. Mientras que para las variables morfológicas Hi varió entre 4,3 a 13,2 cm, en Ht las familias de Villas Las Araucarias presentaron los mayores promedios, mientras que aquellas familias pertenecientes a Macrozona los Andes se observaron importantes variaciones a nivel familiar, en Hv fueron las familias de la macrozona Andes quienes presentaron mayor variación donde la localidad de Icalma presentó la familia con menor Hv (7 cm) y la mayor fue observada en RN Ralco (16,1 cm). En los Lr se observaron variaciones en la media de las familias para todas las poblaciones, mayormente presentadas en aquellas pertenecientes a la Cordillera de los Andes. En Lt se observaron medias entre 18 cm a 30 cm aproximadamente para las familias de la Costa, mientras que las familias andinas presentaron Lt entre 9 cm a 24 cm

Cuadro 7. Resumen estadístico de variables a nivel de poblaciones naturales de A. araucana

Rasgo	PN Nahuelbuta	Villas Las Araucarias	RN Ralco	RN Las Nalcas	Lonquimay	RN Malalcahuello	PN Conguillío	Marimenuco	Cruzaco	Icalma	RN Huerquehue	PN Villarrica	Dif significativas (p-value)
CG (%)	79,2(2,8)abc	81,5(3,3)abc	80,4(1,4)abc	86,2(1,3)a	87,2(3,6)abc	78,3(2,02)bc	82,7(1,2)ab	80,5(2,4)abc	76,6(1,3)c	71,5(1,9)c	83,4(1,4)ab	84,58(1,1)ab	<0,001*
SM	265,3(12,8)ab	294,3(12,4)a	268,5(5,2)a	238,1(13,8)b	289,7(19,4)ab	289,5(11,8)a	288,6(15)ab	358(24,3)ab	262(18,7)ab	303,1(7,6)ab	266(6,9)ab	232,67(6,5)b	<0,001*
Hi	8,5(0,3)	8,0(0,3)	7,9(0,2)	8,6(0,2)	8,07(0,50)	8,00(0,20)	7,2(0,23)	8,62(0,44)	78,6(0,29)	7,9(0,29)	7,3(0,17)	7,82(0,16)	0,093ns
Ht	14,8(0,3)abc	15,6(0,3)a	14,1(0,1)bcd	13,6(0,2)bd	13,1(0,39)bcde	13,85(0,22)bcd	13,81(0,26)bcd	13,22(0,36)bcde	14,98(0,35)ac	13,24(0,18)d	13,19(0,23)de	12,16(0,21)e	0,006*
R (%)	95b	78a	31abc	38abc	10ab	40abc	33abc	70abc	44abc	42abc	40abc	38abc	<0,001*
Hv	11(0,5)a	12,6(0,7)b	11,9(0,4)ab	11,7(0,5)ab	10,15(0,70)ab	11,9(0,53)ab	11,8(0,53)ab	10,07(1,16)a	11,7(0,86)ab	10,6(0,54)a	10,8(0,61)a	10,5(0,50)a	0,012*
LR1	4,9(0,3)c	5,1(0,3)c	4,0(0,2)a	4,5(0,2)ab	4,6(0,31)a	4,2(0,26)ab	4,1(0,20)a	5(0,5)bc	4(0,4)ab	4,27(0,2)ab	4,8(0,3)ab	4,3(0,2)ab	<0,001*
LR2	4,3(0,6)a	4,8(0,3)a	3,7(0,2)b	4,5(0,2)b	3,9(0,3)b	4(0,3)b	3,9(0,2)b	5,1(0,7)ab	3,5(0,3)b	3,7(0,2)b	4,5(0,3)b	4,4(0,3)b	<0,001*
LT	22,4(0,6)a	22,7(0,8)a	16,2(0,3)b	16,9gnik(0,5)b	14(0,67)b	16,7(0,52)b	16,1(0,45)b	18,8(1,2)ab	17,6(0,6)b	16,5(0,4)b	16,8(0,6)b	15,3(0,5)b	<0,001*
SUP (%)	83,7(2,8)ab	86,9(2,5)abc	93,9(0,8)c	90,54(2,04)ac	88,88(3,75)abc	90,56(1,65)abc	90,48(1,41)abc	88,02(3,75)abc	87,90(2,77)abc	88,18(1,92)ab	91,27(1,44)abc	83,63(1,66)b	<0,001*

Promedio (error estándar). % Germinación (CG); Número de semillas por kilo (SM); Altura inicial enero 2019(Hi); Altura total septiembre 2019 (Ht); Presencia de ramas (R); Altura hasta verticilo (Hv); Largo de rama 1 (LR1); Largo de rama 2 (LR2); Largo total (LT); % de supervivencia (SUP); existen diferencias significativas (s); no existen diferencias significativas (ns)

Cuadro 8. Coeficiente de varianza de los rasgos para las poblaciones naturales de araucaria.

Rasgo	PN Nahuelbuta	Villas Las Araucarias	RN Ralco	RN Las Nalcas	Lonquimay	RN Malalcahuello	PN Conguillío	Marimenuco	Cruzaco	Icalma	RN Huerquehue	PN Villarrica
%CG	0,167	0,218	0,179	0,101	0,123	0,148	0,098	0,081	0,077	0,157	0,093	0,084
SM	0,22	0,22	0,18	0,34	0,19	0,23	0,26	0,23	0,23	0,18	0,15	0,18
Ht_{en}	0,16	0,17	0,2	0,16	0,17	0,14	0,2	0,14	0,17	0,15	0,12	0,14
Ht_{sept}	0,15	0,17	0,16	0,15	0,13	0,14	0,2	0,12	0,16	0,14	0,16	0,18
Hv	0,34	0,58	1,54	1,3	3,09	1,25	1,47	0,73	1,18	1,12	1,27	1,3
LR1	0,47	0,68	1,62	1,37	3,09	1,36	1,58	0,81	1,35	1,22	1,32	1,4
LR2	0,81	0,87	1,9	1,48	3,09	1,67	1,9	1,39	1,82	1,46	1,47	1,65
LT	0,22	0,28	0,28	0,31	0,21	0,28	0,31	0,27	0,23	0,26	0,3	0,34
% SUP	0,151	0,148	0,086	0,153	0,138	0,103	0,106	0,121	0,141	0,134	0,089	0,131

Con el objetivo de analizar relaciones entre las variables de germinación y morfológicas, las correlaciones de Pearson (r) entre los caracteres indicaron que: CG y NS tienen una relación lineal negativa, también NS y Ht presenta esta tendencia. Mientras que CG y SUP se correlacionaron positivamente, Hi con Ht, Hv, Lr1 y Lr2 y Lt también presentaron correlaciones positivas, una misma tendencia presentó Ht al relacionarla con las variables Hv, Lr's y Lt, pues presentaron una relación lineal positiva, Lr1 y Lr2 fueron las variables que se correlacionaron con un mayor coeficiente, finalmente, estas últimas también presentaron una relación positiva con la variable Lt (Los valores de r se pueden encontrar en el Apéndice I)

Comprender la variación ambiental de las poblaciones es importante para entender posibles efectos de los entornos maternos en los rasgos morfológicos de las plántulas de araucaria, en el siguiente subcapítulo se presentarán los análisis realizados en relación a la variación ambiental y los patrones geográficos que podrían estar influyendo en el crecimiento temprano de la especie.

3.1.2. Relación entre variables morfológicas de plantas, con variables climáticas y espaciales de las zonas de poblaciones.

3.1.2.1. Variación climática de las poblaciones de A. araucana

Mediante el PCA se agruparon las variables bioclimáticas según localidad de las familias de araucaria en dos componentes principales (PC1 y PC2) que explicaron el 81,1% de la variación climática de las 12 poblaciones estudiadas. El PC1 explicó el 61,9%, mientras que el PC2 explicó el 19,4%. En el cuadro 5, se indican los valores propios, proporción de variación explicada y acumulada, además de las puntuaciones de las 14 variables bioclimáticas consideradas para este análisis.

