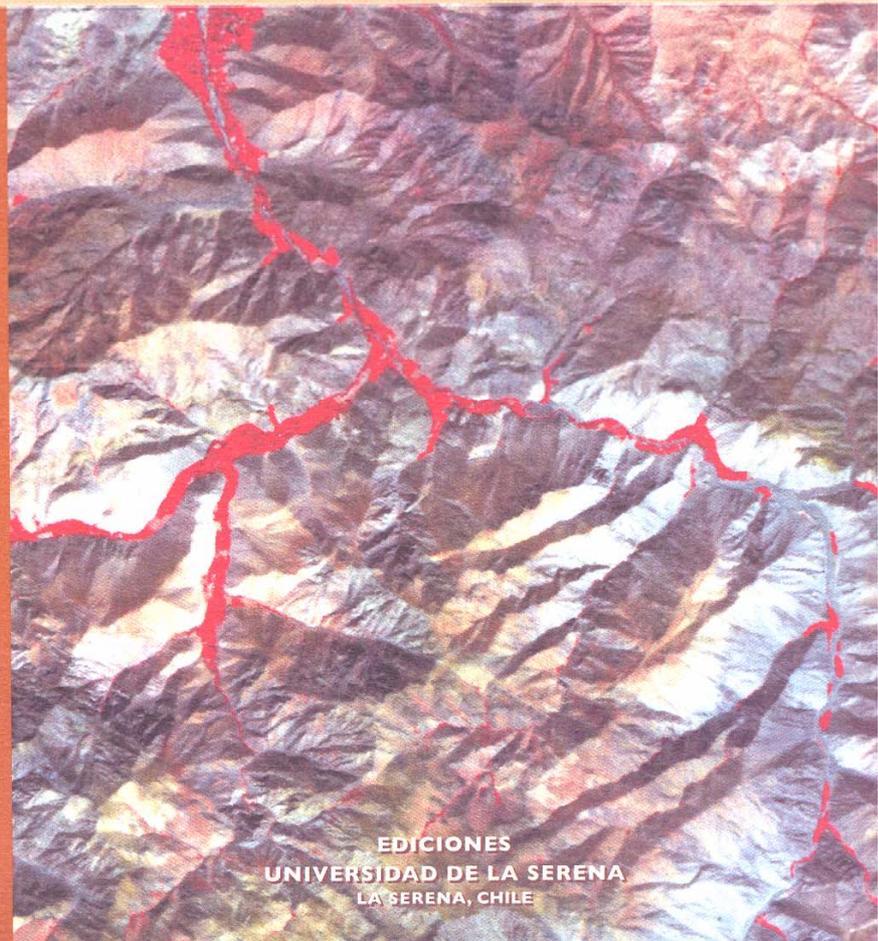


GEOECOLOGÍA *de los* ANDES DESÉRTICOS
LA ALTA MONTAÑA *del* VALLE DEL ELQUI

JORGE
CEPEDA
PIZARRO



EDICIONES
UNIVERSIDAD DE LA SERENA
LA SERENA, CHILE

EDICIONES UNIVERSIDAD DE LA SERENA

Departamento de Biología, Universidad de La Serena
Benavente N° 980
Casilla 599, La Serena, Chile

**GEOECOLOGÍA de los ANDES desérticos
La ALTA MONTAÑA del VALLE del ELQUI**

Jorge Cepeda Pizarro. EDITOR
e-mail: jcepeda@userena.cl

DIRECTORA - EDITORA PERIODÍSTICA Verónica Bravo Arrué

PERIODISTA Daniela Poblete Valdés

DISEÑO y DIAGRAMACIÓN Angélica Errázuriz Guzmán

FOTOGRAFÍA SATELITAL CURSO SUPERIOR DEL RÍO ELQUI Ricardo Cabezas C. Imagen landsat 7 ETM

© 2006, Universidad de La Serena

Inscripción N° 154367 del 25 de abril de 2006

ISBN 956-7393-26-5 del 2 de mayo de 2006

© Copyright es propiedad de la Universidad de La Serena, Benavente N° 980, La Serena, Chile.

Impreso en Chile por Quebecor World Chile S.A.

Creative Commons: Atribución - SinDerivadas 2.0 Chile

PALABRAS CLAVE PARA REGISTRO Y BÚSQUEDA DEL LIBRO:

Geoecología de montañas; Ecosistemas andinos; Andes desérticos; Andes meridionales; Ecosistemas de Chile; Valle del Elquí; Cuencas hidrográficas; Humedales andinos.

