

Producción, almacenamiento en el suelo y viabilidad de las semillas de *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* (Nothofagaceae) en un bosque templado del noroeste de la Patagonia argentina

Dezzotti, Alejandro¹; Manuel Manzoni; Renato Sbrancia

Sede San Martín de los Andes, Universidad Nacional del Comahue, Pasaje de la Paz 235, Q8370AQA San Martín de los Andes, Argentina; ¹dezzotti@infovia.com.ar

Dezzotti, Alejandro; Manuel Manzoni; Renato Sbrancia (2016) Producción, almacenamiento en el suelo y viabilidad de las semillas de *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae) en un bosque templado del noroeste de la Patagonia argentina. Rev. Fac. Agron. Vol 115 (2): 143-160.

La producción, el almacenamiento en el suelo y la viabilidad de las semillas de *Nothofagus dombeyi* ((Mirb.) Oerst., coihue), *Nothofagus obliqua* ((Mirb.) Oerst., roble pellín) y *Nothofagus alpina* ((Poepp. & Endl.) Oerst., raulí) fueron analizadas en cuatro rodales de la cuenca del lago Lácar (Parque Nacional Lanín). Entre 2001 y 2003, *N. dombeyi* produjo el 86,4 % de las semillas y exhibió una fecundidad individual hasta 44 veces mayor a la de las otras especies, que se vincularía al menor tamaño de la semilla. La producción aumentó en los rodales con árboles de tamaño mayor. Los árboles produjeron hasta 47 veces más semillas durante el segundo y tercer periodo anual, un fenómeno sincronizado que aumentaría la eficiencia reproductiva. Las diferencias interespecíficas en el tamaño de la semilla y la fecundidad fueron compatibles con el temperamento de los árboles. La estructura espacial de las semillas caídas fue agrupado; sin embargo, la mayor producción redujo la intensidad del agrupamiento lo que disminuiría la mortalidad durante el autorraleo. La correlación positiva entre la lluvia y el banco del suelo y el cociente muy bajo de la abundancia de semillas asociada a estos procesos, reflejaría el papel clave de la producción sobre la acumulación de semillas. La tasa máxima de germinación fue 0,12 %. Estas especies conformarían en el suelo un banco transitorio de verano, cuyas semillas emergerían en la primavera inmediata a la diseminación. La reducida longevidad de las semillas en el suelo restringiría el uso de este reservorio para la conservación y silvicultura de este valioso ecosistema.

Palabras clave: banco de semillas, coihue, roble pellín, raulí, estructura forestal.

Dezzotti, Alejandro; Manuel Manzoni; Renato Sbrancia (2016) Production, soil storage and viability of *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua* and *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae) seeds in a temperate forest from Northwestern Patagonia of Argentina Rev. Fac. Agron. Vol 115 (2): 143-160.

Production, soil storage and viability of seeds of *Nothofagus dombeyi* ((Mirb.) Oerst., coihue), *Nothofagus obliqua* ((Mirb.) Oerst., roble pellín) and *Nothofagus alpina* ((Poepp. & Endl.) Oerst., raulí) were analysed in four forest stands within the lake Lácar watershed (Lanín National Park). Between 2001 and 2003, *N. dombeyi* accounted for 86.4 % of the seed rain and exhibited an individual fecundity up to 44-times larger than that of the other species, probably as a response to a trade-off related to a smaller seed weight. Seed production increased in mature stands possibly due to the presence of larger trees. Regardless species, trees produced up to 47-times more seeds during the second and third annual period, a synchronous masting that would increase reproductive efficiency. Interspecific differences in seed weight and fecundity were consistent with tree temperament. Although fallen seeds were spatially clumped, grouping intensity decreased with fertility, and consequently a plant mortality reduction is expected during self-thinning. Both, the positive correlation between seed rain and storage and the low ratio of seeds abundance related to these processes, would reflect the key role of production in soil accumulation. In all species, maximum germination rate was 0.12 %. These species would develop a summer transient soil bank with seeds strictly emerging during the spring immediate to dispersal. Even though seeds accumulate extensively into the soil, only those emerging rapidly probably constitute a potential seedlings source. The reduced seed longevity within the soil profile would imply a limited significance for tree regeneration, restricting the use of the seed pool for conservation and management of this valuable ecosystem.

Key words: soil seed bank, coihue, roble pellín, raulí, stand structure.

Recibido: 10/02/2016

Aceptado: 01/07/2016

Disponible on line: 15/12/2016

ISSN 0041-8676 - ISSN (on line) 1669-9513, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, Argentina

INTRODUCCIÓN

La semilla es el estadio del ciclo de vida de las plantas que conecta funcionalmente las generaciones sucesivas y la diversidad que hereda proporciona la flexibilidad genética para sobrevivir a la selección natural (Fenner & Thompson, 2005). La regeneración de los bosques naturales depende de un suministro abundante de semillas, pero la mortalidad denso-independiente que ocurre durante la transición entre esta fase y la del renoval establecido es extremadamente alta. En consecuencia, la cantidad de semillas no es necesariamente un indicador ecológico del reclutamiento de una población particular (Primack & Kang, 1989). Sin embargo, esta unidad de multiplicación afecta al ecosistema en su totalidad principalmente porque es un elemento clave de su estructura trófica (Koenig & Knops, 2000).

La producción de semillas de los árboles es un fenómeno intermitente con alternancia de periodos anuales de variada fecundidad (Murúa & González, 1985; Herrera et al., 1998). El mayor esfuerzo reproductivo, que se produce en determinados periodos anuales (*mast year*), representaría una respuesta adaptativa asociada a saciar a los granívoros y aumentar la polinización anemófila (Lalonde & Roitberg, 1992; Kelly, 1994). El retardo de la emergencia de las plántulas, a su vez, permite la acumulación en el suelo de las semillas y la dispersión en el tiempo (Baker, 1989; Fenner & Thompson, 2005). La semilla puede permanecer viable menos o más de un año y constituir el banco transitorio o persistente, respectivamente (Thompson & Grime, 1979). Este banco es evolutiva y funcionalmente similar a otros reservorios biológicos y depende de la historia de vida de la especie, la estructura de la vegetación y los procesos ecológicos y estocásticos que regulan el flujo de semillas a lo largo de todo el perfil del suelo (Saatkamp et al., 2014).

El aplazamiento de la emergencia de las plántulas y la conformación en el suelo de un reservorio de semillas viables influye marcadamente sobre la composición, estructura y dinámica de la comunidad. La germinación retardada representaría una adaptación a una condición post-dispersión estacional o sucesionalmente desfavorable. Ésta ocurre en ambientes imprevisibles, heterogéneos o intensamente disturbados tales como planicies fluviales, desiertos y campos de cultivo (Venable, 1989; Thompson et al., 1997; Fenner & Thompson, 2005). La variabilidad microclimática, asociada a la radiación, promueve el desarrollo de semillas persistentes en árboles que regeneran episódicamente en claros, espacial y temporalmente discontinuos (Rees, 1996). La persistencia de semillas en el suelo también está regulada por la competencia y otros procesos denso-dependientes vinculados a la predación (Ellner, 1987).

En algunos casos, la vecería y la conformación de un banco de semillas persistente se manifiestan en forma conjunta. Durante el periodo más fértil, especies veceras presentan una menor tasa de germinación que promovería una disminución de la mortalidad de las plántulas coetáneas hermanas. El retardo de la emergencia, hasta el periodo menos fértil, posibilitaría

la coexistencia de plantas dominantes y competitivamente excluyentes que presentan hábitos de crecimiento equivalentes. Esta partición temporal del nicho permitiría responder diferencialmente a la variación microambiental, y amortiguaría los efectos negativos asociados a las condiciones físicas desfavorables y la competencia interespecífica (Pickett & Mc Donnell, 1989; Angert et al., 2009; Tielbörger & Petru, 2010).

En los bosques templados del Sudamérica, entre los 39° 29' y 40° 22' S y hasta los 1000 m s.n.m., se desarrolla el bosque alto y cerrado de la especie siempreverde *Nothofagus dombeyi* ((Mirb.) Oerst., coihue) y de las deciduas *Nothofagus obliqua* ((Mirb.) Oerst., roble pellín) y *Nothofagus alpina* ((Poepp. & Endl.) Oerst., raulí) (Nothofagaceae) (Lara et al., 1999). Estas especies conforman una cohorte a lo largo de cuatro años, desde la formación de los primordios florales durante la primavera del primer año, y hasta la germinación durante la primavera del cuarto año (Riveros et al., 1995). Aunque estas especies presentan una regeneración dependiente de claros, *N. dombeyi* es la más intolerante y *N. alpina* es la más tolerante a la sombra. Esta diferenciación del nicho asociada a la luz se manifiesta durante la fase juvenil y explicaría las variaciones existentes de composición y estructura de las comunidades (Müller-Using & Schlegel, 1981; Read & Hill, 1985; Grosse, 1988; Ramírez et al., 1997; Weinberger & Ramírez, 2001; Peyrou, 2002; Dezzotti et al., 2004).

Los estudios sobre la demografía de la semilla de *Nothofagus* en esta ecorregión son escasos. La producción de semillas constituiría un fenómeno discontinuo e irregular (Burschel et al., 1976; Murúa & González, 1985; Donoso et al., 1991; Marchelli & Gallo, 1999). Figueroa et al. (2004) sugieren que poseen un banco de semillas transitorio, a juzgar por la presencia de una germinación inmediata o una latencia fisiológica, que desaparece en condiciones físicas apropiadas luego de la exposición a temperaturas bajas y humedad. Sin embargo, las semillas se pueden conservar *ex-situ* durante más de un año con tratamientos de frío y deshidratación, un comportamiento que está asociado a la persistencia (Baker, 1989; Escobar & Donoso, 1996; Figueroa et al., 2004; León-Lobos & Ellis, 2005). Las semillas de *Nothofagus pumilio* ((Poepp. et Endl.) Krasser, lenga) pierden la viabilidad si no germinan durante la primavera inmediata a la dispersión (Cuevas & Arroyo, 1999; Varela et al., 2006).

Los objetivos de esta investigación fueron estimar el peso de las semillas, el tamaño y el patrón espacial interanual de la lluvia de semillas, la abundancia y viabilidad de las semillas del suelo y la relación entre estas variables y la estructura poblacional de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* que conforman un bosque virgen localizado en el oeste de la Patagonia de la Argentina. El conocimiento de los patrones y procesos vinculados a la regeneración natural contribuye en general, a mejorar la comprensión del funcionamiento de este ecosistema y en particular, a determinar la posibilidad de utilizar la producción y la reserva de semillas del suelo en el contexto de la conservación y el manejo forestal a escala de rodal.

