

## Ausencia de banco de semillas persistente en *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) en Tierra del Fuego, Chile

Absence of a persistent seed bank in *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) in Tierra del Fuego, Chile

JAIME G. CUEVAS<sup>1</sup> y MARY T. K. ARROYO

Laboratorio de Biología de la Reproducción, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile,  
Casilla 653, Santiago, Chile  
E-mail: jcuevas@pregrado.ciencias.uchile.cl

### RESUMEN

El banco de semillas en el suelo permite a las plantas mantener una fracción de sus semillas latentes hasta que las condiciones sean adecuadas para la germinación y establecimiento de las plántulas, y es considerado una adaptación para afrontar la variación temporal y espacial del ambiente. La teoría sugiere que diversos factores favorecen, mientras que otros desfavorecen la evolución de la latencia en el banco de semillas persistente en el suelo. En este artículo se determina si la especie arbórea *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga) forma un banco de semillas persistente en el suelo, dado que exhibe varios caracteres que la predisponen a formar un banco de semillas, mientras que otros caracteres desfavorecen su formación. Se evaluó el potencial para formar un banco de semillas a través de experimentos de entierro de semillas y del examen de testigos de suelo en dos sitios contrastantes en cuanto a microclima y tipo de suelo: el piso del bosque (450 m s.n.m.) y la zona andina (700 m s.n.m.) en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 54°S, Chile. *Nothofagus pumilio* forma un banco de semillas transitorio durante parte del verano y todo el invierno (febrero-septiembre), pero carece de un banco persistente (mantención de la viabilidad de las semillas por más de un año). Dentro del hábitat de bosque, 69-76% (dependiendo de la profundidad en el suelo) de las semillas germinaron a comienzos de la primavera, siendo el resto totalmente inviable en esta época. En la zona andina la germinación fue menor (7%), pero la viabilidad de las semillas no germinadas fue significativamente superior (19%) que en el sitio de bosque. No se encontraron semillas viables en testigos de suelo tomados en los dos sitios siete meses después de ocurrida la dispersión de las semillas. Los resultados para ambos sitios sugieren que las condiciones de almacenamiento y las características de germinación son factores importantes determinando el potencial de formación de banco de semillas en el suelo. Proponemos que los extensivos bancos de plántulas de *Nothofagus pumilio*, persistentes hasta por 25 años, son una alternativa a la formación de banco de semillas en el hábitat de bosque, donde las condiciones para el almacenamiento de semillas en el suelo son desfavorables.

**Palabras clave:** *Nothofagus pumilio*, banco de semillas, banco de plántulas, hábitat andino, Tierra del Fuego.

### ABSTRACT

The soil seed bank, allowing a plant species to maintain a fraction of its seeds dormant until conditions are adequate for germination and establishment of seedlings, is considered an adaptation for facing spatial and temporal environmental variation. Theory suggests that various factors favor, while others disfavor the evolution of the dormancy in the persistent soil seed bank. In this paper we determine whether the tree species, *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (lenga), forms a persistent soil seed bank, given that it exhibits several characters predisposing it to form a persistent seed bank, while other characters disfavor its formation. The potential for persistent seed bank formation was evaluated through seed burial experiments and examination of soil cores in two contrasting environments with respect to microclimate and soil type: the forest floor (450 m elevation) and the alpine zone (700 m elevation) on cerro Balseiro, Tierra del Fuego, 54°S, Chile. *Nothofagus pumilio* forms a transient seed bank during part of the summer and winter (february-september), but lacks a persistent bank (maintenance of seed viability for more than one year). Within the forest habitat, 69-76% (depending on soil depth) of the seeds germinated at the beginning of the spring, the remainder being totally inviable at this stage. In the alpine zone, germination was lower (7%), but viability of the ungerminated seeds (19%) was significantly higher than in the forest site. No viable seeds were found in soil cores taken in the two sites seven months after seed dispersal. The results for both sites suggest that storage conditions and germination characteristics are important factors determining the potential for soil seed bank formation. We propose that extensive seedling banks, persisting up to 25 years in *Nothofagus pumilio*, are an alternative to persistent seed bank formation in a forest habitat where soil conditions for seed storage are unfavorable.

**Key words:** *Nothofagus pumilio*, seed bank, seedling bank, alpine habitat, Tierra del Fuego.

## INTRODUCCION

Thompson & Grime (1979) clasificaron los bancos de semillas en transitorios (BST) (cuando las semillas germinan dentro del mismo año de su producción) o persistentes (BSP) (cuando las semillas germinan el mismo año de su producción o posteriormente). Diversos autores han discutido los factores que favorecen o desfavorecen la formación de un BSP (Tabla 1). Estos factores se pueden agrupar en dos grandes categorías: aquellos que influyen en la producción de semillas y aquellos que influyen en su germinación. En la primera categoría se encuentra la variabilidad climática que afecta tanto la actividad de los

polinizadores (Arroyo et al. 1985, Rozzi et al. 1997) como el desarrollo de las semillas y frutos (Chambers 1989), el sistema de reproducción que determina el grado de dependencia de los polinizadores externos (Richards 1997) y ciclos endógenos de fructificación (mast fruiting) (Murúa & González 1985, Allen & Platt 1990). Entre los factores que influyen en la germinación está la alta variabilidad anual en la precipitación y la estacionalidad en las temperaturas (Miller et al. 1977, Armesto et al. 1993), y características intrínsecas de las semillas (mecanismos de germinación, defensas contra patógenos, Thompson et al. 1998). La producción de semillas puede ser también afectada por la depredación, que asimismo