GEOECOLOGÍA de los ANDES desérticos. La Alta Montaña del Valle del Elqui. CEPEDA P., J. (ed) (2006): 107-119. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

BANCO DE SEMILLAS EN LOS ANDES DESÉRTICOS DE CHILE

FRANCISCO A. SQUEO^(1,2,4,6), MARY T. K. ARROYO^(3,4), PAOLA A. JARA⁽¹⁾,
MARIO LEÓN⁽⁵⁾ & NANCY C. OLIVARES⁽¹⁾

Resumen. *Se describe la dinámica del banco de semillas de 27 especies de comunidades andinas de la Cordillera de Doña Ana (3.400-4.000 msnm), en los Andes desérticos del norte-centro de Chile. Luego de una primera estación de crecimiento posterior a los entierros de semillas, precedida por un invierno seco, todas las especies estudiadas mantuvieron un banco de semillas persistente (i.e., mantienen semillas viables por al menos un año después de su producción). Después de una segunda estación de crecimiento, precedido de un invierno extremadamente lluvioso, 3 de 27 especies desaparecen del banco de semillas, debido a germinación en el campo y a la pérdida de viabilidad. En la tercera estación de crecimiento, tras un invierno seco, desaparecen 2 especies más del banco de semillas. Las restantes especies mantienen un banco de semillas persistente, sugiriendo que la latencia no es únicamente controlada por la humedad. Una ventaja selectiva a la mantención de un banco de semillas persistente, en este ambiente altamente variable, permitiría a las especies reservar un número de semillas para las próximas temporadas de crecimiento, reduciendo el riesgo de mortalidad y perpetuando la especie. La presencia de un banco de semilla persistente, descrito en este trabajo, concuerda con el modelo de germinación retardada en ambientes fluctuantes.*

Palabras clave. *Ecosistemas de montaña, Andes desérticos, Valle del Elqui, biología de semillas.*

-
- (1) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, (www.biouls.cl), Casilla 599, La Serena, Chile.
(2) Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA) (www.ceaza.cl), La Serena, Chile.
(3) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
(4) Centro de Estudios Avanzados en Ecología e Investigación en Biodiversidad (CMEB), Santiago, Chile.
(5) Programa de Magíster en Ciencias Biológicas c/m Ecología de Zonas Áridas, Universidad de La Serena, Chile.
(6) email: f_squeo@userena.cl

Abstract. *The seed bank dynamics of 27 species from high elevation habitats (3,400-4,000 masl) in the Cordillera de Doña Ana in the arid Andes of north-central Chile was investigated. All species maintained a persistent seed banks (i.e., viable seeds were present following one year of the time of production) following one year of burial that was characterized by a very dry winter. Following a second year of burial, which was characterized by an unusually wet winter, 3 of the 27 species disappeared from the seed bank, either directly as a result of germination, or indirectly as a result of loss of viability. Following a third year of burial, which was again characterized by a dry winter, 2 more species disappeared from the seed bank. The remaining species maintained a persistent seed bank, suggesting that dormancy is not only controlled by the presence of water is this high elevation, arid environment. Persistent seed banks should be selectively favored in the highly fluctuating high arid environment in that they allow a species to maintain a stock of seeds for years of poor seed production, thus reducing the risk of population mortality and enabling the persistence of the species over time. The presence of persistent seed banks documented in this paper is consistent with the retarded germination model described in fluctuating environments.*

Key Words. *Mountain ecosystems, andean deserts, Elqui Valley, seed biology.*

INTRODUCCIÓN

La mayor parte de las Angiospermas se reproducen principalmente por semillas, las cuales luego de ser dispersadas pueden germinar inmediatamente o permanecer almacenadas en el banco de semillas del suelo. Thompson y Grime (1979) clasificaron los bancos de semillas en transientes o persistentes, dependiendo del tiempo que las semillas permanecen viables en su hábitat natural. Los bancos de semillas transientes son aquellos en que las semillas germinan el mismo año de producción. En tanto, los bancos de semillas persistentes son aquellos en que una cantidad variable de las semillas germina durante el año de producción, quedando un remanente de semillas viables que germina bajo condiciones naturales al menos un año después de su producción.

