

Banco de semillas de un bosque quemado de *Nothofagus pumilio*: efecto de la aplicación de compost de biosólidos

SANTIAGO A VARELA ^{1,✉}, MIRIAM E GOBBI ² & FRANCISCA LAOS ²

1. Grupo de Ecología Forestal EEA INTA Bariloche, Argentina

2. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Argentina

RESUMEN. Los bosques quemados de *Nothofagus pumilio* (lenga) del noroeste de la Patagonia se caracterizan por una baja regeneración post fuego. Las prácticas de manejo que impliquen una recuperación del contenido de materia orgánica, con el consecuente aumento en la disponibilidad de nutrientes y capacidad de almacenamiento de agua, facilitarían la expresión del banco de semillas y la supervivencia de plántulas, constituyendo una herramienta importante para la restauración de estos sistemas. El objetivo del presente trabajo fue estudiar el banco de semillas de diferentes micrositios de un bosque quemado de *N. pumilio* y el efecto de la aplicación del compost de biosólidos sobre la composición y tamaño de los mismos. El estudio se realizó en un bosque que fue quemado en 1996, ubicado en la Reserva del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Los muestreos se realizaron en dos épocas del año, en tres micrositios (mantillo, y suelos con y sin acumulación de mantillo) utilizando la técnica de emergencia de plántulas en condiciones ambientales semicontroladas. En el banco de semillas predominaron las especies exóticas y herbáceas, con estrategia de banco transitorio el cual no garantiza la estabilidad de estos sistemas y aumenta la susceptibilidad a las condiciones climáticas en años desfavorables. El mantillo constituyó un importante reservorio del banco persistente, pero no propició una mayor diversidad de especies. La aplicación de compost de biosólidos incorporó semillas viables, favoreció el aumento del número de plántulas (a fines de invierno) e incrementó el número de especies (fines de invierno y principios de verano), principalmente por el aporte de especies exóticas; tuvo un efecto diferencial sobre distintas especies y favoreció pobremente la recuperación de la vegetación nativa. La estrategia de banco de semillas parece no constituir una herramienta efectiva en la recuperación de la vegetación. Estos resultados confirman la necesidad de profundizar los estudios sobre prácticas de restauración que faciliten la re-vegetación de los bosques quemados de *N. pumilio*.

[Palabras clave: micrositio, incendios, Andino-Patagónico, enmienda orgánica, regeneración, restauración]

ABSTRACT. Seed bank of a burned *Nothofagus pumilio* forest: effect of biosolids compost application: Post fire *Nothofagus pumilio* forests of NW Patagonia are characterized by a low regeneration. The restoration of native vegetation mainly depends on the type and history of disturbance, the size and composition of the seed bank, the sprouting capacity of species and the environmental conditions, which allow species expression. Management practices aiming to recover soil organic matter concentration may increase nutrient availability, water storage capacity, size and composition of seed banks and seedling survival. Therefore, they might be an important tool to be used in the recovery of these ecosystems. The objective of this work was to study the seed bank in different microsites of a burned *Nothofagus pumilio* forest and the effect of biosolids compost application on its size and composition. The valuation of compost is mainly

✉ Grupo de Ecología Forestal EEA INTA Bariloche, Argentina. Casilla de Correo 277. svarela@bariloche.inta.gov.ar

Recibido: 1 de junio de 2005; Fin de arbitraje: 13 de marzo de 2006; Revisión recibida: 4 de abril de 2006; Segunda revisión recibida: 1 de junio de 2006; Aceptado: 10 de junio de 2006

referred to its capacity to improve the quality and quantity of soil organic matter (amendment value) and nutrient content (fertilizer value) of degraded soils. The study was carried out in a forest that burned in 1996, located at Challhuaco valley in the Reserve of Nahuel Huapi National Park, Argentina. This valley represents a typical transitional zone between forest and ecotone and it is characterized by a high impact of human activities. Sampling was performed in two seasons (end of winter and start of summer 2002) at three microsites (litter and soils with and without litter accumulation). The seedling emergence technique was used to determine the size and composition of seed banks. Exotic and herbaceous species with a transient seed bank strategy prevailed. This strategy increased the susceptibility to adverse climatic conditions and did not contribute to system stability. Litter constituted an important reservoir of the persistent seed bank but did not promote high species diversity. Biosolids compost application added viable seeds, favored seedling abundance (end of winter) and enhanced species richness (end of winter and start of summer), mainly due to exotic species. It had different effect on several species and produced low benefit in native vegetation recovery. Apparently, the seed bank strategy did not constitute an effective tool in vegetation recovery. These results confirm the need to apply restoration strategies that promote the re-vegetation in burned *N. pumilio* forests.

[Keywords: microsite, fires, Patagonic-Andean, organic amendment, regeneration, restoration]

INTRODUCCIÓN

Los incendios de bosques destruyen la vegetación y afectan las condiciones de fertilidad de los suelos, disminuyendo la disponibilidad de nutrientes, el contenido de materia orgánica y la humedad, y condicionando la capacidad de regeneración de las especies vegetales. La recuperación de la vegetación post incendio depende, en gran medida, del régimen de perturbaciones al que ha estado expuesta la comunidad a lo largo de su historia evolutiva, del tamaño y composición del banco de semillas, de la capacidad de rebrote de las especies vegetales y de las condiciones ambientales que permitan la expresión de las mismas (Kozlowski 2002).

El efecto del fuego sobre los bancos de semillas es más intenso en los estratos superficiales del suelo donde predominan los bancos transitorios que no perduran en el suelo por más de un año y son dominados por gramíneas e hierbas (Ferrandis et al. 1999). A mayor profundidad, predominan bancos de tipo persistente con mayor abundancia de hierbas perennes y arbustos. Este tipo de banco, si bien constituye una reserva protegida a mayor profundidad, puede tener dificultades para germinar debido al impedimento físico del estrato superior. Sin embargo, ante un disturbio que remueva la capa superficial del suelo, este impedimento desaparece y se facilita la germinación y recolonización de la vegetación (Houle & Phillips 1988).

En los Bosques Andino Patagónicos los incendios constituyen el disturbio antrópico de mayor magnitud sobre la vegetación (Veblen et al. 1996). Las comunidades aborígenes incrementaron la frecuencia de incendios antrópicos, pero a partir de la colonización europea este tipo de disturbio se convirtió en la perturbación más importante, asociada al crecimiento poblacional (Veblen et al. 1995; Kitzberger et al. 2000). En estos ambientes, la regeneración de algunas especies vegetales nativas post disturbio es muy lenta y se caracteriza por un proceso sucesional dominado en sus primeros estadios por especies herbáceas exóticas oportunistas (Gobbi 1994; Gobbi et al. 1995; Kitzberger et al. 2005).

Los bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp et. Endl.) Krasser (lenga) constituyen uno de los recursos forestales nativos más importantes de Argentina abarcando más de un millón de hectáreas de bosques puros (Bava 1997). Se extienden desde los 38° 55' S hasta los 55° S siendo, junto con *Nothofagus antarctica*, la especie arbórea nativa de mayor distribución latitudinal (Peri & Martínez Pastur 1996; Bava 1997), y la última masa forestal nativa en clima templado frío del mundo (Bravo et al., com. pública). Los lengales poseen un alto valor ecológico debido que actúan como refugio de especies nativas (muchas de ellas endémicas) y como protectores de cuencas; además poseen un alto valor paisajístico y representan un importante recurso económico debido a la calidad y cantidad de madera producida (Bava 1997).

