

# Bancos de semillas persistentes: modelos de germinación retardada y su aplicación en ambientes alpinos

Persistent seed banks: delayed seed germination models and their application to alpine environments

LOHENGRIN A. CAVIERES

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile  
E-mail: lcaviere@udec.cl

## RESUMEN

Los bancos de semillas, son ecológica y evolutivamente importantes para muchas especies de plantas. Los bancos de semillas se clasifican en transitorios si las semillas germinan el mismo año en que son producidas o persistentes si una proporción de las semillas germina durante el año de producción, quedando un remanente de semillas viables al menos un año después. Producto de la rigurosidad climática, en ambientes árticos y alpinos la reproducción vegetativa sería más ventajosa que la reproducción sexual. Por otro lado, considerando la alta longevidad de las especies que habitan estas zonas, la mantención de grandes cantidades de reserva de semillas en el suelo no sería necesaria. Sin embargo, numerosos estudios han documentado la presencia de bancos de semillas en el suelo de muchas zonas árticas y alpinas. La mayoría de estos trabajos son descripciones de la composición y magnitud del banco, donde no se discrimina entre los componentes transitorios y persistentes. Dichos estudios tampoco discuten si los bancos de semillas son el reflejo de un acumulo de semillas, cuya persistencia se ve potenciada por las buenas condiciones del suelo para mantener semillas viables o si los bancos de semillas corresponderían a un rasgo de historia de vida que ha sido seleccionado en estos ambientes. En esta revisión se analizan tres modelos que predicen las condiciones en que la latencia en semillas y la formación de un banco de semillas es evolutivamente ventajosa, y si estas condiciones existen en zonas de alta montaña. El análisis de los modelos indica que se podría esperar la presencia de latencia y formación de bancos de semillas persistentes en comunidades de plantas alpinas, lo que sería un atributo de historia de vida seleccionado por el ambiente. Las evidencias experimentales indican que las semillas de especies alpinas tienen los mecanismos de latencia para formar bancos de semillas persistentes muy longevos.

**Palabras clave:** bancos de semillas, Andes, alpino, historias de vida, latencia.

## ABSTRACT

Seed banks are ecological and evolutionary important for many plant species. Seed banks are classified as transient if seeds germinate in the same year when they are produced, or persistent if a proportion of seeds germinates during the year of production, with some seeds remaining viable at least one year after. Due to harshness of climate, in arctic and alpine environments vegetative reproduction would be more advantageous than sexual reproduction. Moreover, considering the high longevity of species inhabiting this zone, the maintenance of seeds in the soil would not be necessary. However, numerous studies have reported the presence of soil seed banks in many arctic and alpine sites. Most of these works are descriptions on the composition and magnitude of the seed bank, with no distinction between transient and persistent components. Also, in these studies there is no discussion whether seed bank is a reflection of an accumulation of seeds whose persistence is favored by the good soil conditions to maintain viable seeds, or a life history trait that has been selected in alpine environments. Here I review three theoretical models that predict conditions for the evolution of seed dormancy and discuss their application to alpine zones. According to the analyses, the presence of seed dormancy and formation of persistent seed banks could be expected in alpine plant communities as a life history trait selected in those environments. Experimental evidences indicate that alpine species have the seed dormancy mechanisms that enable them to form highly longeve persistent seed bank.

**Key words:** seed banks, Andes, alpine, life history, seed dormancy.

## INTRODUCCION

La semilla una vez dispersada puede germinar inmediatamente, o bien puede permanecer en el suelo formando un *banco de semillas* (BS) (Fenner 1985). De acuerdo al tiempo de permanencia de las semillas en el suelo los BS se clasifican en transitorios o persistentes (Thompson & Grime 1979). Los *bancos de semillas transitorios* (BST) son aquellos en que las semillas germinan el mismo año en que son producidas. Es decir, si las semillas son dispersadas entre fines del verano y comienzos de otoño, estas germinan en forma inmediata o bien durante la siguiente primavera. Los *bancos de semillas persistentes* (BSP) en cambio, son aquellos en que una proporción de las semillas germina durante el año de producción, quedando un remanente de semillas viables que germinan al menos un año después. Los BS, en particular los BSP, son ecológica y evolutivamente importantes en la dinámica poblacional de muchas especies (Fenner 1985) ya que permiten explorar la variabilidad del ambiente en un eje temporal (Venable & Lawlor 1980).

Los ambientes de alta montaña se caracterizan por condiciones climáticas altamente estresantes para el desarrollo de la biota (Bliss 1971, 1985). Las principales características de estos ambientes son las bajas temperaturas ambientales y la corta duración del período favorable para el crecimiento (Bliss 1985, Stanton et al. 1994). A comienzos de la década de los 70's, algunos autores postularon que producto de la rigurosidad climática, en ambientes árticos y alpinos la reproducción vegetativa y la producción de semillas a través de apomixis tendría ventajas selectivas frente a la reproducción sexual (Bliss 1971, Billings 1974a, 1974b). Por otra parte, considerando que los individuos que habitan estas zonas presentan una alta longevidad, se postuló que la mantención de grandes cantidades de reserva de semillas en el suelo no sería necesaria (Thompson 1978, Archibold 1984).

