

Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile

Seed germination and dormancy strategies of temperate rain forest species in Chiloé, Chile

JAVIER FIGUEROA, JUAN J. ARMESTO
y JUAN F. HERNANDEZ

Departamento de Biología, Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile,
Casilla 653, Santiago, Chile
E-mail: jfiguero@pregrado.ciencias.uchile.cl

RESUMEN

Para investigar la presencia de mecanismos de latencia, se realizaron pruebas de germinación en 46 especies del bosque templado de la Isla de Chiloé, incluyendo árboles, arbustos, enredaderas, hemiparásitos y hierbas. Dentro de una semana de la colecta en terreno todas las semillas, removidas del fruto, fueron divididas en dos grupos: (1) un grupo de semillas fueron germinadas en una cámara a temperatura controlada (20/10°C), sin pretratamiento, y (2) un segundo grupo fueron sometidas a una estratificación fría (5°C) por un período de 40 días y luego germinadas bajo las mismas condiciones que en (1). El 54% de las especies fueron afectadas por la estratificación. En 11% de las especies cuya germinación es mucho menor en las semillas no estratificadas, existe evidencia de una profunda latencia innata que sería interrumpida por la estratificación en frío. En 22% de las especies la estratificación aceleró la germinación, pero no afectó el porcentaje final de semillas germinadas. En otro 11% de las especies la estratificación redujo los porcentajes de germinación respecto al control. La germinación inmediata, ausencia de latencia innata, fue el síndrome más frecuente en las especies del bosque de Chiloé (63% de las especies). Un 38% de las especies combinan la estrategia de germinación inmediata con la sincronía de la germinación, es decir, $\geq 90\%$ de las semillas germinaron dentro del primer mes, independientemente de la procedencia de los individuos. La estrategia de germinación inmediata observada en la mayoría de las especies del bosque templado de Chiloé es común en especies de bosques tropicales, pero infrecuente en bosques templados del hemisferio norte, donde predominan la germinación retardada y la latencia innata.

Palabras clave: estratificación fría, estrategia de germinación, latencia innata, bosque templado de Sudamérica.

ABSTRACT

To investigate the presence of dormancy mechanisms, we conducted comparable germination assays for 46 species of the temperate forests of Chiloé Island, including trees, shrubs, vines, hemiparasites and herbs. Within one week of field collection, all seeds, devoided of pulp or fruit structures, were divided in two groups: (1) half of the seeds were placed in a germination chamber under controlled temperature (20/10°C), without any previous treatment; and (2) the second half of the seeds were stratified at 5°C for a period of 40 days and then germinated under the same temperature conditions as group (1). Stratification affected seed germination in 54% of the species. For 11% of the species, cold stratification seems to break innate dormancy because the final percentage of germination was much lower for non-stratified seeds. Germination rates were increased by cold stratification in 22% of the species, without altering the final germination percentage. In another 11% of the species cold stratification resulted in reduced germination compared to non-stratified seeds. The most common germination strategy among temperate forest species in Chiloé was rapid germination and apparent lack of innate dormancy mechanisms (63% of all species). In 38% of the species, rapid germination was also synchronous, i.e., $\geq 90\%$ of the seeds germinated within one month regardless of seed sources. The strategy of germinating immediately after fruit ripening observed in the majority of temperate rain forest species in Chiloé is also common among plant species in many tropical forests, but it is unusual among species in temperate forests of the northern hemisphere, where delayed germination and innate dormancy predominate.

Key words: cold stratification, germination strategies, innate dormancy, temperate forest of South America.

INTRODUCCION

La regeneración de las plantas con semillas depende en gran medida de la dispersión de sus propágulos a los sitios adecuados para la

germinación (McDonnell 1986, Howe 1986, McClanahan & Wolfe 1993, Herrera et al. 1994). Los propágulos, a través de diferentes mecanismos, pueden dispersarse en el espacio y en el tiempo (Venable & Brown 1988,

Venable & Lawlor 1980). La dispersión en el espacio depende de características anatómicas y, frecuentemente, características nutritivas de frutos y semillas que permiten su diseminación lejos de la planta madre (Van der Pijl 1982, Howe & Smallwood 1982, Howe 1986, Martínez del Río et al. 1992). La dispersión en el tiempo depende de características fisiológicas y estructurales de la semilla que afectan la latencia y su capacidad de sobrevivir almacenadas en el suelo por largos períodos (Harper 1977, Thompson & Grime 1979).