TABLA 1

Factores que favorecen o desfavorecen la formación de bancos de semillas persistentes

Factors favoring and disfavoring formation of persistent seed banks

A favor	En contra	Referencia
<b>RASGOS DE HISTORIA DE VIDA</b>		
Fecundación cruzada obligada (autoincompatibilidad, dioicía)	Autocompatibilidad genética	Arroyo, no publicado
Polinización biótica	Polinización abiótica	Arroyo, no publicado
Fructificación y/o semillación cíclica	Fructificación y/o semillación acíclicas	Murúa & González (1985) Allen & Platt (1990)
Semillas pequeñas, compactas y con buenas defensas químicas y físicas contra depredadores y patógenos	Semillas grandes, irregulares y susceptibles a ataques de depredadores y patógenos	Thompson et al. (1998)
Corta longevidad de la planta (hierbas)	Plantas longevas (árboles, cojines)	Baker (1972), Mazer (1989), Rees (1994, 1996)
<b>CONDICIONES AMBIENTALES</b>		
Estacionalidad marcada del ambiente	Ambiente sin estacionalidad	Angevine & Chabot (1979)
Variación interanual en las condiciones climáticas	Ausencia de variación interanual	Miller et al. (1977)
Condiciones frías y secas del ambiente	Ambiente húmedo y cálido	McGraw & Vavrek (1989)
Depredación de semillas predispersión	Depredación de semillas postdispersión	Louda (1989)
Perturbaciones naturales o antrópicas	Hábitats estables	Pickett & White(1985), Thompson et al. (1998)

puede experimentar fluctuaciones temporales (Louda 1989). Por otro lado, la posibilidad de formar un BSP estaría determinada por las condiciones bióticas y abióticas de almacenamiento en el suelo (McGraw & Vavrek 1989). Por último, un BSP sería favorecido en ambientes sujetos a perturbaciones espacial y temporalmente impredecibles (Pickett & White 1985, Thompson et al. 1998). Sin embargo, los modelos teóricos recientemente desarrollados por Rees (1994, 1996) sugieren que la longevidad de la planta podría ser un factor en contra de la evolución de la latencia de las semillas provocada por los factores antes mencionados.

El objetivo de este trabajo es determinar experimentalmente si *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae) (lenga) forma un BSP. Esta especie que se distribuye entre los 35°35' S y 55°30' S en Chile (Donoso 1993), exhibe los siguientes caracteres que la predisponen a la formación de un BSP: muestra fructificación cíclica (Mascareño 1987, Schmidt et al. 1997), regenera en claros, siendo su apertura uno de los principales factores de perturbación del bosque de lenga (Rebertus & Veblen 1993, Rebertus et al. 1993, Rebertus et al. 1997) y probablemente es genéticamente autoincompatible de acuerdo a estudios efectuados en otras especies del mismo género (Riveros 1991, Riveros et al. 1994<sup>1</sup>). Por otra parte, existen factores que desfavorecen la formación del BSP en la lenga, como son la polinización por el viento (Donoso 1993), ya que libera a la especie de la incertidumbre que genera la polinización biótica en ambientes fluctuantes (Richards 1997); una longevidad de los individuos de ca. 400 años (Rebertus & Veblen 1993) y las condiciones adversas para el almacenamiento de semillas en el suelo del bosque, debido a la alta humedad y a la presencia de gran cantidad de hongos (Godeas et al. 1993). En este trabajo se realizaron experimentos de entierro de semillas y se examinaron testigos de suelo

para detectar la presencia de semillas viables en dos ambientes contrastantes en cuanto a microclima y tipo de suelo: dentro del bosque y en la zona andina colindante con el bosque en Tierra del Fuego (54°S). Mediante la comparación de los resultados en estos dos ambientes se pretende evaluar la presencia de un BSP así como la importancia de las condiciones de almacenamiento en el suelo.

#### MATERIALES Y METODOS

##### *Especie y sitio de estudio*

*Nothofagus pumilio* (lenga) es una de las especies arbóreas con distribución latitudinal más extensa en los bosques templados de Sudamérica (ca. 21°, 2300 km de norte a sur) (Rodríguez et al. 1983, Donoso 1993). Es la especie que marca el límite superior de la vegetación arbórea en la mayor parte de su distribución (Donoso 1993). Su distribución altitudinal va entre 1300 y 2000 m a la latitud de Chillán (Donoso 1993) y entre 0 y 700 m en Tierra del Fuego (Arroyo et al. 1996). La lenga produce frutos que son nueces triquetras que contienen una semilla o ninguna, excepcionalmente dos. Son dispersadas principalmente entre febrero y abril en Tierra del Fuego, permaneciendo en latencia durante el invierno y germinando a partir de octubre (Cuevas, datos no publicados).