La lenga es la especie más susceptible o damnificada ante los incendios si se toma en cuenta como sensibilidad al fuego la cantidad de hectáreas quemadas (*N. pumilio* = 70%, *N. nervosa* = 15%, *N. dombeyi* = 10%, *Araucaria araucana* = 5%) (Dimitri 1972). La regeneración post incendio de la lenga se ve condicionada por la alta variabilidad interanual en la producción de semillas, que ocurre cada 6-8 años (Rusch 1992; Donoso Zegers 1993; Veblen *et al.* 1996; Premoli 2004). Esta especie posee un modo regenerativo denominado 'fase de claros' (Veblen *et al.* 1996; Heinemann *et al.* 2000). Dentro de este mecanismo, existe una amplia gama de respuesta en relación a gradientes ambientales y particularmente a los diferentes tipos de micrositio generados luego de la caída de los árboles (Kneeshaw & Bergeron 1998). La pérdida de cobertura vegetal producida por los incendios impide el proceso de 'fase de claros', limitando la regeneración natural de esta especie. Por otro lado, los incendios provocan aumentos de pH, P extraíble y conductividad eléctrica, y reducen el C orgánico, el N total, la actividad microbiana y la retención de agua (Alauzis *et al.* 2004; Kitzberger *et al.* 2005; Varela 2005). El N adquiere particular importancia dado que se lo considera el nutriente limitante (Mazzarino *et al.* 1998; Diehl *et al.* 2003).

Los incendios inducidos son cada vez más frecuentes en la región de los bosques andino-patagónicos y uno de los géneros de árboles más importantes de la región no posee, prácticamente, mecanismos que posibiliten una recuperación natural a corto plazo luego de estos eventos catastróficos. Bajo este contexto, parece imprescindible la intervención humana para favorecer la regeneración de estos bosques.

La recuperación de la vegetación depende de condiciones favorables asociadas a la llegada de propágulos, a la germinación y/o rebrote y a la supervivencia de los mismos. El manejo de los bancos de semillas adquiere particular importancia en la recuperación de zonas sometidas a disturbios porque permite dirigir la composición y estructura de la vegetación futura (Keddy *et al.* 1989). Los bancos de semillas, a diferencia del rebrote, permiten la conservación de la variabilidad genética (Baker 1989).

En este sentido, el agregado de enmiendas orgánicas (composts) permitiría el aumento del

contenido de materia orgánica del suelo, con el consecuente incremento en la capacidad de almacenamiento de agua, disponibilidad de nutrientes de lenta liberación y actividad biológica (Laos *et al.* 2002). De esta forma, propiciaría la formación de 'islas de fertilidad' que facilitarían no solo la germinación de semillas a través del aporte directo de nutrientes, principalmente N y P, sino también el desarrollo y supervivencia de las plántulas germinadas. Ante un determinado tipo de disturbio, estas últimas actuarían como 'estabilizadoras' del ambiente, iniciando, junto con las especies que rebrotan, la restauración del sistema. Por otro lado, el efecto benéfico de los compost podría verse limitado por el aporte de semillas foráneas capaces de competir y eventualmente reemplazar a las especies nativas.

La existencia, a nivel de micrositio, de condiciones ambientales post disturbio disímiles (diferencias en humedad, temperatura, luz, cobertura de vegetación, acumulación de semillas, profundidad de la hojarasca, contenido de materia orgánica, etc.) contribuiría a la heterogeneidad de la vegetación. Así, por ejemplo, barreras físicas sobre el suelo configurarían micrositios con acumulación de suelo superficial y materia orgánica, mayor humedad y reserva de semillas y, probablemente, mejores tasas de germinación y desarrollo de plántulas. El aporte de enmiendas orgánicas podría potenciar estas condiciones de micrositio.

Los objetivos del presente trabajo fueron: (1) describir el banco de semillas de diferentes micrositios de un bosque quemado de *N. pumilio* en distintas épocas del año, y (2) evaluar el efecto de la aplicación del compost de biosólidos sobre la composición y tamaño de los mismos. Como hipótesis se plantea que: a) los micrositios con acumulación de materia orgánica tienen bancos de semillas con mayor tamaño y composición que micrositios sin acumulación, y b) la aplicación de compost de biosólidos favorece la expresión del banco de semillas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en un bosque de *N. pumilio* quemado durante el año 1996, ubicado en el Valle del Challhuaco (41° 14' S; 71° 17' O;

947 m.s.n.m.) en la Reserva del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Este valle representa un ambiente típico de transición entre bosque y estepa, caracterizado por el predominio de geoformas fluviales, con pendientes pronunciadas en el sector oriental. El clima es templado, con precipitaciones que varían entre 1000 y 1400 mm anuales, y temperaturas medias de 5-6°C. El suelo corresponde al tipo de los *Andisoles* del grupo de los *Vitrands*, en el que se distinguen horizontes O, A y C_v, débilmente desarrollados, de estructura franco-arenosa a arenosa (Alauzis et al. 2004). En el incendio del año 1996, el fuego abarcó 1278 ha y afectó 365 ha de bosque de lenga, se propagó a través del suelo, dejando áreas fuertemente afectadas con árboles caídos y muertos en pie (Delegación Técnica Regional de Parques Nacionales 1996).

En una parcela de aproximadamente 2 ha, con 30% de pendiente y exposición sud-oeste, se seleccionaron tres tipos de micrositios: i) mantillo (M) compuesto por hojas, ramas, trozos de corteza y carbón, ubicado en la zona de acumulación próxima a troncos quemados, hacia el sector de mayor altura, ii) suelos ubicados debajo del mantillo, cerca de troncos (ST), y iii) suelos en zonas sin acumulación de mantillo, ubicadas entre troncos (SE), con mayor exposición lumínica y riesgo de erosión.

Los bancos de semillas se estudiaron mediante ensayos de emergencia de plántulas en laboratorio (van der Valk & Davis 1978; Smith & Kadlec 1983) con un diseño completamente aleatorizado (Sokal & Rohlf 1981). Se consideraron dos factores: i) tipo de micrositio (tres niveles: M, ST y SE) y ii) aplicación de compost (dos niveles: testigo = T, sin aplicación de compost de biosólidos y con aplicación = CB). Los muestreos se efectuaron a fines de invierno (Septiembre) de 2002, para estimar el tamaño y composición del banco de semillas antes de la germinación a campo, y a principios de verano (Diciembre) del mismo año, para registrar el banco persistente. En cada ocasión, se colectaron 40 unidades muestrales de cada micrositio con un cilindro de 11 cm de diámetro por 5 cm de altura.

En el laboratorio se aplicó CB a dosis equivalentes a 2 kg de material seco/m² a la mitad de las unidades muestrales de cada micrositio,

las otras 20 se utilizaron como testigos. Todas las unidades muestrales se colocaron en cajas plásticas de 10 x 15 cm, con una fina cama de arena estéril como base. El CB aplicado provino de la planta de compostaje de lodos cloacales de la ciudad de San Carlos de Bariloche. Este material presentó un pH de 5.5 y las siguientes propiedades: 34% C, 1.64% N, 0.18% K, 0.56% Mg, 111.17% Ca, 0.4% de P total y 0.1% de P disponible (Varela 2005); la inocuidad en cuanto al contenido de patógenos es controlada previo a la comercialización del producto (Mazzarino & Laos 2000).