Los bancos de semillas permiten mantener una fracción de semillas viables hasta

que las condiciones ambientales sean las adecuadas para la germinación y establecimiento de las plantas (Cuevas 1999). Además, ellas reflejan la historia de la vegetación y contribuyen a la permanencia de la especie en el tiempo (Fenner 1985).

La capacidad de la semilla para dispersarse en el tiempo (Levins 1969, Venable & Lawlor 1980), explorando temporalmente las condiciones ambientales, depende de la existencia de mecanismo de latencia (Fenner 1985, Vázquez-Yáñez & Orozco-Segovia 1993). La latencia puede ser innata (en donde el embrión requiere de un período de maduración post-dispersión) o forzada (falta de alguna condición esencial para la germinación de la semilla como la luz) (Harper 1977).

Cohen (1966, 1967) plantea que la latencia y la formación de un banco de semillas sería favorable en ambientes donde las condiciones adecuadas para la germinación son impredecibles y donde un banco de semillas es capaz de responder rápidamente a un cambio favorable en las condiciones ambientales. Brown y Venable (1986) expandieron esta idea sugiriendo que los bancos de semillas persistentes tenderían a reducir la varianza de la adecuación biológica anual, dispensando a una cantidad de semillas de los riesgos de mortalidad en ambientes temporalmente fluctuantes.

Los bancos de semillas de muchas especies anuales de ambientes desérticos (Kemp 1989, Vidiella & Armesto 1989, Gutiérrez & Meserve 2003), concuerdan con el modelo de germinación retardada en ambientes fluctuantes (Venable & Brown 1988). Sin embargo, las especies perennes y leñosas también forman parte de estos bancos de semilla.

El objetivo de este estudio fue estudiar la dinámica del banco de semillas en el suelo de una comunidad andina en los Andes desérticos de Chile. Los pocos estudios sobre bancos de semillas en hábitats alpinos (e.g., Arroyo et al. 1999) confirman la presencia de semillas persistentes en el suelo. Sin embargo, a la fecha, no se sabe si se trata de dominancia innata de dichas especies.

En ambientes estacionales, con alta variabilidad interanual en las condiciones climáticas, como es el caso de la Cordillera de Doña Ana (Squeo et al. 1994), es posible postular que la mayoría de las especies forman un banco de semillas permanente hasta que se presente un verano benigno con un invierno precedente

lluvioso. Dada la naturaleza impredecible del ambiente, la dominancia innata es esperable en este sistema.

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El sitio de estudio se localiza en la Cordillera Doña Ana (20°45' S, 69°59'O) (ver capítulo 2.1). Las colecciones de semillas se obtuvieron de plantas que crecían entre los 3.400 y los 4.000 msnm.

Condiciones climáticas

En la Cordillera de Doña Ana, los inviernos son húmedos y fríos (mayo a octubre), y los veranos son cálidos y secos (diciembre a marzo). La temperatura media anual a los 3.750 m, es de 4,3°C. La precipitación media anual es de 186,0 mm, con el 96% caída como lluvia o nieve. Debido a que existe una gran variabilidad interanual en las precipitaciones asociados a los eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), son frecuentes los años secos o lluviosos y poco frecuentes los años normales (Squeo et al. 1994) (ver capítulo 2.1). Los inviernos de 1995, 1996 y 1998 presentaron una escasa cubierta invernal en el área de estudio, por lo que corresponderían a años secos. El año 1997 correspondió a un año lluvioso en el norte centro de Chile (Squeo et al. 1999), que resultó en una acumulación de nieve cercana a los 3 metros.

Metodología

Para determinar si las especies carecen de un banco de semillas o presentan un banco de semillas transiente o persistente se utilizó el método del entierro de semillas (Vander Kloet & Hill 1994). Este método fue complementado con pruebas de germinación y viabilidad en que se usaron semillas recién colectadas de plantas, en el campo.

Se colectaron semillas maduras de varios individuos de 27 especies en el verano de 1996 (fines de diciembre 1995 - enero 1996). Parte de estas semillas fueron

utilizadas para determinar la viabilidad al tiempo de recolección, y permitieron establecer el número mínimo de semillas que se debía colocar en las bolsas para entierro. La viabilidad de las semillas fue determinada por medio de la prueba del cloruro de tetrazolium (TTC) (Moore 1973) y, complementariamente, a través de ensayos de germinación.