METODOLOGÍA

El estudio se desarrolló en la cuenca del lago Lácar (Parque Nacional Lanín) (Figura 1). El clima de esta área es templado húmedo con un pronunciado gradiente de precipitación longitudinal, provocado por la sombra de lluvias que ejerce la Cordillera de los Andes, y estacional, determinado por el desplazamiento anual de los centros de presión del océano Pacífico. En el extremo occidental la precipitación es abundante y se distribuye regularmente a lo largo del año, mientras que en el oriental se reduce drásticamente y se concentra durante los meses fríos (Paruelo et al., 1998). En Quechuquina (40° 09' S y 71° 34' O, 730 m s.n.m., 1965 - 2009), la temperatura media y la precipitación total anual son 9,3 °C y 1889 mm, respectivamente, el verano es cálido y seco (14,7 °C y 132 mm) y el invierno es frío y húmedo (4,4 °C y 760 mm) (Dirección Provincial de Bosques de Neuquén, datos no publ.). La clasificación climática de Köppen-Geiger le asigna a esta área la categoría Cfb (Peel et al., 2007). La Cordillera de los Andes está formada por rocas volcánicas intrusivas y sedimentarias marinas, y el paisaje está recubierto por material piroclástico (Veit & Garleff, 1995). Los suelos son volcánicos y se clasifican como Andosoles, presentan abundante cantidad de limo, arcilla y materia orgánica, y exhiben una alta capacidad de retención de agua, intercambio catiónico y fijación de fósforo (Ferrer et al., 1990). La vegetación forma parte del Distrito del Bosque Caducifolio de la Provincia Subantártica (Cabrera, 1971). En el área de estudio se seleccionaron cuatro estaciones de muestreo denominadas Quilanolahue, Yuco Alto Oriental, Yuco Alto Occidental y Pucará (Tabla 1, Figura 1). Estas estaciones estaban preservadas de perturbaciones antrópicas recientes,

intensas y de gran escala, y se seleccionaron porque representaron parte de la heterogeneidad en la composición, densidad y cobertura de los rodales presentes en el área (APN, 2012). La estructura forestal de cada estación se evaluó a través de una parcela permanente circular de muestreo de 1000 m² que estuvo circundada por individuos de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* a menos de 200 m desde el centro. A cada árbol adulto vivo presente en la estación se lo etiquetó y se le midió el dap (diámetro a la altura del pecho, dap ≥ 0,1 m) (m) (cinta diamétrica) y la altura total (h, m) (clinómetro y cinta métrica). La altura máxima del rodal (h_{máx}) correspondió al promedio de los tres árboles más altos de cada especie. La cobertura aérea (%) se estimó en cuatro transectas perpendiculares de 18 m cada una trazadas desde el centro de la parcela, a lo largo de las cuales por observación directa se estimó cada 1 m la frecuencia de cielo cubierto por la copa de los árboles (Kent, 2011).

Para cada estación se estimó la densidad (D, ind ha⁻¹), el área basal (AB, m² ha⁻¹), el volumen del tronco (V, m³ ha⁻¹, de acuerdo a las funciones desarrolladas por Chauchard et al., 1995), y el diámetro cuadrático medio (dap_c, cm ind⁻¹). La posición sociológica de los árboles adultos se clasificó en dominante, codominante, intermedia y oprimida (Oliver & Larson, 1996). El estado de conservación se basó en la forma y la sanidad de los árboles. Las categorías de forma fueron árbol bien formado (fuste recto) y mal formado (bifurcados, combados, tortuosos o inclinados en los primeros dos tercios de la altura total). Las categorías de sanidad fueron árbol sano y enfermo (con síntomas de anomalías tales como pudrición en el tronco, manchas en la corteza y follaje amarillento).

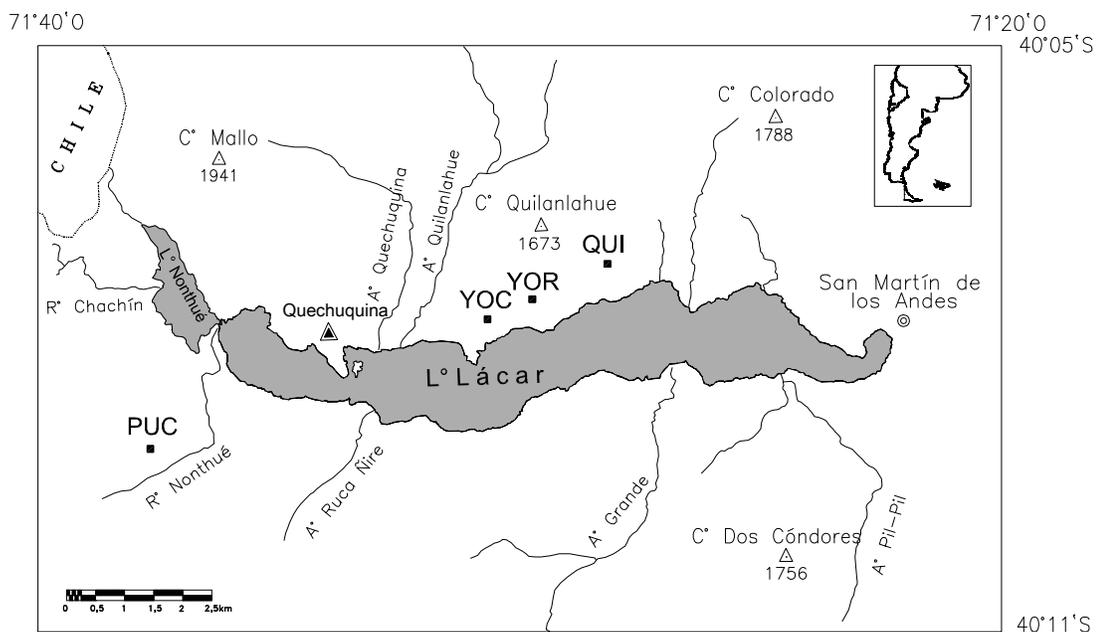


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo Quilanolahue (QUI), Yuco Alto Oriental (YOR), Yuco Alto Occidental (YOC) y Pucará (PUC) y meteorológica Quechuquina en la cuenca del lago Lácar del Parque Nacional Lanín.

Tabla 1. Estructura de los rodales de *N. dombeyi* (Nd), *N. obliqua* (No) y *N. alpina* (Na) en las cuatro estaciones de muestreo. D: densidad (ind ha⁻¹), AB: área basal (m² ha⁻¹), V: volumen (m³ ha⁻¹), cc: cobertura de copas (%), dap_c: diámetro cuadrático medio (cm ind⁻¹), h_{máx}: altura máxima (m ind⁻¹). Se indica además la cantidad de árboles sanos (S), bien formados (BF), dominantes (DM) y codominantes (CD).

Estación	Variable	Especie						Total / Promedio
		Nd	%	No	%	Na	%	
QUILANLAHUE 40° 08' 60" S 71° 29' 00" O 750 m s.n.m.	D	110	58	80	42			190
	AB	35,0	72	13,9	28			48,9
	V	926,1	84	173,8	16			1099,9
	dap _c	63,7		47,0				55,4
	h	38,0		40,7				39,4
	cc	52,8	66	18,1	22			70,9
	S		36,8		26,3			31,6
	BF		21,1		26,3			23,7
	DM		26,3		5,3			15,8
	CD		5,3		10,5			7,9
YUCO ALTO ORIENTAL 40° 08' 52" S 71° 29' 46" O 950 m s.n.m.	D	40	36	20	18	50	45	110
	AB	50,6	73	10,9	16	7,6	11	69,1
	V	656,7	71	177,0	19	92,3	10	926,0
	dap _c	127,0		83,1		43,6		84,6
	h	39,1		32,0		27,2		32,8
	cc	50,0	58	15,3	18	9,7	11	75,0
	S		18,2		0,0		36,4	18,2
	BF		0,0		18,2		9,1	9,1
	DM		18,2		0,0		0,0	6,1
	CD		18,2		18,2		0,0	12,1
YUCO ALTO OCCIDENTAL 40° 08' 49" S 71° 30' 19" O 844 m s.n.m.	D	40	9	380	83	40	9	460
	AB	10,5	18	42,8	73	5	9	58,3
	V	283,4	36	450,5	57	57,9	7	791,8
	dap _c	57,8		37,8		39,8		45,1
	h	37,0		34,7		34,2		35,3
	cc	8,3	9	68,1	78	11,1	13	87,5
	S		4,3		80,4		6,5	30,4
	BF		2,2		54,3		4,3	20,3
	DM		2,2		4,3		0,0	2,2
	CD		2,2		32,6		6,5	13,8
PUCARÁ 40° 10' 60" S 71° 39' 00" O 700 m s.n.m.	D	70	70			30	30	100
	AB	39,2	67			19,5	33	58,7
	V	1071,0	80			271,1	20	1342,1
	dap _c	84,4				91,0		87,7
	h	45,0				35,8		40,4
	cc	54,2	70			18,1	23	72,3
	S		30,0				20,0	25,0
	BF		0,0				20,0	10,0
	DM		20,0				20,0	20,0
	CD		40,0				10,0	25,0

La producción de semillas de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina*¹ se estimó durante 2001 (primer periodo), 2002 (segundo periodo) y 2003 (tercer periodo). En cada estación de muestreo se instalaron en forma aleatoria a 1,4 m del suelo, 10 trampas circulares con una superficie de captura de 0,058 m². La recolección de semillas se realizó cada 20 días durante febrero y abril de cada periodo anual teniendo en cuenta la

fenología de estas especies (Burschel et al., 1976, Donoso & Cabello, 1978). Las semillas se trasladaron al laboratorio en bolsas herméticas y se conservaron refrigeradas a 4 °C. A finales del segundo periodo, las trampas de Quilanlahue se retiraron debido a la realización de una corta experimental de árboles y en el tercer periodo se extraviaron tres trampas de Pucará. La producción individual de semillas de cada especie se estimó a través del cociente entre la producción areal de semillas y la densidad de árboles adultos. Este método no permite identificar la contribución reproductiva de cada árbol a la población y la relación

¹ En la literatura en general y en este texto, la "semilla" de *Nothofagus* corresponde al fruto uniseminado indehiscente clasificado como aquenio.

con la edad, el tamaño, la forma y el estado sanitario (Moran & Clark, 2011).

El patrón espacial de las semillas en las trampas y el suelo se estimó a través de índice de Morisita (1959) (I_{δ}), de acuerdo a:

$$I_{\delta} = q (\sum n_i (n_i - 1)) / N (N - 1)$$

donde q = cantidad de trampas / muestras de suelo, n_i = cantidad de semillas de la *i*-ésima trampa / muestra de suelo y $N = \sum n_i$. El patrón espacial es regular si $I_{\delta} < 1$, aleatorio si $I_{\delta} = 1$ o agrupado si $I_{\delta} > 1$ a la intensidad del tamaño del artefacto de captura. Se utilizó la prueba Chi-cuadrado (χ^2) para determinar si el I_{δ} fue estadísticamente diferente de 1, de acuerdo a:

$$\chi^2 = I_{\delta} (N - 1) + q - N$$

Si $\chi^2 \leq \chi^2_{(q-1; 0,05)}$ el patrón es aleatorio. El peso húmedo de las semillas (balanza, precisión 0,001 g) se determinó a partir de 10 submuestras con 120 semillas sanas de cada especie, seleccionadas al azar y caídas en la totalidad de las trampas durante el primer periodo. La viabilidad de las semillas del suelo se evaluó mediante el conteo de las semillas almacenadas y las plántulas emergentes, después de realizar dos pruebas de germinación en el laboratorio y una prueba basada en la siembra de semillas en el campo.

Entre mayo y diciembre de 2001 (primer periodo) en cada estación de muestreo se colectaron cada 40 días y en forma aleatoria cinco muestras de suelo de 50 x 25 cm de lado x 10 cm de profundidad. Las muestras se identificaron con una etiqueta en la que se indicó la estación de muestreo (1 a 4), el punto de muestreo (1 a 5) y el periodo de muestreo (1 a 6), y se secaron a temperatura ambiente durante 7 días. Para realizar el conteo de las semillas, se redujo el volumen de suelo de las muestras, mediante el tamizado sucesivo con zarandas cuya apertura de poro fue 100, 36 y 4 mm². En cada una de las muestras correspondientes al primer (mayo) y segundo periodo de muestreo (junio) se extrajeron 5 submuestras de 35 cm³ en las cuales se separaron y contaron las semillas; estas submuestras no constituyeron repeticiones (Hurlbert, 1984). Este método permitió estimar la composición y el tamaño total del banco sin distinguir el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo.

Las semillas se almacenaron a 4 °C durante 40 días (heladera) y posteriormente, se lavaron con agua en circulación durante 96 horas para reproducir el frío y la humedad que estimularía la emergencia en condiciones naturales (Muñoz, 1993; Escobar & Donoso, 1996). Todas las semillas de las submuestras se colocaron sobre papel secante en cajas de Petri y se mantuvieron con humedad alta y constante a 22 °C durante 28 días para llevar a cabo la primera prueba de germinación (estufa). Posteriormente, 30 submuestras de suelo de 720 cm³ provenientes de cada estación y de los seis periodos de muestreo se colocaron en bandejas plásticas y se mantuvieron con humedad relativa alta y con 12 horas diarias de luz artificial durante 28 días para realizar la segunda prueba de germinación (cámara de germinación). En ambas pruebas se aplicó periódicamente los fungicidas Captan (dosis 1,8 g l⁻¹) y

Benomil (2 g l⁻¹). Aunque estas pruebas pueden subestimar la viabilidad que ocurre en condiciones naturales (Simpson et al., 1989), fue impracticable utilizar otros métodos (e.g., pruebas bioquímicas) debido al pronunciado deterioro de las semillas del suelo.