La incubación se realizó en condiciones semi-controladas, con un período de luz de 16 horas diarias, a una temperatura aproximada de 10°C por la noche y de 20°C durante el día, siendo humedecidas según requerimientos del material. Durante un período de 7 meses, con frecuencia semanal, se efectuó el recuento, identificación y posterior remoción de plántulas emergidas. Cuando la identificación de las mismas fue dudosa, se trasplantaron a macetas para su posterior determinación. Mensualmente, se desagregaron las muestras a fin de evitar la compactación y reducir el impedimento físico para la germinación de semillas. Simultáneamente y con la misma metodología, se estudió el banco de semillas del compost de biosólidos para determinar el aporte de dicho material; la cantidad de compost utilizada en cada caja fue igual a la aplicada sobre los suelos y el mantillo. En ningún caso se realizó un pre-tratamiento de estratificación en frío, ya que las condiciones necesarias para finalizar el período de dormancia se dieron a campo durante el invierno (Margutti et al. 1996). El tamaño del banco se determinó mediante la abundancia de plántulas emergidas y la composición a través de la riqueza de especies, calculándose en base a estos datos su diversidad (índice de diversidad de Shannon-Weaver).

Adicionalmente, se compararon las especies presentes en los bancos de semillas con las determinadas en sectores adyacentes (zona de borde con baja influencia del fuego; ZB y zona de bosque sin quemar; ZSQ) a la parcela muestreada (zona quemada; ZQ).

Las diferencias entre factores para el ensayo de banco de semillas fueron analizadas utilizando ANOVA a dos vías con test a posteriori

de Tukey (SPSS 9.0). Se consideraron dos factores: i) tipo de micrositio (tres niveles: M, ST y SE) y ii) aplicación de compost de biosólidos (dos niveles: testigo = T, sin aplicación de compost y con aplicación = CB). Las variables de respuesta analizadas fueron: abundancia, riqueza y diversidad de semillas germinadas en el banco de semillas de fines de invierno y principio de verano. Se estableció un $P < 0.05$ como nivel de rechazo. Cuando no se cumplieron los supuestos del modelo, las variables fueron transformadas o bien se utilizó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis.

La similitud en la composición de especies entre los tratamientos (tipo de micrositio, a tres niveles y aplicación de compost, a dos niveles) se evaluó con el índice de similitud de Czesanowski (ISC) considerando la abundancia de cada especie. La similitud de especies entre los bancos de semillas (BS) y las registradas en la zona quemada (ZQ), zona de borde (ZB) y zona sin quemar (ZSQ), se evaluó con el índice de similitud de Sørensen (ISS).

RESULTADOS

Banco de Semillas del lengal quemado

Se identificaron un total de 10 taxas en el banco de semillas del lengal quemado considerando los micrositios testigo sin aplicación de compost (M-T, ST-T y SE-T) en ambas épocas de muestreo (Tabla 1). Predominaron las especies exóticas (72%) y la forma de vida herbácea (89%) (Figuras 1 y 2, y Tabla 2). La única especie arbustiva fue la nativa *Ribes magellanicum*. El banco de semillas persistente estuvo representado por *Epilobium paniculatum*, *Verbascum thapsus*, *Stipa* sp., *Taraxacum officinale*, *Carduus nutans* y *Bromus* sp., que además representaron más del 90% de la abundancia total de semillas (Tabla 2).

El tamaño del banco de semillas del lengal quemado (Figura 1, Tabla 2) fue mayor a fines de invierno (290, 137 y 300 sem./m² para el M-T, ST-T y SE-T, respectivamente) que a principios de verano (148, 27 y 27 sem./m² para el M-T, ST-T y SE-T, respectivamente). Similar tendencia sigue la diversidad de especies. La riqueza de especies mostró mayores diferencias entre

micrositios a principios de verano (cinco, dos y una especie en M-T, ST-T y SE-T, respectivamente) que a fines de invierno (ocho, seis y siete especies en M-T, ST-T y SE-T, respectivamente). La mayoría de las especies registradas estuvieron asociadas a algún tipo de micrositio (Tabla 2): i) *Stipa* sp., *Conyza* sp. y *Holcus lanatus* al mantillo; ii) *E. paniculatum*, *C. nutans*, *R. magellanicum* y *T. officinale* a zonas de acumulación (M-T y ST-T); iii) *Cirsium vulgare* a suelos entre troncos (SE-T) y iv) *V. thapsus* a suelos (ST-T y SE-T).

La composición de los bancos de semillas de los diferentes micrositios fue muy similar a fines del invierno ($ISC_{M-T, ST-T} = 0.49$; $ISC_{M-T, SE-T} = 0.46$; $ISC_{SE-T, ST-T} = 0.51$), mientras que, a principios de verano, el mantillo se diferenció marcadamente de los suelos ($ISC_{M-T, ST-T} = 0.12$; $ISC_{M-T, SE-T} = 0.00$; $ISC_{SE-T, ST-T} = 0.60$) y constituyó el principal reservorio del banco de semillas persistente registrando cinco de las seis especies con esta estrategia. En este micrositio se registró el 84% de las semillas de especies nativas del banco de semillas de los micrositios testigo (M-T + ST-T + SE-T), representadas por *Stipa* sp. y *R. magellanicum* (Tabla 2).

La similitud en la composición de especies entre el banco de semillas y la vegetación a campo (Tabla 1) disminuyó desde la zona quemada hacia la zona sin quemar ($ISS_{BS-ZQ} = 0.51$; $ISS_{BS-ZB} = 0.36$; $ISS_{BS-ZSQ} = 0.15$). La única especie del banco de semillas ausente en el campo fue la exótica *Conyza* sp.

Efecto de la aplicación de Compost de Biosólidos

El banco de semillas del compost de biosólidos de fines de invierno tuvo mayor abundancia, riqueza y diversidad que el de principios de verano (Tabla 2). En el primero se registraron 135 sem./kg de material seco (equivalente a 270 sem./m²) distribuidas en ocho especies herbáceas, dos de ellas nativas (*Stipa* sp. y *Plagiobothrys verrucosus*), que representaron el 66% de la abundancia, y seis especies exóticas. Las especies nativas y las exóticas *Bromus* sp., *Matricaria matricariensis* y *V. thapsus* también se hallaron a campo en la zona de estudio (Tabla 1). El banco de semillas de principios de verano se conformó exclusivamente por *Chenopodium album* con 5 sem./kg de material seco (equivalente a 11 sem./m²) (Tabla 2).

Tabla 1. Especies vegetales presentes en condiciones testigo. * con fructificación.**Table 1.** Presence of plant species in control conditions. * with fructification.