Los estudios fueron conducidos en un bosque de lenga puro en el sector chileno de la isla de Tierra del Fuego, cerro Balseiro (54°13'13" S, 68°41'56" O, 850 m s.n.m.), cerca de la estancia Vicuña. El clima corresponde al de Estepa Fría, según Fuenzalida (1967), o al transicional entre Estepa Fría, Trasandino con Degeneración Esteparia y de Tundra Isotérmica, según Pisano (1977). Las temperaturas medias del aire para febrero, marzo y abril de 1998 en la zona andina del cerro Balseiro, a 7 cm del suelo, fueron de 9,61, 6,36 y 4,41 °C,

<sup>1</sup> RIVEROS M, E CARDENAS, S ERAZO, S O'REILLY & B PALMA (1994) Flujo de polen y reproducción en dos especies del género *Nothofagus*. En: Libro de Resúmenes IX Reunión Nacional de Botánica, Valdivia, Chile. p. 174.

<sup>2</sup> Nomenclatura según Marticorena & Quezada (1985).

respectivamente (Cuevas, datos no publicados). No se cuenta con otros datos de temperatura para este cerro. La estación meteorológica más cercana se encuentra en Pampa Guanaco, 19 km al noroeste, donde se ha reportado una temperatura media anual de 2,7 °C para el período 1968-1972 (Pisano 1995). La precipitación anual en el sector Vicuña ha sido estimada en 450- 500 mm (Pisano 1995).

Los niveles altitudinales en que se trabajó fueron 450 y 690 m s.n.m. (dentro del bosque), y a 7 y 14 m (distancia lineal) por sobre el límite arbóreo superior ubicado a 690 m s.n.m. (zona andina). Un rasgo notable de los bosques de lenga en el sector Vicuña es la ausencia casi completa del estrato arbustivo dentro de ellos. La excepción la constituyen individuos aislados de *Berberis buxifolia* Lam.<sup>2</sup> y arbustos rastroso tales como *Empetrum rubrum* Vahl ex Willd. y *Gaultheria pumila* (L.f.) D.J. Middleton. Por otro lado, dentro del bosque las especies herbáceas más frecuentes son: *Cardamine glacialis* (G. Forster) DC, *Osmorhiza depauperata* Phil., *Koeleria fueguina* Cald. ex Nicora y *Phleum alpinum* L. (Arroyo 1995). A pesar de que no se cuenta con mediciones que permitan comparar el microclima de los sitios dentro y fuera del bosque, estudios anteriores resumidos por Murcia (1995) han llegado a la conclusión de que dentro del bosque los extremos de temperatura son menores y la humedad del aire y del suelo son superiores con respecto a lo que ocurre en la zona andina. En cuanto al tipo de suelo, el bosque se caracteriza por una capa superficial de hojarasca de ca. 2 cm de grosor, seguida, según Arroyo et al. (1996), por una zona de raíces de menos de 40 cm, con una gran proporción de material pedregoso. Los horizontes orgánicos están clasificados como Moder y Mor (Oi = 1-3 cm; Oe = 5- 15 cm) (Arroyo et al. 1996). Inmediatamente debajo se encuentran capas de tefra. Los horizontes minerales y las capas orgánicas muestran un alto grado de porosidad y un alto potencial para la retención de agua, llegando la capacidad de campo a cerca de 50% (Arroyo et al. 1996). La zona andina, en cambio, se caracteriza por suelos de pobre desarrollo, pedregosos o densamente

cubiertos por arbustos tales como *Empetrum rubrum* y el cojín *Bolax gummifera* (Lam.) Spreng.

#### *Recolección de frutos*

Los frutos se colectaron a 450 m s.n.m. entre febrero y abril de 1996 y 1997. La razón de usar una misma procedencia de frutos para sitios ampliamente separados fue que la cantidad y calidad (porcentaje de frutos con semilla y viabilidad de las mismas) de los frutos producidos en las inmediaciones del borde superior del bosque, era mucho menor que la de aquellos del nivel 450 m. Por lo tanto, los primeros no constituían un buen material experimental para realizar un estudio a largo plazo de la sobrevivencia de las semillas en el suelo. Se demarcaron dos parcelas de 100 m x 25 m en el piso del bosque, separadas una de la otra por una quebrada, el eje largo de la parcela siguiendo la curva de nivel correspondiente. Cada parcela contaba con 30 trampas de plástico de 32 cm x 27 cm x 13 cm (largo x ancho x fondo) distribuidas aleatoriamente, que sirvieron para la recolección de los frutos de lenga. Las trampas fueron horadadas en el fondo para que el agua de lluvia o nieve filtrara, no así los frutos. Este tipo de colecta permitió obtener frutos correspondientes a la lluvia de propágulos del año. Los frutos retirados de las trampas fueron almacenados en seco en bolsas de papel a la temperatura (5 a 10 °C) y humedad del ambiente (no medida), entre febrero y abril de cada año. Como en otras especies de *Nothofagus* los frutos pueden ser almacenados durante tres a cinco años antes de que pierdan completamente su viabilidad (Cabello 1987, Rodríguez 1990), es probable que la viabilidad haya declinado escasamente durante el corto período de almacenamiento.

