

Bancos de semillas en *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae): variación altitudinal en los Andes de Chile central (33°S)

Soil seed banks in *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae): altitudinal variation in the Andes of central Chile (33°S)

LOHENGRIN A. CAVIERES¹ y MARY T. K. ARROYO²

¹ Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile, e-mail: lcaviere@udec.cl

² Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

RESUMEN

Se ha propuesto que la formación de un banco de semillas no sería una estrategia exitosa en hábitats como las zonas alpinas sugiriéndose, en consecuencia, una tendencia a disminuir el tamaño del banco de semillas con la altitud. Aprovechando la amplia distribución altitudinal que presenta *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae) en Chile central, en el presente estudio se documenta la variación en el tamaño del banco de semillas que forma esta especie a diferentes altitudes. El área de estudio se ubicó en los Andes de Chile central (33°S), donde se analizó el tamaño del banco de semillas a 1.600, 2.200, 2.900 y 3.400 msnm. En cada altitud en forma aleatoria se demarcaron 25 parcelas de 1 m². En cada una de estas parcelas se contabilizó la cantidad de individuos adultos presentes y se tomó una muestra de suelo de 5 cm de profundidad con barrenos metálicos de 7,2 cm de diámetro. Las muestras de suelo fueron puestas en un vivero, registrándose la germinación de semillas durante dos meses. Posteriormente se separaron las semillas que no germinaron en una serie de tamices de diferentes tamaños. Las semillas recuperadas fueron sometidas a un test de Tetrazolium para determinar su viabilidad. El tamaño promedio ($\pm 2EE$) del banco de semillas que forma *P. secunda* a diferentes altitudes fluctúa entre $19,6 \pm 26,7$ semillas/m² a 1.600 m y $255,4 \pm 155,9$ semillas/m² a 2.900 m. Contrariamente a lo esperado, en *P. secunda* hay una tendencia a formar bancos de semillas más numerosos con la altitud. Esta tendencia sería producto de una selección de este tipo de estrategia reproductiva en los fluctuantes ambientes de mayores altitudes.

Palabras clave: banco de semillas, gradiente altitudinal, *Phacelia secunda*, Andes.

ABSTRACT

It have been proposed that the formation of a seed bank would not be a successful strategy in alpine zones suggesting a tendency to decrease the size of seed bank with elevation. Taking advantage of the wide altitudinal range of *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae) in central Chile, we study the variation in the size of seed bank that this species forms at several altitudes. The study area was located in the Andes of central Chile (33°S), where *P. secunda*'s seed bank was analyzed at 1600, 2200, 2900 and 3400 masl. At each altitude 25 plots of 1 m² were demarcated. At each plot adult individuals were counted and a soil sample of 5 cm depth was taken with metallic bores of 7.2 cm diameter. The soil samples were retrieved to a nursery and seed germination was monitored for two months. After this period, ungerminated seeds were separated in a series of sieves of several sizes. The retrieved seeds were subjected to a Tetrazolium test in order to determine their viability. The mean size ($\pm 2EE$) of the seed bank of *P. secunda* at several altitudes fluctuated between 19.6 ± 26.7 seeds /m² at 1600 m up to 255.4 ± 155.9 seeds/m² at 2900 m. Against expectation, in *P. secunda* there was a tendency to form more numerous seed banks with increasing altitude. This tendency would be the result of a selection of this reproductive strategy in the fluctuating environments of higher altitudes.

Key words: seed bank, altitudinal gradient, *Phacelia secunda*, alpine, Andes.

INTRODUCCION

Los bancos de semillas (BS), en particular los bancos de semillas persistentes (BSP) (*sensu* Thompson & Grime 1979), son ecológica y evolutivamente importantes en la dinámica de muchas poblaciones de plantas (Fenner 1985). Los BSP juegan un rol importante en la dinámica de regeneración en varias comunidades de plantas, ya que actúan como fuente de propágulos para el reclutamiento (Grime 1979, Thompson 1992). Por otro lado, al almacenar semillas producidas en diferentes temporadas los BSP podrían actuar como una fuente de variabilidad genética, permitiendo la estabilidad a largo plazo en poblaciones con una variación genética reducida (e.g., poblaciones con poco flujo de polen y/o baja dispersión espacial de semillas) (Templeton & Levin 1979, Levin 1990).