Numerosos trabajos han documentado la presencia de bancos de semillas en el suelo de muchas zonas de clima frío como las zonas árticas y alpinas (e.g., McGraw 1980,

Freedman et al. 1982, Fox 1983, Roach 1983, Archibold 1984, McGraw 1986, Miller & Cummins 1987, Morin & Payette 1988, Guariguata & Azocar 1988, Ebersole 1989, Chambers et al. 1990, Spence 1990, Ingersoll & Wilson 1993, Chambers 1993, Diemer & Prock 1993, Onipchenko et al. 1998, Arroyo et al. 1999). Los primeros estudios tuvieron como objetivo demostrar la producción de semillas viables en zonas árticas y alpinas (e.g., McGraw 1980, Freedman et al. 1982, Fox 1983, Roach 1983). Posteriormente, algunos estudios tuvieron como objetivo comparar la composición de especies entre la vegetación existente y el BS (e.g., Morin & Payette 1988, Ebersole 1989), mientras que otros estudiaron si el BS es una fuente de nuevos reclutas, especialmente después de perturbaciones locales (e.g., Chambers 1993). Pocos estudios han discriminado entre los componentes transitorios y persistentes del banco (Roach 1983, Ebersole 1989, Ingersoll & Wilson 1993, Onipchenko et al. 1998, Arroyo et al. 1999). Sin embargo, en estos últimos, exceptuando el trabajo de Arroyo et al. 1999, no se ha discutido si la formación de BSP puede ser una estrategia reproductiva seleccionada en dichos ambientes.

*¿Almacenamiento de semillas inmaduras en el suelo o selección para latencia?*

La capacidad de formar un BSP depende de: *i*) condiciones adecuadas de almacenamiento en el suelo, de modo que las semillas se mantengan vivas y *ii*) la existencia de mecanismos que retarden la germinación, denominados mecanismos de latencia o dormancia (de aquí en adelante usaré el término latencia)

Los factores principales que afectan la persistencia de las semillas en el suelo son: la depredación de semillas y el ataque de patógenos (Simpson et al. 1989). Las zonas árticas y alpinas son particularmente favorables para la mantención de semillas viables en el suelo (McGraw & Vavrek 1989). Por un lado, producto de la rigurosidad climática, la abundancia de depredadores de semillas y de hongos patógenos es baja.

Por otro lado, las bajas temperaturas del ambiente determinan una menor tasa metabólica en el embrión y otros tejidos internos de la semilla lo que produce una lenta tasa de consumo de sus reservas nutricionales, favoreciendo la mantención de semillas viables en el suelo por prolongados períodos de tiempo (Billings & Mooney 1968). Por otro lado, Barclay & Crawford (1984) han sugerido que producto de la corta duración de la estación favorable, las semillas producidas en ambientes de alta montaña, no logran su completa madurez antes de ser dispersadas. Por lo tanto, a pesar de que las semillas producidas son viables, estas no tienen la capacidad de germinar en forma inmediata. De lo anterior se podría sugerir que los BS documentados en zonas alpinas son simplemente el reflejo de una acumulación de semillas que no poseen la madurez fisiológica necesaria para germinar en el año de producción (latencia morfológica *sensu* Baskin & Baskin 1998) y cuya persistencia en el tiempo se ve potenciada por las condiciones edáficas que favorecen una longevidad prolongada de las semillas en el suelo. Una hipótesis alternativa sería que la formación de BS representa un rasgo de historia de vida que ha sido seleccionado en ambientes alpinos.

Para que la latencia en las semillas y la consecuente formación de BSP sea un rasgo de historia de vida seleccionado en un ambiente determinado se requiere que la presencia de latencia en las semillas de un individuo represente una ventaja comparativa frente a las semillas que no tienen latencia. Teóricamente se espera que las semillas germinen tan pronto como puedan ya que si permanecen latentes en el suelo corren el riesgo de morir (Rees 1996). Esto impone un costo a la evolución de la latencia, y para que sea seleccionada las ventajas de presentar latencia deben compensar el riesgo de muerte de la semilla antes de que germine.

A continuación se discuten modelos teóricos que han sido elaborados para estudiar bajo que condiciones la evolución de la latencia en semillas es ventajosa, y su aplicación a las zonas de alta montaña.

*Perturbaciones temporal y espacialmente impredecibles:* Se ha propuesto que la

latencia podría ser seleccionada en hábitats donde las perturbaciones favorecen el proceso de reclutamiento (Grime 1979). Este modelo supone que las perturbaciones: i) crean condiciones que favorecen un reclutamiento exitoso de nuevos individuos en la población, y ii) son temporal y espacialmente impredecibles. Si una semilla es capaz de esperar viable en el suelo a que se generen condiciones adecuadas para el desarrollo post-germinación, entonces tendrá mayores posibilidades de reclutar en comparación a una semilla que germina en forma inmediata en un sitio desfavorable (Rees 1996). Este modelo es sustentado por semillas de especies arbóreas tropicales que requieren de luz para germinar (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1996), y por lo tanto sólo germinan cuando hay formación de un claro al interior del bosque. Como la formación de un claro es un proceso temporal y espacialmente impredecible (Grime 1979), la presencia de una latencia (a través de requerimientos de luz) permite a los nuevos individuos "esperar" la formación de un sitio adecuado para el establecimiento.