Cuadro 9. Resumen de Análisis de componentes principales para variables climáticas

	PC1	PC2
Valor singular	2,94	1,65
Proporción de varianza explicada	0,619	0,194
Proporción acumulada	0,619	0,814
Vectores	-	-
TMA: Temperatura media anual	-0,263	0,300
TMaxC: Temperatura máxima de mes más cálido	-0,240	-0,090
TMinF: Temperatura mínima de mes más frío	-0,026	0,539
TTH: Temperatura media del trimestre más húmedo	-0,192	0,486
TTS: Temperatura media del trimestre más seco	-0,261	0,029
TTC: Temperatura media del trimestre más cálido	-0,264	0,024
TTF: Temperatura media del trimestre más frío	-0,179	0,510
PPA: Precipitación anual	-0,316	-0,130
PPH: Precipitación del mes más húmedo	-0,312	-0,120
PPS: Precipitación del mes más seco	-0,295	-0,079
PPTH: Precipitación del trimestre más húmedo	-0,315	-0,115
PPTS: Precipitación del trimestre más seco	-0,305	-0,157
PPTC: Precipitación del trimestre más cálido	-0,305	-0,157
PPTF: Precipitación del trimestre más frío	-0,311	-0,116

A través de un gráfico biplot, se visualizó la asociación entre las variables bioclimáticas y las 12 poblaciones de araucaria de acuerdo con los resultados del PCA, que se puede observar en la Figura 4. Las localidades de RN. Ralco, RN. Las Nalcas, PN. Conguillío, Lonquimay y RN. Malalcahuello se asociaron principalmente a variación explicada por las precipitaciones y con las temperaturas relacionadas con los trimestres más cálidos y secos (TTC y TTD, respectivamente), mientras que las poblaciones del límite de los Andes (Cruzaco, Marimenuco e Icalma) no se asocian con ninguna variable bioclimática, al igual que las poblaciones de la Macrozona Costa (PN. Nahuelbuta y Villas Las Araucarias)

3.1.2.2. Dependencia espacial entre caracteres morfológicos y geográficos/climáticos

Al analizar la dependencia espacial mediante la prueba de Mantel de las distancias de caracteres morfológicos junto a la distancia geográfica se determinó la existencia de estructura espacial lineal para: Hi, Ht y Lt. Al evaluar la dependencia entre las distancias morfológicas y climáticas (PC1 y PC2) no se determinaron efectos significativos para ningún carácter. La prueba de Mantel parcial indicó que aquellos caracteres que tenían un efecto significativo con la distancia geográfica, al incorporar la matriz de distancia climática presentaron una dependencia significativa cercana a ya establecida para la distancia geográfica. En el cuadro 10, se indican los coeficientes Pearson para el estadístico de Mantel (r) y el nivel de significancia (p) para cada relación distancia de carácter morfológico, distancia geográfica y distancia climática.

Cuadro 10. Prueba de Mantel de relación entre distancias morfológicas, geográficas y climáticas.

Carácter morfológico		DG	PC1	PC2	DG/PC1	DG/PC2
NS	r	-0,056	-0,014	-0,072	-0,014	-0,075
	p	0,852	0,539	0,912	0,56	0,915
Hi	r	0,097	-0,042	0,057	0,098	0,100
	p	0,033	0,844	0,136	0,035	0,026
Ht	r	0,160	0,015	0,026	0,160	0,162
	p	0,006	0,334	0,295	0,003	0,005
Hv	r	-0,075	-0,023	0,049	-0,075	-0,073
	p	0,89	0,628	0,201	0,874	0,879
Lr1	r	-0,056	-0,074	-0,050	-0,055	-0,059
	p	0,802	0,901	0,725	0,798	0,826
Lr2	r	-0,042	-0,056	-0,001	-0,041	-0,042
	p	0,737	0,838	0,454	0,731	0,764
Lt	r	0,277	-0,014	-0,003	0,277	0,277
	p	0,001	0,615	0,457	0,001	0,001

En la Figura 6, se observan los gráficos de cada una de las correlaciones que presentaron un nivel de significancia menor a 0,05, con su respectivo coeficiente de Pearson (r), nivel de significancia (p-value) e intervalo de confianza al 95%.

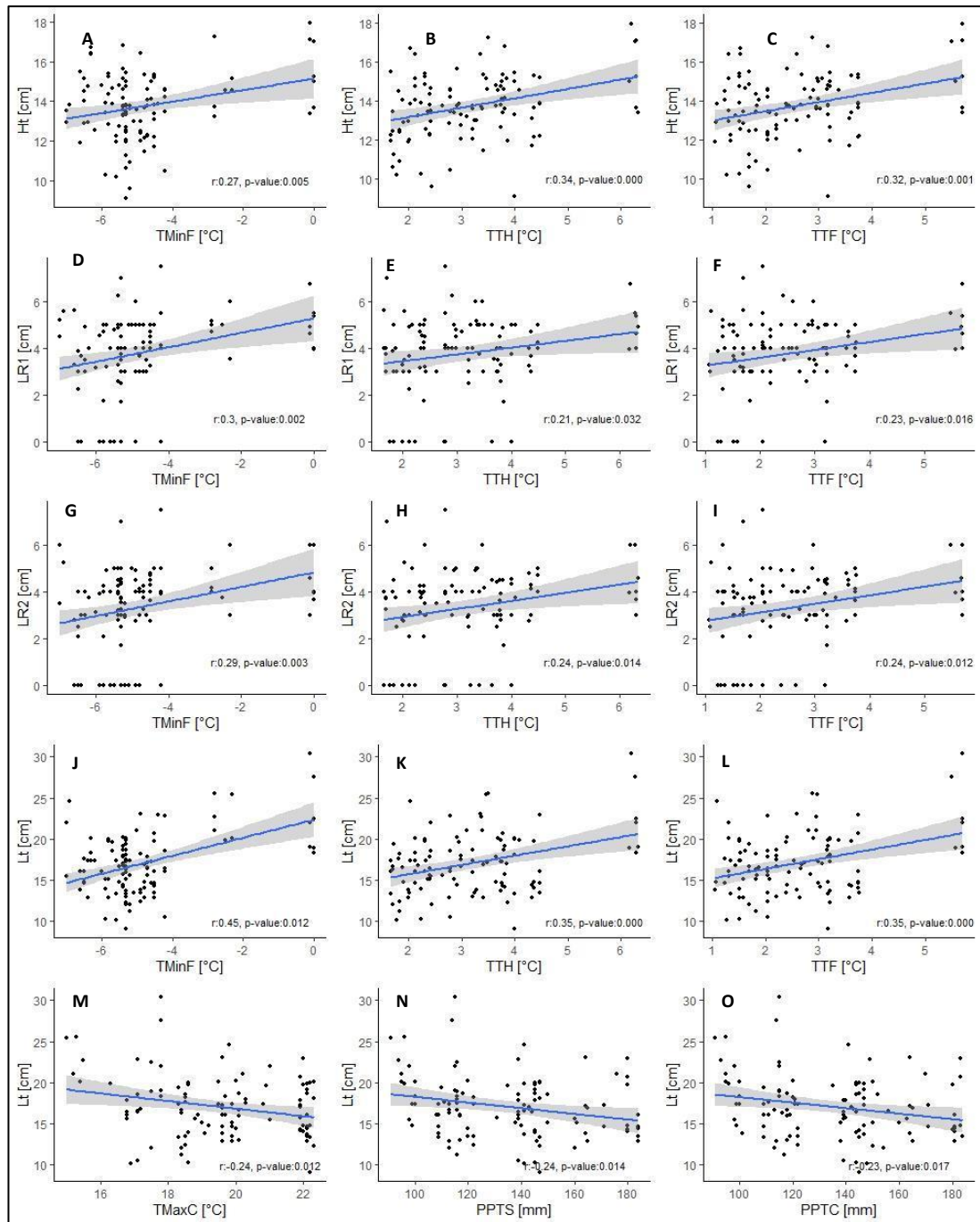


Figura. 6. Correlación entre rasgos morfológicos y variables bioclimáticas

Las correlaciones (r) entre los rasgos morfológicos y las variables bioclimáticas indicaron que la Ht, Lr1 y Lr2 y Lt se correlacionaron positivamente con las variables TMinF, TTH y TTF, además, para el último carácter se encontraron relaciones negativas con las variables bioclimáticas TMaxC, PPTS y PPTC.

Mientras que el índice integrado de estrés bioclimático propuesto por Santibáñez y Santibáñez (2018), para las poblaciones de araucaria en su distribución natural en Chile se correlacionó positivamente con los caracteres Ht ($r_s=0,35$; $p.value < 0,01$), Hv ($r_s=0,28$; $p.value < 0,01$), Lr2 ($r_s=0,19$; $p.value < 0,05$), y Lt ($r_s=0,3$; $p.value < 0,01$).