El consumo de frutos por aves frugívoras determina la dispersión en el espacio de la mayoría de las especies en bosques de la Isla de Chiloé (Armesto et al. 1987, Armesto & Rozzi 1989, Sabag 1993, Hernández 1995). Sin embargo, no se conoce la capacidad de dispersión de estas semillas en el tiempo, es decir, sus posibles mecanismos de latencia, y sólo existen limitadas referencias sobre la germinación de especies leñosas de los bosques de Chiloé (Donoso et al. 1980, Donoso & Escobar 1986, Escobar & Donoso 1986).

Los mecanismos de latencia están asociados generalmente a la presencia de condiciones desfavorables durante el período de la diseminación de las semillas (Angevine & Chabot 1979, Keeley 1991, Probert 1992). En regiones templadas del hemisferio norte, donde existe una marcada estación fría, las semillas de especies leñosas que fructifican en otoño poseen latencia innata y requieren una estratificación fría para interrumpirla (Angevine & Chabot 1979, Grime et al. 1981, Baskin & Baskin 1988, Probert 1992, Rees 1993). En ambientes menos estacionales, donde el estrés ambiental para el establecimiento de las plántulas es bajo, muchas plantas producen semillas que germinan inmediatamente postmaduración del fruto, sin latencia innata (Ng 1978, 1980; Garwood 1982, 1983).

El objetivo de este trabajo es poner a prueba la hipótesis de que en especies del bosque templado de Chiloé predominaría un síndrome de germinación retardada, con una latencia innata que sería interrumpida por las bajas temperaturas del invierno, tal como ocurre en bosques templados del hemisferio norte.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

La recolección de las semillas para este trabajo se realizó principalmente en la localidad de Huelden (41°55'S - 73°32'W) que se ubica en la costa noreste de la Isla Grande de Chiloé (Bahía de Linao), a 11 km de Chacao. Secundariamente, se recolectaron semillas en las localidades de Piruquina (42°24'S - 74°49'W), 14 km al noroeste de Castro, a una altitud de 150-200 m, en la vertiente oriental de la cordillera de Piuchué. También se colectaron semillas en los terrenos de la Estación Biológica "Senda Darwin", 10 km al norte de Ancud, junto a la Ruta 5.

El clima del archipiélago de Chiloé es templado-húmedo con una fuerte influencia oceánica. La precipitación promedio anual en Morro Lobos, la estación meteorológica más cercana a Huelden, es de 2.245 mm, y en Castro, la estación más cercana a Piruquina, es de 1.598,5 mm. La temperatura promedio anual en Morro Lobos es 9,5°C y en Castro es de 11,6°C. En ambas localidades se registra una fuerte influencia mediterránea, traducida en una disminución de las precipitaciones en el período estival (Di Castri & Hajek 1976).

Los bosques de Chiloé en tierras bajas y de mediana altitud son del tipo siempreverde, de hojas anchas (Veblen & Schegel 1982). Los bosques son dominados por grandes árboles emergentes de *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, *Weinmannia trichosperma* Cav, *Laurelia philippiana* Looser y *Eucryphia cordifolia* Cav, que alcanzan hasta los 40 m de altura con un subdosel de Mirtáceas (Donoso et al. 1984, Donoso et al. 1985, Armesto & Figueroa 1987). El dosel es muy rico en epífitas, incluyendo helechos y enredaderas leñosas. Los arbustos son comunes en sitios abiertos y márgenes de bosque, pero están ausentes del sotobosque.

En tierras bajas los bosques han sido extensamente fragmentados y alterados por la acción humana –por medio de fuegos, tala y pastoreo–. Se ha generado un mosaico de pastizales, campos agrícolas y vegetación boscosa secundaria, constituida por especies arbóreas y arbustivas como *Drimys winteri* J.R. et G. Forster, *Rhaphithamnus spinosus*

(A.L. Juss.) Mold., *Berberis* spp. y Mirtáceas.

Ensayos de germinación

Una cantidad de 300 a 600 semillas por especie fueron colectadas directamente de al menos 5 individuos por especie. Las colecciones se realizaron mensualmente, a través de todo el año 1995, en coincidencia con los períodos de máxima fructificación de cada una de las especies seleccionadas (Smith-Ramírez & Armesto 1994). Las semillas fueron extraídas de los frutos, mezcladas y almacenadas a temperatura ambiente en el laboratorio hasta el momento de la siembra.

Las semillas fueron sembradas en placas Petri de vidrio sobre y bajo papel húmedo, siempre dentro de la primera semana después de la cosecha. Las semillas fueron regadas inicialmente –y cuando fue necesario– con una solución de fungicida comercial (CAP-TAN). Se sembraron cincuenta semillas por placa con tres réplicas para cada especie. Las placas fueron incubadas en una cámara de germinación con ambiente controlado. Se eligió un ciclo térmico de 20/10°C (condición que representa el promedio aproximado de verano en la Isla Grande de Chiloé y las condiciones óptimas para especies templadas), con un fotoperíodo de 12 h luz y una humedad relativa del 70%.