En ambientes árticos y alpinos, las perturbaciones naturales son muy variadas tanto en magnitud como en frecuencia (McGraw & Vavrek 1989). El proceso de congelamiento/derretimiento del agua en el suelo es el principal factor generador de perturbaciones en este tipo de ecosistemas (Fox 1981). Estas van desde las perturbaciones muy locales y de baja intensidad como la formación de acúlas de hielo, hasta perturbaciones de gran escala y devastadoras como las avalanchas de nieve o barro.

Anualmente el suelo de las zonas alpinas sufre un período de congelamiento cuando está cubierto de nieve durante el invierno, para luego descongelarse en primavera. Este proceso, recurrente año a año, permite la presencia de agua en el suelo, lo que es fundamental para los procesos de criopedogénesis. Dentro del período libre de nieve, el agua contenida en el suelo puede congelarse durante la noche para luego derretirse durante el día. El proceso de congelamiento/descongelamiento día tras día produce la fracturación del suelo y la exposición de capas más profundas del mismo, fenómeno

conocido como *crioturbación* (Johnson & Billings 1962). Se ha demostrado que la frecuencia de crioturbación está asociada a la estabilidad del sustrato y a la formación de diferentes tipos de suelos. Por ejemplo, cuando las crioturbaciones son muy frecuentes el material criopedogénico producido es arena y en consecuencia el sustrato se torna altamente inestable. En contraste cuando las crioturbaciones son menos frecuentes, el material producido es arcilla generando sustratos más estables. Una serie de estudios han documentado que los cambios en el tipo de vegetación de zonas alpinas están muy relacionados con la frecuencia de crioturbaciones (Johnson & Billings 1962, Bryant & Scheinberg 1970, Belsky & Del Moral 1982, Komárková 1993).

Tanto en zonas árticas como alpinas, se ha demostrado que los sitios perturbados constituyen mejores ambientes para el establecimiento y crecimiento de plántulas que los sitios no perturbados (Chapin & Chapin 1980, McGraw & Shaver 1982, McGraw & Vavrek 1989, Chambers et al. 1990). Las perturbaciones remueven el suelo y parte de la vegetación produciendo cambios en la estructura del suelo que resultan en condiciones relativamente más fértiles (McGraw & Vavrek 1989). Chambers et al. (1990) encontró que en turbas donde se ha removido la vegetación en forma natural, el suelo tiene temperaturas más altas y mayor disponibilidad de nutrientes que el suelo de las zonas con vegetación. La remoción de la vegetación incrementa la radiación incidente que llega al suelo, produciendo un mayor calentamiento de este, producto de su comportamiento de cuerpo negro (Vitousek 1985). El incremento de la temperatura del suelo incrementaría las tasas de mineralización y descomposición (Chapin & Bloom 1976, Matson & Vitousek 1981) lo que explicaría la mayor disponibilidad de nutrientes en las áreas perturbadas.

Una semilla que es capaz de esperar viable en el suelo a que se generen crioturbaciones que mejoran la calidad del sitio, tiene mayores posibilidades de un reclutamiento exitoso que una semilla que germina en forma inmediata en un sitio desfavorable.

Bajo estas condiciones, la latencia en las semillas podría ser un rasgo de historia de vida que podría ser seleccionado en ambientes árticos o alpinos.

*Fluctuaciones interanuales en producción de semillas y condiciones de germinación:* En otra serie de modelos (Venable & Lawlor 1980, Brown & Venable 1986, Klinkhamer et al. 1987, Venable & Brown 1988, Venable 1989, Rees 1994, 1996), generados a partir de los artículos pioneros de Cohen (1966, 1967) se sugiere que la latencia de semillas y la formación de BSP serían seleccionadas cuando las condiciones para germinación y producción de semillas son fluctuantes entre años. Cuando las condiciones para la germinación fluctúan entre años, una especie que forma BSP podría maximizar su adecuación biológica al eliminar los riesgos de una germinación fallida en años en que las condiciones para la germinación no aseguran un reclutamiento exitoso ("Bet-hedging strategy" Phillipi 1993). Un ejemplo clásico de esta estrategia son los BSP que forman especies anuales en regiones áridas en respuesta a la impredecibilidad de las precipitaciones (Venable & Brown 1988). Acoplado a la fluctuación en las condiciones de germinación, si la producción de semillas varía entre años, los individuos de una especie podrían maximizar su adecuación biológica manteniendo algunas semillas en un BSP, las cuales podrían germinar en años en que las condiciones para la germinación son buenas pero la producción de semillas en la temporada anterior ha sido baja o nula (Venable 1989, Rees 1994).