De acuerdo a los tres análisis realizados (prueba de Mantel, correlaciones con variables climáticas e índice bioclimático), arrojaron un patrón geográfico y ambiental definido para la Ht y Lt de las plántulas de araucaria. Además, estos rasgos, especialmente el Lt en los resultados de la variación morfológica de la especie indicaron una fuerte variabilidad tanto entre las macrozonas, poblaciones y familias, por lo que la existencia de clines fenotípicos de la progenie de araucaria es evidente en las poblaciones de la distribución natural.

Encontrar una dependencia significativa entre las distancias morfológica y geográficas, especialmente para el caso de las plántulas de araucaria para los caracteres Ht y Lt, resulta interesante para seguir evaluando los patrones espaciales que podrían presentarse, los análisis de autocorrelación aportan información a dichos patrones. En el siguiente subcapítulo se presentan los resultados de este tipo de análisis para los diferentes rasgos morfológicos de las plántulas del ensayo de progenie de araucaria.

3.1.2.3. Análisis de autocorrelación espacial.

Los análisis de autocorrelación espacial para los caracteres morfológicos de las plántulas de araucaria indicaron que el **NS**, **Ht** y **Lt** presentaron una autocorrelación espacial estadísticamente significativa, por lo que se puede indicar que estos tres rasgos tienden a ser similares en un patrón espacial agrupado de acuerdo a sus poblaciones naturales. En el cuadro 11 se registraron los valores para el índice de Moran (I) y el nivel de significancia (p-value) para los dos tipos de redes de conexión utilizadas en esta memoria.

Cuadro 11. Registro de los coeficientes de Moran de los caracteres morfológicos

Carácter morfológico	Índice de Moran (Red Delaunay)		Índice de Moran (G. de Gabriel)	
	I	p-value	I	p-value
NS	0,120	0,011	0,206	0,006
Hi	0,067	0,091	0,022	0,358
Ht	0,126	0,009	0,230	0,003
Hv	0,069	0,079	0,042	0,272
Lr1	0,042	0,192	-0,039	0,623
Lr2	-0,053	0,192	-0,118	0,623
Lt	0,273	0,000	0,308	0,000

Al igual que en las pruebas de Mantel, tanto la Ht como el Lt indicaron valores significativos en los índices de Moran, indicando las existencias de autocorrelación espacial, por lo que para estos rasgos en un 12,6%-23% (Ht) y 27,3%-30,8% (Lt) la progenie de las poblaciones más próximas se tendería a tener similitud para dichos rasgos.

De acuerdo con los resultados presentados hasta ahora, la variación morfológica de la progenie de araucaria estaría siendo impulsada por los patrones geográficos de los

árboles madre, especialmente para los caracteres Ht y Lt y en menor relación la Hi y NS, determinando la existencia de una estructura espacial fenotípica para la especie en un ensayo de progenie donde los factores ambientales están controlados. Recordando el objetivo de un ensayo en jardines comunes para especies arbóreas, la estimación de parámetros genéticos cuantitativos es esencial para evaluar el potencial que tienen las especies, por lo que, en siguiente subcapítulo, se presentarán los resultados de los parámetros genéticos cuantitativos.

3.1.3. Estimación y análisis de parámetros genéticos para rasgos morfológicos.

Los parámetros genéticos para los caracteres morfológicos de araucaria se estimaron a través de diferentes modelos y coeficiente de coancestría, los que se pueden encontrar en el Apéndice II, mediante el criterio de Akaike se escogió el mejor modelo estadístico.

El coeficiente de coancestría seleccionado fue el estimado por Bittencourt y Sebbenn (2007) para plántulas de *A. angustifolia*. En el cuadro 12 y 13 se encuentran las varianzas familiares (σ^2_f), varianzas residuales (σ^2_e), media del carácter, heredabilidad en sentido estricto (h^2), error estándar de heredabilidad (SE_{h^2}) y coeficiente de varianza genética aditiva (**CVga (%)**).

En el cuadro 12, se encuentran los parámetros estimados con el modelo 1 para los caracteres Hi, Ht, Lt, R, para este último no es posible presentar los parámetros de SE_{h^2} y CVga, pues no se cuenta con una media del fenotipo, como alternativa al promedio se presentó el porcentaje de plántulas con ramas.

Cuadro 12. Parámetros genéticos de caracteres morfológicos de araucaria Modelo 1

Carácter morfológico	σ^2_f	σ^2_e	Media	h^2	SE_{h^2}	CVga (%)
Hi	1,51	2,71	8,04	0,89	0,29	24,05
Ht	2,31	2,86	13,79	1,11	0,32	17,34
Lt	9,54	14,89	17,14	0,97	0,29	28,35
R	1,41	3,29	43%	0,74		N/A

Debido a sobreestimación en los caracteres de Ht en la h^2 , se realizó una reclasificación de las poblaciones agrupándolas en función de su distancia geográfica (las que se describieron en el cuadro 2). Los resultados de la estimación de los parámetros genéticos de acuerdo con la nueva agrupación se presentan en el cuadro 13.

Cuadro 13. Parámetros genéticos de caracteres morfológicos de araucaria Modelo 4

Caracter morfológico	σ^2_f	σ^2_e	Media	h^2	SE_{h^2}	CVga (%)
Hi	1,52	2,71	8,04	0,89	0,22	24,08
Ht	2,3	2,86	13,79	1,1	0,25	17,31
Lt	9,31	14,89	17,14	0,95	0,23	28,01
R	1,25	3,29	43%	0,68	0,26	N/A

Se puede apreciar que al incorporar el factor grupo geográfico, las estimaciones no variaron del modelo original. Los caracteres Hi, R y Lt son los considerados para este

análisis, pues se encuentran en los rangos que oscila la heredabilidad. El valor de este parámetro para estos caracteres registra el alto efecto genético en la variabilidad de las plántulas de araucaria.

Respecto a los coeficientes de varianza genética aditiva corresponden a valores altos, aunque los caracteres morfológicos presentaron una tendencia similar.

Finalmente, la estimación de los Q_{st} para los caracteres morfológicos Hi, Lr y R, indicados en el cuadro 4, arrojaron valores muy bajos para Hi y Lt, mientras que para R fue de baja. Q_{st} 1 corresponde al valor del parámetro utilizando las varianzas estimadas del modelo 1, mientras Q_{st} 2 a las varianzas estimadas del modelo 4.

Cuadro 14. Estimación de Q_{st} para rasgos morfológicos.

Caracter morfológico	Q_{st} 1	Q_{st} 2
Hi	0,04	0,004
Lt	0,09	-
R	0,15	0,00

3.2. Discusión

3.2.1. Variación de caracteres temprano de araucaria

El hallazgo de diferencias significativas en los caracteres tempranos de araucaria determinadas en este estudio a nivel poblacional y familiar se complementan con la variación intraespecífica de la especie ya establecido por diferentes autores (Bekessy *et al.* 2002b, Martin *et al.*, 2014), especialmente la diferenciación entre las poblaciones de la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes.

Para cada carácter analizado, se puede indicar que: Los rangos de CG de los árboles madre se encuentran en los establecidos por Benítez (2005) para las poblaciones costeras, llegando al 80% aplicando tratamientos pregerminativos. Para el NS los rangos superaron los mencionado por González *et al.* (2013), pues en este estudio variaron entre 232 a 358 semillas por kilo por árbol madre.

Respecto a las Hi y Ht, Izquierdo (2009) estudió dicho carácter para poblaciones argentinas de araucaria en un vivero, pero en diferentes periodos de tiempo (26 y 34 meses) determinando rangos de altura desde 10,5cm a 14,0cm y de 12,2cm a 16,3cm, para la primera y segunda medición respectivamente. Aunque las mediciones de altura se llevaron a cabo a los 7 y 15 meses desde la siembra en el invernadero en nuestro caso, los rangos para el segundo periodo de este estudio se acercan a los valores medidos a los 34 meses para las poblaciones argentinas, pues las poblaciones chilenas expresaron promedios desde 12,16 cm (PN Villarrica) a 15,6 cm (Villas Las Araucarias).