Se consideró que una semilla estaba germinada cuando quedó expuesta la radícula u otra estructura (e.g., cotiledones en *Myrceugenia*). Las semillas germinadas se contaron cada dos días durante los primeros cuatro meses, y, posteriormente, dos veces por semana hasta el término del experimento. Los ensayos para cada especie fueron detenidos cuando no se obtuvo ninguna germinación durante 60 días consecutivos.

Para evaluar la importancia del frío sobre la capacidad de germinación, las semillas de todas las especies fueron incubadas bajo condiciones de una estratificación fría-húmeda (5°C aprox.) por 40 días, previo a la siembra.

Considerando la velocidad de la germinación, las especies fueron clasificadas como especies con germinación inmediata o retardada. Cuando germinó por lo menos una semilla durante el primer mes desde la siembra, la especie se clasificó en el grupo de germinación

inmediata. Considerando la forma de la curva de germinación, las especies se clasificaron en sincrónicas y asincrónicas. Si $\geq 90\%$ de las semillas germinadas responden durante un solo mes, la especie se clasificó como sincrónica. Ambas categorías fueron definidas por Ray & Brown (1994). Debido a nuestro propósito comparativo, en este trabajo no se presentan los porcentajes finales de germinación para cada tratamiento, sino que se comparan los porcentajes de germinación a los 30 y 90 días desde la fecha de siembra, con y sin estratificación (Tabla 1).

Para evaluar el efecto de la estratificación sobre la germinación de las semillas se realizaron pruebas de *t* por especie, aplicando la transformación arcoseno sobre los porcentajes de germinación (Sokal & Rohlf 1969).

RESULTADOS

De las 46 especies incluidas en los ensayos, 25 (54%) presentaron semillas sensibles a la estratificación (Tabla 1), es decir, su porcentaje de germinación al cabo de un período fijo de tiempo fue incrementado o reducido por este pretratamiento. Las semillas de los árboles *Caldcluvia paniculata*, *Drimys winteri*, *Laureliopsis philippiana*, *Laurelia sempervirens* y de la hierba *Hedyotis salzmanii* requirieron de la estratificación fría para que algunas de sus semillas germinaran (Tabla 1). Este grupo, cuya latencia es rota por la estratificación en frío, representó el 11% de las especies estudiadas.

La estratificación aumentó los porcentajes de germinación de otras 5 especies (11%), pero en este caso la estratificación no fue condición necesaria para iniciar la germinación (Tabla 1).

La germinación de *Aextoxicon punctatum*, *Amomyrtus luma*, *Amomyrtus meli*, *Aristotelia chilensis*, *Griselinia racemosa*, *Myrteola nummularia* y *Ugni molinae* fue acelerada por el pretratamiento de estratificación, observándose diferencias a los 60 y 90 días (Tabla 1); sin embargo no existieron diferencias significativas en los porcentajes finales de semillas germinadas entre los grupos con y sin estratificación (datos no publicados). La germinación de *Relbunium hipocarpium*, *Luma apiculata* y *Berberis*

TABLA I

Porcentaje de germinación de semillas de especies del bosque templado-húmedo de Chiloé en laboratorio, con (c/trat) y sin (s/trat) estratificación por 40 días a 4°C. Los valores representan medias ± 1 desviación estándar, (*) indican diferencias significativas (prueba de t, $p < 0,05$) entre semillas estratificadas y no estratificadas. Datos de las siguientes especies provienen de los trabajos citados: *Drimys winteri* (Donoso & Cabello 1978), *Fitzroya cupressoides* (Donoso et al. 1980), *Laurelia sempervirens* (Escobar & Donoso 1986), *Lomatia hirsuta* (Donoso & Escobar 1986), *Pilgerodendron uviferum* (Donoso et al. 1980).

Percentage of seeds of temperate rainforest species from Chiloé that germinated in the laboratory with (c/trat) and without (s/trat) stratification for 40 days at 4°C. Values are means ± 1 SD. (*) indicate significant differences between means for stratified and non-stratified seeds (t-test, $p < 0.05$). Data for the following species come from the sources indicated: *Drimys winteri* (Donoso & Cabello 1978), *Fitzroya cupressoides* (Donoso et al. 1980), *Laurelia sempervirens* (Escobar & Donoso 1986), *Lomatia hirsuta* (Donoso & Escobar 1986), *Pilgerodendron uviferum* (Donoso et al. 1980).