El análisis de la capacidad germinativa basada en la siembra (Smith & Kadlec, 1983; Simpson et al., 1989) se realizó con las semillas colectadas en las trampas, las cuales se almacenaron a 4 °C durante 40 días (heladera) y se lavaron con agua en circulación durante 96 horas. En diciembre de 2001 (primer periodo), en cada estación de muestreo se enterraron redes plásticas a 5 cm, dos bajo el dosel y dos en claros naturales de aproximadamente 250 m² ocupados por regeneración arbórea. El tamaño del claro correspondió al límite expandido correspondiente al área delimitada por los troncos de los árboles adultos vivos cuyas copas lo circunscribieron (Runkle, 1992). Estas redes estaban protegidas contra la granivoría con una malla metálica de 1 x 1,4 m y contuvieron cada una 2800 semillas sanas de cada especie, las cuales se desenterraron en marzo del segundo y tercer periodo y se contaron las semillas germinadas.

Los datos se analizaron a través de pruebas paramétricas porque cumplieron con los supuestos del ANOVA referidos a la homogeneidad de la varianza y la normalidad del error. El diseño experimental fue factorial completamente aleatorizado de efecto fijo del tipo N = n (S E T), donde N = cantidad de unidades experimentales, n = cantidad de repeticiones, S = cantidad de niveles para el factor especie, E = cantidad de niveles para el factor estación y T = cantidad de niveles para el factor periodo anual. Para todos los experimentos, S = 3 y E = 4, mientras que para la producción de semillas (PS), n = 10 y T = 3, para el almacenamiento de las semillas en el suelo (BS), n = 5 y T = 2 y para la pruebas de germinación en el laboratorio (PG_i), n = 5 y T = 2 (primera prueba) y n = 30 y T = 1 (segunda prueba). Para la prueba de germinación basada en la siembra de semillas (PG_c), el experimento fue del tipo N = n (S E T L), n = 2, T = 2 y L (cantidad de niveles para el factor luz) = 2. La relación bidimensional entre variables (e.g., tamaño y densidad de árboles) se evaluó con técnicas de regresión simple. El efecto de los diferentes factores y las interacciones sobre la abundancia y la germinación de las semillas se analizó a través del ANOVA multifactorial a través de modelos balanceado (BS) y desbalanceado (PS, PG_i y PG_c). En el caso de interacciones significativas, se procedió a la apertura de la misma a través de la prueba de comparaciones múltiples LSD (p < 0,05) (Willems & Raffaele, 2001).

RESULTADOS

Estructura de los rodales

La especie dominante en densidad fue *N. obliqua* (55,8 % del total), mientras que en área basal y volumen fue *N. dombeyi* (57,6 y 70,6 %, respectivamente). La densidad varió entre 100 y 460 ind ha⁻¹, el área basal entre 48,9 y 69,1 m² ha⁻¹ y el volumen entre 791,8 y 1342,1 m³ ha⁻¹ (Tabla 1). La distribución de las frecuencias de tamaño de los rodales fue regular; en

general, *N. dombeyi* ocupó las clases de diámetro intermedias y mayores mientras que *N. obliqua* y *N. alpina* las menores (Figura 2). Yuco Alto Occidental presentó la mayor densidad (460 ind ha⁻¹), el menor volumen (791,8 m³ ha⁻¹) y el menor diámetro cuadrático medio (dap_c = 40,1 cm ind⁻¹), mientras que Yuco Alto Oriental y Pucará presentaron los valores mayores de estas variables (Tabla 1). En los rodales de mayor densidad, el tamaño medio del tronco de los árboles fue menor (Yuco Alto Occidental) y aumentó en los rodales de menor densidad (Yuco Alto Oriental y Pucará) (ANOVA F_{1,3} = 15,8, p = 0,004, R² = 0,991, n = 4) (Figura 3).

Peso y producción de semillas

El peso medio de la semilla de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* fue 1,6 (EE = 0,03), 6,2 (EE = 0,15) y 9,5 mg (EE = 0,29), respectivamente; estos valores difirieron entre sí (prueba LSD, ANOVA F_{2,29} = 449,7, p < 0,0001, n = 10). La producción areal media de semillas durante los tres periodos anuales fue 4894 semillas m⁻² año⁻¹, de las cuales 86,4 % correspondió a *N. dombeyi* (mínimo 86,2 % y máximo 91,7 %), 11,0 % a *N. obliqua* (4,2 y 11,5 %) y 2,6 % a *N. alpina* (1,8 y 4,1 %); estos valores difirieron significativamente entre sí (Tabla 2).

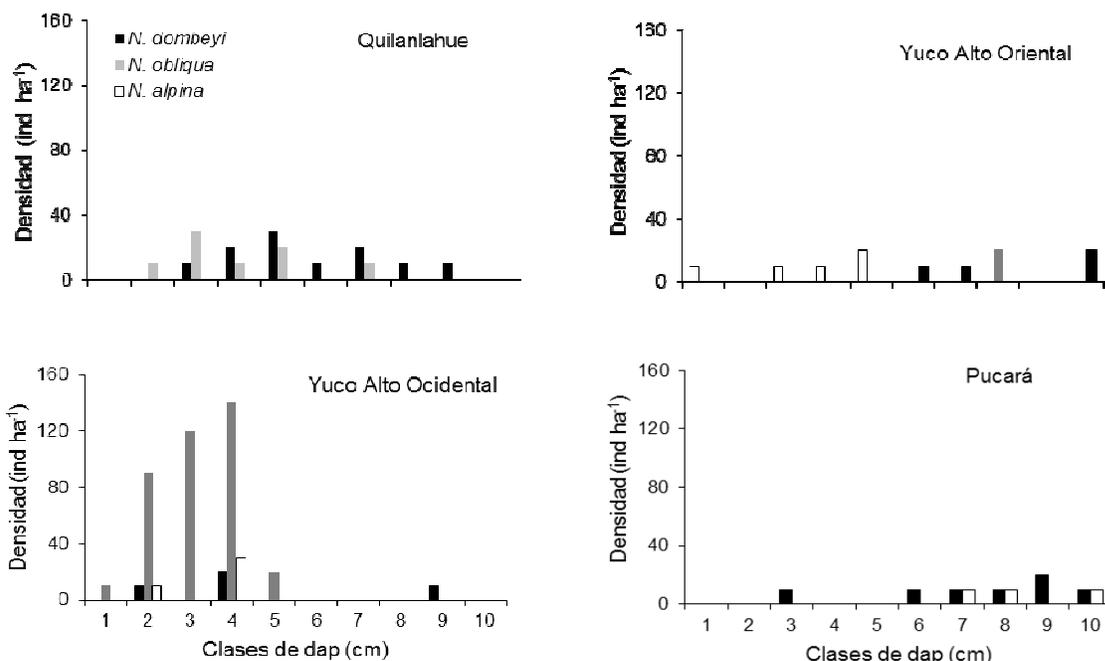


Figura 2. Distribución de las frecuencias de diámetro de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* en las cuatro estaciones de muestreo. Clase 1: 10 - 19,9, 2: 20 - 29,9, ..., 10: > 100 cm.

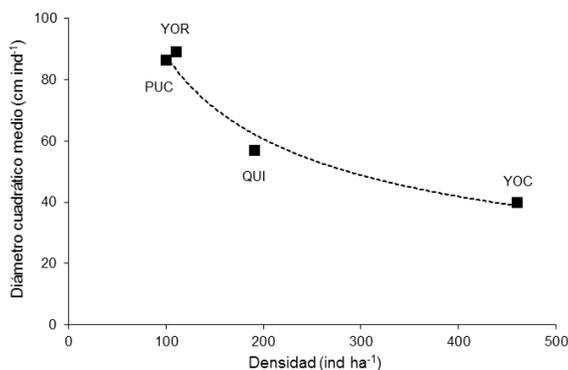


Figura 3. Densidad (D) y diámetro cuadrático medio (dap_c) de los árboles en Quilanlahue (QUI), Yuco Alto Oriental (YOR), Yuco Alto Occidental (YOC) y Pucará (PUC). Los datos se ajustaron al modelo de regresión simple $dap_c = 1/(a + b \ln D)$ (ANOVA F_{1,3} = 224,7 p = 0,004. R² = 0,991. n = 4).

Tabla 2. Análisis de varianza para la producción areal, el almacenamiento en el suelo y la primera prueba de germinación de las semillas de *N. dombeyi* (Nd), *N. obliqua* (No) y *N. alpina* (Na) en Quilanhue (QUI), Yuco Alto Oriental (YOR), Yuco Alto Occidental (YOC) y Pucará (PUC) durante los diferentes periodos de estudio. Se indica la fuente de variación (FV), los grados de libertad (gl), el cociente F, los grupos homogéneos (GH) y el tamaño de la muestra (n). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los niveles de un determinado factor (S = especie, E = estación, T = periodo) y sólo se indican las interacciones significativas entre factores. *: significativo, ns: no significativo (prueba LSD, $p < 0,05$).

Proceso	FV	gl	F	p	Nivel	GH	n
Producción areal de semillas	S	2	70,1	< 0,0001*	Nd	a	109
					No	b	
					Na	c	
	E	3	3,3	0,021*	QUI	ab	60
					YOR	b	90
					YOC	a	90
					PUC	ab	87
	T	2	27,4	< 0,0001*	1	a	120
					2	b	120
3					b	87	
S x E	6	26,2	< 0,0001*				
S x T	4	19,8	< 0,0001*				
Almacenamiento de semillas	S	2	823,5	< 0,0001*	Nd	a	40
					No	b	
					Na	c	
	E	3	43,1	< 0,0001*	QUI	a	30
					YOR	b	
					YOC	a	
					PUC	a	
	T	1	0,1	0,865 ^{ns}	1	-	60
2					-		
S x E	6	19,0	< 0,0001*				
S x T	2	6,0	0,003*				
E x T	3	7,0	< 0,0001*				
Primera prueba de germinación	S	2	0,2	0,830 ^{ns}	Nd	-	40
					No	-	
					Na	-	
	E	3	0,7	0,568 ^{ns}	QUI	-	30
					YOR	-	
YOC					-		
PUC					-		
T	1	2,6	0,111 ^{ns}	1	-	60	
				2	-		

La producción individual media durante los tres periodos anuales se estimó en 765049 semillas ind⁻¹ año⁻¹ para *N. dombeyi* (73,8 %), 244731 semillas ind⁻¹ año⁻¹ para *N. obliqua* (23,6 %) y 26942 semillas ind⁻¹ año⁻¹ para *N. alpina* (2,6 %) (Figura 4).

La producción areal de semillas durante los tres periodos anuales difirió entre estaciones (Tabla 2). La producción fue mayor en los rodales menos densos (e.g., Yuco Alto Oriental, 110 ind ha⁻¹ y 2127 semillas m⁻² año⁻¹) y disminuyó en los más densos (e.g., Yuco Alto Occidental, 460 ind ha⁻¹ y 1005 semillas m⁻² año⁻¹) (ANOVA F_{1,3} = 30,6, p = 0,031, R² = 0,939, n = 4) (Figura 5). La producción individual aumentó a medida que los rodales alcanzaron mayores valores de cobertura del tronco; por ejemplo Yuco Alto Oriental exhibió los valores mayores de área basal (69,1 m² ha⁻¹) y producción de semillas (675703 semillas ind⁻¹ año⁻¹)

y Quilanhue los menores (48,9 m² ha⁻¹ y 160403 semillas ind⁻¹ año⁻¹) (ANOVA F_{1,3} = 26,0, p = 0,036, R² = 0,928, n = 4) (Figura 5). La producción areal de semillas de *N. dombeyi* no varió entre estaciones (ANOVA F_{3,108} = 1,26, p = 0,293), mientras que Yuco Alto Oriental presentó los valores mayores de producción de semillas en *N. obliqua* (prueba LSD, ANOVA F_{3,108} = 14,7, p < 0,0001) y *N. alpina* (prueba LSD, ANOVA F_{3,108} = 3,69, p = 0,014).