Especies	Banco de semillas	Zona quemada	Zona de borde	Zona sin quemar ⁽¹⁾
Nativas				
<i>Acaena ovalifolia</i>		x	x	x
<i>Acaena pinnatifida</i> *				x
<i>Adenocaulon chilensis</i>				x
<i>Alstroemeria aurea</i>		x	x	x
<i>Anemone multifida</i> *			x	
<i>Baccharis rhomboidalis</i> *			x	
<i>Berberis buxifolia</i>			x	
<i>Berberis serrato dentata</i> *			x	x
<i>Blechnum penna marina</i>				x
<i>Cynanchum nummularifolium</i>			x	
<i>Fragaria chiloensis</i> *			x	
<i>Leucheria thermanum</i>			x	x
<i>Loasa bergii</i>		x	x	
<i>Maytenus chubutensis</i> *		x	x	x
<i>Mutisia decurrens</i> *		x	x	
<i>Mutisia spinosa</i> *			x	
<i>Nothofagus pumilio</i> *		x	x	x
<i>Ozmorhiza chilensis</i> *			x	x
<i>Phacelia secunda</i> *		x	x	
<i>Plagiobothrys verrucosus</i>			x	
<i>Ribes magellanicum</i> *	x	x	x	x
<i>Schinus patagonica</i> *			x	
<i>Senecio sp.</i> *		x	x	
<i>Sisyrinchium sp.</i> *			x	
<i>Solidago chilensis</i> *		x	x	
<i>Stipa sp.</i> *	x	x	x	
<i>Uncinia lechleriana</i>				x
<i>Valeriana carnososa</i> *			x	
<i>Valeriana laxiflora</i>				x
<i>Vicia nigricans</i> *		x	x	x
Exóticas				
<i>Brassica sp.</i>		x		
<i>Bromus sp.</i> *	x	x	x	x
<i>Carduus nutans</i> *	x	x	x	
<i>Chenopodium album</i> *		x	x	
<i>Cerastium arvense</i>				x
<i>Cirsium vulgare</i>	x	x	x	
<i>Conyza sp.</i>	x			
<i>Epilobium paniculatum</i> *	x	x	x	
<i>Holcus lanatus</i> *	x	x	x	
<i>Hordeum comosum</i>		x	x	

Tabla 1. Continuación.

Table 1. Continued.

Especies	Banco de semillas	Zona quemada	Zona de borde	Zona sin quemar ⁽¹⁾
<i>Hypochoeris radicata</i> *			x	
<i>Lactuca serriola</i> *		x	x	
<i>Leucanthemum vulgare</i>		x		
<i>Matricaria matricariensis</i>		x		
<i>Taraxacum officinale</i>	x	x		
<i>Thlapsi magellanicum</i>				x
<i>Verbascum thapsus</i> *	x	x	x	

⁽¹⁾ Diehl com. pers

En el banco de fines de invierno, la aplicación de compost de biosólidos aumentó significativamente tanto la abundancia de plántulas como la riqueza de especies, particularmente las herbáceas, sin afectar los valores de diversidad (Tablas 2 y 3, Figura 2). Sin embargo, estos incrementos nunca superaron lo estimado para la suma del banco de semillas de cada micrositio más el del compost aportado. Estos incrementos fueron muy marcados en la zona de acumulación (M y ST) y se asociaron tanto a la incorporación de especies exóticas aportadas por el compost (Figura 1) como al aumento en la germinación de especies ausentes en el compost (*E. paniculatum*, *C. nutans*, *H. lanatus* y en menor medida *Vicia nigricans*) (Tabla 2). La abundancia de *V. thapsus* disminuyó marcadamente con la aplicación del compost.

Se utilizó la prueba de Kruskal Wallis para estudiar el efecto de la aplicación de compost en el banco de principios de verano dado que no se cumplieron los supuestos del ANOVA a dos vías, tanto para abundancia de plántulas como para riqueza de especies. El compost incrementó significativamente la riqueza y diversidad solo para el mantillo (Tabla 4), con la presencia de *Ch. album* aportada por el compost, y una tendencia, no significativa pero importante, en el aumento de la abundancia (148 sem./m² en M-T; 359 sem./m² en M-CB). Este aumento se debió, principalmente, al incremento en la germinación de *Stipa* sp y *C. nutans* (Tabla 2), las que no se registraron en el banco de semillas del compost de biosólidos en esta época del año. Cabe destacar que *Stipa* sp. se registró en un bajo número de bandejas con un alto número de plántulas, mostrando

su distribución espacial un patrón agregado con valores muy altos de la relación varianza:media (23).

La similitud en la composición de especies entre las muestras con y sin agregado de compost fue mayor para el mantillo en ambos bancos (Tabla 5).

DISCUSIÓN

La estrategia de banco de semillas no parece constituir una herramienta efectiva en la recuperación de la vegetación propia (nativa) del bosque de lenga. A 7 años de ocurrido el incendio, el banco de semillas resultó pobre en tamaño y composición respecto a los registrados para otras áreas boscosas quemadas (más de 800 sem./m²) (Pickett & Mc Donell 1989; Marco et al. 1998; McGee & Feller 1993; Ferrandis et al. 1999; Smith et al. 2000).

A nivel de micrositio, el mantillo constituye el principal reservorio de semillas de banco persistente. Resultados similares se han encontrado para otros bosques de la región andino patagónica (Raffaele & Gobbi 1996). Sin embargo, en otros bosques templados la hojarasca representa una barrera física que inhibe la germinación y el establecimiento de plántulas de especies herbáceas (Facelli & Pickett 1991; Eriksson 1995), particularmente por no satisfacer los requerimientos de luminosidad y de bajas temperaturas necesarias para romper la dormancia de las semillas (Baskin & Baskin 1998). En el sitio de estudio, la falta de recuperación del dosel arbóreo no limitaría ni la lumi-

Tabla 2. Número de semillas germinadas por m² de las especies en los bancos de semillas de fines de invierno (I) y principios de verano (V). * Especies consideradas en el cálculo de abundancia pero no en el cálculo de riqueza y diversidad. Símbolos: CB = compost de biosólidos. -CB = micrositio con aplicación de compost de biosólidos. -T = testigo. F. V. = Forma de vida . H = hierba, (A = anual, B = bianual, P = perenne). AU = arbusto.

Table 2. Number of germinated seeds per m² of the species in seed banks at the end of winter (I) and start of summer (V). * Species employed to calculate abundance but not richness and diversity parameters. Symbols: CB = biosolids compost . -CB = microsite with compost application. -T = control. F. V. = Life form. H = herb, (A = annual, B = biannual, P = perennial). AU = shrub.

Banco de semillas	Formas de vida	I/V	CB	M-T	M-CB	ST-T	ST-CB	SE-T	SE-CB
Nativas									
<i>Plagiobothrys verrucosus</i>	HA	I	11		16		11		11
		V							
<i>Ribes magellanicum</i>	AU	I		5		5	5		
		V							
<i>Stipa sp.</i>	H	I	168	95	121		53	21	53
		V		37					
<i>Vicia nigricans</i>	HP	I			5				
		V							
Exóticas									
<i>Bromus sp.</i>	H	V	16	21	26	5		26	5
		I		11					
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	HA/B	V	11				5		16
		I							
<i>Carduus nutans</i>	HA/B	V		16	37	37	74	37	11
		I		21					
<i>Chenopodium album</i>	HA	V	16		21		32		47
		I							
<i>Cirsium vulgare</i>	HB	V					11	11	
		I							
<i>Conyza sp.</i>	H	V		5					
		I							
<i>Epilobium paniculatum</i>	HA	V		84	100	53	116	37	68
		I		42					
<i>Holcus lanatus</i>	HP	V		11	68		5		16
		I							
<i>Hypochaeris radicata</i>	HP	V			5				
		I							
<i>Matricaria matricariensis</i>	HA	V	16		16				11
		I							
<i>Picris sp.</i>	H	V							16
		I							
<i>Plantago lanceolata</i>	HP	V	11		11		16		5
		I							
<i>Taraxacum officinale</i>	HP	V		42	53	21		42	21
		I		37					
<i>Verbascum thapsus</i>	HB	V	5			11	5	126	

Tabla 2. Continuación.**Table 2.** Continued.