A la fecha no existen estudios que aborden específicamente el problema de cuan fluctuantes son los ambientes de alta montaña en relación a las condiciones de germinación y producción de semillas. Dentro de los cambios ambientales que ocurren con la altitud, uno de los más importantes es la duración de la estación de crecimiento (Galen & Stanton 1991, 1993). En ambientes de altitudes bajas la duración de la estación de crecimiento corresponde a la duración de las estaciones de primavera y verano, sin embargo, en ambientes alpinos está determinada por la duración

del período libre de nieve (Galen & Stanton 1993). Se ha documentado que variaciones interanuales relativamente modestas en la fecha en que se derrite la nieve produce grandes fluctuaciones en la duración del período favorable para el crecimiento (Walker et al. 1994). Esta variación, no sólo afecta la productividad total del ecosistema (Scott & Billings 1964) o la distribución de algunas especies (Bell & Bliss 1979), sino que además puede tener efectos en una serie de parámetros reproductivos en las plantas. Por ejemplo, Galen & Stanton (1993) demuestran que en Colorado, variaciones de 12 días en el tiempo en que se derrite la nieve conllevan a variaciones del orden del 30% en el período disponible para el crecimiento y maduración de semillas de *Ranunculus odoneus*. Las fluctuaciones documentadas por Galen & Stanton (1993) estarían dentro del rango de variación entre años en la longitud de la estación de crecimiento observada en otros hábitats árticos y alpinos (Galen & Stanton 1991). Galen & Stanton (1991) y Stanton & Galen (1997) demuestran que en *Ranunculus odoneus* la duración del período de crecimiento es fundamental en la emergencia y sobrevivencia de plántulas. En años donde la duración del período libre de nieve es más corta, producto de un derretimiento tardío de la cubierta de nieve, la emergencia de plántulas y la sobrevivencia de las mismas es muy baja, llegando a ser incluso nula en algunos años. Kudo (1991) estudiando durante 3 años la fenología de floración y producción de semillas entre los 1790 a 1910 msnm en la zona norte de Japón (45°N), encontró que fluctuaciones de hasta un mes en la duración de la cubierta de nieve entre un año y otro provocan variaciones en la reproducción de muchas especies. A modo de ejemplo, algunas especies no florecieron en aquellos años donde la duración del período libre de nieve era más corta (e.g., *Vaccinium vitis-idaea*, *V. ovalifolium*, *Rhododendron aureum*, *Phyllodoce caerulea*, *P. aleutica*, *Harrimanella stelleriana* y *Deschampsia flexuosa*), mientras que otras especies no producían semillas maduras en años donde la cubierta de nieve era más prolongada (e.g., *Sieversia pentapetala*, *Peucedanum*

*multivittatum*, *Veronica stelleri*, *Solidago virga-aurea*, *Gentiana nipponica*, *Carex flavocuspis* y *Juncus beringensis*). Marchand & Roach (1980) en 2 años de muestreo en la zona alpina de las White Mountains, detectaron una variación interanual en la producción de semillas desde 0 a 416 semillas/m<sup>2</sup> en *Arenaria borealis*, *A. groenlandica*, *Diapensa lapponica* y *Juncus trifidus*. Chambers (1989) en un estudio de 4 años de duración documenta variaciones interanuales significativas (63-72%) en el porcentaje de semillas maduras en dos especies de gramíneas de las Rocky Mountains, sugiriendo que dichas variaciones en la producción de semillas se deberían a fluctuaciones interanuales en las condiciones ambientales, en particular a las temperaturas del suelo y el aire y a la fecha del derretimiento de la nieve.

La duración de la cubierta de nieve depende de la cantidad de nieve caída durante el invierno y de las temperaturas de la época invernal. Walker et al. (1994) analizando datos climáticos registrados durante 9 años (1982-1990) a 3.650 m en Niwot Ridge, Colorado, destaca que la precipitación invernal puede variar hasta 1,5 veces entre años consecutivos (desde 764 mm en 1985 hasta 1120 mm en 1984), mientras que un estimador de la temperatura (total annual thawing-degree days) puede variar hasta 1,6 veces. De su análisis Walker et al. (1994) concluyen que la duración de la estación de crecimiento en las zonas alpinas es altamente fluctuante entre años, no así en zonas no alpinas de menor altitud donde la duración de la estación de crecimiento no está restringida por la presencia de nieve. Wagner & Reichegger (1997) documentan que en los Alpes Austriacos, a 2.247 m las fluctuaciones interanuales en la duración de la estación de crecimiento son mayores que a 527 m. Miller & Cummins (1987) en un detallado estudio de 12 años en *Calluna vulgaris* en las zonas montañosas de Inglaterra, encuentran que en poblaciones ubicadas a mayor altitud hay una mayor variación interanual (de hasta un 100%) en la producción de semillas, lo que estaría relacionado con la mayor fluctuación interanual en la duración de la estación de crecimiento hacia mayores altitudes.

En consecuencia, a medida que avanzamos hacia zonas alpinas existirían mayores fluctuaciones interanuales en la duración de la estación de crecimiento, lo cual produce ambientes altamente fluctuantes tanto para las condiciones de germinación como para la producción de semillas.

En zonas de alta montaña entonces, considerando que las condiciones climáticas que afectan tanto la producción y la germinación de semillas son muy fluctuantes entre años, es posible sugerir que la latencia y la consecuente formación de BSP podría ser una estrategia de historia de vida seleccionada en dichos ambientes.