Nothofagus dombeyi fue la especie que produjo la mayor cantidad de semillas por unidad de superficie en todas las estaciones de muestreo, mientras que *N. obliqua* y *N. alpina* tendieron a presentar una producción similar. Yuco Alto Oriental presentó la mayor producción de semillas por unidad de individuo en las tres especies arbóreas (Figura 6). La producción de semillas presentó una interacción significativa entre

las especies y estaciones (Tabla 2). En comparación con *N. obliqua* (No) y *N. alpina* (Na), *N. dombeyi* (Nd) presentó la mayor abundancia relativa en Quilanolahue y Pucará y la menor en Yuco Alto Oriental y Yuco Alto Occidental; por ejemplo, en Quilanolahue, Nd : No = 266,0 y Nd : Na = 101,3, mientras que en Yuco Alto Oriental Nd : No = 2,5 y Nd : Na = 19,7 (Figura 6).

La producción total areal de semillas durante el primer periodo (156 semillas m⁻², EE = 28,8, n = 120) fue significativamente menor que en el segundo (2389 semillas m⁻², EE = 361, n = 120) y tercero (2620 semillas m⁻², EE = 4978, n = 87) (Tabla 2). Las tres especies arbóreas produjeron una cantidad de semillas por unidad de superficie significativamente mayor

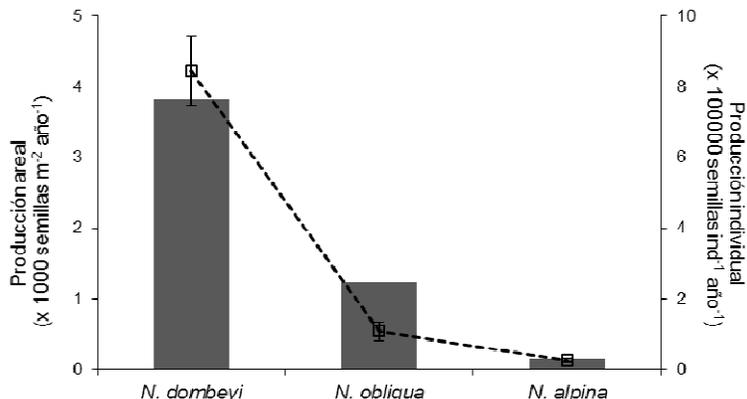


Figura 4. Producción de semillas areal (eje y primario, línea) e individual (eje y secundario, barra) de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* en las cuatro estaciones de muestreo durante tres periodos anuales. Las barras verticales indican el error estándar de la media. La producción areal difiere estadísticamente entre especies (prueba LSD, ANOVA $F_{2,326} = 70,1$, $p < 0,0001$, $n = 109$).

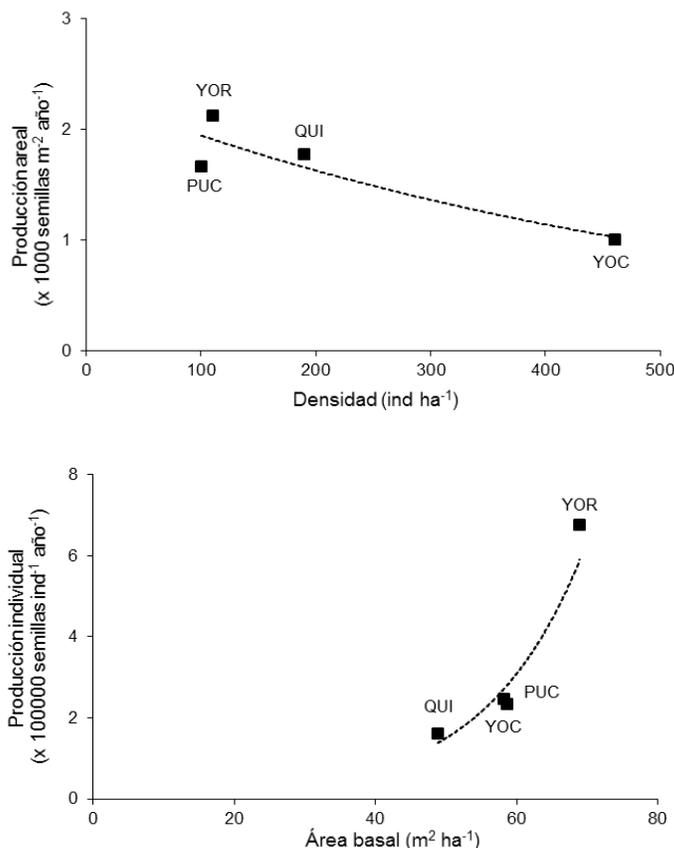


Figura 5. Relación entre la densidad (D) y la producción areal de semillas (PA) (arriba) y entre el área basal (AB) y la producción individual de semillas (PI) (abajo) de los árboles en Quilanolahue (QUI), Yuco Alto Oriental (YOR), Yuco Alto Occidental (YOC) y Pucará (PUC). Los datos se ajustaron a los modelos de regresión simple $PA = 1/(a + b D^2)$ (ANOVA $F_{1,3} = 30,6$, $p = 0,031$, $R^2 = 0,939$) y $PI = e^{(a + b AB)}$ (ANOVA $F_{1,3} = 26,0$, $p = 0,036$, $R^2 = 0,928$) ($n = 4$).

durante el segundo y tercer periodo que durante el primero. Durante el primero, *N. dombeyi* produjo 430 semillas m^{-2} (EE = 68, n = 40), mientras que en el segundo y el tercero produjo 6179 (EE = 750, n = 40) y 6777 (EE = 1112, n = 29), respectivamente (prueba LSD, ANOVA $F_{2,108} = 25,8$, $p < 0,0001$). Durante el primer, segundo y tercer periodo *N. obliqua* produjo 20 (EE = 7, n = 40), 770 (EE = 272, n = 40) y 935 semillas m^{-2} (EE = 315, n = 29), respectivamente (prueba LSD, ANOVA $F_{2,108} = 4,7$, $p = 0,011$), mientras que *N. alpina* produjo 19 semillas m^{-2} (EE = 5, n = 40), 219 (EE = 53, n = 40) y 148 semillas m^{-2} (EE = 52, n = 29), respectivamente (prueba LSD, ANOVA $F_{2,108} = 6,5$, $p = 0,002$) (Figura 7).

En todos los periodos anuales, *N. dombeyi* produjo entre 7,2 (periodo 3, comparación con *N. obliqua*) y 45,8 veces más semillas (periodo 3, *N. alpina*) que las demás especies. Sin embargo, en la producción existió una interacción significativa por la cual el efecto de los periodos dependió de las especies (Tabla 2). Aunque las tres especies arbóreas produjeron significativamente más semillas durante el segundo y tercer periodo anual en comparación con el primero, la participación relativa en el total de semillas de *N. obliqua* aumentó de 4,2 % en el primero a 11,9 % en el tercero, mientras que disminuyó la participación de *N. alpina* (4,1 % a 1,9 %) y la de *N. dombeyi* (91,7 % a 86,2 %) durante ese lapso. En consecuencia, la relación entre la cantidad de semillas producidas por *N. dombeyi* y *N. obliqua* disminuyó a lo largo del tiempo

(Nd : No, periodo 1: 21,8; 2: 8,0 y 3: 7,2) mientras que Nd : Na (*N. alpina*) (1: 22,3; 2: 28,2 y 3: 45,8) y No : Na (1: 1,0; 2: 3,5 y 3: 6,3) aumentó (Figura 7).

En todas las estaciones de muestreo, la producción areal de semillas del primer periodo fue significativamente menor a la del segundo y tercero. Por ejemplo, en Yuco Alto Oriental la producción durante el primer periodo fue 127 semillas m^{-2} (EE = 52), mientras que durante el segundo y tercero fue 3264 (EE = 918) y 2993 (EE = 1015), respectivamente (prueba LSD, ANOVA $F_{2,89} = 4,8$, $p = 0,010$, n = 30). En Yuco Alto Occidental, la producción durante el primer periodo fue 109 semillas m^{-2} (EE = 40), mientras que durante el segundo y tercero fue 1310 (EE = 342) y 1597 (EE = 542), respectivamente (prueba LSD, ANOVA $F_{2,89} = 4,5$, $p = 0,014$, n = 30). La producción no difirió significativamente entre estaciones dentro de los periodos (prueba LSD, $p < 0,05$) y la interacción entre las estaciones y los periodos no fue significativa (ANOVA $F_{6,326} = 2,1$, $p = 0,124$) (Figura 7). En todos los tratamientos que resultaron de la combinación de especies, estaciones y periodos anuales (33), la producción de semillas varió entre 0 (Na, Quilanlahue, periodo 1 y No, Pucará, periodo 1) y 9704 semillas m^{-2} año⁻¹ (EE = 1030) (Nd, Quilanlahue, periodo 2); los valores medios difirieron entre tratamientos (prueba LSD, ANOVA $F_{32,326} = 13,8$, $p < 0,0001$, n = 10) (Figura 8). La semillas caídas presentaron un patrón espacial agrupado a la intensidad que correspondió al tamaño de las trampas, cuando se comparó en forma

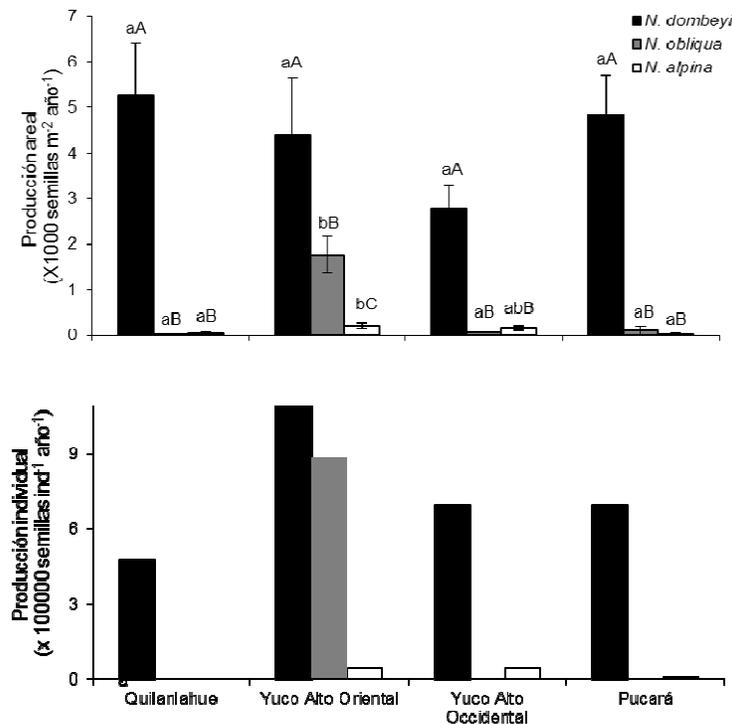


Figura 6. Producción areal (arriba) e individual (abajo) de semillas de las especies (S) *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* en las cuatro estaciones de muestreo (E) durante tres periodos anuales. Las barras verticales indican el error estándar de la media. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre estaciones dentro de las especies y las mayúsculas entre especies dentro de las estaciones (prueba LSD, $p < 0,05$). La interacción S x E sobre la producción areal no fue significativa (ANOVA $F_{6,326} = 1,9$, $p = 0,085$).