Los ambientes de alta montaña se caracterizan por condiciones climáticas altamente estresantes para el desarrollo de la biota (Bliss 1985). Las principales característi-

cas de estos ambientes son las bajas temperaturas ambientales y la corta duración del período favorable para el crecimiento (Bliss 1985). A comienzos de la década de los 70's algunos autores postularon que en estos ambientes, producto de la rigurosidad climática que afecta tanto la productividad general del ecosistema como la actividad de los polinizadores, la reproducción vegetativa y la producción de semillas a través de apomixis serían más importantes que la reproducción sexual (Billings 1974). Considerando además que los individuos que habitan estas zonas presentan una alta longevidad, Archibold (1984) postuló que la mantención de grandes cantidades de reserva de semillas en el suelo no sería necesaria. Johnson (1975) y Thompson (1978) propusieron que la formación de bancos de semillas no sería una estrategia exitosa en hábitats como las zonas alpinas ya que la mantención de un banco de semillas requeriría de un alto gasto energético para mantener una población de semillas en el suelo. Adicionalmente, considerando

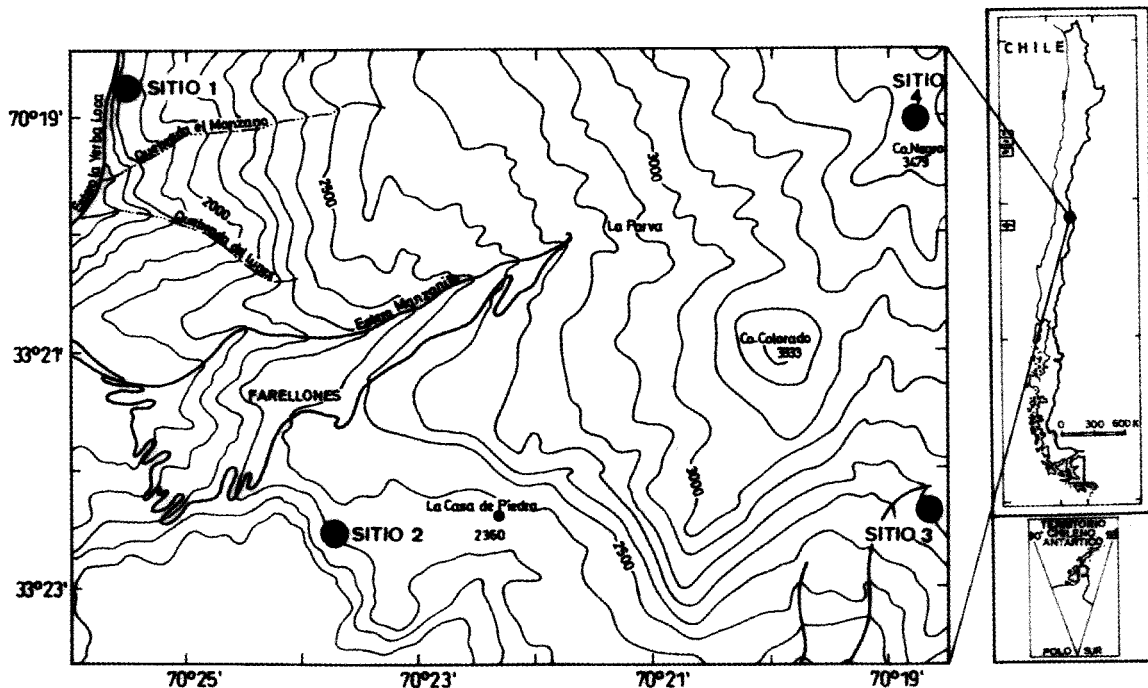


Fig. 1. Mapa de la zona de estudio, indicando los sitios (círculos negros) donde se colectaron las muestras de suelo. Sitio 1: 1600 m; Sitio 2: 2200 m; Sitio 3: 2900 m; Sitio 4: 3400 m.