El experimento de entierro consistió en 6 bloques x 3 años, los cuales contenían por especie el número suficiente de semillas para disponer de 30 semillas viables. Las semillas de cada especie fueron colocadas dentro de un sobre de malla plástica con trama inferior al tamaño de las semillas, los cuales fueron enterrados dentro de jaulas de alambre y cubiertas con una capa de suelo local, tamizado. El set experimental quedó ubicado dentro de una exclusión en el sector de Estero Los Tambos, 3.700 msnm.

A finales de la estación de crecimiento (febrero de 1997, 1998 y 1999) se desenterró una porción de las semillas, las cuales fueron llevadas al laboratorio donde se almacenaron a 4°C hasta el momento de su manipulación.

Las semillas recuperadas se examinaron bajo lupa para diferenciar entre semillas intactas, dañadas y germinadas en terreno. Las semillas intactas fueron sometidas a pruebas de viabilidad, tal como se explicó anteriormente.

RESULTADOS

Viabilidad

Viabilidad inicial. La viabilidad inicial de las semillas, utilizando la prueba del TTC y datos de germinación inicial: de las 27 especies estudiadas varió entre un 7,1% y un 98,3% (Tabla 1). En promedio, las especies presentaron un $64,4\% \pm 24,8\%$ de viabilidad. Sólo cuatro de las 27 especies presentaron viabilidad inicial menor al 40%.

Viabilidad remanente. Las semillas de las 27 especies mantuvieron su nivel de viabilidad al término del primer año de entierro, indicando que forman un banco de semillas persistente (Fig. 1). Al segundo año de entierro, luego de un invierno con

caída de abundante nieve y de un verano benigno, 3 de las 24 especies no presentaron semillas viables, desapareciendo del banco de semillas. Estas especies corresponden a dos papilionáceas *Adesmia echinus* (leñosa), *Astragalus crukshanksii* (hierba perenne) y la crucífera *Weberbaueria imbricatifolia* (anual).

Las restantes 21 especies, se dividieron en 16 con menos de un 40% de semillas viables y 5 especies con más de un 40%. Las especies con los bancos de semillas más importantes son 2 crucíferas anuales: *Descurainia pinpinellifolia* (98%) y *Draba pusilla* (69%) y la hierba perenne *Jaborosa caulescens* (Solanaceae, 94%).

Al finalizar el tercer año de entierro, 2 de las 21 no presentan semillas viables, desapareciendo del banco de semillas, las cuales son hierbas perennes *Hordeum santacrucense* y *Stipa chrysophylla*. Dentro de las restantes 18 especies, 14 presentan menos de un 40% de semillas viables y 4 especies con más de un 40%. Las especies que presentan bancos de semillas más importantes son las hierbas perennes *Jaborosa caulescens* (85,2%) y *Cistanthe humillis* (54,2%) y la crucífera anual *Descurainia pimpinellifolia* (62,6%) (Tabla 1).

En varios casos la viabilidad inicial determinada antes de los entierros (utilizando la prueba del TTC y de germinación en laboratorio), son inferiores a la viabilidad remanente al cabo de un año de entierro (Tabla 1). Esto podría deberse a que las semillas presentan un desarrollo parcial del embrión al ser liberada de la planta madre, impidiendo la germinación hasta que se complete su maduración embrional (Kigel & Galili 1995).

Germinación y daño de las semillas

Parte de la reducción en el banco de semillas de las especies se debe a la germinación ocurrida dentro de las bolsas en el campo. Al cabo del primer año de entierro, 4 de las 27 especies presentaron valores moderados a bajos de germinación. Tres de éstas son papilionáceas *Adesmia echinus* (leñoso 15,4%), *Astragalus crukshanksii* (herbáceo 5,4%) y *Adesmia subterranea* (leñoso 1,8%). La cuarta especie corresponde a *Cristaria andicola* (Malvaceae, hierba perenne 0,9%). Al segundo año, 18 de las 24 especies presentaron germinación que varió entre el 0,3% y el 35,9% de las semillas. Las especies con mayores porcentajes de germinación correspondieron a *Cristaria andicola* (35,9%), *Hordeum santacrucense* (35,1%),

Tabla 1. Número de semillas iniciadas, porcentaje de semillas germinadas en terreno, porcentaje de viabilidad inicial y remanente en la Cordillera de Doña Ana. Se muestra el promedio ± una desviación estándar y el número de réplicas del análisis de viabilidad. El número de réplicas para muestras de terreno es igual a 6.