#### *Determinación de la calidad de los frutos*

Dado que no todos los frutos de los *Nothofagus* poseen semilla (Allen & Platt 1990), y de éstas no todas se encuentran viables, para efectuar los entierros de un número conocido de semillas viables fue necesario conocer el porcentaje de frutos

con semilla y la viabilidad de las semillas. La primera variable fue determinada al abrir 100 nueces tomadas al azar de lo recolectado entre febrero y abril de cada año. La viabilidad de las semillas se determinó con la prueba del 2,3,4-trifenil cloruro de tetrazolium (Moore 1973). Se empleó una concentración de 0,5% p/v en agua destilada, manteniendo las semillas sumergidas en esta solución y en oscuridad durante una hora a 25 °C, obteniéndose una buena tinción de las semillas vivas.

#### *Experimentos de entierro de semillas*

La unidad de dispersión de *Nothofagus pumilio* son los frutos, también conocidos como nueces (Dollenz 1995). Por lo tanto, las unidades que se enterraron fueron los frutos, aunque de aquí en adelante se refiera simplemente como entierro de semillas. El número exacto de frutos a enterrar se determinó mediante la siguiente fórmula:

$$TF = (SV / (\% FS \times \% SV)) \times 10000$$

donde TF= total de frutos, SV es el número de semillas viables requeridas (28 ó 46, ver más adelante), % FS y % SV son el porcentaje de frutos con semilla y el de viabilidad de las mismas, determinados en el punto anterior. Se empleó una modificación de la metodología de Kloet & Hill (1994). Grupos de semillas viables fueron introducidos en bolsillos de malla NYTAL ASTM No. 18 (Breinbauer y Cia. Ltda), de 1 mm de poro y de 10 cm x 10 cm de tamaño. Las mallas con semillas fueron cosidas con hilo plástico y colocadas en envolturas de acero inoxidable de 5 mm de red (para prevenir la destrucción eventual de las muestras por depredadores) y cubiertas con suelo tamizado compacto. Para el sitio de bosque se colectaron semillas en 1996, utilizando 36 grupos de 46 semillas viables (corregidas según se expresó anteriormente) y ensayando dos profundidades de entierro: 5 y 10 cm (18 grupos por profundidad). Se escogieron arbitrariamente estas profundidades, dado que se carecía de antecedentes acerca de cuántos centímetros pueden enterrarse en forma natural los frutos. Se ubicaron al azar seis sitios de entierro (tres

grupos/ profundidad/ sitio) en una parcela de 50 m x 50 m a 450 m s.n.m., que fueron cubiertos con mallas de acero de 1 cm de red para evitar que algún animal desenterrara los bolsillos (ej. roedores, Arroyo et al. 1996). Los entierros fueron realizados a fines de abril de 1996 para permitir la estratificación natural de las semillas en el campo durante el invierno. Los frutos enterrados fueron recuperados a fines de noviembre de 1996 (seis réplicas por profundidad, comprendiendo los seis sitios de entierro), y a fines de abril de 1997 (las restantes 12 réplicas por profundidad), siendo revisados inmediatamente. Los frutos recuperados en noviembre fueron puestos a germinar en placas de Petri envueltos en toalla nova humedecida. Las condiciones de germinación fueron 12 horas de foto y termoperíodo, 10/ 20 °C noche/día, mantenidas durante un mes. La fuente de iluminación fueron tubos fluorescentes de uso doméstico, que generaban una radiación total de 18,6 W/m<sup>2</sup>. Estas condiciones resultaron adecuadas para la germinación de ca. 90% de las semillas de lenga del nivel 450 m, producidas en 1996 y ensayadas ese mismo año.

En mayo de 1997 se realizaron los entierros correspondientes a la zona andina a 700 m s.n.m., a 14 m del borde del bosque (límite arbóreo superior), solamente a 5 cm de profundidad y utilizando 12 grupos de 28 semillas viables, dado el menor número de frutos disponibles ese año. También se escogieron seis sitios de entierro. Los frutos enterrados fueron recuperados a principios de noviembre de 1997.