La diferenciación fenotípica a nivel poblacional sobre la presencia de ramas en las plántulas cultivada en el vivero, indican la divergencia que tienen las poblaciones costeras y andinas. La formación de ramas ha sido estudiada en el campo de la arquitectura de las plantas (Barthélémy y Caraglio, 2007), quienes han indicado que este proceso se debe principalmente a procesos endógenos como el desarrollo ontológico. La formación rápida de ramas para las poblaciones costeras no coincide con lo establecido por Chambel *et al.* (2009) y Climent *et al.* (2007), pues estos indicaron que plántulas provenientes de poblaciones con condiciones ambientales desfavorables como altas temperaturas y bajas precipitaciones, tendrían un proceso más lento en la formación de meristemas axilares. Para araucaria el proceso de formación de verticilos fue estudiada por Lusk y Le-Quesne (2000), mediante análisis dendrocronológico en árboles juveniles (18-35 años) localizados en la Cordillera de Nahuelbuta, determinaron que en individuos de doseles cerrados la formación de nuevos verticilos se tardaría dos años al menos en iniciar dicho proceso, además, determinaron que la medida entre los verticilos y el incremento en altura es mayor en árboles de doseles abiertos, sin embargo, dado el gradiente latitudinal y de precipitaciones en la distribución natural de araucaria, esto podría variar como respuesta a la disponibilidad de recursos que tienen los árboles en los diferentes gradientes, especialmente en el caso de localidades de la Cordillera de los Andes, además infieren que la periodicidad de esto dependería del equilibrio de balance de carbono en la planta.

Para el carácter morfológico Lt, queda en evidencia la diferenciación de las poblaciones costeras y andinas, pues fueron las primeras quienes presentaron mayor crecimiento ya sea en altura como en la formación de ramas (caracteres que componen Lt).

Es relevante mencionar las posibles relaciones que se pueden encontrar entre las variables medidas en araucaria con el número de semillas por kilo por árbol (NS). El tamaño de semilla ha sido ampliamente estudiado en relación con los efectos maternos, aunque en menor cantidad para las especies coníferas (Zas, *et al.*, 2009). La correlación negativa para el CG y Ht, con el NS, indican la existencia de dichos efectos en las plántulas de araucaria, pues se sabe que el entorno materno de los árboles puede influir en rasgos de la semilla, germinación, crecimiento temprano de la descendencia de la especie (Donohue, 2009). Además, según lo estudiado por Gutiérrez (2019), el tamaño/masa de las semillas de araucaria también estarían correlacionadas con la emergencia de las plántulas. En consecuencia, a lo expuesto, podría creerse que el entorno de donde provienen las semillas tiene una influencia significativa en los rasgos de semillas, germinación, emergencia y crecimiento inicial en altura, específicamente en aquellas poblaciones de la macrozona de los Andes, dada la mejor disponibilidad de recursos que se presentan en comparación con la macrozona de la Costa, altamente afectada por la fragmentación y con mayor estrés por condiciones climáticas (altas temperatura y bajas precipitaciones). Pero en el caso de araucaria en condiciones ambientales controladas, en contraste con lo expuesto, pues son las familias de la Costa quienes presentan un rápido crecimiento ya sea en altura y en la formación de ramas.

3.2.2. Relación entre caracteres morfológicos y patrones geográficos/climáticos

Al determinar una correlación lineal (basado en las distancias), para los rasgos morfológicos Hi, Ht y Lt de las plántulas de araucaria en condiciones ambientales controladas, se puede inferir que se debe principalmente al aislamiento por distancia o por barreras de flujo de genes de las poblaciones, provocando una estructura espacial de dichos caracteres. Pese a que este tipo de análisis se realiza para especies que están establecidas en ensayos de procedencia-progenie en campo, resulta interesante determinar este tipo de relaciones en condiciones de vivero, ya que, al evaluar el desempeño de la descendencia de los genotipos, se tiene una primera visión de los patrones geográficos de la variación fenotípica. Si los caracteres morfológicos revelan la existencia de dichos patrones, como mencionó Sork (2015) es evidente que los eventos ambientales de las poblaciones fomenten estas diferencias en un gradiente geográfico.

La aplicación de la prueba de Mantel no arrojó una correlación significativa para las variables sintéticas climáticas con los rasgos morfológicos. Cabe destacar que las variables climáticas de la base de datos WorldClim corresponden a valores promedios globales, por lo que la escala en la que se realizó este estudio para los caracteres de araucaria puede estar sesgado, pues la distribución natural en Chile corresponde a una escala menor (regional). Una opción para tener una escala más fina de los datos climáticos de los árboles madre, podría ser los datos climáticos grillados de CR2, ya que corresponde a una base de datos de las estaciones meteorológicas más próximas a cada ubicación, además, tiene registro de 1978 a 2018 (CR2, 2021)

Los análisis de correlación indicaron que las temperaturas en periodos fríos y húmedos, junto a la temperatura mínima, tiene una relación significativa para la altura total, largos de ramas y largo total, por lo que los efectos ambientales maternos estarían influyendo en el desempeño del crecimiento de las plantas de la especie. Esto estaría impulsando clines fenotípicos, pues la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales de los árboles madre puede definir los recursos que se asignan a las semillas de éstas y en consecuencia afectaría tanto a la masa de las semillas como a los rasgos de las plántulas en crecimiento temprano (Meltz *et al*, 2010). Además, los caracteres Ht, Hv, Lr y Lt, presentaron una correlación positiva con el índice de estrés bioclimático de Santibáñez y Santibáñez (2018), cabe destacar que este índice fue estimado para las poblaciones de araucaria en Chile, donde se puede apreciar en el cuadro 1 que Villas Las Araucarias y PN Nahuelbuta son las poblaciones con un mayor nivel de estrés bioclimático. Según Chambel *et al*. (2009) y Climent *et al*. (2007), para la especie *Pinus* se cree que aquella progenie que provenga de sitios más favorables en recursos, tanto bióticos como abióticos (especialmente climáticos), presentan un desarrollo temprano más rápido que aquellas que viene de sitios más estresados. Esto no se presentaría en araucaria, pues fueron las familias de Villas Las Araucaria y PN Nahuelbuta, quienes presentaron un rápido desarrollo y crecimiento en los caracteres HT, Hv, Lr y Lt, además, presentaron temprano desarrollo de ramas primarias.

Los patrones geográficos para estos caracteres son evidentes en la descendencia de las poblaciones de araucaria analizadas en el vivero. Los resultados para los análisis de autocorrelación indicaron que para los caracteres morfológicos NS, Ht y Lt existe la presencia de autocorrelación positiva, formando un patrón geográfico agrupado para la progenie de araucaria. Respecto a la Ht, Argyres y Schmitt (1991), determinaron una significancia positiva para el patrón espacial de *Impatiens capensis* en caracteres relacionados con la altura. Estos análisis son las bases para encontrar una SGS (Sork, 2015) y al determinar una autocorrelación espacial significativa para un carácter se infiere que esta estructura permitiría a las poblaciones la evolución de la adaptación, dado que el flujo de genes a bajas distancias da mejores oportunidades para la supervivencia de la variación genética adaptativa.

3.2.3. Estimación de parámetros genéticos.

Las estimaciones de las heredabilidades fueron altas para los caracteres morfológicos ($>0,68$), lo que concuerda con lo encontrado en la literatura para rasgos que se encuentran en etapa tempranas y en condiciones altamente controladas como son los viveros (Vargas-Hernandez *et al*, 2003; Rweyonzgeza *et al*, 2005; Izquierdo, 2009).

Respecto a la h^2 de H_i se encuentra en los rangos estimados por Izquierdo (2009) en plantines de 24 meses de viverización, los cuales fueron 0,49 (hermanos completos) a 0,97 (medios hermanos). Dado que es baja la probabilidad de encontrar hermanos completos en familias de polinización abierta, el uso del coeficiente de coancestría de *A. angustifolia* para medios hermano (Bittencourt y Sebbenn, 2007), facilitó la estimación de las h^2 en los caracteres de araucaria. Aparicio (2010) evaluando a *Austrocedrus chilensis* estimó la h^2 para la altura al primer año con el coeficiente de coancestría específico de esa especie en Argentina y obtuvo valores entre 0,03– 0,96

para 10 poblaciones. Con el uso de un coeficiente de coancestría específico para cada especie se obtienen estimaciones de parámetros genéticos más precisos.

Mientras que, para R su h^2 se encuentra sobre lo estimado por Izquierdo (2009) para el número de ramas al tercer año de viverización, pese a no ser los mismos rasgos son comparables ya que están altamente relacionados. Otro estudio los parámetros genéticos en *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández *et al*, 2003) determinó una h^2 de 0,76 a raíz desnuda, mientras que en trasplante fue de 0,70. Los autores mencionados indicaron que el número de ramas podría ser un carácter potencial para la selección temprana en programas de conservación y mejoramiento genético.