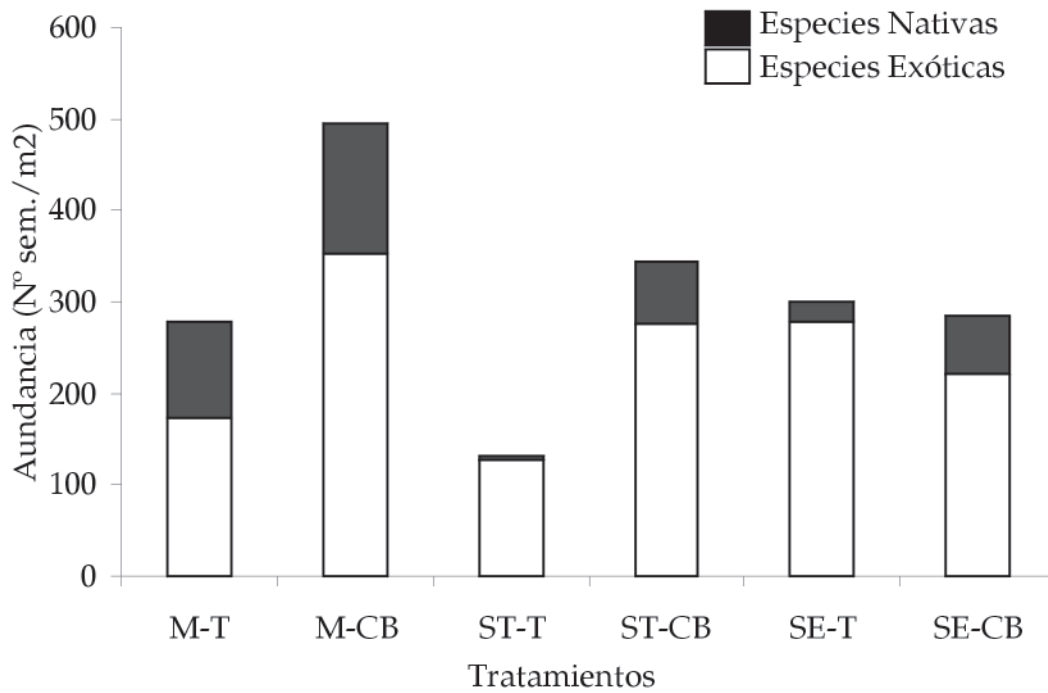
Banco de semillas	Formas de vida	I/V	CB	M-T	M-CB	ST-T	ST-CB	SE-T	SE-CB
Dicotiledóneas s/d*		V	16	11	16	5			5
		I				5		11	
Gramineas s/d*		V					11		
		I					26		
Riqueza		V	8	8	12	6	11	7	12
		I	1	5	6	2	3	1	4
Diversidad		I	0.00	1.52	1.51	0.73	0.82	0.00	1.35
		V	1.29	1.62	2.05	1.46	1.82	1.67	2.14

Tabla 3. Análisis de varianza para abundancia, riqueza y diversidad del banco de semillas de fines de invierno. (n = 20 por tratamiento). g.l. = grados de libertad. CM = cuadrado medio. CB = compost de bio-sólidos. T = testigo.

Table 3. Analysis of variance of abundance, richness and diversity of the seed bank at the end of winter. (n = 20 by treatment). g.l. = degrees of freedom. CM = mean square. CB = biosolids compost. T = control.

Fuente de variación	Fines de invierno		
	Abundancia	Riqueza	Diversidad
Micrositio			
g.l.	2	2	2
c.m.	22.508	4.258	0.004
F	1.889	2.835	0.179
P	0.1559	0.0629	0.8364
Aplicación de CB			
g.l.	1	1	1
c.m.	48.133	52.008	0.069
F	4.04	34.622	3.315
P	0.0468	0.0000	0.0713
	CB >T	CB >T	
Interacción			
g.l.	2	2	2
c.m.	15.058	1.408	0.001
F	1.264	0.938	0.061
P	0.2865	0.3946	0.9411
Residual			
g.l.	114	114	114
c.m.	11.914	1.502	0.021

A)



B)

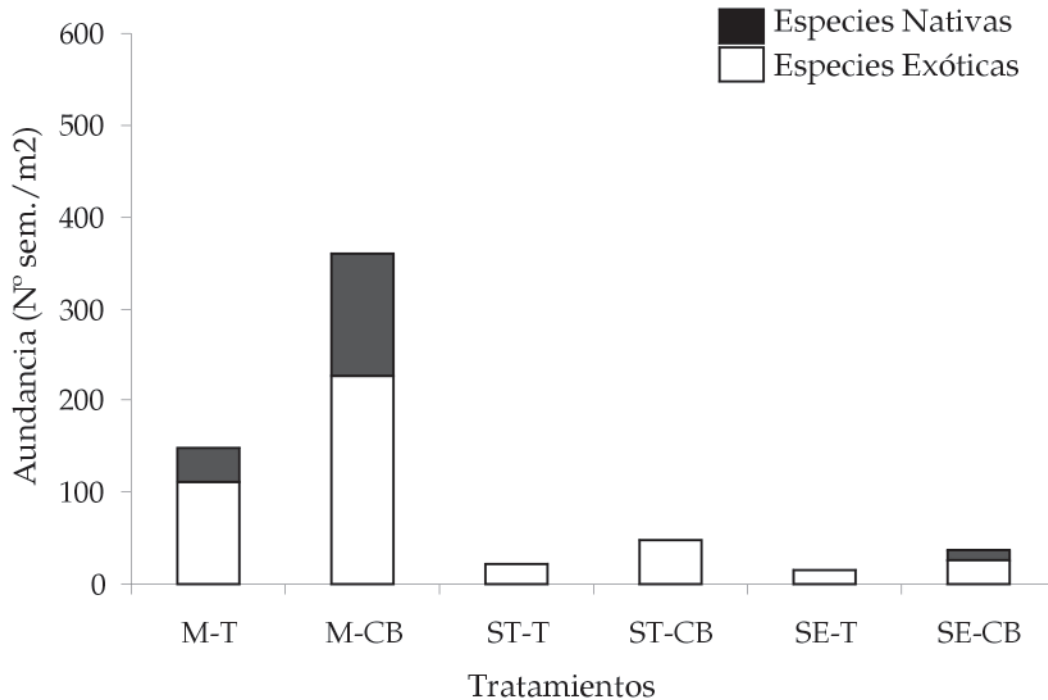


Figura 1. Abundancia de especies nativas y exóticas de los bancos de semillas a fines de invierno (A) y principios de verano (B). Símbolos: ver Tabla 5.

Figure 1. Abundance of exotic and native species of the seed banks at the end of winter (A) and start of summer (B). For abbreviations see Table 5.