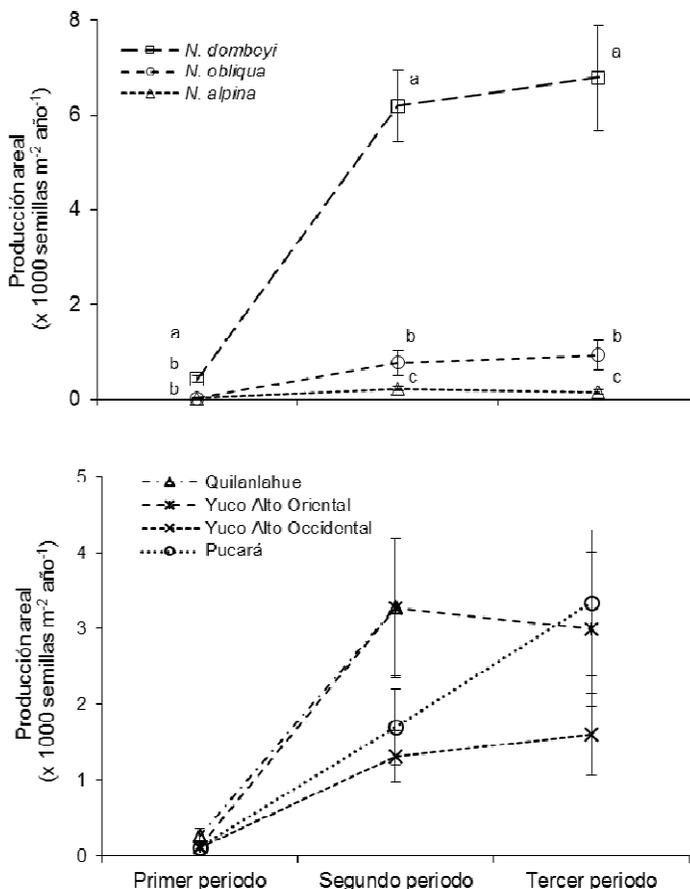


Figura 7. Producción areal anual de semillas durante 2001 (primer periodo), 2002 (segundo) y 2003 (tercero) (T) de las especies (S) *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* (arriba) en las cuatro estaciones de muestreo (E) (abajo). La producción durante el segundo y tercer periodo difiere significativamente de la del primero dentro de las especies y las estaciones (prueba LSD, $p < 0,05$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies dentro de los periodos, mientras que la producción no difiere entre estaciones dentro de los periodos. La interacción $S \times T$ fue significativa (ANOVA $F_{4,326} = 19,8$, $p < 0,0001$) y la $E \times T$ fue no significativa (ANOVA $F_{6,326} = 2,1$, $p = 0,124$). Las barras verticales indican el error estándar.

conjunta las especies, las estaciones de muestreo y los periodos anuales ($Id > 1$, prueba c_2 , $p < 0,05$). Id fue 1,7 para *N. dombeyi*, 4,7 para *N. obliqua* y 3,0 para *N. alpina*, mientras que Id del primer periodo fue 4,2, el del segundo fue 2,4 y el del tercero fue 3,0. En Quilánlahue, Yuco Alto Oriental, Yuco Alto Occidental y Pucará Id fue 3,2; 2,4; 2,8 y 4,3, respectivamente (Figura 9).

Banco y viabilidad de semillas

La semillas del suelo presentaron una cubierta notablemente más oscura y dañada y menos consistente que las colectadas en las trampas. *Nothofagus dombeyi* aportó la mayor cantidad de semillas del banco con 84136 semillas m⁻³ (EE = 2841, 80,4 % del total), mientras que *N. obliqua* y *N. alpina* contribuyeron con 16214 (EE = 1256, 15,5 %) y 4264 semillas m⁻³ (EE = 397, 4,1 %), respectivamente; estos

valores difirieron en forma significativa entre sí. El tamaño del banco de semillas fue significativamente mayor en Yuco Alto Oriental (51752 semillas m⁻³, EE = 2841, 37,1 % del total), mientras que el de las demás estaciones no difirió significativamente entre sí y fue 26857 en Pucará (EE = 3467, 19,3 %), 30343 en Yuco Alto Occidental (EE = 2363, 21,8 %) y 30533 semillas m⁻³ en Quilánlahue (EE = 3180, 21,9 %). El tamaño total medio del banco de semillas de la primera (mayo) y segunda (junio) evaluación se estimó en 34724 (EE = 2464) y 35019 semillas m⁻³ (EE = 2560), respectivamente; estos valores no difirieron significativamente entre sí (Tabla 2). El tamaño del banco de semillas varió significativamente entre estaciones para cada una de las especies (prueba LSD, $p < 0,0001$, $n = 50$). *Nothofagus dombeyi* presentó el mayor tamaño del banco en todas las estaciones, mientras que *N. alpina* tendió a presentar el menor. Por ejemplo, en

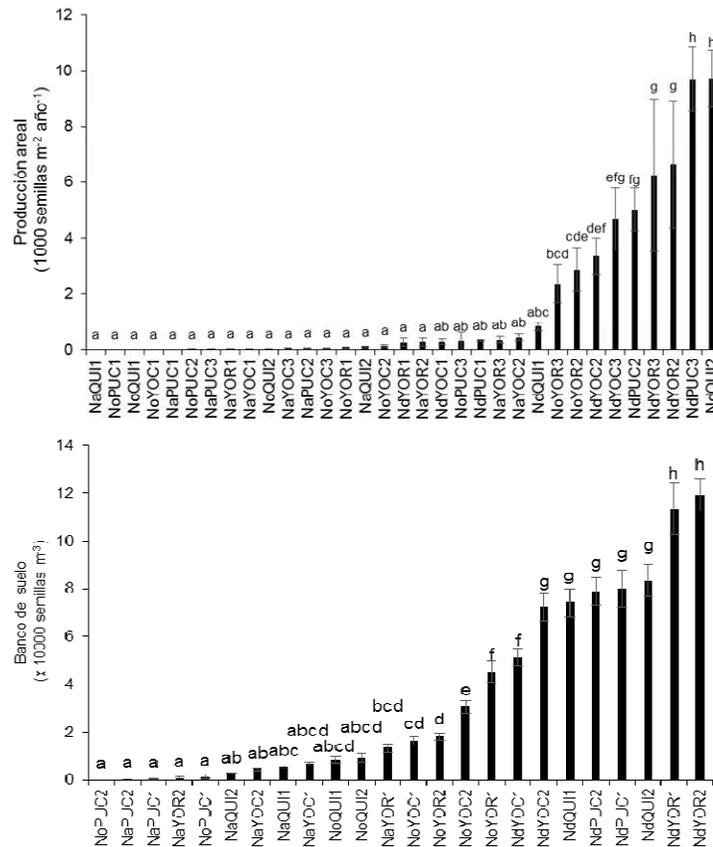


Figura 8. Producción areal anual (arriba) y acumulación de semillas en el suelo (abajo) de *N. dombeyi* (Nd), *N. obliqua* (No) y *N. alpina* (Na) en Quililahue (QUI), Yuco Alto Oriental (YOR), Yuco Alto Occidental (YOC) y Pucará (PUC) durante los tres periodos anuales de muestreo (1, 2, 3). Las barras verticales indican el error estándar de la media y las letras diferentes diferencias significativas entre tratamientos (prueba LSD, $p < 0,05$).

Quililahue *N. dombeyi* aportó 78829 (EE = 4388, 86,1 % del total), *N. obliqua* 8857 (EE = 1070, 9,7 %) y *N. alpina* 3914 semillas m⁻³ (EE = 489, 4,3 %) (prueba LSD, ANOVA $F_{2,149} = 255,1$, $p < 0,0001$), mientras que en Pucará, *N. dombeyi* aportó 79514 (EE = 4,965, 98,7 %), *N. obliqua* 657 (EE = 332, 0,8 %) y *N. alpina* 400 semillas m⁻³ (EE = 123, 0,5 %) (prueba LSD, ANOVA $F_{2,149} = 251,8$, $p < 0,0001$) (n = 50).

Yuco Alto Oriental fue la estación con mayor abundancia de semillas en el suelo para todas las especies arbóreas. En esta estación, *N. dombeyi* aportó 116286 semillas m⁻³ (EE = 6427, 34,6 % del total) (prueba LSD, ANOVA $F_{3,199} = 21,2$, $p < 0,0001$), *N. obliqua* 31829 semillas m⁻³ (EE 3017, 49,1 %) (prueba LSD, ANOVA $F_{3,199} = 58,5$, $p < 0,0001$) y *N. alpina* 7143 semillas m⁻³ (EE = 1246, 41,9 %) (prueba LSD, ANOVA $F_{3,199} = 16,3$, $p < 0,0001$) (n = 50) (Figura 9). La acumulación de semillas en el suelo exhibió una interacción significativa entre las especies y las estaciones (Tabla 2). En comparación con *N. obliqua* y *N. alpina*, *N. dombeyi* presentó la mayor abundancia relativa en Quililahue y Pucará y la menor en Yuco Alto Oriental y Yuco Alto Occidental; por ejemplo, en Pucará, Nd : No = 121,0 y Nd : Na = 198,7, mientras

que en Yuco Alto Occidental Nd : No = 2,6 y Nd : Na = 11,1 (Figura 9).

A lo largo del tiempo, el tamaño del banco de semillas de *N. dombeyi* (ANOVA $F_{1,199} = 2,4$, $p = 0,122$) y *N. obliqua* (ANOVA $F_{1,199} = 1,8$, $p = 0,188$) no exhibió diferencias, mientras que el de *N. alpina* disminuyó significativamente de 6557 (EE = 680, 76,9 % del total) a 1972 semillas m⁻³ (EE = 257, 23,1 %) (ANOVA $F_{1,199} = 39,8$, $p < 0,0001$) (n = 100) (Figura 10). La acumulación de semillas en el suelo exhibió una interacción significativa entre las especies y los periodos (Tabla 2). Por ejemplo, Nd : Na durante el primer periodo fue 12,2 mientras que durante el segundo fue 44,9 (Figura 10). El tamaño del banco no varió entre periodos en las estaciones de muestreo a excepción de Yuco Alto Occidental, donde el tamaño aumentó significativamente entre el primer (24895 semillas m⁻³, EE = 2600, 41 % del total) y segundo muestreo (35791 semillas m⁻³, EE = 3863, 59 %) (ANOVA $F_{1,149} = 5,58$, $p = 0,021$) (n = 75) (Figura 11).

La acumulación de semillas en el suelo exhibió una interacción significativa entre las estaciones y los periodos (Tabla 2). Por ejemplo, Quililahue : Yuco Alto Occidental durante el primer periodo fue 1,2 mientras que durante el segundo fue 0,1 y Quililahue:

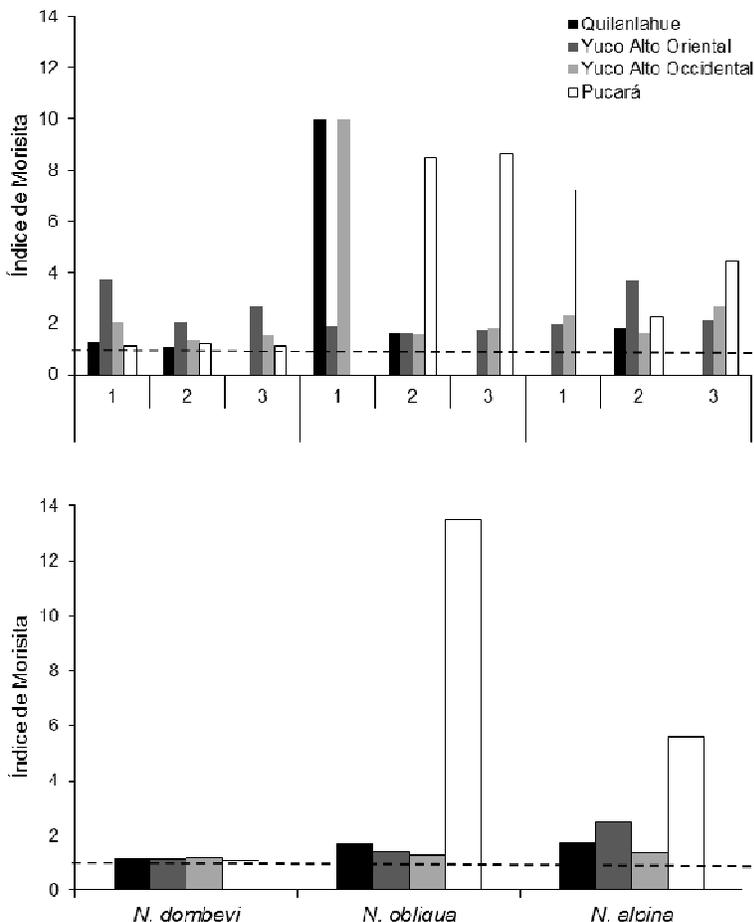


Figura 9. Tamaño del banco de semillas del suelo de las especies (S) *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* en las cuatro estaciones de muestreo (E). Las líneas verticales indican el error estándar de la media. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre estaciones dentro de las especies y las mayúsculas entre especies dentro de las estaciones (prueba LSD, $p < 0,05$, $n = 50$). La interacción $S \times E$ fue significativa (ANOVA $F_{6,119} = 19,0$, $p < 0,0001$).