*Competencia intraespecífica entre propágulos:* Ellner (1985a, b) formuló un modelo denso-dependiente para ambientes con limitación de recursos, con competencia entre hermanos de una misma camada (sibs). Este autor predice que aún en ambientes estables la presencia de latencia podría disminuir la competencia entre hermanos al postergar la germinación de algunas semillas. Este modelo es aplicable principalmente cuando las semillas son dispersadas en grupo (e.g., dentro de un fruto) o la dispersión es muy limitada, quedando muchas semillas alrededor de la planta madre (Ellner 1987a). El modelo predice una interesante relación entre padres y descendencia ya que los padres reducirían la competencia entre hermanos al liberar semillas que no germinarán en forma inmediata, mientras que estas semillas tienen un mayor riesgo de muerte antes de germinar y una menor adecuación inclusiva (Ellner 1987b).

En general los suelos de las zonas árticas y alpinas son pobres en nutrientes (Rieger 1973, Retzer 1973), lo cual podría producir un elevado grado de competencia por los pocos nutrientes disponibles tanto entre hermanos de una misma cohorte como con individuos de otras especies. En muchas montañas del mundo los suelos son más minerales, más delgados, menos desarrollados y más pobres en nutrientes a medida que se asciende en altitud (Retzer 1973). Cavieres et al. (datos no publicados) han encontrado que en los Andes de Chile central, entre los 2100 a los 3700 msnm, hay una disminución significativa de los conte-

nidos de materia orgánica y de nitrógeno libre con la altitud, permitiendo predecir la ocurrencia creciente de latencia en las semillas hacia mayores altitudes, dado que se incrementaría tanto la competencia entre semillas hermanas como con individuos de otras especies.

#### *Evidencias de la formación de bancos de semillas persistentes en zonas alpinas*

De acuerdo a los mecanismos anteriormente discutidos se podría esperar la presencia de latencia y formación de BSP en comunidades de plantas alpinas. Para que una especie forme BSP en un ambiente determinado debe ocurrir que, por un lado las semillas posean latencia, ya sea esta innata o forzada, de tal modo que la germinación sea temporalmente retardada, y que por otro lado la longevidad de sus semillas enterradas en el suelo exceda un año (Baker 1989).

*Latencia de semillas:* La mayoría de los estudios de germinación de semillas de especies árticas o alpinas se han basado en la presencia de latencia a través de requerimientos de estratificación (Sayers & Ward 1966). Marchand & Roach (1980) documentaron que 3 especies alpinas (*Arenaria groenlandica*, *Juncus trifidus* y *Potentilla tridentata*) no requieren de estratificación para germinar. Otros estudios en cambio, han demostrado que la estratificación permite y mejora la germinación en muchas especies de plantas alpinas. Bell & Bliss (1980) señalan que la estratificación mejora los rendimientos de germinación en 10 especies de plantas de la zona alpina de Alaska. Reynolds (1984) demuestra que la estratificación incrementa la germinación en 3 especies anuales de las Rocky Mountains. En una reciente y completa revisión Baskin & Baskin (1998) muestran que los requerimientos de estratificación son comunes en muchas especies alpinas. La presencia de requerimientos de estratificación permitiría a las semillas no germinar en forma inmediata y evitar los riesgos de que las plántulas mueran por congelamiento, posponiendo la germinación para el período libre de nieve donde existen

mayores probabilidades de un reclutamiento exitoso. Sin embargo, este tipo de latencia no permitiría la formación de un BSP, ya que retarda la germinación sólo hasta la siguiente temporada favorable, y no necesariamente más de un año (i.e., BST).

Amen (1966), en una pionera revisión de los requerimientos de germinación en especies alpinas, estableció que sólo un 42% de 64 especies estudiadas hasta ese entonces presentaban latencia, destacando que las especies más abundantes y exitosas en este tipo de ambientes son precisamente las especies que presentan latencia en sus semillas. Sin embargo, un 28% de las especies que Amen (1966) clasificó como sin latencia presentan porcentajes de germinación inferiores a 50%, lo que hace sospechar algún grado de latencia en estas especies también. Sólo un 30% de las especies que no presentaron latencia tienen porcentajes de germinación superiores al 50%, destacándose que la mayoría de estas especies son gramíneas (e.g., *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*, *Poa alpina*, *Trisetum spicatum*, etc.). Estas especies de gramíneas tienen una alta capacidad de reproducción vegetativa, sugiriendo que han utilizado otra estrategia reproductiva para sobrevivir en los estresantes y fluctuantes ambientes de alta montaña.