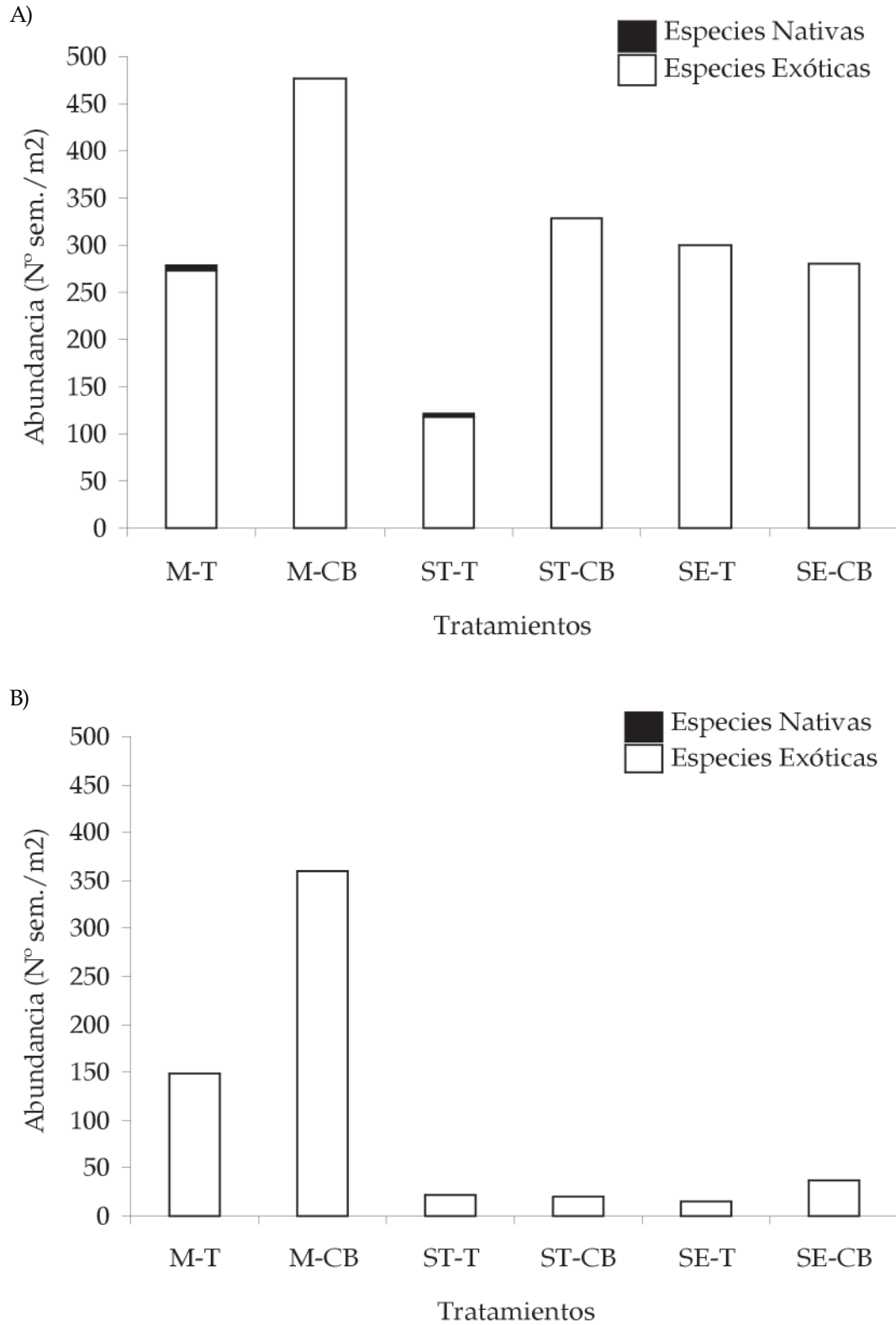


Figura 2. Abundancia de especies herbáceas y arbustivas de los bancos de semillas de fines de invierno (A) y principios de verano (B) . Símbolos: ver Tabla 5.

Figure 2. Abundance of life forms of the seed banks at the end of winter (A) and start of summer (B). For abbreviations see Table 5.

Tabla 4. Test de Kruskal Wallis para la abundancia, riqueza y diversidad del banco de semillas de principios de verano (micrositios con aplicación vs sin aplicación de compost de biosólidos) comparando el efecto de la aplicación de compost para cada micrositio. M = mantillo, ST = suelo cercano a troncos, SE = suelo entre troncos, CB = con aplicación de compost, T = testigo.

Table 4. Kruskal Wallis Test for the abundance, richness and diversity of the seed bank at the start of summer (microsites with vs without biosolids compost application) comparing the effect of compost applications for each microsite. M = litter, ST = soils with litter accumulation, SE = soils without litter accumulation, CB = compost application T = control.

Micrositios	Probabilidad del Test de Kuskal Wallis		
	Abundancia	Riqueza	Diversidad
M			
g.l	1	1	1
χ^2	3.158	4.146	4.906
P	0.076	0.042	0.027
	-	CB > T	CB > T
ST			
g.l.	1	1	1
χ^2	0.008	0.000	0.022
P	0.928	1.000	0.882
	-	-	-
SE			
g.l.	1	1	1
χ^2	0.760	0.180	0.000
P	0.383	0.672	1.000
	-	-	-

Tabla 5. Índices de similitud de Czesanowski entre los micrositios con y sin aplicación de compost de biosólidos para los bancos de semillas de fines de invierno y principios de verano. M = mantillo, ST = suelo cercano a troncos, SE = suelo entre troncos, -CB = con aplicación de compost, -T = testigo.

Table 5. Floristic similarity between microsites with and without biosolids compost application of the seed banks at the end of winter and start of summer (Czesanowski's index). M = litter, ST = soils with litter accumulation, SE = soils without litter accumulation, -CB = compost application, -T = control.

Micrositio/ Banco	M-CB	ST-CB	SE-CB
Fines de invierno			
M-T	0.71	-	-
ST-T	-	0.42	-
SE-T	-	-	0.32
Principios de verano			
M-T	0.54	-	-
ST-T	-	0.43	-
SE-T	-	-	0.33

nosidad ni las bajas temperaturas durante otoño e invierno. El valor del mantillo como sumidero de semillas debería ser considerado particularmente en la implementación de prácticas de recuperación.

La baja capacidad de *N. pumilio* de recolonizar áreas quemadas se refleja en la ausencia en el banco de semillas. En esta zona, la regeneración depende exclusivamente de la germinación, condicionada a su vez, por una producción de semillas con alta variabilidad interanual, baja dispersión, requerimientos específicos para la germinación, alta predación y baja supervivencia de plántulas (Rusch 1992; Donoso Zegers 1993; Veblen et al. 1996; Heineemann et al. 2000). Este carácter variable en la producción de semillas aumenta la inestabilidad de estos sistemas, haciéndolos más susceptibles a las condiciones climáticas de años desfavorables (Houle & Phillips 1988) y a los disturbios que puedan ocurrir.