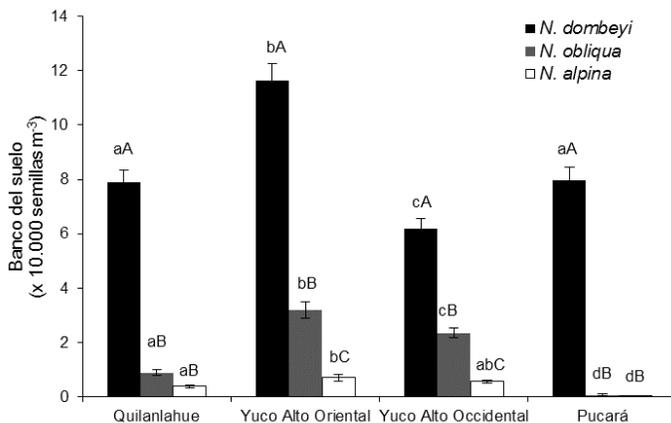


Figura 10. Tamaño del banco de semillas en 2001 durante el primer y segundo periodo de muestreo del suelo (T) de las especies (S) *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina*. Las líneas verticales indican el error estándar de la media. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas dentro de las especies entre periodos y las mayúsculas entre especies dentro de los periodos (prueba LSD, $p < 0,05$). La interacción $S \times T$ fue significativa (ANOVA $F_{2,119} = 6,0$, $p = 0,003$).

Pucará durante el primer periodo fue 1,1 mientras que durante el segundo fue 0,2 (Figura 11). En todos los tratamientos que resultaron de la combinación de especies, estaciones y periodos (24), el tamaño del banco de semillas varió entre 0 (No, Pucará, periodo 2) y 119257 (EE = 6939) semillas m^{-3} (Nd, Yuco Alto Oriental, periodo 2); los valores medios difirieron entre tratamientos (prueba LSD, ANOVA $F_{23,119} = 84,2$, $p < 0,0001$, $n = 5$) (Figura 8).

El valor de I_{δ} de las semillas del suelo fue significativamente mayor a 1 cuando el análisis comparó las especies y las estaciones de muestreo, indicando la presencia de un agrupamiento (prueba χ^2 , $p < 0,05$). I_{δ} para *N. dombeyi* varió entre 1,1 (Pucará) y 1,2 (Yuco Alto Oriental), para *N. obliqua* entre 1,3 (Yuco Alto Occidental) y 13,4 (Pucará) y para *N. alpina* entre 1,8 (Quilanlahue) y 5,6 (Pucará) (Figura 12). I_{δ} de la producción (colectadas en las trampas) y el banco de semillas (colectadas en el suelo) estuvieron

correlacionadas en forma lineal cuando se compararon especies y estaciones (ANOVA $_{1,10}$, $r = 0,801$, $p = 0,002$, $n = 12$).

Producción y banco de semillas

La abundancia del banco de semillas del suelo (BS) de las tres especies arbóreas fue 86 veces m^{-1} mayor a la producción media anual (PS_x) durante los tres periodos anuales en las cuatro estaciones de muestreo. El tamaño del banco de semillas de *N. dombeyi* fue en promedio 20 veces m^{-1} mayor a la producción anual y varió entre 15 (Quilanlahue) y 27 (Yuco Alto Oriental). El tamaño del banco de semillas de *N. obliqua* fue 200 veces m^{-1} mayor y varió entre 6 (Pucará) y 447 (Quilanlahue), mientras que el *N. alpina* fue 38 veces mayor m^{-1} y varió entre 13 (Pucará) y 75 (Quilanlahue). Los valores del cociente BS : PS_x no difirieron significativamente entre especies (ANOVA $F_{2,11} = 2,4$, $p = 0,151$, $n = 12$).

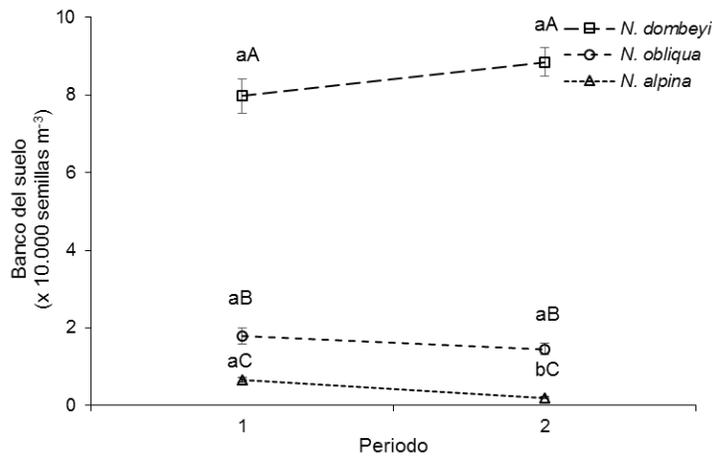


Figura 11. Tamaño del banco de semillas en 2001 durante el primer y segundo periodo de muestreo del suelo (T) en las cuatro estaciones de muestreo (E). Las líneas verticales indican el error estándar de la media. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas dentro de las estaciones entre periodos y las mayúsculas entre estaciones dentro de los periodos (prueba LSD, $p < 0,05$). La interacción $E \times T$ fue significativa (ANOVA $F_{3,119} = 7,0$, $p < 0,0001$).

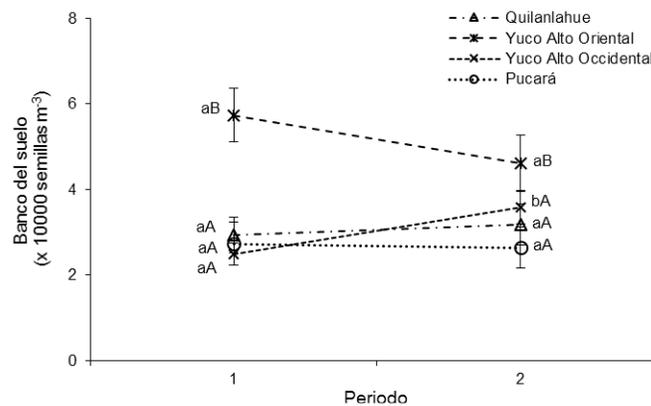


Figura 12. Índice espacial de Morisita (I_{δ}) de las semillas de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* de la lluvia durante los tres periodos de estudio (arriba, $n = 10$ excepto para Pucará periodo 3, $n = 7$) y del suelo (abajo, $n = 50$) en las cuatro estaciones de muestreo. No se presentan datos de semillas caídas de Quilanlahue durante el tercer periodo. En todos los casos $I_{\delta} > 1$ (línea rayada, prueba χ^2 , $p < 0,05$).

La abundancia del banco de semillas del suelo de las tres especies arbóreas fue 36 veces m^{-1} mayor a la producción total de semillas (PS_t) durante los tres periodos anuales en las cuatro estaciones de muestreo, mientras que en *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* fue en promedio 7, 75 y 23 veces m^{-1} mayor, respectivamente. El valor de $BS : PS_t$ no difirió significativamente entre especies (ANOVA $F_{2,11} = 2,0$, $p = 0,194$, $n = 12$). La cantidad de semillas acumuladas en el suelo durante los tres periodos anuales en las tres especies arbóreas y las cuatro estaciones de muestreo se correlacionó positivamente con la producción media ($r = 0,936$) y total de semillas caídas ($r = 0,949$) (ANOVA, $p < 0,0001$, $n = 12$). La pendiente b de la función lineal ajustada fue estadísticamente mayor en el caso de la producción media ($b = 17,5$) que en el de la producción total de semillas ($b = 6,5$) (ANOVA $F_{1,2} = 6,4$, $p = 0,020$) (Figura 13).

DISCUSIÓN

Las estaciones de muestreo estaban ocupadas por bosques regulares en diferentes fases de desarrollo (*sensu* Oliver & Larson, 1996), a juzgar por la forma normal de la distribución de frecuencias de diámetro, la heterogeneidad estructural y la relación entre la densidad, el volumen y el tamaño de los árboles. El rodal más joven correspondió a Yuco Alto Occidental, caracterizado por una mayor densidad y menor volumen del rodal y diámetro de los árboles (fase de exclusión) y los más maduros a Yuco Alto Oriental y Pucará, con menor densidad y mayor diámetro y volumen (fase de bosque maduro), mientras que el rodal de Quilanlahue se encontraba en una fase intermedia de desarrollo (reiniciación del sotobosque). Estas estructuras poblacionales son compatibles con el comportamiento sucesional temprano de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* y con el régimen de los disturbios naturales de variada intensidad y escala, que promueve la existencia de bosques en mosaico conformados por agrupamientos de individuos coetáneos (Veblen et al., 1996).

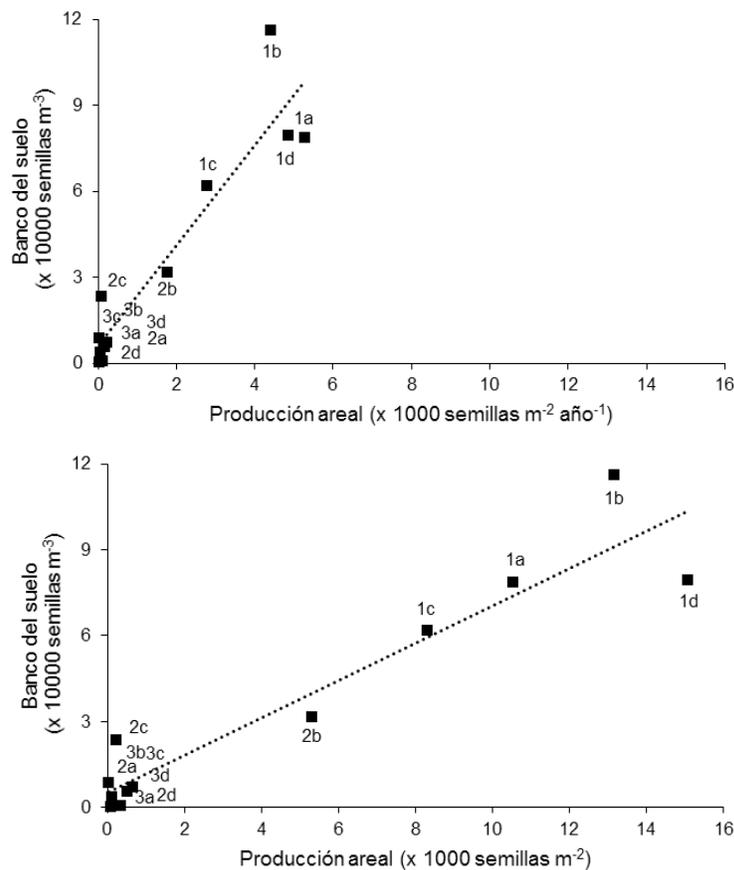


Figura 13. Relación entre el tamaño del banco de semillas del suelo (BS) y la producción de semillas media (PS_x) (arriba) y total (PS_t) (abajo) de *N. dombeyi* (1), *N. obliqua* (2) y *N. alpina* (3) en Quilanlahue (a), Yuco Alto Oriental (b), Yuco Alto Occidental (c) y Pucará (d) durante los tres periodos anuales. Los datos se ajustaron al modelo de regresión $BS = a + b PS$. Para PS_x , $b = 17,5$ (ANOVA $F_{1,11} = 71,3$, $p < 0,0001$, $R^2 = 0,877$) y para PS_t , $b = 6,5$ (ANOVA $F_{1,11} = 90,8$, $p < 0,0001$, $R^2 = 0,901$) ($n = 12$). Las pendientes b difieren estadísticamente entre sí (ANOVA $F_{1,2} = 6,4$, $p = 0,012$).