Map of the study zone, showing the sites (black circles) where soil samples were collected. Site 1: 1600 m; Site 2: 2200 m; Site 3: 2900 m; Site 4: 3400 m.

que en ambientes alpinos las condiciones ambientales son progresivamente menos favorables para la producción de semillas hacia mayores altitudes, y en aquellas especies que producen semillas la menor duración de la estación de crecimiento favorecería una germinación rápida, Johnson (1975) y Thompson (1978) proponen una disminución de los BS con la altitud. A pesar de que varios estudios han documentado la presencia de bancos de semillas en el suelo de muchas zonas alpinas (Morin & Payette 1988, Chambers et al. 1990, Spence 1990, Ingersoll & Wilson 1993, Chambers 1993, Diemer & Prock 1993, Onipchenko et al. 1998, Arroyo et al. 1999) pocos estudios han establecido si existe una tendencia a formar bancos de semillas menos numerosos hacia mayores altitudes. Aprovechando la amplia distribución altitudinal que presenta *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae) en Chile central, en el presente estudio se documenta la variación en el tamaño del banco de semillas que forma esta especie a diferentes altitudes.

MATERIALES Y METODOS

Especie de estudio

Phacelia secunda es una hierba perenne que en Chile presenta una extraordinaria amplitud tanto en su distribución latitudinal como altitudinal habitando desde Parinacota (18°S) hasta Tierra del Fuego (54°S), y desde el nivel del mar hasta cerca del límite altitudinal de la vegetación andina (3.500 m). Esta amplitud en su distribución altitudinal la hacen un excelente objeto de estudio en la comprobación de la tendencia esperada. *P. secunda* puede producir entre 1-4 semillas por flor. Las semillas son cimbiformes, de 2-3 mm de longitud por 1 mm de ancho; tienen un extremo marcadamente agudo, faveoladas en ambas caras y son de color castaño oscuro. *P. secunda* presenta una marcada variación altitudinal en su morfología, y se encuentra preferentemente en los espacios abiertos entre árboles, en cursos efímeros de agua y sitios perturbados, especialmente en las zonas de mayor altitud (Cavieres 1999a).

Area de estudio

El área de estudio se extendió entre los sectores del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca y el Cerro Negro en el centro invernal de Ski Valle Nevado, en los Andes de Chile central (33°S) (Fig. 1). En esta zona se escogieron 4 altitudes donde se realizaron los muestreos del banco de semillas:

1.600 m: En el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, localizado en el valle del este-ro de la Yerba Loca a 50 km al este de Santiago. Vegetacionalmente corresponde al bosque esclerófilo montano de Chile central, que se caracteriza por la dominancia del árbol *Kageneckia angustifolia* y el arbusto *Guindilia trinervis*, con una fisionomía de matorral abierto, y una rica flora herbácea tanto anual como perenne (Peñaloza 1996). *Kageneckia angustifolia* marca el límite arbóreo para esta zona entre los 2.000-2.200 m de altitud.

2.200 m: Localizado en una ladera de exposición W en la ruta al complejo de Ski Valle Nevado. La vegetación corresponde a un matorral sub-andino dominado por arbustos achaparrados. El matorral sub-andino se encuentra entre los 2.100 a 2.500 msnm, inmediatamente sobre el límite arbóreo de *K. angustifolia*, y se caracteriza por la dominancia de arbustos achaparrados como *Acaena alpina*, *Chuquiraga oppositifolia* y *Anarthrophyllum cumingii* acompañados de varias especies de geófitas y algunas hierbas anuales (Cavieres et al. datos no publicados).

2.900 m: Ubicado en una ladera de exposición SW, muy cerca del centro de Ski Valle Nevado. La vegetación corresponde al piso andino inferior, que se encuentra entre los 2.600 a 3.200 msnm (Cavieres et al. datos no publicados) y se caracteriza por la dominancia de especies en cojín como *Laretia acaulis* y *Anarthrophyllum gayanum*.

3.400 m: Localizado en una ladera de exposición S en las faldas del Cerro Negro (Fig. 1). Este sitio corresponde al piso andino superior (o subnival) de vegetación, caracterizado por la baja cobertura vegetal, y la dominancia de especies herbáceas de bajo tamaño como *Nassauvia*

pyramidalis y *Pozoa coriacea*, y la presencia de otras especies en cojín como *Azorella monantha* (Cavieres et al. datos no publicados).