Especie	Forma de vida	% germinación 30 días		% germinación 90 días	
		s/trat	c/trat	s/trat	c/trat
<i>Aextoxicon punctatum</i>	árbol	0	1 \pm 2	24 \pm 13	64 \pm 1*
<i>Amomyrtus luma</i>	árbol	0	0	0,8 \pm 1	10 \pm 3*
<i>Amomyrtus meli</i>	árbol	0	4 \pm 0	6 \pm 2	77 \pm 9*
<i>Aristotelia chilensis</i>	árbol	0	2 \pm 1	22 \pm 8	39 \pm 8*
<i>Baccharis magellanica</i>	arbusto	24 \pm 14	37 \pm 18	24 \pm 14	37 \pm 18
<i>Berberis buxifolia</i>	arbusto	0	22 \pm 9*	39 \pm 20	56 \pm 3
<i>Berberis darwinii</i>	arbusto	0	0	13 \pm 4	16 \pm 4
<i>Calcluvia paniculata</i> §	árbol	0	9*	0	9*
<i>Drimys winteri</i> ¶	árbol	–	–	0	26*
<i>Embothrium coccineum</i>	árbol	79 \pm 2	91 \pm 5*	92 \pm 4	99 \pm 1*
<i>Escallonia rubra</i>	arbusto	46 \pm 4	43 \pm 11	46 \pm 4	43 \pm 11
<i>Eucryphia cordifolia</i>	árbol	85 \pm 8	81 \pm 1	85 \pm 8	81 \pm 1
<i>Fitzroya cupressoides</i>	árbol	12 \pm 5	21 \pm 7	–	–
<i>Fuchsia magellanica</i>	arbusto	90 \pm 4	94 \pm 4	90 \pm 4	94 \pm 4
<i>Gaultheria insana</i>	arbusto	0,7 \pm 1	0,7 \pm 1	7 \pm 5	0,7 \pm 1
<i>Gaultheria mucronata</i>	arbusto	20 \pm 7	30 \pm 8	63 \pm 10	61 \pm 8
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	arbusto	50 \pm 15	51 \pm 3	60 \pm 15	63 \pm 3
<i>Gevuina avellana</i>	árbol	0	3 \pm 2	3 \pm 1	14 \pm 4*
<i>Gratiola peruviana</i>	hierba	34 \pm 8	33 \pm 11	34 \pm 8	33 \pm 11
<i>Griselinia racemosa</i>	enredadera	2 \pm 0	19 \pm 6*	23 \pm 5	81 \pm 6*
<i>Gunnera chilensis</i>	hierba	72 \pm 4	3 \pm 6*	77 \pm 4	45 \pm 19*
<i>Hedyotis salzmännii</i>	hierba	0	61 \pm 28*	0	61 \pm 28*
<i>Hydrangea serratifolia</i>	enredadera	1 \pm 2	0	25 \pm 14	1 \pm 2*
<i>Laureliopsis philippiana</i>	árbol	0	0	0	28 \pm 7*
<i>Laurelia sempervirens</i>	árbol	0	33 \pm 8*	–	–
<i>Lepidoceras kingii</i>	hemiparásito	23 \pm 5	20 \pm 15	23 \pm 5	20 \pm 15
<i>Lomatia ferruginea</i>	árbol	51 \pm 20	29 \pm 20	51 \pm 20	29 \pm 20
<i>Lomatia hirsuta</i>	árbol	1 \pm 1	53 \pm 10*	–	–
<i>Luma apiculata</i>	árbol	31 \pm 5	74 \pm 12*	83 \pm 11	79 \pm 6
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	enredadera	0	0	5 \pm 1	2 \pm 2
<i>Luzuriaga radicans</i>	enredadera	0	0	2 \pm 1	0
<i>Mitraria coccinea</i>	epífita	2 \pm 0	2 \pm 2	13 \pm 1	25 \pm 13
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i>	árbol	88 \pm 6	25 \pm 21*	88 \pm 6	25 \pm 21*
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	arbusto	65 \pm 5	–	65 \pm 5	–
<i>Myrceugenia planipes</i>	árbol	99 \pm 2	3 \pm 3*	99 \pm 2	3 \pm 3*
<i>Myrteola nummularia</i>	arbusto	1 \pm 1	0,6 \pm 1	1 \pm 1	18 \pm 5*
<i>Nertera granadensis</i>	enredadera	99 \pm 1	99 \pm 1	99 \pm 1	99 \pm 1
<i>Pilgerodendron uviferum</i>	árbol	4 \pm 2	73 \pm 7*	–	–

TABLA I (Continuación)

Especie	Forma de vida	% germinación 30 días		% germinación 90 días	
		s/trat	c/trat	s/trat	c/trat
<i>Podocarpus nubigena</i>	árbol	0	0	0	0
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	árbol	16±7	41±8*	80±5	48±15*
<i>Relbunium hypocarpium</i>	epífita	39±8	77±17*	89±3	93±4
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	árbol	0	0	1±1	25±8*
<i>Tepualia stipularis</i> ¥	árbol	31±15	46	31±15	46
<i>Tristerix corymbosus</i>	hemiparásito	60±5	–	60±5	–
<i>Ugni candollei</i>	arbusto	0,6±1	1±2	25±6	22±12
<i>Ugni molinae</i>	arbusto	26±10	66±3*	67±5	82±4*

(§) No hubo suficientes semillas para las réplicas. El dato corresponde al número de semillas germinadas. Se realizó una prueba no paramétrica (test de signos, $p < 0,05$).