#### *Experimento de testigos de suelo*

Este método entrega información sobre la abundancia natural de semillas en el suelo (Enright & Cameron 1988). A 450 y a 690 m s.n.m., y a 7 y 14 m (distancia lineal) sobre el límite arbóreo superior, se tomaron 18, 18, 18 y 21 muestras, respectivamente, de 628 cm<sup>3</sup> cada una, utilizando un barreno de 8 cm de diámetro que penetró hasta 12,5 cm de profundidad. El muestreo fue realizado a fines de noviembre de 1996, con posterioridad a la germinación de las

semillas, la cual se inicia a comienzos de octubre. Las muestras de suelo fueron colocadas en bandejas de plástico de 21 cm x 15 cm x 4 cm (largo x ancho x fondo) y puestas a germinar bajo las mismas condiciones que los frutos resultantes del desentierro de noviembre de 1996. Al cabo de un mes, se efectuó una revisión del suelo en busca de semillas viables.

#### *Análisis estadístico de los resultados*

Las comparaciones estadísticas entre profundidades de entierro, dentro de un mismo año, y entre sitios de entierro, fueron hechas a través de la prueba de Kruskal-Wallis, ya que no se cumplían los supuestos de las pruebas paramétricas. Como prueba a posteriori se empleó la Prueba de Diferencia Significativa Mínima de Fisher

(no paramétrica) (Conover 1980). Se compararon los porcentajes de semillas germinadas, podridas e intactas (incluyendo las viables).

#### RESULTADOS

##### *Entierro de semillas en el suelo del bosque (450 m s.n.m.)*

El 69,4 a 76,0% (Tabla 2) de las semillas enterradas ya habían germinado al momento de efectuar el desentierro en noviembre de 1996. No existió un efecto de la profundidad en el porcentaje de germinación ( $H = 0,1$ ,  $P = 0,75$ ). La mayoría de las semillas germinadas estaban muertas y podridas. Las nueces que no exhibían signos de haber germinado (30,6 a 24,0%), no lograron ha-

TABLA 2

Semillas de lenga recuperadas del entierro en el suelo del bosque en el cerro Balseiro, Tierra del Fuego (450 m s.n.m). El entierro fue efectuado a fines de abril de 1996, siendo la viabilidad inicial de las semillas igual a 86%. Se muestran los porcentajes calculados sobre el total de semillas enterradas (N = 53/ réplica)

Lenga seeds retrieved in burial experiments on cerro Balseiro forest soil, Tierra del Fuego (450 m a.s.l) undertaken in April 1996. Initial seed viability was 86%. The percentages were calculated on the total of buried seeds (N=53/ replicate)

Fecha desentierro	Noviembre 1996 *		Abril 1997	
	(6 réplicas)		(12 réplicas)	
Profundidad entierro	5 cm	10 cm	5 cm	10 cm
Germinadas bajo el suelo (%) (media ± EE)	69,4 ± 8,3 a	76,0 ± 2,8 a	?	?
Germinadas en laboratorio (%)				
(no germinadas en terreno) (media ± EE)	0 ± 0	0 ± 0	—	—
Podridas (%) (media ± EE)	30,6 ± 8,3 a	24,0 ± 2,8 a	99,2 ± 0,5 a	97,6 ± 1,3 a
Intactas (%)	0 ± 0	0 ± 0	0,8 ± 0,5 a	2,4 ± 1,3 a
(Viables %)** (media ± EE)	(0 ± 0)	(0 ± 0)	(0 ± 0)	(0 ± 0)

\* Iguales letras indican ausencia de diferencias significativas a  $P < 0,05$  (Prueba de Kruskal-Wallis). Sólo comparaciones entre profundidades dentro de una misma fecha y fila.

\*\* Viables incluidas en las intactas.

cerlo tampoco en condiciones de laboratorio después de un mes a 10/ 20 °C, 12 horas de foto y termoperíodo (Tabla 2). Al ser abiertas las nueces, no se encontraron semillas en buen estado, en algunos casos por pudrición y en otros por ser vanas (Tabla 2). Al efectuar el desentierro de abril de 1997 (un año después del entierro), la casi totalidad de los frutos estaban podridos. Por lo tanto, no fue posible determinar el porcentaje de germinación bajo el suelo, ni tampoco se implementaron pruebas de germinación en laboratorio. No existe efecto de la profundidad en el porcentaje de pudrición ( $H = 1,8$ ,  $P = 0,17$ ). Las pocas

semillas aparentemente intactas remanentes (18 de un total de 1272 enterradas) no estaban viables.

#### *Entierro de semillas en la zona andina (700 m s.n.m.)*

En la zona andina se encontró una proporción mucho menor de semillas germinadas bajo el suelo seis meses después del entierro (7,3%), en comparación con el experimento a 450 m s.n.m. (Tabla 3,  $H = 8,4$ ,  $P = 0,004$ ). Lo contrario sucedió con las que se observaron aparentemente intactas, 19% de las cuales (8,5% respecto al total de semillas enterradas) aún se encontraban viables. Desafortunadamente, no fue posible obtener resultados un año después del entierro debido a la pérdida de las mallas con semillas aún por desenterrar.