Todas las especies exóticas registradas fueron herbáceas y se han naturalizado en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Nuñez & Quintero 2002). Constituyen la principal cobertura de estos sitios y tienen la capacidad de ingresar fácilmente a las zonas quemadas, pero no se encuentran o son muy escasas en zonas de bosque sin rasgos de disturbio colindantes con el área quemada (Gobbi 1994; Varela 2005). Estos resultados harían suponer que en el caso de que *N. pumilio* recolonice el área quemada y el dosel arbóreo se cierre, las herbáceas exóticas no encontrarán condiciones apropiadas para su supervivencia; en este sentido quizás representen un mecanismo de protección temporal del suelo, sobre todo considerando las fuertes pérdidas de fertilidad que se producen en bosques quemados, con altas precipitaciones fuertes pendientes (Temporetti, com. pública). De cualquier manera, y considerando los numerosos problemas que pueden ocasionar las especies exóticas (Bertonatti & Corcuera 2000), debería considerarse la implementación de nuevos estudios para conocer si la presencia de estas especies retarda, facilita o no condiciona la recolonización de las especies nativas (Ewel & Putz 2004). La marcada falta de semillas de especies nativas en el banco del lengal quemado imposibilita que la aplicación de compost o cualquier otra enmienda que actúe como mejorador de las condiciones de fertili-

dad del suelo estimule la germinación de dichas especies. La mencionada aplicación favoreció, mayoritariamente, la germinación de las especies exóticas, ya que éstas son las que componen, también en su gran mayoría, el banco de semillas del sitio o de los distintos microsítios. Esta dominancia de especies exóticas (todas herbáceas) sobre las nativas podría deberse a mecanismos más efectivos para la colonización y establecimiento en suelos con baja fertilidad; mayor tolerancia durante el verano a altos niveles de radiación solar y temperatura y baja humedad, junto a una mayor producción y dispersión de semillas (Figuroa et al. 2004; Mac Dougall & Turkington 2005). Las nativas tienen, en general, una alta capacidad de rebrote que constituye uno de los mecanismos más importantes de regeneración post disturbio en estos bosques (Veblen et al. 2004). Sin embargo, ya sea por las severas condiciones del incendio o por las características ambientales post fuego (Alauzis et al. 2004; Kitzberger et al. 2005; Varela 2005; Urretavizcaya et al., com. pública), este mecanismo se vio limitado a las zonas de bosque sin quemar y de borde. Esta última, próxima al área quemada, con una alta riqueza de especies nativas fructificadas, no representó un aporte importante de propágulos al banco debido, probablemente, a serias limitaciones en la dispersión de las semillas.

La aplicación de compost de biosólidos incorporó semillas viables (*P. verrucosus*, *Stipa* sp., *Bromus* sp., *Capsella bursa pastoris*, *Ch. album*, *M. matricariensis*, *P. lanceolata* y *V. thapsus*), incrementó la riqueza de especies del banco transitorio, mayoritariamente por el aporte de especies exóticas, y aumentó la germinación de varias de las especies presentes en el banco de semillas del lengal quemado (*E. paniculatum*, *C. nutans*, *H. Lanatus*, *Stipa* sp., *Bromus* sp. y *Tharaxacum officinale*). Un 70% de las semillas incorporadas o estimuladas por el compost correspondieron a especies que ya estaban presentes en el área de estudio. En el caso particular de *V. nigricans*, la emergencia en el mantillo con aplicación de compost indicaría que este microsítio actúa como trampa de semillas para esta especie y su germinación probablemente estuvo relacionada con los mayores requerimientos de P de las leguminosas (Lambers et al. 1998), elemento aportado por el compost (Varela 2005).

La incorporación de semillas al compost, depende marcadamente de la época del año, de los ciclos de fructificación y de la tasa de producción de éstas por parte de las plantas adultas cercanas a los sitios de acopio del material en la etapa de maduración. La capacidad de las especies de banco persistente de mantenerse en el suelo hasta que las condiciones ambientales sean propicias (Houle & Phillips 1988), las hacen particularmente riesgosas cuando se introducen en sistemas naturales. En este sentido, el banco de semillas persistente del compost de biosólidos, con bajos valores en tamaño (4% del banco transitorio) y composición (sólo *Ch. album*), no representaría un factor importante de contaminación biológica. *Chenopodium album*, especie nitrófila (Saini et al. 1985; Cuevas et al. 2000), encontraría en el compost de biosólidos un sustrato apropiado con alta concentración de N disponible respecto de suelos y mantillo. Dada la capacidad invasiva de muchas especies exóticas sería importante evaluar, antes de la aplicación, el banco de semillas potencial de la enmienda orgánica y monitorear a campo la sobrevivencia, reproducción y dispersión de estas especies. La aplicación de compost de biosólidos inhibió la germinación de *V. thapsus*, especie exótica ruderal asociada a suelos de baja fertilidad (Hoshovsky 1986; Pitcarin 2000).

Los resultados obtenidos muestran que la ausencia de un banco de semillas de especies nativas, que refleje la vegetación pre-incendio, constituye la principal limitante para la regeneración del área. Si bien el empobrecimiento en las condiciones de fertilidad del suelo del bosque de lenga quemado (Alauzis et al. 2004; Kitzberger et al. 2005) puede revertirse con la aplicación de compost de biosólidos, al incrementar el C, N, K, P disponible y el N retenido en biomasa microbiana (Varela 2005), la aplicación de esta enmienda no parece ser una estrategia efectiva para acelerar la recuperación de la vegetación nativa. Ante esta limitación, ensayos de introducción de semillas y/o trasplante de plantines de especies nativas procedentes de áreas próximas del bosque sin quemar y el estudio de sus requerimientos para incrementar la supervivencia podrían ser estrategias de recuperación a ser evaluadas (Kitzberger et al. 2005).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. J. Puntieri, la Ing. Agrónoma C. Brion y a la Dra. C. Ezcurra por su ayuda en la determinación de las especies del banco de semillas, al Servicio de Saneamiento de la CEB, por el suministro de compost de biosólidos, a Parques Nacionales por la utilización del área de estudio, a la Universidad Nacional del Comahue-CRUB, a P. Diehl, M. Cassini y a un revisor anónimo por sus comentarios sobre este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALAUZIS, MV; MJ MAZZARINO; E RAFFAELE & L ROSELLI. 2004. Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecol. Manag.* **192**:131-142.
- BAVA, J. 1997. Aspectos ecológicos y silviculturales a la transformación de bosques vírgenes de Lengua (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) en bosques manejados en el sector argentino de Tierra del Fuego. Publicación Técnica N° 29. CIEFAP.
- BAKER, HG. 1989. Some aspects of the natural history of the seed banks. Pp. 9-21 en: MA Leck; VT Parker & RL Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press.
- BASKIN, CC & JM BASKIN. 1998. *Seeds: ecology, Biogeography, and evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, California. 666 pp.
- BERTONATTI, C & J CORCUERA. 2000. *Situación Ambiental Argentina 2000*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.
- CUEVAS, G; S GARCÍA; R CALVO & I WALTER. 2000. Evaluación del desarrollo de la vegetación autóctona de un suelo degradado tratado con residuos sólidos urbanos. *Ecología* **14**:89-102.
- DELEGACIÓN TÉCNICA REGIONAL DE PARQUES NACIONALES. 1996. *Incendio Forestal Valle del Challhuaco. Reserva Nacional Nahuel Huapi. Informe de consecuencias ecológicas*. Delegación Técnica Regional Patagonia, Bariloche.
- DIEHL, P; MJ MAZZARINO; F FUNES; S FONTENLA; M GOBBI ET AL. 2003. Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *J. Veget. Sci.* **14**:63-70.
- DIMITRI, MJ. 1972. *La Flora Andino-patagónica. Anales de Parques Nacionales*. Tomo IX. Dir. Gral. de Parques Nacionales. Buenos Aires. 130 pp.
- DONOSO ZEGERS, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. *Ecología Forestal*. Ed. Universitaria. CONAF. 484p.