Clima general del área de estudio

Chile central posee un clima tipo mediterráneo (di Castri & Hajek 1976) caracterizado por una marcada estacionalidad tanto en las temperaturas como en las precipitaciones, además de una alta variabilidad interanual en las precipitaciones (Aceituno 1990). Dentro de esta zona de clima tipo mediterráneo hacia las altas cumbres de los Andes se desarrolla un clima de alta montaña (Santibañez & Uribe 1990). A 1.600 msnm en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, la temperatura media anual es de 12,7°C, con temperaturas medias mensuales que varían entre una máxima promedio de 19,5°C (febrero) y una media mínima de 6,2°C (julio) (Peñaloza 1996). A 2.600 msnm la temperatura media anual es alrededor de 6,5°C, con temperaturas medias mensuales que varían entre una máxima promedio de 10,0°C y una media mínima de -1,0°C (Cavieres & Arroyo 1999a). A 3.150 m la temperatura media anual es de alrededor de 3°C, con temperaturas medias mensuales que varían entre una máxima promedio de 7,0°C y una media mínima de -2,5°C (Cavieres & Arroyo 1999a). En relación a las precipitaciones, estas ocurren principalmente en forma de nieve. Santibañez & Uribe (1990), estiman precipitaciones totales que fluctúan entre los 715 mm al año para las zonas de baja cordillera, y 913 mm anuales en las zonas más altas de la cordillera. Las precipitaciones se concentran principalmente en los meses de invierno, aunque en las zonas de mayor altitud suelen ocurrir tormentas de verano, con granizo y rayos.

Banco de semillas (BS)

Con el objeto de conocer el tamaño del BS que forma *Phacelia secunda*, se utilizó la metodología propuesta por Fox (1983). En cada nivel altitudinal se demarcaron en

forma aleatoria 25 parcelas de 1 m². En cada una de estas parcelas se contabilizó la cantidad de individuos adultos y adicionalmente la cantidad de plántulas de *P. secunda*. De este modo es posible estimar un promedio de la densidad de individuos por m² en cada uno de los niveles altitudinales. Posteriormente, en el centro de la parcela se tomó una muestra de suelo de 5 cm de profundidad con barrenos metálicos de 7,2 cm de diámetro. Esto da un volumen de suelo de 203,6 cm³ en cada parcela, con lo cual el volumen total de muestreo fue de 5,09 lts. por nivel altitudinal. Las muestras de suelo fueron tomadas 2-3 meses después del derretimiento de la nieve, una vez transcurrido la época de germinación de las semillas, y antes del nuevo período de dispersión de semillas (Diemer & Prock 1993). Las fechas de muestreo fueron: 1.600 m: 20 de septiembre de 1995; 2.200 m: 18 de octubre de 1995; 2.900 m: 13 de noviembre de 1995 y 3.400 m: 20 de enero de 1996.

Para el análisis de las muestras de suelo se siguió la metodología propuesta en Hendry & Grime (1993). Las muestras de suelo se depositaron cuidadosamente en bandejas plásticas, las que posteriormente se llevaron a un vivero con fotoperíodo de 12 hrs. y temperaturas de 15-25°C. Las bandejas fueron regadas regularmente cada dos días, donde además se registró la aparición de plántulas durante un período total de 2 meses. Posterior a este período, con el propósito de separar semillas que no hubiesen germinado, el suelo fue sacado de las bandejas y lavado en una serie de tamices de diferentes tamaños (1mm, 710 μm, 500 μm y 355 μm). Las muestras resultantes se analizaron bajo lupa donde se separó semillas de *P. secunda* que visualmente parecían intactas. Las semillas recuperadas fueron sometidas a un test de Tetrazolium para determinar su viabilidad (Hendry & Grime 1993). Para expresar el tamaño del BS se sumó las semillas germinadas en vivero con las semillas viables recuperadas de las muestras de suelo.

Para cada nivel altitudinal se estimaron dos parámetros; el tamaño total del BS y el tamaño estandarizado por la densidad de individuos adultos. Se expresó el tamaño del BS como el número de semillas/m²,

para lo cual se corrigió el número de semillas (germinadas o viables) encontrado en cada muestra por el área de suelo que abarca el barreno ($0,004072 \text{ m}^2$). Posteriormente, para cada muestra de suelo, se estandarizó el tamaño del BS dividiendo este valor por la densidad de individuos adultos presente en cada una de las parcelas. Dado que los datos no se ajustaron a una distribución normal por la alta cantidad de muestras con valor cero, se determinó la existencia de diferencias significativas entre las diferentes altitudes con la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis. Como test a posteriori se realizaron pruebas pareadas de Mann-Whitney. Los resultados se presentan como promedio $\pm 2 \text{ EE}$.