#### *Testigos de suelo*

Los testigos de suelo no mostraron en absoluto germinación de semillas de lenga (Tabla 4). El examen de las muestras reveló la existencia de escasas nueces vacías, en algunos casos, o ninguna en absoluto, en otros casos.

TABLA 3

Semillas de lenga recuperadas del entierro en la zona andina del cerro Balseiro Tierra del Fuego (700 m s.n.m, 14 m en distancia lineal más arriba del bosque). El entierro fue efectuado a principios de mayo de 1997, siendo la viabilidad inicial igual a 73%. Se muestran los porcentajes con respecto al total de semillas enterradas ( $N = 38$ /réplica, seis réplicas)

Lenga seeds retrieved in burial experiments on cerro Balseiro, Tierra del Fuego (700 m a.s.l., 14 m linear distance above treeline), undertaken in early May 1997. Initial seed viability was 73%. The percentages were calculated on the total of buried seeds ( $N = 38$ /replicate, six replicates)

Semillas	Desentierro noviembre 1997*	
Germinadas bajo el suelo (%) (media ± EE)	7,3 ± 3,8 a	
Podridas (%) (media ± EE)	48,5 ± 7,2 b	
Intactas (%) (media ± EE)	Viables (%)	8,5 ± 2,8 a
	Inviabiles (%)	35,8 ± 7,1 b

\* Diferentes letras indican diferencias significativas a  $P < 0,01$  (Prueba de Diferencia Significativa Mínima de Fisher).

#### DISCUSION

Los resultados muestran que la lenga no forma banco de semillas persistente. La lenga puede germinar en una variedad de condiciones que van desde 0 hasta 20 °C, en oscuridad completa o con luz, y no requiere estratificación para germinar, si bien este tratamiento acelera la germinación (Gajardo & Cabello 1997<sup>3</sup>). Las condiciones de temperatura favorables para la germinación se dan desde comienzos de la temporada de crecimiento (octubre-abril en el bosque), como lo muestran los altos porcentajes de germinación registrados al momento de efectuar el primer desentierro en el suelo del bosque. Las semillas viables remanentes no lograron germinar, presumiblemente debido a que fueron infectadas

<sup>3</sup> GAJARDO D & A CABELLO (1997) Propagation of *Nothofagus pumilio* by seeds. II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. En: Noticiero de Biología 5: 151.

por hongos que habitan en el suelo (Godeas et al. 1993), lo que provocó su pudrición y muerte. De este modo, un factor importante que evita la formación del BSP es la condición de almacenamiento en húmedo en el piso del bosque, que establece una restricción severa a la sobrevivencia de las semillas si no germinan en la primavera siguiente a la dispersión. En otras palabras, tanto las características de germinación de la especie como del substrato en que se almacenan las semillas, atentan contra la formación de un BSP. En cambio, la ausencia de germinación durante el invierno da cuenta de un banco de semillas de larga transitoriedad, cuya duración máxima no excede los ocho meses (febrero a septiembre).

Ninguna de las 75 muestras de testigos de suelo exhibieron germinación bajo condiciones adecuadas, incluso aquellas que recibieron un alto aporte natural de frutos a 450 m s.n.m. en 1996 (15,4 semillas viables/ 0,005 m<sup>2</sup> en este nivel versus 0,9/ 0,005 m<sup>2</sup> a 690 m s.n.m.). No se poseen datos sobre el aporte de semillas viables hacia la zona andina en 1996, pero probablemente era mucho menor que en el interior del bosque.

Si bien las condiciones frías y secas en la zona andina producen una menor germinación de la lenga y además pueden conservar las semillas viables por mayor tiempo que en el suelo del bosque, como se encon-

tró experimentalmente (Tabla 3), los siguientes factores pueden evitar la formación del BSP en especies arbóreas que dispersan sus semillas a la zona andina: a) bajo aporte de semillas sobre el bosque, en cuanto a calidad, cantidad y distancia de dispersión (Fischer et al. 1959, Kuoch 1965, Wardle 1970, Wardle 1985), b) suelos de pobre desarrollo, especialmente los rocosos, pueden evitar la acumulación de las semillas arbóreas, generalmente más grandes que las de la flora andina (Harper et al. 1970, Baker 1972), siendo desplazadas cuesta abajo por efecto de las lluvias o del arrastre de las nieves, y c) la cobertura herbácea y arbustiva densa y compacta típica de la zona andina puede evitar que las semillas de los árboles se entierren en el suelo, evitando de este modo la formación del banco de semillas.