ESPECIE	FAMILIA	MAYO 1996		FEBRERO 1997			FEBRERO 1998			FEBRERO 1999			
		N°	Viabilidad inicial	Germinadas	Viabiles	Germinadas	Viabiles	Germinadas	Viabiles	Germinadas	Viabiles		
<i>Acaena magellanica</i>	Rosaceae	34	74,4 ± 13,8	14	0,0 ± 0,0	98,1 ± 4,1	6	0,0 ± 0,0	23,5 ± 12,6	6	0,0 ± 0,0	27,4 ± 19,3	6
<i>Adesmia capitellata</i>	Papilionaceae	45	70,2 ± 20,0	5	0,0 ± 0,0	95,5 ± 7,0	6	29,0 ± 16,0	24,1 ± 8,8	6	0,0 ± 0,0	12,0 ± 4,7	2
<i>Adesmia echinus</i>	Papilionaceae	28	66,0 ± 24,0	3	15,4 ± 32,7	76,9 ± 34,4	6	17,2 ± 12,0	0,0 ± 0,0	5			
<i>Adesmia subterranea</i>	Papilionaceae	31	45,8 ± 9,9	14	1,8 ± 2,6	31,0 ± 11,9	6	3,6 ± 2,6	0,8 ± 1,7	6	0,0 ± 0,0	1,3 ± 3,0	6
<i>Astragalus cruckshanksii</i>	Papilionaceae	60	13,9 ± 4,4	8	5,4 ± 7,8	8,1 ± 5,1	6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	4
<i>Calceolaria pinifolia</i>	Scrophulariaceae	45	79,9 ± 7,8	8	0,0 ± 0,0	95,6 ± 9,9	6	6,1 ± 5,6	50,3 ± 9,4	6	0,0 ± 0,0	43,6 ± 7,3	3
<i>Cistanthe humilis</i>	Portulacaceae	32	96,5 ± 3,2	13	0,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0	6	2,1 ± 2,3	34,4 ± 11,4	6	0,0 ± 0,0	54,2 ± 29,5	6
<i>Cristaria andicola</i>	Malvaceae	32	89,0 ± 8,0	4	0,9 ± 1,9	99,1 ± 1,9	6	35,9 ± 11,8	3,1 ± 4,4	6	0,0 ± 0,0	2,4 ± 3,4	5
<i>Deschampsia caespitosa</i>	Gramineae	48	45,4 ± 10,2	12	0,0 ± 0,0	86,5 ± 14,1	6	7,4 ± 3,6	5,9 ± 5,7	5	0,0 ± 0,0	5,9 ± 4,7	4
<i>Descurainia pimpinellifolia</i>	Cruciferae	123	80,5 ± 13,7	14	0,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0	6	0,5 ± 0,8	97,9 ± 2,2	6	0,0 ± 0,0	62,6 ± 19,5	6
<i>Diaba pusilla</i>	Cruciferae	123	66,3 ± 11,0	13	0,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0	6	7,5 ± 5,4	69,2 ± 15,2	5			
<i>Erigeron leptopetalus</i>	Compositae	123	94,9 ± 12,0	13	0,0 ± 0,0	96,8 ± 7,1	6						
<i>Gayophytum micranthum</i>	Onagraceae	32	47,3 ± 4,5	14	0,0 ± 0,0	93,3 ± 14,9	6						
<i>Glandularia origenes</i>	Verbenaceae	53	55,5 ± 2,9	8	0,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0	6	0,3 ± 0,7	24,3 ± 9,0	6	0,0 ± 0,0	30,0 ± 11,4	6