RESULTADOS Y DISCUSION

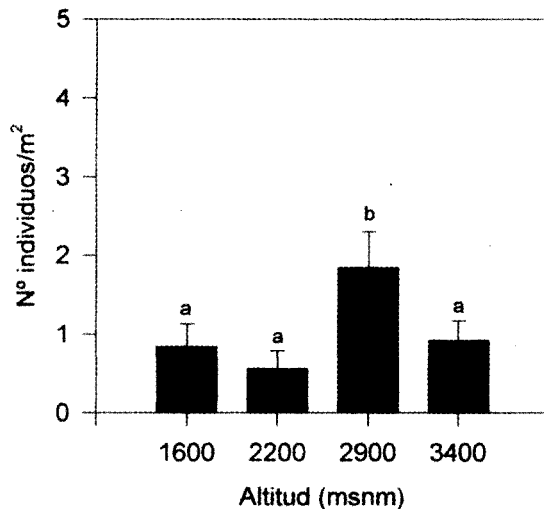


Fig. 2. Variación altitudinal de la densidad promedio de individuos adultos de *Phacelia secunda* en los Andes de Chile central (33°S). Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) de acuerdo a una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba de Mann-Whitney como prueba a posteriori. Barras verticales indican 2 EE .

Altitudinal variation in the mean density of mature individuals of *Phacelia secunda* in the Andes of central Chile (33°S). Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) according to a Kruskal-Wallis test and a Mann-Whitney like a posteriori test. Vertical bars indicate 2 SE.

La densidad promedio de individuos adultos de *P. secunda* fluctúa entre $0,56 \text{ ind./m}^2$ (2.200 m) y $1,84 \text{ ind./m}^2$ (2.900 m) (Fig. 2).

Cuando las muestras de suelo fueron puestas en el vivero, sólo 2 semillas de las muestras de 1.600 m germinaron, mientras que en las otras muestras no se registró germinación durante todo el período de observación (2 meses). Por lo tanto, las estimaciones del BS se basan gran parte en las semillas viables recuperadas desde las muestras de suelo. El tamaño promedio del BS que forma *P. secunda* a diferentes altitudes fluctúa entre $19,6 \pm 26,7$ semillas/ m^2 a 1.600 m y $255,4 \pm 155,9$ semillas/ m^2 a 2.900 m (Fig. 3a). De acuerdo a la prueba de Kruskal-Wallis, los niveles de mayor altitud (2.900 y 3.400) tienen BS significativamente más numerosos que los niveles más inferiores (1.600 y 2.200), no existiendo diferencias significativas dentro de estos pares (Tabla 1) (Fig. 3a). En consecuencia, contrariamente a lo plantado por Johnson (1975) y Thompson (1978), en *P. secunda* se encuentra una tendencia a formar bancos de semillas más numerosos con la altitud (Fig. 3a).

Arroyo et al. (1999) documentan que en la misma zona de estudio, a 3.200 msnm , la magnitud del BS que forma *P. secunda* es de $119,5 \pm 87,6$ semillas/ m^2 , siendo el segundo más numeroso después de *Montiopsis sericea* con $899,1 \pm 199,7$ semillas/ m^2 . Las diferencias entre la magnitud del BS que forma *P. secunda* documentadas en este estudio y por Arroyo et al. (1999) pueden deberse a que las muestras de suelo están tomadas en altitudes, sitios y temporadas diferentes. Las muestras de Arroyo et al. (1999) fueron tomadas en el verano de 1997, después del seco invierno de 1996 que pudo afectar la productividad del ambiente en dicha temporada.

En el trabajo de Arroyo et al. (1999) se destaca además que el 100% de las semillas de *P. secunda* encontradas en el suelo eran viables, situación que sólo ocurrió en *Cerastium arvense*, *Loasa caespitosa* y *Nicotiana corymbosa*, pero que presentaban BS mucho menos numerosos ($5\text{-}20$ semillas/ m^2). Considerando que *P. secunda* resultó ser la cuarta especie en importancia dentro de la comunidad analizada por Arro-

yo et al. (1999) (después de *Hordeum comosum*, *Montiopsis sericea* y *Galium sp.*) al ponderar su representación en el BSP por su cobertura, esta especie resultó ser la séptima especie en importancia, indicando que hay otras especies que forman BSP

particularmente numerosos, a pesar de su baja cobertura (e.g., *Oxalis compacta*, *Nicotiana corymbosa*, *Pozoa coriacea*).