Este es el primer estudio experimental que documenta la ausencia de un BSP en este importante género de la flora templada del Hemisferio Sur. Dadas las similitudes en los frutos de las distintas especies del género esta situación podría ser válida para sus congéneres. Con respecto a los *Nothofagus* de Nueva Zelandia, sobre la base de observaciones no experimentales, se considera que las semillas de *N. menziesii* pierden su viabilidad dentro de los 18 meses siguientes a su dispersión, si bien la mayor parte germina dentro del primer año (Wardle 1984). En laboratorio, por el con-

TABLA 4

Resultados de la germinación de semillas de lenga en testigos de suelo extraídos en cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Fecha extracción: noviembre 1996

Results of germination trials on soil cores of lenga forest, cerro Balseiro, Tierra del Fuego. Cores collected in November 1996 (spring)

Procedencia testigos	Semillas de lenga germinadas (media ± EE)	Nº de testigos de suelo
450 m s.n.m (bosque)	0 ± 0	18
690 m s.n.m (bosque)	0 ± 0	18
+7 m (700 m, zona andina)*	0 ± 0	18
+14 m (700 m, zona andina)*	0 ± 0	21

\* distancia lineal medida desde el borde del bosque.

trario, las semillas de diversos *Nothofagus* sudamericanos son capaces de mantener su viabilidad durante tres a cinco años, en contenedores secos y bajo oscuridad a 2 °C (Cabello 1987, Rodríguez 1990), llegando hasta los ocho años en el caso neozelandés (Wardle 1984).

Schmidt & Urzúa (1982), Rebertus & Veblen (1993) y Arroyo (1995) han notado la presencia de un abundante banco de plántulas en el piso de los bosques de lenga, cuya densidad puede alcanzar hasta 70 por m<sup>2</sup> en Tierra del Fuego (Arroyo 1995). La formación de un banco de plántulas puede compensar la ausencia del BSP, cuando las semillas no pueden estar largo tiempo bajo condiciones húmedas puesto que son atacadas por patógenos o depredadores. En cambio, las plántulas pueden vivir suprimidas hasta 25 años (Henríquez et al. 1997<sup>4</sup>), alcanzando como máximo una estatura de 10 cm. Forman cohortes que se generan en los años en que ocurren máximos de semillación en la lenga, cada seis a ocho años (Mascareño 1987, Schmidt et al. 1997). Las plántulas poseen la plasticidad para responder a las variaciones del ambiente a través de la pérdida de sus hojas en el invierno, al igual que los individuos adultos, o creciendo en altura cuando se forma un claro (Schmidt & Urzúa 1982, Rebertus & Veblen 1993). Los mismos factores que influyen en la formación del BSP también pueden ser responsables de la formación del banco de plántulas. Sin embargo, se necesitan más estudios que permitan explorar la importancia relativa del BSP y del banco de plántulas.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo financiero de los Proyectos Fondecyt 1950461 (MTK), 2970043 (JC), PG-006-96 (Departamento de Postgrado y Postítulo, Universidad de Chile a JC), Cátedra Presidencial a MTK (etapa de análisis de datos) y el apoyo logístico de Forestal Trillium Ltda. JC fue becario de

Conicyt en el período 1994-1997. Dos revisores anónimos aportaron valiosas sugerencias. Leonora Rojas facilitó los datos sobre iluminación en los experimentos de germinación.

#### LITERATURA CITADA

- ALLEN RB & KH PLATT (1990) Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos* 57: 199-206.
- ANGEVINE MW & BF CHABOT (1979) Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig OT, S Jain, GB Johnson & PH Raven (eds) *Topics in Plant Population Biology*: 188- 206. Columbia University Press, New York.
- ARMESTO JJ, P VIDIELLA & JR GUTIERREZ (1993) Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.
- ARROYO MTK (1995) Flora y vegetación. En: *Estudios de Línea de Base, Comité Científico Proyecto Río Cándor*. Santiago, Chile. 377 pp.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO & R PRIMACK (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187-203.
- ARROYO MTK, C DONOSO, RE MURUA, EE PISANO, RP SCHLATTER & IA SEREY (1996) Toward an ecologically sustainable forestry project. Concepts, Analysis and Recommendations. Universidad de Chile. Departamento de Investigación y Desarrollo. 256 pp.
- BAKER HG (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53 : 997-1010.
- CABELLO A (1987) Proyecto de protección y recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenazadas de extinción. Santiago, Chile. Chile Forestal. Documento Técnico 21, 18 pp.
- CONOVER WJ (1980) *Practical nonparametric statistics*. Second Edition. John Wiley and Sons, New York, USA.
- CHAMBERS JC (1989) Seed viability of alpine species: variability within and among years. *Journal of Range Management* 42: 304-308.
- DOLLENZ O (1995) Los árboles y bosques de Magallanes. Ediciones Universidad de Magallanes. 124 pp.
- DONOSO C (1993) *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 488 pp.
- ENRIGHT NJ & NK CAMERON (1988) The soil seed bank of a kauri (*Agathis australis*) forest remnant near Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 26: 223-236.

<sup>4</sup> HENRIQUEZ C, R BUSTAMANTE, I SEREY & P CHACON (1997) Regeneration of *Nothofagus pumilio* in southern temperate forests: ecological correlates. II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. En: *Noticiero de Biología* 5: 159.