<i>Gymnophyton spinosissimum</i>	Umbelliferae	104	67,9 ± 2,9	8	0,0 ± 0,0	17,8 ± 6,3	6	0,0 ± 0,0	9,9 ± 4,1	6	0,0 ± 0,0	1,0 ± 1,4	3
<i>Hordeum santacrucense</i>	Gramineae	40	47,5 ± 10,0	8	0,0 ± 0,0	28,7 ± 16,2	6	35,1 ± 5,2	0,7 ± 1,0	6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	4
<i>Jaborosa caulescens</i>	Solanaceae	30	98,2 ± 0,0	14	0,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0	6	0,0 ± 0,0	94,4 ± 4,2	6	0,0 ± 0,0	85,2 ± 6,6	5
<i>Malesherbia lanceolata</i>	Malesherbiaceae	75	52,0 ± 7,1	9	0,0 ± 0,0	86,2 ± 30,9	6	1,5 ± 1,2	14,4 ± 6,5	6	0,0 ± 0,0	5,9 ± 3,8	6
<i>Menonvillea cuneata</i>	Cruciferae	28	80,6 ± 5,3	13	0,0 ± 0,0	63,2 ± 28,1	6	3,9 ± 3,7	5,6 ± 5,0	6	0,0 ± 0,0	1,8 ± 2,8	6
<i>Opuntia leonciti</i>	Cactaceae	30	98,3 ± 2,5	14	0,0 ± 0,0	100,0 ± 0,0	6	0,0 ± 0,0	35,6 ± 23,3	6	0,0 ± 0,0	29,5 ± 12,4	6
<i>Phacelia cunningii</i>	Hydrophyllaceae	31	94,8 ± 1,8	14	0,0 ± 0,0	98,3 ± 3,7	6	4,4 ± 6,0	42,8 ± 18,9	6	0,0 ± 0,0	20,4 ± 7,7	3
<i>Schizopetalon rupestre</i>	Cruciferae	95	26,1 ± 2,3	13	0,0 ± 0,0	29,3 ± 35,4	6	0,7 ± 0,7	0,5 ± 1,0	6	0,0 ± 0,0	2,3 ± 2,3	4
<i>Stipa atacamenis</i>	Gramineae	26	33,7 ± 7,7	6	0,0 ± 0,0	28,8 ± 12,3	6	8,2 ± 0,1	13,8 ± 7,2	2			
<i>Stipa chrysophylla</i>	Gramineae	248	7,1 ± 2,6	7	0,0 ± 0,0	92,4 ± 16,9	6	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,3	6	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	4
<i>Viola domeykoana</i>	Violaceae	52	63,3 ± 12,0	4	0,0 ± 0,0	89,6 ± 19,7	6						
<i>Viviania maritima</i>	Vivianiaceae	31	71,4 ± 6,1	13	0,0 ± 0,0	88,8 ± 15,8	6	3,7 ± 3,3	11,0 ± 4,8	6	0,0 ± 0,0	3,9 ± 5,0	6
<i>Weberbaueria imbricatifolia</i>	Cruciferae	43	71,7 ± 6,8	9	0,0 ± 0,0	92,3 ± 11,0	6	34,0 ± 11,8	0,0 ± 0,0	6	0,0 ± 0,0	1,4 ± 2,3	4
PROMEDIO ± 1 DE			64,4 ± 24,8		0,9 ± 3,0	77,6 ± 30,0		8,4 ± 11,9	23,4 ± 28,4		0,0 ± 0,0	18,6 ± 23,8	
MÍNIMO			7,1		0,0	8,1		0,0	0,0		0,0	0,0	
MÁXIMO			98,3		15,4	100,0		35,9	97,9		0,0	85,2	
ERROR ESTÁNDAR			4,8		0,6	5,8		2,4	5,8		0,0	5,2	
NÚMERO DE ESPECIES			27		27	27		24	24		21	21	