(¶) En la publicación original no se especifica el grado de dispersión del promedio. El ensayo duró 60 días.

(¥) El porcentaje de germinación c/trat corresponde a una sola réplica.

(–) No se realizaron ensayos.

buxifolia también fue acelerada por la estratificación (ver Tabla 1) pero a una tasa menor, ya que la diferencia en la germinación desaparece a los 90 días.

En otras cinco especies (11%) la estratificación en frío disminuyó los porcentajes de germinación con respecto al control –sin pretratamiento– posiblemente afectando la viabilidad de las semillas, o estimulando una latencia secundaria (Tabla 1).

Veintinueve especies (63%) comenzaron a germinar desde el primer mes después de la siembra, definida como germinación inmediata (Tabla 2). Trece especies (38%) presentaron, además de una germinación inmediata, una germinación sincrónica (Tabla 2), es decir, la germinación se completó dentro del primer mes desde la siembra, sin necesidad de pretratamiento. La mayoría de las especies en este último grupo (62%) alcanzaron una germinación postcosecha alto, es decir, un porcentaje de germinación superior al 50% (Tabla 2).

El 65% de las especies de la Tabla 2 presentaron una germinación final $\geq 50\%$ bajo condiciones de laboratorio, en semillas sin estratificar. Sólo 3 especies (8%) presentaron una germinación $< 15\%$ (Tabla 2). Estos datos representan el porcentaje de germinación al finalizar el ensayo y no toman en cuenta la velocidad de la germinación. Por ejemplo, *Myrteola nummularia* alcanzó un porcentaje final de germinación sobre el 90% en un pe-

ríodo mayor a 3 meses; en cambio, *Myrceugenia planipes* alcanzó un 90% de germinación antes de los 30 días.

Las semillas de *Luzuriaga polyphylla*, *Luzuriaga radicans* y *Rhaphithamnus spinosus* exhibieron una germinación $\leq 10\%$ en ensayos de más de 90 días de duración (Tabla 1). Sin embargo, sus semillas postcosecha registraron casi un 100% de viabilidad cuando fueron analizadas con tetrazolium, lo cual sugiere que estas especies requieren condiciones de germinación diferentes a las aplicadas en los ensayos de laboratorio. Estudios de germinación realizados en terreno mostraron, en *Luzuriaga radicans* y *L. polyphylla*, altos porcentajes de germinación durante el invierno (J. Figueroa, datos no publicados).

DISCUSION

Nuestros datos revelaron que en el bosque de Chiloé existe una representación moderada del síndrome de germinación predominante en especies templadas del hemisferio norte, la germinación retardada (Angevine & Chabot 1979, Grime et al. 1981, Baskin & Baskin 1988, Probert 1992, Rees 1993). La estratificación en frío fue una condición necesaria para la germinación de tan sólo cuatro especies de árboles y una hierba, aunque en un 22% adicional la estratificación aceleró

TABLA 2

Parámetros de la germinación de semillas postcosecha en especies del bosque templado-húmedo de Chiloé, bajo condiciones experimentales mencionados en métodos

Germination parameters of seeds in the temperate rain forest of Chiloé, under experimental conditions defined in methods