En un sitio particular la semilla de *N. dombeyi* es intrínsecamente más liviana que la de *N. obliqua* (3,9 veces en este estudio) y *N. alpina* (6,1 veces). Sin embargo, a lo largo de la distribución geográfica, el peso individual varía anualmente y en los árboles y las poblaciones, indicándose valores entre 0,6 y 4,4 mg para *N. dombeyi*, 3,8 y 21,3 mg para *N. obliqua* y 6,7 y 24,4 mg para *N. alpina* (Burschel et al., 1976; Donoso & Cabello, 1978; Donoso, 1979, 1987; Ordóñez, 1987; Rodríguez, 1990; Marchelli & Gallo, 1999; Quiróz et al., 2009). La reserva de nutrientes y agua de la semilla aumenta en forma gradual y continua a medida que disminuye la latitud y aumenta la altitud, confiriendo mayor sobrevivencia a las plántulas en las condiciones septentrionales más secas y montañas más frías (Donoso, 1979, 1987; Müller-Using & Schlegel, 1981). El tamaño y la cantidad de recursos de la semilla están correlacionados además con el temperamento de las especies: las semillas más grandes y pesadas presentan menor capacidad de dispersión anemófila y están adaptadas a los hábitats sombríos bajo el dosel (e.g., *N. alpina*), mientras que las más livianas y pequeñas se dispersan a mayor distancia y de desarrollan en las áreas luminosas y los claros de la canopia (e.g., *N. dombeyi*) (Seiwa & Kikuzawa, 1991; Sork, 1993; Moles & Westoby, 2006).

La producción de semillas tendió a aumentar a medida que los rodales se desarrollaron sucesionalmente. Yuco Alto Occidental exhibió la mayor densidad y el menor tamaño individual de árboles, asociado al menor grado de desarrollo y producción areal e individual de semillas, mientras que Yuco Alto Oriental presentó una densidad baja, el mayor tamaño individual de los árboles y la mayor producción areal e individual de semillas. Los árboles de mayor tamaño y superficie individual, con copas más desarrolladas y expuestas a la radiación solar de los rodales maduros, habrían presentado una fecundidad individual que sobrecompensó una posible menor producción de semillas asociada a la menor densidad. En la mayoría de las especies de árboles el tamaño individual está directamente correlacionado con la fecundidad (Wilson & Levin, 1986).

Nothofagus dombeyi sólo contribuyó con menos de un tercio de la cantidad de árboles adultos del bosque mixto pero aportó el 86 % de las semillas colectadas, y fue la más abundante en las cuatro estaciones de muestreo y durante los tres periodos anuales. Esta discrepancia entre la estructura de la vegetación establecida y la cantidad y composición de semillas se debería a las diferencias interespecíficas de fecundidad. *Nothofagus dombeyi* fue la especie considerablemente más prolífica, cuya producción individual estimada fue 7, 3 y 3 veces mayor a la de *N. obliqua* durante el primer, segundo y tercer periodo, respectivamente, mientras que fue 14, 22 y 44 veces mayor a la de *N. alpina* durante esos mismos periodos anuales. En condiciones ambientales equivalentes, los árboles destinan una proporción relativamente fija de recursos a la reproducción sexual, que se expresa en un intercambio (*trade-off*) por el cual la semillas de menor tamaño tienden a producirse más copiosamente (Jakobsson et al., 2006; Moles & Westoby, 2006).

Aunque las tres especies arbóreas produjeron significativamente más semillas durante el segundo y

tercer periodo anual, existió una interacción entre estos factores debido al aumento proporcionalmente mayor de la fecundidad de *N. obliqua* y una disminución menor de la de *N. alpina* a lo largo del tiempo. La producción de semillas de estas especies fue discontinua e irregular, en el cual se intercalaron periodos con fecundidad muy abundante y escasa. La alternancia de fecundidad fue previamente documentada en *N. dombeyi* (Burschel et al., 1976; Donoso et al., 1991), *N. obliqua* (Murúa & González, 1985) y *N. alpina* (Burschel et al., 1976; Marchelli & Gallo, 1999), así como en otros *Nothofagus* de Sudamérica (Schmidt, 1991) y Oceanía (Poole, 1987; Allen & Platt, 1990). Esta vecería representaría una estrategia evolutiva relacionada con la eficiencia reproductiva y la saciación de los predadores (Lalonde & Roitberg, 1992; Kelly, 1994). La reproducción sincrónica en diferentes poblaciones de una determinada área puede constituir una respuesta común a una señal externa (Fenner & Thompson, 2005). La temperatura del aire inusualmente alta durante la floración promueve una mayor fecundidad en especies de *Nothofagus* (Allen & Platt, 1990).

Las semillas presentaron un patrón espacial agrupado asociado a la presencia de micrositios, con una superficie equivalente a la de la captura de las trampas, con una cantidad de semillas significativa mayor. Sin embargo, I_s presentó una alta variación indicativa de diferencias en la intensidad de los agregados. Los valores menores de I_s ocurrieron durante los periodos anuales de mayor producción de semillas y en la estación y la especie más fecunda. Aunque la causa primaria de esta estructura no fue investigada (e.g., distribución de los árboles semilleros, capacidad de dispersión, comportamiento de los granívoros), la mayor fecundidad asociada a la vecería, las especies y los estados de desarrollo del bosque promovería una mayor disgregación y espaciamiento de las semillas. En consecuencia, en aquellos micrositios donde se producirá la emergencia, la mayor fertilidad conduciría a una menor mortalidad denso-dependiente que se produce a medida que las plantas crecen y demandan mayor cantidad de recursos aéreos y subterráneos (Oliver & Larson, 1996).

El papel clave de la fecundidad en la acumulación de semillas en el suelo se infiere de la elevada correspondencia que existió entre la abundancia y la estructura espacial de la lluvia de semillas y la del banco del suelo en las tres especies y en todas las estaciones de muestreo. Por un lado, *N. dombeyi* aportó la mayor y *N. alpina* la menor cantidad de semillas de las trampas y el suelo en todas las estaciones y Yuco Alto Oriental tendió a ser la estación con mayor densidad de semillas para todas las especies. Por otro lado, la continua acumulación en el piso del bosque de las semillas producidas por los árboles explicaría la existencia de una fuerte relación lineal entre la producción media anual de semillas y el tamaño del banco del suelo, con una pendiente cuyo valor fue considerablemente superior a 1 y que disminuyó cuando se tomó en cuenta la producción total a lo largo del periodo de estudio. Además, la interacción entre la producción y el almacenamiento de semillas entre especies y estaciones fue similar: la mayor abundancia relativa de *N. dombeyi* en comparación con la de *N. obliqua* y *N. alpina* se produjo

en Quilánlahue y Pucará mientras que la menor fue en Yuco Alto Oriental y Yuco Alto Occidental. Y finalmente, las semillas de todas las especies y estaciones presentaron un patrón espacial agrupado a una intensidad equivalente.

La escasa viabilidad de las semillas de *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina*, inclusive comparada con la de otras especies autóctonas pero que aumenta en los periodos anuales más fecundos, fue citada en poblaciones de Chile (Burschel et al., 1976; Donoso et al., 1993; Muñoz, 1993). Este fenómeno se detectó en otros *Nothofagus* como *Nothofagus solandri* ((Hook. f.) Oerst.) (Allen & Platt, 1990). Las semillas recién caídas están frecuentemente vanas o sometidas a la predación pre- y posdispersión (Burschel et al., 1976; Bustamante, 1996; Díaz et al., 1999; Figueroa et al., 2004). Donoso & Cabello (1978), Rodríguez (1990), Calderón-Valtierra et al. (1995), Escobar & Donoso (1996), León-Lobos & Ellis (2005) y Quiróz et al. (2009) proponen diferentes técnicas basadas en la combinación de temperatura, humedad, sustrato y hormonas para mejorar la tasa de germinación.

Aunque la disminución en la capacidad germinativa de más del 90 % que se produjo a lo largo de 45 días no resultó estadísticamente significativa, la mayor permanencia en el suelo aumentaría la susceptibilidad de las semillas al ataque de predadores y parásitos. Moles & Westoby (2006) indican que la actividad fúngica denso-dependiente reduce la sobrevivencia de las semillas en suelos húmedos y fértiles. Sin embargo, la relación entre el tamaño y la sobrevivencia no es unívoca; las semillas pequeñas pueden sobrevivir más en ambientes húmedos probablemente debido a la mayor incorporación al suelo y la menor predación, pero menos en ambientes áridos debido a la mayor actividad de los granívoros (Thompson & Grime, 1979; Moles & Westoby, 2006; Funes et al., 2007).

CONCLUSIONES

Nothofagus dombeyi, *N. obliqua* y *N. alpina* conformarían en el suelo un banco transitorio de verano (*sensu* Thompson & Grime, 1979), cuyas semillas germinarían estrictamente en la primavera inmediata a la diseminación después de atravesar las condiciones frías y húmedas del invierno. Aunque el contraste entre el tamaño de esta reserva y el de la lluvia de semillas sugiere que las semillas caídas se acumulan en el piso del bosque durante un periodo prolongado, sólo las que emergen en forma rápida constituirían una fuente potencial de plántulas mientras que el resto perdería rápidamente la viabilidad. Moles & Westoby (2006) indican que la sobrevivencia de las semillas puede disminuir debido a la actividad fúngica que está favorecida por las cálidas temperaturas y el elevado contenido de agua del suelo; en el caso de los bosques subantárticos esta situación se produce al comienzo de la estación de lluvia de otoño.

Las diferencias interespecíficas en el peso y la producción de semillas son compatibles con el comportamiento de los árboles en este bosque mixto: *N. dombeyi* ocuparía un extremo del gradiente asociado a la mayor fecundidad individual, el menor peso de la semilla, la mayor dispersión anemocora y la menor

tolerancia a la sombra de los renovales, mientras que *N. alpina* ocuparía el otro extremo asociado a una fecundidad y capacidad de dispersión menores y un peso de la semilla y tolerancia a la sombra mayores. Aunque en los bosques templados las semillas que frecuentemente persisten en el suelo son las de los árboles sucesionales tempranos, este no sería el caso para las especies de *Nothofagus* analizadas en este estudio.

Las semillas almacenadas en el suelo tendrían una relevancia limitada para el restablecimiento y la colonización de los hábitats naturales. Estos procesos dependerían de la presencia de otras estrategias de regeneración, principalmente basadas en la alta fructificación interanual, la reproducción vegetativa y el rápido crecimiento de los renovales en *N. alpina* y *N. obliqua*, la mayor producción y capacidad de dispersión de las semillas en *N. dombeyi* y la mayor tolerancia a la sombra y la capacidad de desarrollar regeneración avanzada en *N. alpina*. La existencia de vecería, la correlación positiva entre la producción y la viabilidad de las semillas y su longevidad limitada en condiciones naturales implicaría que la utilización silvicultural de la reserva de semillas del suelo de estos *Nothofagus* es restringida. Sin embargo, estas hipótesis deben ser validadas para proveer mayores bases científicas para la conservación de este valioso ecosistema forestal.