Amen (1966) además estableció que el mecanismo principal de latencia en las especies alpinas era por inhibición de la testa. La testa de las semillas puede inhibir la germinación por restricción mecánica o por inhibición química. Bell & Amen (1970) documentaron la presencia de inhibidores en la testa de semillas de *Luzula spicata* y *L. parviflora*. De acuerdo a estos autores, la liberación de estos inhibidores se produciría por medio de una escarificación. Ellos postularon que la escarificación de las semillas se produciría por repetidos eventos de congelación y derretimiento del agua contenida en la testa (criofracturación). La criofracturación de la testa permitiría la salida del inhibidor, permitiendo la germinación de las semillas. Dorne (1981) en un estudio realizado en semillas de *Chenopodium bonus-henricus* encontró que la latencia estaba impuesta por compuestos fenólicos presentes en la testa de las semi-

llas, los que requieren de una combinación de condiciones de baja temperatura, humedad y mucho tiempo para desactivar su acción de bloqueo de la germinación. Dorne (1981) encontró a su vez, que las semillas de *Chenopodium bonus-henricus* de zonas alpinas tienen un mayor espesor de la testa lo cual además de representar una restricción mecánica, va asociado a un mayor contenido de fenoles. Un resultado similar ha sido documentado en los Andes de Chile central para *Phacelia secunda* (Cavieres & Arroyo, en prensa), en donde se destaca que la latencia estaría siendo impuesta por una combinación de mayor grosor de la testa y mayor contenido de fenoles, especialmente cuando las semillas provienen de mayores altitudes.

Considerando la escasez de información, se hace evidente la necesidad de realizar más investigaciones orientadas a determinar la presencia de latencia en semillas de plantas de alta montaña, y el tipo de mecanismo involucrado en las diferentes respuestas de germinación.

*Longevidad de las semillas en el suelo:* Aunque existe evidencia de la formación de BSP en zonas alpinas (Roach 1983, Ebersole 1989, Ingersoll & Wilson 1993, Onipchenko et al. 1998, Arroyo et al. 1999), poco se sabe acerca de la longevidad de dichos BSP. Billings & Mooney (1968) señalan que semillas de muchas especies alpinas tienen una alta longevidad cuando son almacenadas a baja temperatura en el laboratorio. Sin embargo, en condiciones de terreno esto podría ser diferente.

Guariguata & Azócar (1988), Spence (1990) y Arroyo et al. (datos no publicados) han realizado experimentos de entierros de semillas en zonas alpinas con el propósito de determinar cuán longevos son los BS en estos ambientes. Guariguata & Azócar (1988) enterraron semillas de *Espeletia timotensis* a 4.200 m en los Andes venezolanos documentando una longevidad estimada entre 4-7 años para los BS de esta especie. Spence (1990) enterró semillas de *Chionochloa macra* a 1450 m, en la zona alpina de Nueva Zelanda y estima una longevidad entre 1-2 años. Arroyo et al. (datos no publicados) en un estudio de 15 especies en la zona andina de Tierra del

Fuego a 550 m, encuentra que sólo 5 especies ajustan su pérdida de viabilidad al modelo exponencial, estimando 777 días (> 2 años) en *Oreomyrrhis hookeri*, 1623 días (> 4 años) en *Draba magellanica*, 2779 días (> 7 años) en *Empetrum rubrum*, 3026 días (> 8 años) en *Gunnera magellanica* y 5983 días (> 16 años) en *Pernettya pumila*. Sin embargo, en aquellas especies que no es posible estimar su longevidad a través de un modelo exponencial, el 70% forma BSP. Aunque utilizando un método indirecto de estimación, Miller & Cummins (1987) documentan que la longevidad del BS de *Calluna vulgaris* en una zona subalpina es de 0,8 años, mientras que en una zona alpina esta longevidad aumenta a 5 años. Un resultado similar ha sido encontrado para *Phacelia secunda* en los Andes de Chile central, donde la longevidad de sus semillas cambia desde 410 días a 1600 m hasta 1782 días (> 4 años) a 3400 m, longevidad que se mantiene en forma independiente de la altitud en que son enterradas las semillas (Cavieres 1999). Recientemente, Thompson et al. (1998) han reclasificado los BSP como BSP de corta duración (short-term persistent) si las semillas permanecen vivas en suelo por más de 1 año pero menos de 5 años y BSP de larga duración (long-term persistent) cuando las semillas permanecen vivas en el suelo por más de 5 años. Los resultados de los estudios de entierro de semillas en zonas alpinas indican que en estos ambientes hay una marcada tendencia a la formación de BSP de larga duración (c.f. Thompson et al. 1998).

En resumen, del análisis de modelos teóricos sobre la evolución de la latencia en semillas es esperable la formación de BSP en zonas alpinas como una estrategia de historia de vida seleccionada en dichos ambientes, la que a su vez se vería potenciada por las buenas condiciones del suelo que favorecen una longevidad prolongada de las semillas en el suelo.

## AGRADECIMIENTOS

A Rodrigo Vasquez y Rodrigo Medel por sus críticos y valiosos comentarios en las

primeras versiones de este trabajo. A los revisores, no tan anónimos, por sus aportes a la versión final del manuscrito. Investigación financiada por Fondecyt 2950072 y Cátedra Presidencial en Ciencias de Mary Kalin Arroyo.