Respecto a Lt su alto control genético $\sim 0,97$ es posible indicar que es un carácter que nos podría dar una visión sobre la biomasa. En relación a la biomasa Rweyonzgeza *et al.* (2005) estudió la variación genética de *Picea glauca* para la producción de biomasa en plántulas de la especie, estimando una h^2 entre 0,36 a 0,54, por lo tanto, lo estimado para Lt se encuentra sobre lo estimado en plántulas de especies coníferas.

Tanto Hi, R y Lt debido a sus altas heredabilidades estimadas en la etapa inicial de crecimiento y también una etapa crítica para su supervivencia, son caracteres potenciales para evaluar en el corto y mediano plazo la aptitud de araucaria.

Es relevante mencionar que las estimaciones de los parámetros genéticos en etapa temprana pueden tener algunas limitaciones, como: (1) Alto control de las condiciones ambientales del vivero favorece el óptimo desarrollo y crecimiento de las plántulas de especies arbóreas y (2) la presencia efectos maternos debido a las reservas de las semillas. De esta manera se presentan valores de heredabilidades de gran magnitud con sesgos elevados lo que disminuye la calidad de estimación, como ocurre en el presente estudio (Herman y Sultan, 2011).

Los elevados sesgos para los tres caracteres ($>0,22$), hacen cuestionable el muestreo realizado en el vivero, pues solo se consideró el 25% de las familias por población de la colección de 418 familias (indicadas en el cuadro 3). Tanto en este nivel como en su reagrupación geográfica, existe un alto desbalance de la cantidad de familias muestreadas por población, además para Ht se presentaron heredabilidades sobre 1 en ambos casos.

Respecto a los coeficientes de varianza genética aditiva no variaron entre los rasgos, tanto para la Hi como R, fueron similares a los de Izquierdo (2009) 13-19 % y 50-72%, respectivamente, mientras que los estimados en esta memoria fue de 24% para Hi, en el caso de R no es posible calcular dicho parámetro, pero se puede mencionar que solo el 43% de las plántulas analizadas presentaron ramas (principalmente en las pertenecientes a las poblaciones costeras).

En relación a Q_{st} , R presentó 0,15, lo que significa que el 15% de la variación del rasgo se debe a la diferenciación entre las poblaciones, Izquierdo (2009) estimó para el número de ramas un Q_{st} entre 0,03 a 0,05 e indica que la baja divergencia podría deberse al alto control de las condiciones ambientales en un vivero. Anteriormente en la caracterización de los caracteres morfológicos, se indicó que R presentaba una divergencia poblacional debido a las diferencias que se encontraron en las familias costeras versus las andinas, la estimación de Q_{st} en este caso complementa esa

afirmación, por lo que se puede indicar que, tanto a nivel de fenotipo como genotipo, R presenta una clara diferenciación poblacional.

asta ahora, lo registrado en esta memoria sería una base de los caracteres morfológicos de importancia para araucaria, el alto control genético en los rasgos Hi, R y Lt, indican que la especie no ha disminuido su potencial evolutivo a causa de las presiones de la selección natural (Neale y Wheeler, 2019).

Para complementar las estimaciones de parámetros genéticos de esta memoria, se recomiendan que se comparen con nuevas estimaciones para los caracteres Hi, R y Lt en los ensayos de procedencias que se establezcan en la migración asistida de araucaria, en diferentes periodos, con el fin de comprender la adaptación genética que tendrá la especie ante la traslocación fuera de su distribución natural (Aiken *et al*, 2008; Saenz-Romero *et al*, 2021).

4. CONCLUSIONES

Para el objetivo 1, se puede concluir que, para los caracteres morfológicos tempranos de araucaria analizados en condiciones ambientales controladas, estos tienden a presentar diferencias para las escalas geográficas estudiadas. Además, estos caracteres de desarrollo temprano presentan una alta variación a nivel poblacional y familiar. En particular podemos destacar que la rápida formación de ramas en las plántulas para las poblaciones costeras no coincide con otros estudios para coníferas, este es a mayor estrés menor presencia de ramas. En el caso de araucaria las poblaciones PN Nahuelbuta y Villas Las Araucarias, a pesar de que presentan un alto nivel de fragmentación e índice de estrés bioclimático, sus progenies en condiciones ambientales favorables muestran un desarrollo temprano de ramas. Por último, podemos indicar que el análisis de los caracteres relacionados de los árboles madre solo se observan diferencias a nivel poblacional sin una relación geográfica.

Para el objetivo 2, la presencia de patrones geográficos encontrados para los caracteres altura total y largo total de las plántulas de araucaria mantiene la misma tendencia de estudios anteriores con otros caracteres, que diferencian los rasgos de la especie entre las poblaciones costeras y andinas.

Para el objetivo 3, las heredabilidades para los caracteres analizados tienden a ser altas, debido al control del ambiente en este tipo de ensayos, pero para la estimación de la altura inicial, presencia de ramas y largo total, presentan errores elevados debido a la baja cantidad de descendientes analizados por familia. Si bien existen limitaciones para estas estimaciones, los caracteres analizados pueden ser considerados en la selección temprana con objetivos de conservación de la especie. La diferenciación poblacional morfológica, para la presencia de ramas, concuerda con lo registrado en la caracterización morfológica de araucaria, indicando que dicha divergencia se observa tanto para el desarrollo morfológico como la diferenciación genética para dicho carácter.

Conocer la variación morfológica y genética de caracteres temprano de araucaria, nos permite entender que la alta variabilidad intraespecífica de la especie comienza en sus estadios tempranos, por lo que mantener estos patrones para araucaria en el mediano y largo plazo deberán ser uno de los objetivos de su conservación y potencial evolutivo ante la incertidumbre del avance del cambio climático.

5. BIBLIOGRAFÍA

AAGESEN, D. 1998. On the northern fringe of the South American temperate forest: The history and conservation of the Monkey-Puzzle tree. *Environmental History* 3 (1):64-85.

AITKEN, S., YEAMAN, S.; HOLLIDAY, J.; WANG, T. Y CURTIS-MCLANE. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95-111.

AITKEN, S. y BEMMELS, J. 2015. Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*. 9(1): 271-290.

ALBERTO, F.; AITKEN, S.; ALÍA, R.; GONZÁLEZ-MARTINEZ, S.; HÄNNINEN, H.; KREMER, A.; LEFÉVRE, F.; LENORMAND, T.; YEAMAN, S.; WHETTEN, R. Y SAVOLAINEN, O. 2013. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biology*. 19 (6): 1645–1661.

APARICIO, A. 2021. Genetic variation of early height growth traits at the xeric limits of *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Austral ecology*. 35:825-836.

APARICIO, A. 2013. Variación genética de la adaptación inicial del ciprés de la Cordillera. Tesis para optar al título de Doctor en Biología. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina. 160p

ARGYRES, A. y SCHMITT, J. 1991. Microgeographical genetic structure of morphological and life history traits in a natural population of *Impatiens capensis*. *Evolution*. 45:178-189

BALOCCHI, F; WINGFIELD, M; AHUMADA, R. Y BARNES. I. 2021. *Pewenomyces kutranfy* gen. nov. et sp. nov. causal agent of an important canker disease on *Araucaria araucana* in Chile. *Plant pathology*. 70(2). 41p

BALZARINI M., BRUNO C., CÓRDOBA M. y TEICH I. 2015. Herramientas en el Análisis Estadístico Multivariado. Escuela Virtual Internacional CAVILA. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. 200p.

BARTHÉLÉMY, D. y CARAGLIO, Y. 2007. Plant Architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*. 99(3): 375-407.

BEKESSY, S.; ALLNUTT, T.; PREMOLI, A.; LARA, A.; BURGMAN, M.; CORTES, M. Y NEWTON, A. 2002a. Genetic variation in the vulnerable and endemic Monkey Puzzle tree, detected using RAPDs. *Heredity*. 88: 243-249.

BEKESSY, S.; SLEEP, D.; STOTT, A.; MENUCCINI, M.; THOMAS, P.; ENNOS, R.; BURGMAN, M.; GARDNER, M. y NEWTON, A. 2002b. Adaptation of Monkey Puzzle to arid environmental reflected by regional differences in stable carbon isotope ratio and allocation to root biomass. *Forest genetic*. 9(1): 63-70.