Especie	Respuesta germinativa (1)	Patrón de germinación (2)	Potencial germinativo (3)
<i>Aextoxicon punctatum</i>	retardada	asincrónica	alta
<i>Amomyrtus luma</i>	retardada	asincrónica	alta
<i>Amomyrtus meli</i>	retardada	asincrónico	alta
<i>Aristotelia chilensis</i>	retardada	asincrónico	alta
<i>Baccharis magellanica</i>	inmediata	sincrónico	media
<i>Berberis buxifolia</i>	retardada	asincrónico	alta
<i>Berberis darwinii</i>	retardada	asincrónico	alta
<i>Caldcluvia paniculata</i>	negativa	—	—
<i>Drimys winteri</i>	negativa	—	—
<i>Embothrium coccineum</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Escallonia rubra</i>	inmediata	sincrónico	media
<i>Eucryphia cordifolia</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Fitzroya cupressoides</i>	inmediata	—	—
<i>Fuchsia magellanica</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Gaultheria insana</i>	inmediata	asincrónico	media
<i>Gaultheria mucronata</i>	inmediata	asincrónico	media
<i>Gaultheria phillyearifolia</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Gevuina avellana</i>	retardada	—	media
<i>Gratiola peruviana</i>	inmediata	sincrónico	media
<i>Griselinia racemosa</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Gunnera chilensis</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Hedyotis salzmanii</i>	negativa	—	—
<i>Hydrangea serratifolia</i>	inmediata	asincrónico	media
<i>Laureliopsis philippiana</i>	negativa	—	—
<i>Laurelia sempervirens</i>	negativa	—	—
<i>Lepidoceras kingii</i>	inmediata	sincrónico	media
<i>Lomatia ferruginea</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Lomatia hirsuta</i>	inmediata	—	—
<i>Luma apiculata</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Luzuriaga radicans</i>	retardada	asincrónico	bajo
<i>Mitraria coccinea</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Myrceugenia planipes</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Myrteola nummularia</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Nertera granadensis</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Pilgerodendron uviferum</i>	inmediata	—	—
<i>Podocarpus nubigena</i>	negativa	—	—
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Relbunium hypocarpium</i>	inmediata	asincrónico	alta
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	retardada	asincrónico	bajo
<i>Tepualia stipularis</i>	inmediata	sincrónico	media
<i>Tristerix corymbosus</i>	inmediata	sincrónico	alta
<i>Ugni candollei</i>	retardada	asincrónico	media
<i>Ugni molinae</i>	inmediata	asincrónico	alta

- (1) Respuesta germinativa: inmediata (la germinación comenzó antes de 4 semanas); retardada (la germinación comenzó después de 4 semanas); negativa (no se registró germinación).
(2) Patrón de germinación: sincrónico ($\geq 90\%$ de las semillas germinadas lo hicieron durante un solo mes), asincrónico ($>10\%$ de las semillas germinan en distintos meses).
(3) Porcentaje de germinación final obtenido en ensayos postcosecha, $>50\%$ (alta), 15-49% (media), $<15\%$ (baja).
(–) No existen datos disponibles para la especie para ese parámetro.

la germinación. En su ambiente natural, las especies que presentan estos dos últimos tipos de respuesta positiva a la estratificación tenderían a germinar principalmente a finales del invierno o comienzos de primavera. Sin embargo, la amplitud de la época de la germinación podría variar entre ambos grupos. Aquellas especies cuyas tasas de germinación son aceleradas por el tratamiento de estratificación podrían presentar períodos de germinación más extendidos, con baja estacionalidad. Por el contrario, la germinación en terreno de las especies que no germinan sin estratificación, presentarían una estacionalidad marcada.

Las distintas estrategias de germinación podrían representar importantes diferencias en la potencialidad de las semillas para permanecer viables en el suelo por períodos prolongados (Harper 1977, Thompson & Grime 1978). Aquellas especies que presentan una germinación inmediata y además sincrónica no formarían un banco de semillas en el suelo, por ejemplo especies del género *Myrceugenia*. Especies cuyas semillas requieren estratificación para germinar serían capaces de permanecer viables por más tiempo en el suelo, formando un banco de semillas. Las especies cuya germinación es acelerada por la estratificación tendrían bancos de semillas de vida corta o transientes (sensu Thompson & Grime 1978).

Hay especies, como *Pseudopanax laetevirens* y *Gunnera chilensis*, que tienen germinación inmediata pero podrían llegar a formar un banco de semillas transiente (sensu Thompson & Grime 1978) debido a que presentan una germinación asincrónica.

El síndrome más común para las especies de Chiloé (63%) es también el más común en especies tropicales, es decir, la germinación inmediata postcosecha, sin latencia innata. La germinación inmediata está representada en más del 80% de las especies de un bosque seco tropical del Caribe (Ray & Brown 1994). En bosques tropicales húmedos, la mayoría de las semillas son recalcitrantes y germinan rápidamente después de la dispersión (Macedo 1977, Ng 1978, 1980; Alexandre 1980, Fenner 1985, Garwood 1989).

Esta similitud podría deberse a la presencia de rasgos fisiológicos ancestrales de las

semillas de la flora de origen tropical y neotropical, que constituye la mayoría en la región de estudio y en la flora templada del sur de Chile (Arroyo et al. 1996). También esta similitud con especies de bosques tropicales podría deberse a la presencia mayoritaria, en ambos tipos de comunidades boscosas, de una dispersión de propágulos asistida por animales (Armesto & Rozzi 1989). Especies con dispersión dirigida, asociada a vectores bióticos, no sufrirían fuertes presiones selectivas para una latencia prolongada (Venable & Brown 1988).