## LITERATURA CITADA

- AMEN RD (1966) The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *Quarterly Review of Biology* 41: 271-281.
- ARCHIBOLD OW (1980) Seed input as a factor in the regeneration of strip-mine wastes in Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 58: 1490-1495.
- ARCHIBOLD OW (1984) A comparison of seed reserves in arctic, subarctic and alpine soils. *The Canadian Field-Naturalist* 98: 337-344.
- ARROYO MTK, LA CAVIERES, AM HUMAÑA & C CASTOR (1999) Persistent seed bank and standing vegetation in a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia* 119: 126-132.
- BAKER HG (1989) Some aspects of the natural history of seed banks. En: M Allesio Leck, VT Parker & RL Simpson (eds), *Ecology of soils seed banks*: 9-21. Academic Press, San Diego.
- BARCLAY AM & RM CRAWFORD (1984) Seedling emergence in the Rowan (*Sorbus aucuparia*) from an altitudinal gradient. *Journal of Ecology* 72: 627-636.
- BASKIN CC & JM BASKIN (1998) *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, New York.
- BELL K & R AMEN (1970) Seed dormancy in *Luzula spicata* and *L. Parviflora*. *Ecology* 51: 492-496.
- BELL K & LC BLISS (1979) Autoecology of *Kobresia bellardii*: why winter snow accumulation limits local plant distribution. *Ecological Monographs* 49: 377-402.
- BELL K & LC BLISS (1980) Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic & Alpine Research* 12: 1-10.
- BELSKY J & R DEL MORAL (1982) Ecology of an alpine-subalpine meadow complex in the Olympic Mountains, Washington. *Canadian Journal of Botany* 60: 779-788.
- BILLINGS WD (1974a) Arctic and alpine vegetation: plant adaptation to cold summer climates. En: JD Ives & RD Barry (eds), *Arctic and alpine environments*: 403-443. Methuen, London.
- BILLINGS WD (1974b) Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic & Alpine Research* 6: 129-142.
- BILLINGS WD & HA MOONEY (1968) The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- BLISS LC (1971) Arctic and alpine plant life cycle. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438.
- BLISS LC (1985) Alpine. En: WD Billings & HA Mooney (eds), *Physiological ecology of north american plant terrestrial communities*: 41-65. Chapman & Hall, New York.
- BROWNS & DL VENABLE (1986) Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. *The American Naturalist* 127: 31-47.



- BRYANT JP & E SCHEINBERG (1970) Vegetation and frost activity in an alpine fellfield on the summit of Plateau Mountain, Alberta. *Canadian Journal of Botany* 48: 751-771.
- CAVIERES LA (1999) Bancos de semillas y estrategias de germinación en *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae): variaciones a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central (33°S). Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. x + 89 p.
- CAVIERES LA & MTK ARROYO (en prensa). Seed germination response to cold stratification period and thermal regime in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): altitudinal variation in the mediterranean Andes of central Chile. *Plant Ecology*.
- CHAMBERS JC (1989) Seed viability of alpine species: variability within and among years. *Journal of Range Management* 42: 304-308.
- CHAMBERS JC (1993) Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany* 71: 471-485.
- CHAMBERS JC, JA MACMAHON & RW BROWN (1990) Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology* 71: 1323-1341.
- CHAPIN FS III & A BLOOM (1976) Phosphate absorption: adaptation of tundra graminoids to a low temperature, low phosphorous environment. *Oikos* 26: 111-121.
- CHAPIN FS III & MC CHAPIN (1980) Revegetation of an arctic disturbed site by native tundra species. *Journal of Applied Ecology* 17: 449-456.
- COHEN D (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-129.
- COHEN D (1967) Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 16: 1-4.
- DIEMER M & S PROCK (1993) Estimates of alpine seed bank size in two central european and one scandinavian subarctic plant communities. *Arctic & Alpine Research* 25: 194-200.
- DORNE A (1981) Variation in seed germination inhibition of *Chenopodium bonus-henricus* in relation to altitude of plant growth. *Canadian Journal of Botany* 59: 1893-1901.
- EBERSOLE JJ (1989) Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. *Canadian Journal of Botany* 67: 466-471.
- ELLNER S (1985a) ESS germination strategies in randomly varying environments. I. Logistic type models. *Theoretical Population Biology* 28: 50-79.
- ELLNER S (1985b) ESS germination strategies in randomly varying environments. II. Reciprocal yield law models. *Theoretical Population Biology* 28: 80-116.
- ELLNER S (1987a) Competition and dormancy: a reanalysis and review. *The American Naturalist* 130: 798-803.
- ELLNER S (1987b) Alternate plant life-history strategies and coexistence in randomly varying environments. *Vegetatio* 69: 199-208.
- FENNER M (1985) *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London. 151 pp.
- FREEDMAN B, N HILL, J SVOBODA & G HENRY (1982) Seed banks and seedling occurrence in a high arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany* 60: 2112-2118.
- FOX JF (1981) Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature* 293: 564-565.
- FOX JF (1983) Germinable seed banks of interior Alaskan tundra. *Arctic & Alpine Research* 15: 405-411.
- GALEN C & ML STANTON (1991) Consequences of emergence phenology for reproductive success in *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 78: 978-988.
- GALEN C & ML STANTON (1993) Short-term responses of alpine buttercups to experimental manipulations of growing season length. *Ecology* 74: 1052-1058.
- GRIME JP (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- GUARIGUATA MR & A AZOCAR (1988) Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an andean giant rosette. *Biotropica* 20: 54-59.
- INGERSOLL CH & M WILSON (1993) Buried propagule bank of a high subalpine site: microsite variation and comparisons with aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany* 71: 712-717.
- JOHNSON PL & WD BILLINGS (1962) The alpine vegetation of the beartooth plateau in relation to cryopedogenic process and patterns. *Ecological Monographs* 32: 105-135.
- KLINKHAMER PG, T DE JONG, J METZ & J VAL (1987). Life history tactics of annual organisms: The joint effects of dispersal and delayed germination. *Theoretical Population Biology* 32: 127-156.
- KOMARKOVA V (1993) Vegetation type hierarchies and landform disturbance in arctic Alaska and alpine Colorado with emphasis on snowpatches. *Vegetatio* 106: 155-181.
- KUDO G (1991). Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic & Alpine Research* 23: 436-443.
- MARCHAND PJ & DA ROACH (1980) Reproductive strategies of pioneering alpine species: seed production, dispersal and germination. *Arctic & Alpine Research* 12: 137-146.
- MATSON PA & PM VITOUSEK (1981) Nitrification potentials following clearcutting in the Hoosier National Forest, Indiana. *Forest Science* 27: 781-791.
- MCGRAW JB (1980) Seed bank size distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska. *Canadian Journal of Botany* 58: 1607-1611.
- MCGRAW JB (1986) Seedbank properties of an Appalachian sphagnum bog and a model of depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65: 2028-2035.
- MCGRAW JB & GR SHAVER (1982) Seedling density and seedling survival in Alaskan cotton grass tussock tundra. *Holarctic Ecology* 5: 212-217.
- MCGRAW JB & MC VAVREK (1989) The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. En: M Allesio Leck, VT Parker & RL Simpson (eds), *Ecology of soils seed banks*: 91-105. Academic Press, San Diego.
- MILLER GR & RP CUMMINS (1987) Role of buried viable seeds in the recolonization of disturbed ground by heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) in the Cairngorm Mountains, Scotland, U.K. *Arctic & Alpine Research* 19: 396-401.
- MORIN H & S PAYETTE (1988) Buried seed populations in the montane, subalpine, and alpine belts of Mont Jacques-Cartier, Quebec. *Canadian Journal of Botany* 66: 101-107.