BEKESSY, S.; ENNOS, R; BURGMAN, M.; NEWTON, A. Y ADES, P. 2003. Neutral DNA markers fail to detect genetic divergence in an ecologically important trait. *Biological conservation* 110: 267-275.

BEKESSY, S; LARA, A; GONZÁLEZ, M; CORTÉS, M; GALLO, L; PREMOLI, A. y NEWTON, A. 2004. Variación en *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucaria o Pehuén). EN: DONOSO, C; PREMOLI, A; GALLO, L. e IPINZA, R. Variación intraespecífica de las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. pp 215-231

BESOAIN, X.; GUAJARDO, J. y CAMPS, R. 2017. First Report of *Diplodia mutila* causing gummy canker in *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch in Chile. *Plant Disease*. 101(7).

BESOAIN, X.; GUAJARDO, J.; LARACH, A.; RIQUELME, N.; GALVEZ, E.; TAPIA, L.; ALVARADO, L.; SARATSCHOFF, T. y CELIS-DIEZ, J. 2019. First Report of *Diplodia seriata* Causing Gummy Canker in *Araucaria araucana* Wild Populations in South-Central Chile. *Plant Disease*. 103(10):1-6.

BITTENCOURT, J. y SEBBENN, A. 2007. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity*. 99:580-591.

BIVAND, R.; ALTMAN, M.; ANSELIN, L.; ASSUNÇÃO, R.; BERKE, O.; ANDREW BERNAT; CBLANCHET, G.; BLANKMEYER, E.; CARVALHO, M.; CHRISTENSEN, B.; CHUN, Y.; DORMANN, C.; DRAY, S.; HALBERSMA, R.; KRAINSKI, E.; LEGENDRE, P.; LEWIN-KOH, N.; HONGFEI LI, CJ. M.; MILLO, G.; MUELLER, W.; ONO, H.; PERES-NETO, P.; PIRAS, G.; REDER, M.;

CTIEFELSDORF, M. y YU, D. 2020. "*spdep*: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics. R package version 0. 1.1-5"

CHAMBEL, M.; CLIMENT, J. y ALÍA, R. 2007. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Annals of forest science*. 64:87-97

CLIMENT, J.; CHAMBEL, M.; LÓPEZ, R.; MUTKE, S.; ALÍA, R. y GIL, L. 2006. Population divergence for heteroblasty in the Canary Island pine (*Pinus canariensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany*. 93(6): 804-848.

CORPORACIÓN NACIONAL FORESTAL (CONAF). 2011. Catastro de los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile. Monitoreo de Cambios y Actualizaciones. Período 1997- 2011. 25 p.

CORPORACIÓN NACIONAL FORESTAL (CONAF). 2020. Consejo de la Sociedad Civil CONAF se interioriza de daño que afecta a araucarias. [En línea]<<https://www.conaf.cl/consejo-de-la-sociedad-civil-conaf-se-interioriza-de-dano-que-afecta-a-araucarias/>> [consulta:12 de abril, 2020].

Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2). 2021. Productos grillados. [En línea] <<http://www.cr2.cl/datos-productos-grillados/>> [consulta: 15 de febrero, 2021].

DAY, M. y GREENWOOD, M. 2011. Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers. In: Meinzer F., Lachenbruch B., Dawson T. (eds) *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. *Tree Physiology*, vol 4. Springer, Dordrecht. pp 91-119.

DONOHUE, K. 2009. Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 364(1520):1059-1074

DONOSO, S., SCHMIDT, H.; PEÑA, K. Y PERRY, F. 2009. Bosques de Araucaria, producción de piñones y sustentabilidad. EN: LIZANA, A. *Araucaria araucana* (Mol) K. Koch, un recurso promisorio. Serie Ciencias Agronómicas N° 14. Universidad de Chile. 5-27pp.

DRAKE, F.; MARTÍN, M.; HERRERA, M.; MOLINA, J.; DRAKE-MARTIN, F. Y MARTÍN, L. 2009. Networking sampling of *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch in Chile and the bordering zone of Argentina: implications for the genetic resources and the sustainable management. *iForest* 2: 207-212.

ETTERSON, J. 2004. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. II Genetic architecture of tree populations reciprocally planted along an environmental gradient in the great plains. *Evolution*. 58(7): 1459–1471.

FICK, S. Y HIJMANS, R. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 37(12): 4302-4315.

GALLO, L.; IZQUIERDO F; SANGUINETTI, L.J; PINNA, A; SIFFREDI, G; AYESA, J; LOPEZ, C; PELLIZA, A; STRIZLER, N; GONZALES PEÑALBA, M; MARESCA L. Y CHAUCHARD, L. 2004. *Araucaria araucana* forest genetic resources in Argentina. 2004. EN: Vinceti, B; Amaral, W. y Meilleur, B. Challenges in managing forest genetic resource for livelihoods: examples from Argentina and Brazil. International. Plant Genetic Resources Institute, Roma, Italia. pp 105-132.

GONZÁLEZ, M.; CORTÉS, M.; GALLO, L.; BEKESY, S.; ECHEVERRIA, C.; IZQUIERDO, F. Y MONTALDO, P. 2013. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. EN: DONOSO, C. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. 2da ed. Chile, Universidad Austral. pp 36-53

GUTIÉRREZ, B. 2019. Análisis de la emergencia de plántulas durante la Viverización de una colección de semillas de 418 familias de *Araucaria Araucana*. *Ciencia e Investigación Forestal*. INFOR. 25(1): 38-41

HERMAN, J. Y SULTAN, S. 2011. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in plant science*. 2, 102: 1-10

HEWITT, N.; KLENK, N.; SMITH, A.; BAZELY. D.; YAN, N.; WOOD, S.; MACLELLAN, J.; LIPSING-MUMME, C. Y HENRIQUEZ, I. 2011. Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation*:1-13.

HOBBS, R. 2001. Synergisms among Habitat Fragmentation, Livestock Grazing, and Biotic Invasions in Southwestern Australia. *Conservation Biology*. 15(6): 1522-1528.

HOLDEREGGER, R.; KAMM, U. y GUGERLI, F. 2006. Adaptive vs neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*. 21: 797-807.

IBÁÑEZ, C. 2017. Incendios de las reservas nacionales Malleco, China Muerta y Parque Nacional Tolhuaca: causas, impactos y acciones desarrollada. EN: VARGAS, R.; GONZÁLEZ, M.; MCWETHY, D.; SANGUINETTI, J.; PAUCHARD, A.; ZAMORANO, C.; CORTES, M.; BANNISTER, J.; FUENTES-RAMÍREZ, A.;

IBÁÑEZ, Y VARGAS, R. Restauración ecológica post-incendios forestales en La Araucanía Andina. Ministerio de Agricultura. pp 7-8.

IPINZA, R. 2018. Migración Asistida: El nuevo paradigma de la conservación en recursos genéticos forestales para la adaptación al cambio climático. Ciencia e Investigación Forestal. INFOR 24(3):69-88.

IPINZA, R.; GUTIÉRREZ, B.; MULLER-USING, S.; MOLINA, M. Y GONZÁLEZ, J. 2019. La migración asistida de la *Araucaria araucana*, plan operacional. Ciencia e Investigación Forestal. INFOR. 25(2):75-88.

IZQUIERDO, F. 2009. Análisis de la diversidad y diferenciación genética del pehuén (*Araucaria araucana*). Tesis de magister en Ecología y manejo de sistemas boscosos. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 67p

LANDE, R. Y SHANNON, S. 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. Evolution 50(1):434-437.

LEGENDRE, P. y FORTIN, M. 2010. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. Molecular Ecology Resource.10(5):831-844.

LEGENDRE, P. Y LEGENDRE, L. 2012. Numerical ecology. 3ra ed. Elsevier. Amsterdam, 990 p

LIU, W., ZHAO, Y., YOU, J., QI, D., ZHOU, Y., CHEN, J., & SONG, Z. 2016. Morphological and genetic variation along a north-to-south transect in *Stipa purpurea*, a dominant grass on the Qinghai-Tibetan Plateau: implications for response to climate change. PloS one, 11(8).

LUSK, C. y LE-QUESNE, C. 2000. Brach whorls of juvenile *Araucaria Araucana* (Molina) Koch: are the formed annually? Revista Chilena de Historia Natural. 73: 497-501.

MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Res. 27: 209–220

MARCHELLI, P.; BAIER, C.; MENGEL, C; ZIEGENHAGEN B. Y GALLO L. 2010. Biogeographic history of the threatened species *Araucaria araucana* (Molina)

K. Koch and implications for conservation: a case study with organelle DNA markers. *Conservation Genetic* 11: 951-963.

MARTÍN, M.; MATTIONI, C.; LUSINI, I.; MOLINA, J.; CHERUBINI, M.; DRAKE, F.; HERRERA, M.; VILLANI, F. Y MARTÍN, L. 2014. New insights into the genetic structure of *Araucaria araucana* forests based on molecular and historic evidence. *Tree Genetic & Genomes* 10:839-851.

MATESANZ, S. y RAMÍREZ-VALIENTE, J. 2019. A review and meta-analysis of intraspecific differences in phenotypic plasticity: Implications to forecast plant responses to climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 28(11): 1682-1694.

METZ, J; LIANCOURT, P; KIGEL, J; HAREL, D; STERNBERG, M; TIELBOERGER, K. 2010. Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology*. 98: 697–704.

MINISTERIO DE AGRICULTURA CHILE (MINAGRI). 1969. Decreto Supremo N° 94: Aprueba reglamento para la explotación de maderas de *Araucaria araucana*. 26 de febrero, 1969. 2 p.

MINISTERIO DE AGRICULTURA CHILE (MINAGRI). 1990. Decreto Supremo N° 43: Declara Monumento Natural a la *Araucaria Araucana*. 3 de abril, 1990. 2 p.

MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE CHILE (MMA). 2018. Decreto Supremo N°79: Aprueba y oficializa clasificación de especies según estado de conservación, decimocuarto proceso. 2 de agosto, 2018. 3 p.

MONDINO. V. 2014. Variación geográfica y genética en caracteres adaptativos iniciales de *Nothofagus pumilio* (Poepp. Et Endl). Krasser en una zona de alta heterogeneidad ambiental. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Buenos Aires. 165p.

MOLINA, J., MARTÍN, A., DRAKE, F., MARTÍN, L. Y HERRERA M. 2015. Fragmentation of *Araucaria araucana* forests in Chile: Quantification and correlation with structural variables. *iForest*:1-9.

NEALE, D. y WHEELER, N. 2019. Phenotypic variation in natural populations. EN: *The conifers: Genomes, variation and evolution*. Springer. Cham, Switzerland. pp 139-180.

OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D., O'HARA, R., SIMPSON, G., SOLYMOS, P., STEVENS, H., SZOECs, E y WAGNER, H. 2020. *vegan*: Community ecology package. R package version 2.5-7. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>

PÉREZ, S. GUERRERO, J. Y GALDAMES R. 2018. First report of *Neofusicoccum nonquaesitum* in Chile causing branch dieback and decline in *Araucaria Araucana*. Plant disease. 102(7):1460

PREMOLI, A.; QUIROGA, P. Y GARDNER, M. 2013. *Araucaria araucana*. The IUCN Red List of Threatened Species. 22 p.

QUEZADA, J. 2008. Historia de incendios en bosques de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch del Parque Nacional Villarrica, a partir de anillos de crecimiento y registros orales. Memoria de Título de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 43 p.

R CORE TEAM. 2020 R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

RABE-HESKETH, S. y SKRONDAL, A. 2008. Dichotomous or binary responses. EN: Multilevel and longitudinal modelling using Stata, Tercera edición. Stata Press. College Station, Texas, Estados Unidos. pp 501-574.

RWEYONGEZA, D; YEH, F. y DHIR, N. 2005. Heritability and correlation for biomass production and allocation in White Spruce seedling. *Silvae Genetica*. 54(4/5): 228-235.

SAAVEDRA, A. Y WILLHITE, E. 2017. Observaciones y Recomendaciones Relacionadas con la Muerte de Ramas y Follaje (Daño Foliar de la *Araucaria araucana* en los Parque Nacionales del Sur-Centro de Chile. Forest Health Protection. Servicio Forestal de los Estados Unidos. 22 p.

SÁENZ-ROMERO, C; O'NEILL, G; AITKEN, S; LINDIG-CISNEROS, R. 2021. Assisted Migration Field Tests in Canada and Mexico: Lessons, Limitations, and Challenges. *Forests* 12(1):19p

SANGUINETTI, J.; VÉLEZ, M.; SALGADO, M.; MARFETAN, A.; TIRANTE, S.; MATTES, H.; AVILA, M.; SZCHOWSKI, A. y VIVIANI, D. 2018. Caracterización desecación del dosel y sanidad de *Araucaria araucana* en Argentina. 32p

SANTIBAÑEZ, F. y SANTIBAÑEZ, P. 2018. Evaluación de las forzantes bioclimáticas en la sustentabilidad de las comunidades de Araucarias en Chile. INFODEP. 36p

ŠIDÁK, Z. 1967. Rectangular Confidence Regions for the Means of Multivariate Normal Distributions. *Journal of the American Statistical Association*. 62(318): 626-633

SORK, V. 2015. Gene flow and natural selection shape spatial patterns of genes in tree populations: implications for evolutionary processes and applications. *Evolutionary Applications*. 9(1): 291–310

SQUILLACE, A. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23(5): 149-156.

TEICH, I. 2012. Análisis de la estructura genética espacial de especies arbóreas y su asociación con la variabilidad fenotípica y ambiental. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 173p.

TEICH, I.; VERGA, A.; LÓPEZ, D.; VEGA, C.; SERSIC, A. Y COACOV, A. 2019. Patrones espaciales de la variabilidad morfológica de *Prosopis alba* Griseb, en el Gran Chaco. EN: VII Reunión Grupo de Genética y Mejoramiento Forestal. 21 al 23 de agosto, 2019. Bella Vista, Corrientes, Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. pp 57-60.

VARGAS-HERNÁNDEZ, J; ADAMS, W. y JOYCE, D. 2003. Quantitative genetic structure stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implication for early selection. *Silvae Genetica*. 52(1): 36-44.

VÉLEZ, M.; MARFETÁN, J.; SALGADO-SALOMÓN, M. y TACCARI, L. 2020. *Mortierella* species from declining *Araucaria araucana* trees in Patagonia, Argentina. *Forest Pathology*. 50(3). 6p

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., y GARNIER, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116(5): 882-892.

WHIGHT, S. y MCCONNAUGHAY, K. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*. 17: 119-131.

WHITE, T., ADAMS, W. Y NEALE, D. 2007. *Forest Genetics*. 1ra ed. CABI International. Wallingford, Inglaterra. 682 p.

ZAMORANO-ELGUETA, C.; Cayuela, L.; González-Espinosa, M.; Lara, A. y Parra-Vázquez, M. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*). *Biological Conservation* 152: 110-118.

ZAS, R; CENDÁN, C. y SAMPEDRO, L. 2013. Mediation of seed provisioning in the transmission of environmental maternal effects in Maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Heredity*. 111: 248-255

ANEXO I. Daño foliar en árboles madre de araucaria

Cuadro 15. Categorías de parámetros evaluados en arboles madres de araucaria en relación a DFA

CATEGORÍA		LOCALIZACION		PORCENTAJE DE COPA	
Sano	1	Sano	1	0%	1
Una rama clorótica	2	Parte baja de copa	2	25% o menos	2
Más de una rama clorótica	3	Parte media de copa	3	25 a 50%	3
Menos de un tercio sano	4	Tercio superior de copa	4	50 a 75%	4
Muerto	5	Toda la copa	5	más de 75%	5
		Muerto	6	Muerto	6

Cuadro 16. Cantidad de árboles madre por población según nivel de afectación de DFA.