La gran mayoría de los estudios realizados en Norteamérica han documentado tendencias latitudinales del banco de semillas a nivel comunitario. Por ejemplo, Fox (1983) y Ebersole (1989) documentaron que en la tundra ártica se encuentra una disminución del BS con la latitud. Por el contrario, Roach (1983) también en la tundra ártica no encontró ninguna relación entre el tamaño del BS y la latitud. Morin & Payette (1988) en el único estudio que se ha analizado una tendencia altitudinal, documentaron que en términos comunitarios, no se encuentra una disminución del BS con la altitud en Mont Jacques-Cartier, Canadá. Sin embargo, en el estudio de Morin & Payette (1988) se destaca que algunas especies (e.g., *Betula glandulosa*, *Vaccinium vitis-idaea*) tienden a aumentar el tamaño del BS con la altitud, al igual que lo documentado en este estudio.

Llama la atención que la disminución del BS con la altitud propuesta en Johnson (1975) y Thompson (1978) está basada principalmente en los efectos de la rigurosidad del clima de mayores alturas en la productividad del ambiente. Sin embargo, la variable importante en términos ecológicos para la formación de BS es la proporción de las semillas producidas que pasan a formar parte del BS. Es decir, es necesario ponderar el número de semillas encontradas en el BS por alguna estimación de la productividad del ambiente (e.g., lluvia de semillas, cobertura, etc.). Tanto Fox (1983) como Ebersole (1989), documentan que al considerar una estimación de la productividad del ambiente, la tendencia a la disminución del banco de semillas con la latitud desaparece. En *P. secunda*, al considerar la densidad de individuos adultos como una medida de la productividad y ponderar la magnitud del BS por la densidad de adultos, es posible apreciar una clara tendencia a formar BS más numerosos hacia mayores altitudes (Fig. 3b).

Considerando que las muestras de suelo fueron tomadas posterior al período de germinación natural de la especie, pero antes del nuevo período de dispersión de

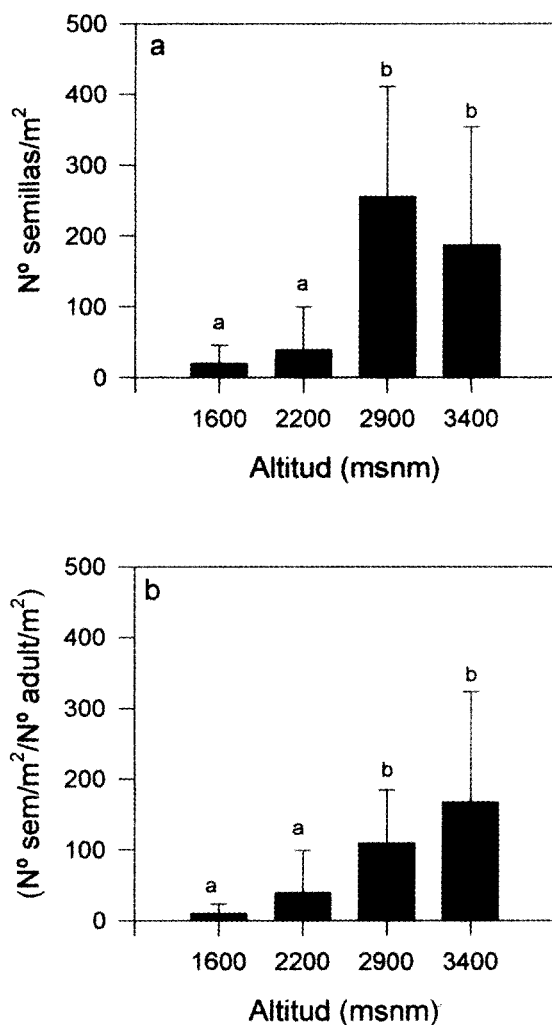


Fig. 3. Banco de semillas (BS) de *Phacelia secunda*. a) Variación altitudinal del BS expresado en número promedio de semillas/m². b) Variación altitudinal del BS estandarizado por la densidad de individuos adultos. Se presenta promedio \pm 2 EE. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$, prueba de Kruskal-Wallis).

Seed bank (SB) of *Phacelia secunda*. a) Altitudinal variation in the SB expressed as the mean number of seeds/m². b) Altitudinal variation in the SB standardized for the density of mature individuals. Mean \pm 2 SE are presented. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$, Kruskal-Wallis test).