- ERIKSSON, O. 1995. Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* **190**:65-70.
- EWEL, J & F PUTZ. 2004. A place for alien species in ecosystem restoration. *Front. Ecol. Env.* **7**:354-360.
- FACELLI, JM & STA PICKETT. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* **57**:1-32.
- FERRANDIS, P; JM HERRANZ & JJ MARTÍNEZ-SÁNCHEZ. 1999. Effect of fire on hard-coated Cistaceae seed banks and its influence on techniques for quantifying seed banks. *Plant Ecol.* **144**:103-114.
- FIGUEROA, JA; SA CASTRO; PA MARQUET & FM JAKSIC. 2004. Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **77**:465-483.
- GOBBI, ME. 1994. Regeneración de la vegetación en incendios recientes de bosques de Ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en el área del Parque Nacional Nahuel Huapi. *Medio Ambiente* **12**:9-15.
- GOBBI, M; J PUNTIERI & S CALVELO. 1995. Post-fire recovery and invasion by alien plant species in a South American woodland-steppe ecotone. Pp. 105-116 en: P Pyšek; K Prach; M Rejmánek & M Wade (Eds.) *Plant Invasions. General aspects and special problems*. SPB Academic Publishing.
- HEINEMANN, K; T KITZBERGER; TT VEBLÉN. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Can. J. For. Res.* **30**:25-31.
- HOSHOVSKY, MC. 1986. *Element stewardship abstract for Verbascum thapsus. Common mullein*. The Nature Conservancy. Arlington, Virginia.
- HOULE, G & DL PHILLIPS. 1988. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. *Oikos* **52**:87-93.
- KEDDY, PA; IC WISHEU; B SHIPLEY & C GOUDET. 1989. Seed Banks and Vegetation Management for Conservation: Toward Predictive Community Ecology. Pp. 347-362 in: MA Leck; KP Parker & RL Simpson (Eds.). *The Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press.
- KITZBERGER, T; E RAFFAELE; K HEINEMANN & MJ MAZZARINO. 2005. Effects of fire severity in north Patagonian subalpine forests. *J. Veget. Sci.* **16**:5-12.
- KITZBERGER, T; DF STEINAKER & TT VEBLÉN. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* **81**:1914-1924.
- KNEESHAW, DD & Y BERGERON. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* **79**:783-794.
- KOZLOWSKI, TT. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecol. Manag.* **158**:195-221.
- LAMBERS, H; FS CHAPIN III & TL PONS. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer. New York. 540 pp.
- LAOS, F; MJ MAZZARINO; I WALTER; P SATTI & S MOYANO. 2002. Composting of fish and biosolids in northwestern Patagonia. *Bioresource Technol.* **81**:179-186.
- MAC DOUGALL, AS & R TURKINGTON. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* **86**:42-55.
- MARCO, E; L DOMÍNGUEZ; L VALBUENA; L CALVO; R TARREGA ET AL. 1998. Features of soil vegetation and seed bank variation in a *Quercus pyrenaica* forest and in a *Pinus silvestris* stand after a spring wildfire. III International Confer on Forest Research, 14th Conference on *Fire and Forest Meteorol.* **2**:1937-1948.
- MARGUTTI, L; L GHERMANDI & EH RAPPOPORT. 1996. Seed Bank and Vegetation in a Patagonian Roadside. *Int. J. Ecol. Envi. Sc.* **22**:159-175.
- MAZZARINO, MJ; MB BERTILLER; T SCHLICHTER & ME GOBBI. 1998. Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. Pp. 161-181 in: M Oesterheld; MR Aguiar & JM Paruelo (eds.) *Austral Ecology. Patagonian Ecosystems, Special Number*.
- MAZZARINO, M & F LAOS. 2000. Composting biosolids in Patagonia. *BioCycle* **4**:83-85.
- MCGEE, A & MC FELLER. 1993. Seed banks of forested and disturbed soil in southwesterly British Columbia. *Can. J. Bot.* **71**:174-183.
- NUÑEZ, M & C QUINTERO. 2002. ¿Qué hacer con las especies exóticas Invasoras? : problemática y técnicas de Manejo. Algunos ejemplos de especies exóticas en la Patagonia argentina. Cuaderno Universitario N° 44. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 41 pp.
- PERI, PI & J MARTÍNEZ PASTUR. 1996. Crecimiento diamétrico de *Nothofagus pumilio* para dos condiciones de copa en un sitio de calidad media en Santa Cruz, Argentina. *Investigación Agraria. Sist. Recur. Forest.* **5**:201-212.
- PICKETT, STA & MJ MCDONNELL. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends Ecolog. Evolut.* **42**:241-245.
- PITCARIN, MF. 2000. *Verbascum thapsus* L. Pp. 321-326. in: CC Bossard; JM Randal & MC Hoshovsky (eds.) *Invasive plants of California's wildlands*. University of California Press.
- PREMOLI, A. 2004. Variación en *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Lenga). En C Donoso; A Premoli; L Gallo & R Ipinza. *Variación Intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria. 420 pp.
- RAFFAELE, E & M GOBBI. 1996. Seed bank composition in *Austrocedrus chilensis* forest in Patagonia, Argentina. *Ecol. Env. Sci.* **22** (1):59-72.

- RUSCH, V. 1992. Principales limitantes para la regeneración de la lenga en la zona N.E de su área de distribución. Variables ambientales en claros del bosque. CIEFAP, Publicación técnica N° 8. Actas del Seminario de Manejo Forestal del la lenga y aspectos ecológicos relacionados. Esquel.
- SAINI, HS; PK BASSI & MS SPENCER. 1985. Seed germination of *Chenopodium album* L. Further evidence for the dependence of the effects of growth regulators on nitrate availability. *Plant, Cell Env.* 8:707-711.
- SMITH, LM & JA KADLEC. 1983. Seed banks and their role during drawdown of a North American marsh. *J. Applied Ecol.* 20:673-684.
- SMITH, MA; WA LONERAGAN; CD GRANT & JM KOCH. 2000. Effect of fire on the topsoil seed banks of rehabilitated bauxite mine sites in the jarrah forest of western Australia. *Ecol. Manag. Rest.* 1:55-65.
- SOKAL, RR & FJ ROHLF. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* WH Freeman & company. New York. 859 pp.
- VAN DER VALK, AG & CB DAVIES. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59:322-355.
- VARELA, SA. 2005. *Efecto del compost de biosólidos sobre la recuperación de un bosque quemado de Nothofagus pumilio.* Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue.
- VEBLEN, TT; BR BURNS; T KITZBERGER; A LARA & R VILLALBA. 1995. The ecology of the conifers of South America. Pp.120-155 in: NJ Enright & RS Hill (eds.). *Ecology of Southern Conifers.* Melbourne University Press.
- VEBLEN, TT; C DONOSO; T KITZBERGER & AJ REBERTUS. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forest. Pp. 293-353 in: TT Veblen; RS Hill & J Read (eds.). *The Ecology and Biogeography of Nothofagus forests.* Yale University.
- VEBLEN, TT; T KITZBERGER & R VILLALBA. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. Pp. 1-48 en: MF Arturi; JL Frangi & JF Goya (eds.). *Ecología y Manejo de Bosques de Argentina.* Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.