Poblacion	Árboles madre																	
	Categoría					Localización						Porcentaje de copa						
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
Villa las araucaria	0	2	21	2	0	0	10	15	0	0	0	0	14	11	0	0	0	
PN Nahuelbuta	0	4	14	3	0	0	3	16	1	1	0	0	6	13	1	1	0	
RN Ralco	0	6	75	13	0	1	38	42	12	1	0	2	53	33	6	0	0	
RN Las Nalcas	0	38	8	0	0	0	14	27	5	0	0	0	12	21	12	1	0	
Lonquimay	0	2	6	0	0	0	7	1	0	0	0	2	6	0	0	0	0	
RN Malalcahuello	0	5	26	0	0	0	12	18	1	0	0	1	11	14	5	0	0	
PN Conguillio	1	2	42	1	0	1	11	32	1	0	0	1	11	25	9	0	0	
Marimenuco	0	2	6	0	0	0	7	1	0	0	0	0	7	1	0	0	0	
Cruzaco	1	4	12	0	0	2	8	7	0	0	0	2	11	4	0	0	0	
Icalma	0	4	34	0	0	0	23	15	0	0	0	0	26	11	0	0	0	
RN Huerquehue	1	4	27	0	0	1	9	22	0	0	0	1	12	14	5	0	0	
PN Villarrica	0	0	44	0	0	0	9	34	0	0	0	0	8	26	10	0	0	

APÉNDICES.

Apéndice I. Correlaciones entre caracteres temprano de araucaria.

Cuadro 17. Correlaciones entre caracteres de araucaria

Correlacion de caracteres morfológico	R de Pearson
$r_{G,NS}$	-0,39
$r_{NS,Ht}$	-0,18
$r_{G,S}$	0,71
$r_{Hi,Ht}$	0,58
$r_{Hi,Hv}$	0,43
$r_{Hi,LR1}$	0,37
$r_{Hi,LR2}$	0,39
$r_{Hi,LT}$	0,55
$r_{Ht,Hv}$	0,54
$r_{Ht,LR1}$	0,39
$r_{Ht,LR2}$	0,35
$r_{Ht,LT}$	0,74
$r_{LR1,LR2}$	0,8
$r_{LR1,LT}$	0,69
$r_{LR2,LT}$	0,71
$r_{G,NS}$	-0,39
$r_{NS,Ht}$	-0,18
$r_{G,S}$	0,71
$r_{Hi,Ht}$	0,58

Apéndice II. Resultados de parámetros genéticos en caracteres morfológicos.

Cuadro 18. Estimación de parámetros genéticos considerando poblaciones y familias.

Carácter morfológico	Modelo	θ	σ^2_f	σ^2_e	media	h2	SEh2	Cvga (%)
Hi	$H_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	1,51	2,71	8,04	1,43	0,42	30,59
Hi	$H_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	1,51	2,71	8,04	0,72	0,21	21,63
Hi	$H_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	1,51	2,71	8,04	1,02	0,3	25,87
Hi	$H_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	1,51	2,71	8,04	1,07	0,32	26,49
Hi	$H_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	1,51	2,71	8,04	0,89		
Hi	$H_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	1,55	2,71	8,04	1,46	0,43	30,98
Hi	$H_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	1,55	2,71	8,04	0,73	0,21	21,91
Hi	$H_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	1,55	2,71	8,04	0,73	0,25	26,2
Hi	$H_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	1,55	2,71	8,04	1,09	0,25	26,83
Hi	$H_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	1,55	2,71	8,04	0,9		
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	2,31	2,86	13,79	1,79	0,46	22,02
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	2,31	2,86	13,79	0,89	0,23	15,57
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	2,31	2,86	13,79	1,28	0,33	18,62
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	2,31	2,86	13,79	1,34	0,34	19,07
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	2,31	2,86	13,79	1,11		
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	2,7	2,86	13,79	1,94	0,48	23,83
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	2,7	2,86	13,79	0,97	0,24	16,85
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	2,7	2,86	13,79	0,97	0,28	20,15
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	2,7	2,86	13,79	1,46	0,36	20,64
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	2,7	2,86	13,79	1,2		
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	9,54	14,89	17,14	1,56	0,42	36,05

Lt	$Lt_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	9,54	14,89	17,14	0,78	0,21	25,49
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	9,54	14,89	17,14	1,12	0,3	30,48
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	9,54	14,89	17,14	1,17	0,32	31,22
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	9,54	14,89	17,14	0,97		
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	12,93	14,89	17,14	1,86	0,47	41,98
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	12,93	14,89	17,14	0,93	0,23	29,68
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	12,93	14,89	17,14	1,3	0,27	35,49
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	12,93	14,89	17,14	1,39	0,28	36,35
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	12,93	14,89	17,14	1,15		
R	$R_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	1,41	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	1,41	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	1,41	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	1,41	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + P_i + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	1,41	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,125	2,22	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,25	2,22	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,175	2,22	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,166	2,22	$\pi^2/3$				
R	$R_{ijk} = \mu + F_j(P_i) + \varepsilon_{ijk}$	0,202	2,22	$\pi^2/3$				

Cuadro 19. Estimación de parámetros genéticos considerando grupo geográfico, poblaciones y familias

Carácter morfológico	Modelo	θ	σ^2_f	σ^2_e	media	h2	SEh2	Cvga (%)
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	1,53	2,71	8,04	1,44	0,4	30,72
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	1,53	2,71	8,04	1,08	0,3	26,6
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	1,53	2,71	8,04	1,03	0,29	25,97
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	1,53	2,71	8,04	0,72	0,2	21,72
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	1,53	2,71	8,04	0,89	0,22	21,72
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	1,52	2,71	8,04	1,43	0,4	30,62
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	1,52	2,71	8,04	1,08	0,3	26,51
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	1,52	2,71	8,04	1,03	0,29	25,89
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	1,52	2,71	8,04	0,72	0,2	21,65
Hi	$H_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	1,52	2,71	8,04	0,89	0,22	24,08
Hi	$H_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,25	1,53	2,71	8,04	1,44	0,4	30,7
Hi	$H_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,166	1,53	2,71	8,04	1,08	0,3	26,59
Hi	$H_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,175	1,53	2,71	8,04	1,03	0,29	25,96
Hi	$H_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,125	1,53	2,71	8,04	0,72	0,2	21,71
Hi	$H_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,202	1,53	2,71	8,04	0,89	0,22	24,15
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	2,34	2,86	13,79	1,8	0,46	22,17
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	2,34	2,86	13,79	1,35	0,35	19,2
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	2,34	2,86	13,79	1,29	0,33	18,75
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	2,34	2,86	13,79	0,9	0,23	15,68
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	2,34	2,86	13,79	1,11	0,25	17,44
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	2,3	2,86	13,79	1,79	0,46	22,01
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	2,3	2,86	13,79	1,34	0,34	19,06
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	2,3	2,86	13,79	1,28	0,33	18,61
Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	2,3	2,86	13,79	0,89	0,23	15,56

Ht	$Ht_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	2,3	2,86	13,79	1,1	0,25	17,31
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,25	2,34	2,86	13,79	1,8	0,46	22,17
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,166	2,34	2,86	13,79	1,35	0,35	19,2
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,175	2,34	2,86	13,79	1,29	0,33	18,75
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,125	2,34	2,86	13,79	0,9	0,23	15,68
Ht	$Ht_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,202	2,34	2,86	13,79	1,11	0,25	17,44
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	9,31	14,89	17,14	1,54	0,42	35,61
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	9,31	14,89	17,14	1,15	0,32	30,84
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	9,31	14,89	17,14	1,1	0,3	30,11
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	9,31	14,89	17,14	0,77	0,21	25,18
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	9,31	14,89	17,14	0,95	0,23	28,01
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	9,31	14,89	17,14	1,54	0,42	35,61
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	9,31	14,89	17,14	1,15	0,32	30,84
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	9,31	14,89	17,14	1,1	0,3	30,11
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	9,31	14,89	17,14	0,77	0,23	25,18
Lt	$Lt_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	9,31	14,89	17,14	0,95	0,23	28,01
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,25	9,31	14,89	17,14	1,54	0,42	35,61
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,166	9,31	14,89	17,14	1,15	0,32	30,84
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,175	9,31	14,89	17,14	1,1	0,3	30,11
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,125	9,31	14,89	17,14	0,77	0,21	25,18
Lt	$Lt_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,202	9,31	14,89	17,14	0,95	0,23	25,18
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	1,25	$\pi^2/3$	0,43			
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	1,25	$\pi^2/3$	0,43			
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	1,25	$\pi^2/3$	0,43			
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	1,25	$\pi^2/3$	0,43			

R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,25	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,166	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,175	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,125	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijkl} = \mu + G_i + P_j + F_k(P_j) + \varepsilon_{ijkl}$	0,202	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,25	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,166	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,175	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,125	1,25	$\pi^2/3$	0,43
R	$R_{ijk} = \mu + G_i + F_j + \varepsilon_{ijk}$	0,202	1,25	$\pi^2/3$	0,43