TABLA I

Valores de prueba pareadas de Mann-Whitney y su probabilidad asociada (valores entre paréntesis) entre distintos niveles altitudinales en: a) tamaño del banco de semillas (semillas/m²) y b) tamaño del banco de semillas estandarizado por la densidad de individuos adultos

2
Values of paired Mann-Whitney Test and their associated probability (values in parenthesis) between different elevation in: a) seed bank size (seeds/m²) and b) seed bank size standardized by density of adult plants

a) Altitud (msnm)	1.600	Altitud (msnm) 2.200	2.900	3.400
1.600	-			
2.200	311,5 (0,967)	-		
2.900	218,0 (0,011)	221,5 (0,015)	-	
3.400	227,0 (0,020)	227,5 (0,022)	267,5 (0,269)	-
b) Altitud (msnm)	1.600	Altitud (msnm) 2.200	2.900	3.400
1.600	-			
2.200	310,5 (0,934)	-		
2.900	220,0 (0,013)	228,5 (0,024)	-	
3.400	227,0 (0,020)	227,5 (0,022)	281,0 (0,440)	-

semillas, los BS documentados en este estudio corresponderían a un Banco de semillas persistente (BSP). En consecuencia, nuestros resultados sugieren una clara tendencia a formar BSP más numerosos hacia mayores altitudes (Fig. 3b).

Un patrón similar al documentado en este estudio puede ser originado de dos maneras:

1) Si la depredación de semillas fuera más intensa en las altitudes menores. En efecto, se ha sugerido que con el incremento de la rigurosidad del ambiente con la altitud, la diversidad de organismos depredadores de semillas disminuiría con la altitud, facilitando la permanencia de las semillas por mayores periodos de tiempo en este tipo de ambientes (McGraw & Vavrek 1989). Sin embargo, estudios realizados en la zona de estudio han demostrado que las semillas de *P. secunda* no son depredadas por aves, roedores o insectos (J. Figueroa com. pers.). Por otra parte, las semillas de *P. secunda* contienen gran cantidad de fenoles en sus testas (Cavieres, datos no publicados), que son compuestos con una conocida actividad antimicrobiana y antimicológica (Hendry et al. 1994) lo que hacen que sea poco probable la depredación de las semillas por otros tipos de organismos.

dación de las semillas por otros tipos de organismos.

2) Si las semillas presentaran un aumento en latencia con la altitud. En efecto, estudios recientes realizados en esta especie demuestran que existe una variación altitudinal en el grado de latencia que poseen las semillas (Cavieres & Arroyo 1999b), permitiendo la formación de BSP más longevos en semillas de mayores altitudes (Cavieres 1999b). Esta variación sería resultado de un proceso de adaptación a las peculiares condiciones de los hábitats de alta montaña, y que se reflejan en una creciente capacidad de formar bancos de semillas más persistentes a mayores altitudes (Cavieres 1999c).

Se ha propuesto que la formación de BSP sería ventajosa en hábitats temporal y espacialmente impredecibles (Cohen 1966, Grime 1979), especialmente en aquellos donde las perturbaciones juegan un rol muy importante en la dinámica de la vegetación (Thompson 1992). Los hábitats de alta montaña son temporal y espacialmente muy impredecibles (Cavieres 1999c). La duración de la estación de crecimiento es la principal fuente de fluctuación temporal en estos ambientes, desencadenando fluctua-

ciones en varias etapas del ciclo reproductivo de muchas especies, como la producción de semillas y el establecimiento de plántulas (Galen & Stanton 1991, 1993). En términos espaciales, el ciclo de congelamiento/derretimiento del agua en el suelo es el principal factor generador de perturbaciones (Fox 1981), las que pueden ser perturbaciones muy locales y de pequeña magnitud como la crioturbación del suelo, hasta perturbaciones de gran escala y devastadoras como avalanchas de nieve y barro (McGraw & Vavrek 1989). En consecuencia, la formación de BSP hacia mayores altitudes podría ser una estrategia reproductiva seleccionada en dichos ambientes. Por otra parte, las zonas de clima frío, como las zonas alpinas, son particularmente favorables para la mantención de semillas viables en el suelo (McGraw & Vavrek 1989). A la ya mencionada menor abundancia de depredadores de semillas y de hongos patógenos, se suma la baja tasa metabólica en el embrión y otros tejidos internos de las semillas producto de las bajas temperaturas del ambiente, lo que produce una lenta tasa de consumo de las reservas nutricionales de las semillas (Billings & Mooney 1968) y disminución de la velocidad de los procesos oxidativos responsables de la pérdida de viabilidad de las semillas (Villiers 1973). Todo esto favorece la mantención de semillas vivas en el suelo por prolongados períodos de tiempo, potenciando la formación de BSP en las zonas alpinas.