Agradecimientos

Agradecemos al Parque Nacional Lanín por permitirnos coleccionar información en el área de estudio y a The International Foundation of Science (Suecia) y la Universidad Nacional del Comahue por financiar este proyecto. Durante las tareas de campo colaboraron A. Rabino, S. Goicoechea, J. Salazar, D. Farías, V. Pellegrini, G. Luján, D. Riera, A. Godoy, P. Muñoz y W. Abraham. Revisores anónimos contribuyeron sustancialmente a mejorar el texto.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, R.B. & K.H. Platt. 1990. Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos* 57: 199-206.
- Angert, A.L., T.E. Huxman, P. Chesson & D.L. Venable. 2009. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 11641-11645.
- APN. 2012. Plan de gestión del Parque Nacional Lanín: caracterización y diagnóstico. Equipo de Planificación del Parque Nacional Lanín, Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires. 225 pp.
- Baker, H.G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En: *Ecology of soil seed banks*. Leck M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson, Eds. Academic Press, San Diego. pp. 9-21.
- Burschel, P., C. Gallegos, O. Martínez & W. Moll. 1976. Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de raulí y coigüe. *Bosque* 1: 55-74.
- Bustamante, R. 1996. Depredación de semillas en bosques templados de Chile. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Armesto J.J., C. Villagrán &

- M.T.K. Arroyo, Eds. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. pp. 265-278.
- Cabrera, A.L.** 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 14: 1-42.
- Calderón-Valtierra, X., A. Vega & C. Salazar.** 1995. Un nuevo método para la germinación de *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., raulí. Ciencia e Investigación Forestal 9: 117-121.
- Chauchard, L., M. González Peñalba & S. Castañeda.** 1995. Plan de ordenación forestal Cuartel Yuco Alto. Administración de Parques Nacionales, Parque Nacional Lanín, San Martín de los Andes, Argentina. 85 pp.
- Cuevas, J.G. & M.T.K. Arroyo.** 1999. Ausencia de banco de semillas persistente en *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) en Tierra del Fuego, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 72: 73-82.
- Dezzotti, A., R. Sbrancia, D. Roat, M. Rodríguez-Arias & A. Parisi.** 2004. Colonización y crecimiento de renovales de *Nothofagus* después de cortas selectivas de un rodal en la Patagonia, Argentina. Investigación Agraria Serie Forestal 13: 329-337.
- Díaz, I., C. Papic & J.J. Armesto.** 1999. An assessment of post-dispersal seed predation in temperate rain forest fragments in Chiloé island, Chile. Oikos 87: 228-238.
- Donoso, C.** 1979. Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. in Chile. Forest Ecology and Management 2: 53-66.
- Donoso, C.** 1987. Variación natural en especies de *Nothofagus* en Chile. Bosque 8(2): 85-97.
- Donoso, C. & A. Cabello.** 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. Ciencias Forestales 1: 31-41.
- Donoso, C., B. Escobar & M. Cortés.** 1991. Técnicas de vivero y plantaciones para coihue (*Nothofagus dombeyi*). Chile Forestal 185: 1-8.
- Donoso, C., M. Hernández & C. Navarro.** 1993. Valores de producción de semillas y hojarasca de diferentes especies del tipo forestal siempreverde de la cordillera de la Costa de Valdivia obtenidos durante un periodo de 10 años. Bosque 14: 65-84.
- Ellner, S.** 1987. Competition and dormancy: a reanalysis and review. American Naturalist 130: 798-803.
- Escobar, B. & C. Donoso.** 1996. Resultados preliminares de almacenamiento en frío de semillas de coigüe (*Nothofagus dombeyi*), roble (*Nothofagus obliqua*) y raulí (*Nothofagus alpina*). Bosque 17: 101-105.
- Fenner, M. & K. Thompson.** 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge. 260 pp.
- Ferrer, J., J. Irizarri & J. Mendía.** 1990. Estudio regional de suelos de la provincia de Neuquén. Consejo Federal de Inversiones, Consejo de Planificación y Acción para el Desarrollo. Neuquén, Argentina. 159 pp.
- Figuroa, J.A., P. León-Lobos, L.A. Cavieres, H. Pritchard & M. Way.** 2004. Ecofisiología de semillas en ambientes contrastantes de Chile: un gradiente desde ecosistemas desérticos a templado-húmedos. En: Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. Marino Cabrera H., Ed. Ediciones Universidad Católica, Valparaíso. pp. 81-98.
- Funes, G., S. Basconcelo, S. Díaz & M. Cabido.** 2007. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. Seed Science Research 9: 341-345.
- Grosse, H.** 1988. Crecimiento de plantaciones de raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. Ciencia e Investigación Forestal 2: 13-30.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián & A. Traveset.** 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. American Naturalist 152: 576-594.
- Hurlbert, S.H.** 1984. Pseudoreplication and the design of ecological experiments. Ecological Monographs 54: 187-211.
- Jakobsson, A., O. Eriksson & H.H. Bruun.** 2006. Local seed rain and seed bank in a species-rich grassland: effects of plant abundance and seed size. Canadian Journal of Botany 84: 1870-1881.
- Kelly, D.** 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. Trends in Ecology & Evolution 9: 465-470.
- Kent, M.** 2011. Vegetation description and data analysis: a practical approach. Wiley-Blackwell, Chichester. 428 pp.
- Koenig, W.D. & J.M.H. Knops.** 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. The American Naturalist 155(1): 59-69.
- Lalonde, R.G. & B.D. Roitberg.** 1992. On the evolution of masting behavior in trees: predation or weather. The American Naturalist 139(6): 1293-1304.
- Lara, A., P. Rutherford, C. Montory, D. Bran, A. Pérez, S. Clayton, J. Ayesa, D. Barrios, M. Gross & G. Iglesias.** 1999. Vegetación de la eco-región de los Bosques Valdivianos. Fundación Vida Silvestre Boletín Técnico 51: 1-29.
- León-Lobos, P. & R.H. Ellis.** 2005. Seed survival in Chilean *Nothofagus* in response to desiccation and storage. Seed Science Research 15: 113-123.
- Marchelli, P. & L.A. Gallo.** 1999. Annual and geographic variation in seed traits of Argentinean populations of southern beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim.et Mil. Forest Ecology and Management 121: 239-250.
- Moles, A.T. & M. Westoby.** 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. Oikos 113: 91-105.
- Moran, E.V. & J.S. Clark.** 2012. Causes and consequences of unequal seedling production in forest trees: a case study in red oaks. Ecology 93(5): 1082-1094.
- Morisita, M.** 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Memoirs of the Faculty of Sciences Kyushu University Series E 2: 215-235.
- Müller-Using, B. & F. Schlegel.** 1981. The development of seedlings of Chilean *Nothofagus* species in a shaded area. Plant Research and Development 12: 152-184.
- Muñoz, M.** 1993. Algunos antecedentes sobre propagación de *Nothofagus*. Ciencia e Investigación Forestal 7: 377-389.

- Murúa, R. & L.A. González.** 1985. Producción de semillas de especies arbóreas en la pluviselva valdiviana. *Bosque* 6: 15-23.
- Oliver, C.D. & B.C. Larson.** 1996. Forest stand dynamics. John Wiley & Sons, New York. 544 pp.
- Ordóñez, A.** 1987. Germinación de tres especies de *Nothofagus* siempreverdes (coigües) y variabilidad en la germinación de procedencias de coigüe común (*Nothofagus dombeyi*, (Mirb.) Oerst.). Tesis de grado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 144 pp.
- Paruelo, J., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. Sala & R. Golluscio.** 1998. The climate in Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- Peel, M.C., B.L. Finlayson & T.A. McMahon.** 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-1644.
- Peyrou, M.C.** 2002. Capacidad fotosintética de plántulas de tres especies del bosque mixto de *Nothofagus* y su relación con el manejo silvícola. Tesis de grado. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina. 86 pp.
- Pickett, S.T.A. & M.J. Mc Donnell.** 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forests. En: Ecology of soil seed banks. Leck M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson, Eds. Academic Press, San Diego. pp. 123-147.
- Poole, A.L.** 1987. Southern beeches. Information Series, Department of Scientific and Industrial Research, Wellington. 148 pp.
- Primack, R.B. & H. Kang.** 1989. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 20: 367-396.
- Quiróz, I., M. González, E. García, K. Casanova & H. Soto.** 2009. Ensayo de germinación para semillas de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. procedentes de la APS Arquihue, Región de Los Ríos. INFOR Centro Tecnológico de la Planta Forestal, Concepción, Chile. 8 pp.
- Ramírez, C., C. San Martín, A. Oyarzún & H. Figueroa.** 1997. Morpho-ecological study of the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130: 101-109.
- Read, J. & R. Hill.** 1985. Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rain forest dynamics. *New Phytologist* 101: 731-743.
- Rees, M.** 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 351: 1299-1308.
- Riveros, M., B. Palma, S. Erazo & S. O'Reilly.** 1995. Phenology and pollen flow in species of the genus *Nothofagus*. *Phyton* 57: 45-54.
- Rodríguez, G.** 1990. Propagación de *Nothofagus* chilenos por medio de semillas. *Agro-Ciencia* 6: 119-122.
- Runkle, J.R.** 1992. Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. U.S. Department of Agriculture. Forest Service General Technical Report PNW-GTR-283, Portland. 44 pp.
- Saatkamp, A., P. Poschlod & D.L. Venable.** 2014. The functional role of soil seed banks in natural communities. En: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Gallagher R.S., Ed. CAB International, Boston. pp. 263-295.
- Schmidt, H.** 1991. Estabilidad y crecimiento en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) raleado. Resúmenes VIII Reunión Nacional de Botánica, Santiago de Chile. p. 87.
- Seiwa, K. & K. Kikuzawa.** 1991. Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian Journal of Botany* 69: 532-538.
- Simpson, R.L., M.A. Leck & V.T. Parker.** 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. En: *Ecology of soil seed banks*. Leck M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson, Eds. Academic Press, San Diego. pp. 3-8.
- Smith, L.M. & J.A. Kadlec.** 1983. Seed banks and their role during drawdown of a North American marsh. *Journal of Applied Ecology* 20: 673-684.
- Sork, V.L.** 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus spp.*). *Vegetatio* 107(108): 133-147.
- Thompson, K. & J.P. Grime.** 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Thompson, K., J.P. Bakker & R.M. Bekker.** 1997. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge. 276 pp.
- Tielbörger, K. & M. Petru.** 2010. An experimental test for effects of the maternal environment on delayed germination. *Journal of Ecology* 98: 1216-1223.
- Varela, S.A., M.E. Gobbi & F. Laos.** 2006. Banco de semillas de un bosque quemado de *Nothofagus pumilio*: efecto de la aplicación de compost de biosólidos. *Ecología Austral* 16: 63-78.
- Veblen, T.T., C. Donoso, T. Kitzberger & A.J. Rebertus.** 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Veblen T.T., R.S. Hill & J. Read, Eds. Yale University Press, New Haven. pp. 293-353.
- Veit, H. & K. Garleff.** 1995. Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Armesto J.J., C. Villagrán & M.T.K. Arroyo, Eds. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. pp. 29-49.
- Venable, D.L.** 1989. Modelling the evolutionary ecology of soil seed banks. En: *Ecology of soil seed banks*. Leck M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson, Eds. Academic Press, San Diego. pp. 67-87.
- Weinberger, P. & C. Ramírez.** 2001. Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque* 22: 11-26.
- Willems, P. & E. Raffaele.** 2001. Implicancias del efecto de las interacciones en la interpretación de experimentos factoriales en biología. *Ecología Austral* 11: 131-138.
- Wilson, J.B. & D.A. Levin.** 1986. Some genetic consequences of skewed fecundity distribution in plants. *Theoretical and Applied Genetics* 73: 113-121.