No encontramos ninguna asociación entre especies que fructificaban en otoño y la presencia de latencia, que podría ser interrumpida por las bajas temperaturas del invierno. Sin embargo, son necesarios más estudios para determinar si las especies que fructifican en otoño poseen semillas que adquieren una latencia transitoria inducida por temperaturas de alrededor de los 5°C. Este patrón "evitaría" la germinación en invierno y fue sugerido para especies leñosas del bosque montano de Tasmania (Read 1989).

En ambientes sin estacionalidad marcada, la germinación inmediata reduciría la mortalidad de las semillas en el suelo por acción deletérea de agentes físicos y bióticos (Rees 1994). En estos ambientes no sería frecuente observar mecanismos de dispersión en el tiempo, como la latencia (Fenner 1985, Venable & Brow 1988).

Sin embargo, la dispersión en el tiempo es también frecuente en especies pioneras de bosques tropicales (Fenner 1980, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1982). En especies con germinación inmediata, el proceso de germinación podría retardarse por exposición a las longitudes de onda ricas en rojo lejano, característicos de los sitios bajo el dosel arbóreo, o al quedar enterradas bajo el suelo. Este es el mecanismo de latencia inducida por luz roja lejana o latencia fotoblástica que ha sido detectada en especies pioneras de bosques tropicales o especies invasoras de sitios perturbados en zonas templadas (Fenner 1980, Grime et al. 1981, Gross 1985, Marks & Nwachuko 1986, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984). Un mecanismo similar de latencia inducida ha sido detectado en algunas especies leñosas (*Luma apiculata*, *Fuchsia magellanica* y *Gaultheria mucro-*

nata) y no leñosas (*Gunnera chilensis* y *Nertera granadensis*) que crecen en sitios abiertos del bosque siempreverde de Chiloé (J. Figueroa, datos no publicados). Este mecanismo podría retardar la germinación en terreno y potenciar la dispersión en el tiempo en especies pioneras.

En resumen, los resultados de este estudio indican que las estrategias detectadas en especies del bosque templado-húmedo de Chiloé son similares a las que se encuentran en bosques de zonas tropicales. Nuestros resultados indican que una proporción minoritaria de las especies del bosque de Chiloé tienen germinación retardada, característica que es común en las especies de bosques de zonas templadas del hemisferio norte.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a G. Fernández, R. Bustamante, C. Lusk, F. Mazardo, C. Smith, M.T.K. Arroyo, S. Castro y en especial a los revisores anónimos que con sus valiosas sugerencias permitieron avances sustanciales del manuscrito. Este estudio ha sido financiado por Fondecyt 2950071, Fondecyt 1950461, Depto. Postgrado y Postítulo-Universidad de Chile: Beca PG-95 y la Fundación A.W. Mellon. Esta es una contribución al Programa de Estudios de Bosques Nativos de la Universidad de Chile y es la Publicación N° 6 de la Estación Biológica "Senda Darwin".