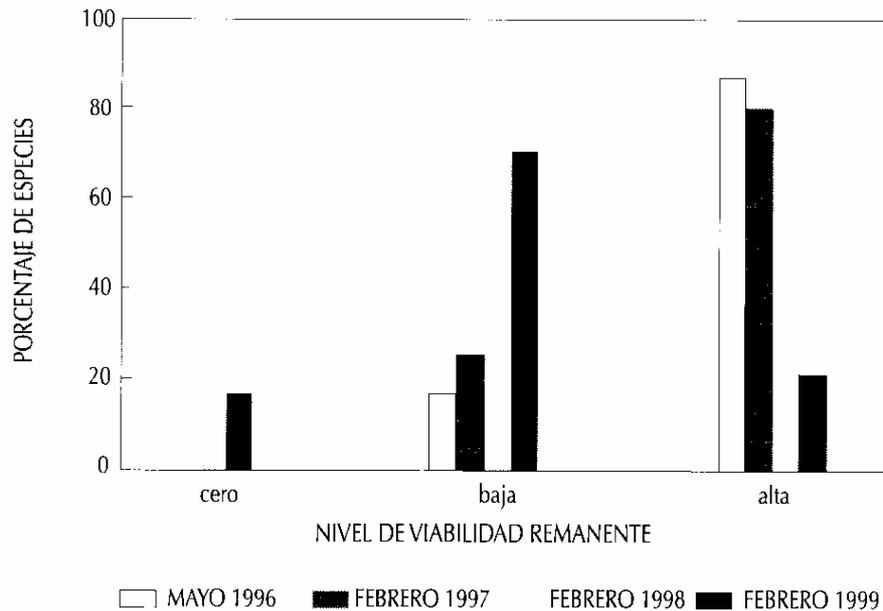


Fig. 1. Comportamiento de la viabilidad remanente de 27 especies en el banco de semillas de la Cordillera de Doña Ana. Las semillas fueron colectadas a finales del verano de 1996, enterradas en mayo de 1996, y evaluada la persistencia del banco de semillas por tres años consecutivos. Nivel de viabilidad remanente: Cero= especies que no poseen semillas viables en el banco de semillas del suelo, Baja= especies con menos de un 40% de sus semillas viables, Alta= especies con más de un 40% de sus semillas viables.

Weberbaueria imbricatifolia (34%) y *Adesmia capitellata* (29,0%). En el tercer año no se registró germinación en ninguna especie.

La otra posibilidad de reducción del banco de semillas de una especie es por la muerte de las semillas lo que en nuestro caso estaría asociado principalmente al ataque de hongos. En el primer año, seis especies presentaron daños que superaron el 60% de las semillas. Entre ellas destacan *Astragalus crukshanksii* (86,5%) y *Gymnophyton spinosissimum* (82,2%). En el segundo año, todas las semillas de *Astragalus crukshanksii* estaban dañadas. En el tercer año, 17 de las 21 especies de semillas remanentes presentan un daño superior al 60%, siendo las más significativas, con un 100% de daño, la papilionácea *Astragalus crukshanksii* y 2 gramíneas: *Hordeum santacrucense* y *Stipa crysophylla*.

CONCLUSIONES

La mayoría de las hipótesis sobre las ventajas de los bancos de semillas persistentes se han centrado en las condiciones ambientales que favorecerían el retardo de la germinación en ambientes variables (Cook 1980, Venable & Lawlor 1980, Grime & Hillier 1992, Gutiérrez & Meserve 2003). La formación de bancos de semillas persistentes permite la mantención de un genotipo disponible para temporadas posteriores, por lo que se transforma en verdadero almacenamiento evolutivo (Fenner 1985). Las poblaciones de semillas maduras de diferentes especies vegetales sobreviven años sucesivos en los bancos de semillas, quedando latentes en el suelo hasta que se presentan las condiciones ambientales necesarias para la germinación y establecimiento de las plantas. En general, el proceso de germinación se inicia en forma masiva cuando se sobrepasa un umbral determinado de requerimientos ambientales (Noy-Meiy 1973, Fenner 1985).

La alta montaña del norte-centro de Chile se caracteriza, además de su estacionalidad (inviernos fríos y húmedos-veranos calurosos y secos), por una alta variabilidad interanual en sus precipitaciones invernales asociada a los eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS). La presencia de un banco de semillas persistente descrito en este trabajo concuerda con el modelo de germinación retardada en ambientes fluctuantes (Venable & Brown 1988). En otras dos comunidades del desierto chileno se ha mostrado que las abundantes precipitaciones ocurridas en años, El Niño provoca una reducción del banco de semillas debido a la germinación masiva (Gutiérrez et al. 2001, Gutiérrez & Meserve 2003).

Sin embargo, la ocurrencia de un verano favorable para la germinación no es capaz de agotar completamente el banco de semillas. Al cabo de dos años de entierro, luego de un verano precedido de un invierno lluvioso, la mayoría de las especies estudiadas (18 de 27 especies) mantiene un banco de semillas persistente. La reducción del nivel de viabilidad remanente en el banco de semillas puede ser explicado por una combinación de germinación en el campo (principalmente luego de un invierno lluvioso), y pérdida de la viabilidad por ataque de hongos o muerte de las semillas.