- FISCHER F, P SCHMID & BR HUGHES (1959) Anzahl und Verteilung der in der Schneedecke angesammelten Fichtensamen. Mitteilungen Schweiz Anst. Forstl. Versuchswes. 35: 459-479.
- FUENZALIDA H (1967) Clima. En: Fuenzalida H (ed) Geografía Económica de Chile: 99-152. Texto refundido. Corfo, Chile.
- GODEAS AM, AM ARAMBARRI & IGAMUNDI (1993) Micosociología en los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. I. Diversidad, abundancia y fenología. Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 45: 291-302.
- HARPER JL, PH LOVELL & KG MOORE (1970) The shapes and sizes of seeds. Annual Review of Ecology and Systematics 1: 327-356.
- KLOET SP & NM HILL (1994) The paradox of berry production in temperate species of *Vaccinium*. Canadian Journal of Botany 72: 52-58.
- KUOCH R (1965) Der Samenfall 1962/63 an der oberen Fichtenwaldgrenze im Sertigtal. Mitteilungen Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 41: 63-85.
- LOUDA SM (1989) Predation in the dynamics of seed regeneration. En: Allesio M, VT Parker & RL Simpson (eds) Ecology of Soils Seed Banks: 25-51. Academic Press, San Diego.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985). Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana (Botánica) (Chile) 42: 1-157.
- MASCAREÑO A (1987) Evaluación de ensayos de semillación y regeneración de Lengua (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl. Krasser) bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la reserva forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. xii + 105 pp.
- MAZER S (1989) Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune Angiosperms. Ecological Monographs 59: 153-175.
- McGRAW JB & MC Vavrek (1989) The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. En: Allesio M, VT Parker & RL Simpson (eds) Ecology of Soils Seed Banks: 91- 105. Academic Press, San Diego.
- MILLER PC, DE BRADBURY, E HAJEK, V LAMARCHE & NJW THROWER (1977) Past and present environment. En: Mooney HA (ed) Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate ecosystems: 27-72. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, PA.
- MOORE RP (1973) Tetrastolium staining for assessing seed quality. En: Heydecker N (ed) Seed Ecology: 10-25. The Butterworth Group, London.
- MURCIA C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution 10: 58- 62.
- MURUA R & LA GONZÁLEZ (1985) Producción de semillas de especies arbóreas en la pluviselva valdiviana. Bosque (Chile) 6: 15-23.
- PICKETT STA & PS WHITE (1985) The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Orlando, Florida. 416 pp.
- PISANO E (1977) Fitogeografía de Fuego- Patagonia chilena. I: Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. Anales Instituto de la Patagonia (Chile) 8: 121-250.
- PISANO E (1995) Clima. En: Estudios de Línea de Base, Comité Científico Proyecto Río Cóndor. 8 pp.
- REBERTUS AJ & TT VELEN (1993) Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. Journal of Vegetation Science 4: 641-654.
- REBERTUS AJ, TT VELEN & T KITZBERGER (1993) Gap formation and dieback in Fuego- Patagonian *Nothofagus* forests. Phytocoenologia 23: 581-599.
- REBERTUS AJ, T KITZBERGER, TT VELEN & LM ROOVERS (1997) Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. Ecology 78: 678-692.
- 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.
- REES M (1996) Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 351: 1299-1308.
- RICHARDS AJ (1997) Plant breeding systems. Chapman & Hall. xii + 530 pp.
- RIVEROS M (1991) Biología reproductiva en especies vegetales de dos comunidades de la zona andina templada del sur de Chile, 40°S. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile. xxxi + 301 pp.
- RODRIGUEZ G (1990) Propagación de *Nothofagus* chilenos por medio de semillas. Agrociencia (Chile) 6: 123-129.
- RODRIGUEZ R, O MATTHEI & M QUEZADA (1983) Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Chile. 408 pp.
- ROZZI R, MK ARROYO & J ARMESTO (1997) Ecological factors affecting gene flow between populations of *Anarthrophyllum cumingii* (Papilionaceae) growing on equatorial and polar-facing slopes in the Andes of central Chile. Plant Ecology 132: 171-179.
- SCHMIDT H, J CALDENTEY & K PEÑA (1997) Seguimiento forestal y ambiental del uso de los bosques de lenga. XII Región. CONAF, Intendencia de la XII Región Magallanes y Antártida Chilena. 30 pp.
- THOMPSON K & JP GRIME (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology 67: 893-921.
- THOMPSON K, JP BAKKER, RM BEKKER & JG HODGSON (1998) Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. Journal of Ecology 86: 163-169.
- WARDLE J (1970) Ecology of *Nothofagus solandri*. New Zealand Journal of Botany 8: 494-646.
- WARDLE J (1984) The New Zealand beeches. Ecology, Utilisation and Management. New Zealand Forest Service. 447 pp.
- WARDLE P (1985) New Zealand timberlines. 2. A study of forest limits in the Crow Valley near Arthur's Pass, Canterbury. New Zealand Journal of Botany 23: 235-261.