En resumen, la disminución altitudinal del BS propuesta por Johnson (1975) y Thompson (1978) no se cumple en *Phacelia secunda*, sino que por el contrario, al considerar la productividad del ambiente el BS tiende a aumentar con la altitud.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del centro de Ski Valle Nevado, en especial a Samuel Bahamondes, por su colaboración en terreno. Investigación financiada por FONDECYT N° 2950072 (LC). La redacción de este trabajo ha sido apoyada por la Cátedra presidencial en Ciencias de Mary Kalin Arroyo.

LITERATURA CITADA

- ACEITUNO P (1990) Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Revista Geofísica* 32: 65-78.
- 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, C CASTOR & AM HUMAÑA (1999) Soil seeds, persistent seed bank and standing vegetation in a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia* 119: 126-132.
- BILLINGS WD (1974) Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6: 129-142.
- BILLINGS WD & HA MOONEY (1968) The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- BLISS LC (1985) Alpine. En: Billings WD & HA Mooney (eds). *Physiological Ecology of North American Plant Terrestrial Communities*: 41-65. Chapman & Hall, New York.
- CAVIERES LA (1999a) Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. Gmel, (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica* (aceptado).
- CAVIERES LA (1999b) Bancos de semillas y estrategias de germinación en *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae): variaciones a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. x + 81 pp.
- CAVIERES LA (1999c) Bancos de semillas persistentes: modelos de germinación retardada y su aplicación en ambientes alpinos. *Revista Chilena de Historia Natural* (en prensa).
- CAVIERES LA & MTK ARROYO (1999a). Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el Valle del Río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33°S). *Revista Geográfica Terra Australis* (en prensa).
- CAVIERES LA & MTK ARROYO (1999b). 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* (en prensa).
- 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.
- COHEN D (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-129.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile. 128 pp.
- 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.
- EBERSOLE JJ (1989) Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. *Canadian Journal of Botany* 67: 466-471.
- FENNER M (1985) *Seed ecology*. Chapman & Hall, London. 151 pp.

- 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. 250 pp.
- HENDRY GA & JP GRIME (1993) Methods in Comparative Plant Ecology. Chapman & Hall, London. 252 pp.
- HENDRY GA, K THOMPSON, CJ MOSS, E EDWARDS & PC THORPE (1994) Seed persistence: a correlation between seed longevity in the soil and ortho-dihydroxyphenol concentration. *Functional Ecology* 8: 658-664.
- 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 EA (1975) Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. *Canadian Journal of Botany* 53: 2933-2941.
- LEVIN D (1990) The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *The American Naturalist* 135: 563-572.
- MCGRAW JB & MC VAVREK (1989) The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. En: Allesio Leck M, VT Parker & RL Simpson (eds). *Ecology of soils seed banks*: 91-105, Academic Press, San Diego.
- 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.
- PEÑALOZA A (1996) Consideraciones microclimáticas en la sobrevivencia de semillas y plántulas de *Kageneckia angustifolia* Don una especie del bosque montano de Chile central. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, 78 pp.
- ROACH DA (1983) Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats, northern Alaska. *Oecologia* 60: 359-364.
- SANTIBAÑEZ F & M URIBE (1990). Atlas Agroclimático de la V región y Región Metropolitana. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile.
- SPENCE JR (1990) A buried seed experiment using caryopses *Chioncloa macra* Zotov (Danthoniaceae: Poaceae) South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 28: 471-474.
- TEMPLETON AR & D LEVIN (1979) Evolutionary consequences of seed pools. *The American Naturalist* 114: 232-249.
- THOMPSON K (1978) The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography* 5: 425-430.
- THOMPSON K (1992) The functional ecology of seed banks. En: Fenner M (ed). *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*: 231-258. C.A.B. International, London.
- THOMPSON K & JP GRIME (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- VILLIERS TA (1973) Ageing and the longevity of seeds in field conditions. En: Heydecker W (ed). *Seed ecology*: 265-288. The Pennsylvania State University Press, London.