- ONIPCHENKO VG, G SEMENOVA & E VAN DER MAAREL (1998) Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 9: 27-40.
- PHILIPPI T (1993) Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *The American Naturalist* 142: 474-487.
- REES M (1994) Delayed germination of seeds: A look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *The 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.
- RETZER JL (1973) Alpine soils. En: JD Ives & RD Barry (eds), *Arctic and alpine environments*: 771-802. Methuen, London.
- REYNOLDS DN (1984) Alpine annual plants: phenology, germination, photosynthesis, and growth of three Rocky Mountain species. *Ecology* 65: 759-766.
- RIEGER S (1973) Arctic soils. En: JD Ives & RD Barry (eds), *Arctic and alpine environments*: 749-769. Methuen, London.
- ROACH DA (1983) Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats, northern Alaska. *Oecologia* 60: 359-364.
- SAYERS RL & RT WARD (1966) Germination responses in alpine species. *Botanical Gazette* 127: 11-16.
- SCOTT D & WD BILLINGS (1964) Effects of environmental factors on standing crop and productivity of an alpine tundra. *Ecological Monographs* 34: 243-270.
- SIMPSON RL, MA LECK & VT PARKER (1989) Seed banks: general concepts and methodological issues. En: MA Leck, VT Parker & RL Simpson (eds), *Ecology of soils seed banks*: 3-8. Academic Press, San Diego.
- SPENCE JR (1990) A buried seed experiment using caryopses *Chioncloa macra* Zotov (Danthoniidae: Poaceae) South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 28: 471-474.
- STANTON ML & C GALEN (1997) Life on the edge: adaptation versus environmentally mediated gene flow in the snow buttercup, *Ranunculus odoneus*. *The American Naturalist* 150: 143-177.
- STANTON ML, M REJMÁNEK & C GALEN (1994) Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the mosquito range, Colorado, USA. *Arctic & Alpine Research* 26: 364-374.
- THOMPSON K (1978) The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography* 5: 425-430.
- 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 & JD HODGSON (1998) Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* 86: 163-169.
- VAZQUEZ-YANES, C & A OROZCO-SEGOVIA (1996) Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: S Mulkey, R Chazdon & A Smith (eds), *Tropical forest plant ecophysiology*: 535-558. Thompson Publishing, New York.
- VENABLE DL (1989) Modeling the evolutionary ecology of seed banks. En: MA Leck, VT Parker & RL Simpson (eds), *Ecology of soils seed banks*: 67-86. Academic Press, San Diego.
- VENABLE DL & L LAWLOR (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.
- VENABLE DL & JS BROWN (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131: 360-384.
- VITOUSEK PM (1985) Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. En: STA Pickett & PS White (eds), *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*: 325-332. Academic Press, New York.
- WAGNER J & B REICHEGGER (1997) Phenology and seed development of the alpine sedges *Carex curvula* and *C. Firma* in response to contrasting topoclimates. *Arctic & Alpine Research* 29: 291-299.
- WALKER MD, PJ WEBBER, EH ARNOLD & D EBERT-MAY (1994) Effects of interannual climate variation on aboveground phytomass in alpine vegetation. *Ecology* 75: 393-408.