LITERATURA CITADA

- ALEXANDRE DY (1980) Caractère saisonnier de la fructification dan un forêt hygrophile de Côte-d'Ivoire. *Revue d'Écologie (Terre Vie)* 34: 335-359.
- ANGEVINE MV & BF CHABOT (1979) Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig O, S Jain, G Johnson & P Raven (eds) *Topics in plant population biology*: 188-206. Columbia University Press, New York.
- ARMESTO JJ & J FIGUEROA (1987) Stand structure and dynamics in the rain forest of Chiloé Archipiélago. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- ARMESTO JJ, R ROZZI, P MIRANDA & C SABAG (1987) Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- ARMESTO JJ & R ROZZI (1989) Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: Evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- ARROYO MTK, M RIVEROS, A PEÑALOZA, L CAVIERES & AM FAGGI (1996) Phytogeographic relationships and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America. En: Lawford RG, PB Alaback & E Fuentes (eds) *High latitude rain forest and associated ecosystems of the west coast of the Americas*: 132-172. Springer-Verlag, New York.
- BASKIN C & J BASKIN (1988) Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany* 75: 286-305.
- DI CASTRI & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica-Universidad Católica de Chile. Santiago. 128 pp.
- DONOSO C & A CABELLO (1978) Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales (Chile)*: 31-41.
- DONOSO C, M CORTEZ & L SOTO (1980) Antecedentes sobre semillas y germinación de Alerce, Ciprés de las Guaitecas, Ciprés de la Cordillera y Tineo. *Bosque (Chile)* 3: 96-100.
- DONOSO C & B ESCOBAR (1986) Germinación de las Proteáceas arbóreas chilenas. *Bosque (Chile)* 7: 85-94.
- DONOSO C, R GREZ, B ESCOBAR & P REAL (1984) Estructura y dinámica de bosques de tipo forestal siempreverde en un sector de Chiloé insular. *Bosque (Chile)* 5: 82-104.
- DONOSO C, B ESCOBAR & J URRUTIA (1985) Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav)-Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 171-186.
- ESCOBAR B, C DONOSO (1986) Germinación de Laurel (*Laurelia sempervirens* (R. et P.) Tul) y Tepa (*Laurelia Philippiana* Looser) obtenida en laboratorio y vivero. *Bosque (Chile)* 7: 79-84.
- FENNER M (1980) The inhibition of germination of *Bidens pilosa* by leaf canopy shade in some natural vegetative types. *The New Phytologist* 84: 95-101.
- FENNER M (1985) *Seed Ecology*. Chapman & Hall. London. 151 pp.
- GARWOOD NC (1982) Seasonal rhythm of seed germination in a semi-deciduous tropical forest. En: Leigh E, AS Rand & D Windsor (eds) *The ecology of a tropical forest*: 173-185. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- GARWOOD NC (1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- GARDWOOD NC (1989) Tropical soil seed banks: a review. En: Leck MA, VT Parker & RL Simpson (eds) *Ecology of soil seed banks*: 149-209. Academic Press. San Diego, California.
- GRIME JP, G MASON, AV CURTIS, J RODMAN, SR BAND, M MOWFORTH, AM NEAL & S SHAW (1981) A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- GROSS KL (1985) Effects of irradiance and spectral quality on the germination of *Verbascum thapsus* and *Oenothera biennis* L. seeds. *The New Phytologist* 101: 531-541.
- HARPER JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London. 892 pp.
- HERNANDEZ JF (1995) Efecto de los árboles percha sobre los patrones de lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas: consecuencias para la sucesión secundaria del bosque de Chiloé. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 119 pp.

- HERRERA CM, P JORDANO, L LOPEZ-SORIA & JA AMAT (1994) Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- HOWE HF (1986) Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray DR (ed) *Seed dispersal*: 123-189. Academic Press, London.
- HOWE HF & J SMALLWOOD (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- KEELEY JE (1991) Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *The Botanical Review* 57: 81-116.
- MACEDO M (1977) Dispersã de plantas lenhosas de uma campina Amazônica. *Acta Amazônica* 7 (suppl): 1-69.
- MARKS MK & AC NWACHUKU (1986) Seed-bank characteristics in a group of tropical weeds. *Weed Research* 26: 151-157.
- MARTINEZ DEL RIO C, HG BAKER & I BAKER (1992) Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and sugar constituents of floral nectar and fruits pulp. *Experientia* 48: 544-550.
- McCLANAHAN TR & RW WOLFE (1993) Acceleration forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- McDONNELL M (1986) Old-field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 6-11.
- NG FSP (1978) Strategies of establishment in Malaysian forest trees. En: Tomlinson T & M Zimmerman (eds) *Tropical trees as living systems*: 129-162. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- NG FSP (1980) Germination ecology of Malaysian woody plants. *The Malaysian Forester* 43: 407-436.
- PROBERT RJ (1992) The role of temperature in germination ecophysiology. En: Fenner M (ed) *Seed. The ecology of regeneration in plant communities*: 285-325. C.A.B. International, Wallingford, U.K.
- RAY GJ & BJ BROWN (1994) Seed ecology of woody Species in a Caribbean dry Forest. *Restoration Ecology* 2: 156-163.
- READ J (1989) Phenology and germination in some rainforest canopy species at MT Field National Park, Tasmania. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 123: 211-221.
- REES M (1993) Trade-off among dispersal strategies in British plants. *Nature* 366: 150-152.
- REES M (1994) Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *American Naturalist* 144: 43-64.
- SABAG C (1993) El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé (42°S). Tesis de Magíster. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 79 pp.
- SMITH-RAMIREZ C & JJ ARMESTO (1994) Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile: ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- SOKAL R & J ROHLF (1969) *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, California. 776 pp.
- THOMPSON K & JP GRIME (1979) Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- VAN DER PIJL L (1982) *Principles of dispersal in higher plants*. Third ed. Springer, Berlin. 214 pp.
- VAZQUEZ-YANES C & A OROZCO-SEGOVIA (1982) Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia Plantarum* 56: 295-296.
- VAZQUEZ-YANES C & A OROZCO-SEGOVIA (1984) Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world. A review. En: Medina E, HA Mooney & C Vázquez-Yanes (eds) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*: 38-49. Junk Publishers, The Hague.
- VEBLEN TT & FM SCHLEGEL (1982) Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque (Chile)* 4: 73-115.
- VENABLE D & J BROWN (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131: 360-384.
- VENABLE D & L LAWLOR (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.