La mantención de un banco de semillas persistente bajo dos condiciones climáticas contrastantes (i.e., los inviernos de 1996 y 1998 fueron secos, y el

de 1997 extremadamente lluvioso), permite aislar parcialmente el factor humedad de otros requerimientos de germinación. Todas las especies estudiadas mantuvieron un banco de semillas persistente luego de una primera estación de crecimiento precedida de un invierno seco, la mayoría con niveles de viabilidad remanente superior al 40%. Luego de una segunda estación de crecimiento con alta disponibilidad de agua en el suelo, un grupo menor de especies mantuvo una viabilidad remanente alta sugiriendo que la latencia que no es únicamente controlada por la humedad. En el tercer año de estudio, se observó que algunas especies mantienen remanentes en los bancos de semillas persistentes. Clark y Wilson (2003) muestran en un experimento similar realizado en las praderas de Oregon, que las principales causas de pérdidas de semillas del banco son la muerte de las semillas (44-80%), seguida por ataque de hongos y predación por vertebrados.

La mantención de un banco de semillas persistente en este ambiente altamente variable tendría una ventaja selectiva, puesto que permitiría reservar un número de semillas viables para las próximas temporadas de crecimiento y, con esto, reducir el riesgo de mortalidad al concentrar la germinación en una sola estación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo logístico prestado por la Compañía Minera El Indio. Agradecemos la asistencia de Ana María Humaña en la evaluación de la viabilidad del primer año. Este trabajo fue financiado por el Proyecto FONDECYT 195-0461 (MTKA).

El análisis final de los datos reportados en este trabajo forma parte de la investigación apoyada por CEAZA y por la Iniciativa Científica Milenio (CMEB).

REFERENCIAS

ARROYO MTK, L CAVIERES, C CASTOR & AM AHUMADA (1999) Soil seed pool, persistent seed bank and standing vegetation in a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecología* 119:126-132.

BROWN JS & DL VENABLE (1986) Evolutionary ecology of seed bank annuals in temporally varying environments. *American Naturalist* 127: 31-47.

CLARK DL & MV WILSON (2003) Post-dispersal seed fates of four prairie species. *American Journal of Botany* 90: 730-735.

COHEN D (1966) Optimising reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-129

COHEN D (1967) Optimising reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 16: 1-14.

COOK RE (1980) The biology of seeds in the soil. En: Solbrig OT (ed) *Demography and Evolution in Plant Populations*: 107-129. Berkeley. University of California Press. USA.

CUEVAS J & MTKARROYO (1999) Ausencia de banco de semillas persistente en *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) en Tierra del Fuego Chile. *Revista de Historia Natural* 72 :73-82.

FENNER M (1985) *Seed Ecology*. Chapman and Hall. London. England.

GRIME JPS & H HILLIER (1992) The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities and larger units of landscape. En: Fenner M (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*: 349-364. CAB International, Wallingford, UK. USA.

GUTIÉRREZ JR, G ARANCIO & FM JAKSIC (2000) Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Science* 11: 641-648

GUTIÉRREZ JR & P MESERVE (2003) El Niño effects on soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia* 134: 511-517

HARPER JL (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London. England.

KEMP PR (1989) Seed bank and vegetation processes in desert. En: Leck MA, VT Parker & RL Simpsons (eds.) *Ecology of seed banks*: 257-282. American Press, San Diego. USA.

- KIGEL J & G GALILI** (1995) Seed development and germination. Marcel Dekker, Inc., New York. USA.
- LEVINS R** (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- MOORE RP** (1973) Tetrazolium staining for assessing seed quality. En: Heydecker W (ed.) *Seed Ecology*: 347-366. Butterworths. London. England.
- NOY-MEIR I** (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- SQUEO FA, R OSORIO & G ARANCIO** (1994) Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera Doña Ana. Universidad de La Serena. La Serena. Chile.
- SQUEO FA, N OLIVARES, S OLIVARES, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR EHLERINGER** (1999) Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Botánica* 56: 1-15.
- THOMPSON K & JP GRIME** (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- VANDER KLOET SP & NM HILL** (1994) The paradox of berry production in temperate species of *Vaccinium*. *Canadian Journal of Botany* 72: 52-58.
- VÁZQUEZ-YAÑES C & A OROZCO-SEGOVIA** (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- VENABLE DL & JS BROWN** (1988) The selective interactions on dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131: 360-384.
- VENABLE DL & L LAWLOR** (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.

VIDIELLA PE & JJ ARMESTO (1989) Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 99-107.