

La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina

GUILLERMO FUNES^{1,2,✉}, SANDRA DÍAZ^{1,2} & PAULA VENIER¹

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC).

2. Departamento de Diversidad Biológica y Ecología, FCEFYN, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

RESUMEN. La composición de especies vegetales de una región es el resultado de procesos que operan a distintas escalas espaciales y temporales. Las especies que conviven en una comunidad perciben una serie de factores ambientales que condicionan el período del año para la germinación y emergencia que maximiza el establecimiento y supervivencia de los individuos. En este trabajo estudiamos cómo la temperatura y la luz afectan la germinación de semillas de un grupo de especies comunes en los bosques chaqueños del centro de la Argentina. Se seleccionaron 25 especies de angiospermas que abarcan un espectro amplio de formas de vida. Se llevaron a cabo experimentos de germinación bajo tres regímenes de temperatura (15/5 °C, 25/15 °C y 35/20 °C), bajo luz (12/12 h luz/sombra) y oscuridad permanente. La temperatura fue el principal factor regulador del proceso de germinación en las especies estudiadas. En general las semillas de las diferentes especies fueron indiferentes a la luz. Los patrones observados en este estudio apoyan la idea de que la germinación se asocia con las temperaturas del momento del año en el que se concentran las precipitaciones, y que en estos sistemas de precipitación fuertemente estacional la luz no sería un factor determinante en el proceso de germinación.

[Palabras clave: factores ambientales, semillas, luz, bosque chaqueño]

ABSTRACT. **Temperature as a main factor determining germination in Argentinean dry Chaco species:** Temperature is a main factor determining germination in Chaco woodland species. Plant species composition is the result of processes that operate at different spatial and temporal scales. Species that coexist in a community are affected by environmental factors that influence the periods of the year when seed germination and seedling emergence occur, thus maximising establishment and survival. In this study we investigated the effects of temperature and light on seed germination of a wide range of plant species common in the Chaco woodlands of central Argentina. Twenty five species of angiosperms were selected, covering a wide range of life forms. Experimental treatments were three temperature regimes (15/5 °C, 25/15 °C and 35/20 °C) in light (12/12 h daily photoperiod) and in continuous darkness. Temperature was the main factor triggering the germination and most species were indifferent to light. Our results support the idea that seed germination is associated with the highly seasonal nature of rainfall in this region.

[Keywords: environmental factors, seeds, light, Chaco woodland]

✉ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC), Departamento de Diversidad Biológica y Ecología, FCEFYN, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sársfield 299, CC 495, (5000)Córdoba, Argentina.
gfunes@imbiv.unc.edu.ar

Recibido: 24 de noviembre de 2008; Fin de arbitraje: 3 de mayo de 2009; Revisión recibida: 9 de junio de 2009; Aceptado: 21 de junio de 2009

INTRODUCCIÓN

La composición específica de la vegetación de una región es el resultado de procesos que operan a distintas escalas espaciales y temporales. Estos procesos actúan como filtros que seleccionan a aquellas especies que poseen las características adecuadas para soportarlos (Keddy 1992; Díaz et al. 1998). Según Keddy (1992) las condiciones climáticas, los disturbios y las interacciones biológicas son tres ejemplos de filtros que operan en escalas espaciales cada vez más finas. En este sentido, las especies que conviven en una comunidad perciben una serie de factores ambientales que condicionan el período del año para la germinación y emergencia que maximiza el establecimiento y supervivencia de los individuos (Baskin & Baskin 1998).

Dentro de los factores abióticos que controlan la germinación, la luz (Vázquez-Yanes et al., 1990; Baskin & Baskin 1998; Kyereh et al. 1999; Pons 2000; Daws et al. 2002) y la temperatura (Bell et al. 1995; Baskin & Baskin 1998; Probert 2000) aparecen como dos de los más relevantes, aunque su importancia relativa podría depender del ecosistema. Por ejemplo, en bosques tropicales, donde la temperatura y las precipitaciones no varían demasiado a lo largo del año, la luz que llega al suelo es el principal recurso limitante para la germinación, en especial de semillas de especies pioneras, ya que se ve disminuida en cantidad y calidad por la vegetación establecida (Pons 2000; Daws et al. 2002; Pearson et al. 2002). Por otro lado, en sistemas boscosos con una marcada estacionalidad térmica (que se asocia a la variación estacional en las precipitaciones), en los que el estrato arbóreo es en general abierto (e.g., bosques xerófilos subtropicales y matorrales mediterráneos), el proceso de germinación está regulado principalmente por la temperatura (Baskin & Baskin 1998). Para varias especies de los bosques y matorrales mediterráneos del suroeste de Australia (Bell 1994; Bell et al. 1993, 1995) y del centro de Chile (Donoso & Cabello 1978; Figueroa et al. 1996) se observó que la mayoría de las especies tienen su óptimo de germinación a temperaturas bajas, asociadas al período de precipitaciones invernales. Por otro lado, en tres especies del género *Acacia* de la región chaqueña se observó que las semillas

son indiferentes a la luz y que el rango de temperatura óptimo para la germinación coincidió con las temperaturas estivales, momento del año en el que se producen las precipitaciones en dicha región (Funes & Venier 2006). Esto sugiere que en estos sistemas la temperatura es el principal factor que regula el proceso de germinación. Sin embargo, para poder afirmar esto es necesario realizar estudios que contemplen un número elevado de especies. Hasta el momento, en la Argentina prácticamente no se han publicado estudios sobre factores que afectan a la germinación de un gran número de especies. El objetivo del presente trabajo fue estudiar cómo la temperatura y la luz afectan la germinación de semillas de 25 especies comunes en los bosques chaqueños del centro de la Argentina, abarcando un rango amplio de familias taxonómicas y de formas de vida.

Teniendo en cuenta las características fisonómicas (estrato arbóreo abierto) y climáticas (precipitaciones mayormente estivales) de los bosques chaqueños, se postuló que la germinación sería indiferente a la luz y que los porcentajes de germinación más elevados sucederían a temperaturas coincidentes con las del período estival.

MÉTODOS

Área de estudio y selección de especies

La región chaqueña ocupa un extenso territorio en la Argentina (Prado 1993). Su vegetación varía en composición y fisonomía desde el noreste, más lluvioso, hacia el suroeste. El extremo más seco se encuentra en la zona central del país abarcando porciones de las provincias de Catamarca, San Luis, La Rioja y Córdoba (Morello et al. 1985; Cabido et al. 1994). El estrato arbóreo es en general abierto y el arbustivo más continuo (Cabido et al. 1994; Zak & Cabido 2002). Los sitios de estudio corresponden a bosques ubicados en la Reserva Natural Provincial de Chancaní, en el oeste de la provincia de Córdoba, localidades cercanas a la Reserva (e.g., Las Palmas, Villa de Soto y Cruz del Eje), y alrededores de la ciudad de Córdoba. El clima es de tipo monzónico, con inviernos fríos y secos, y lluvias estivales

concentradas entre noviembre y marzo (Capanelli 1979).

Para el presente estudio se utilizaron semillas de 25 especies nativas (19 géneros, 12 familias) que incluyen un rango amplio de formas de vida (Tabla 1) y que son representativas de las comunidades vegetales más comunes de la Provincia Fitogeográfica Chaqueña, principalmente de los bosques secos de llanura dominados por *Aspidosperma quebracho-blanco* (Cabrera 1976; Luti et al. 1979; Morello et al. 1985; Cabido et al. 1994; Zak & Cabido 2002).

En la estación de crecimiento de 2004-2005 se recolectaron semillas provenientes de entre 10 y 20 individuos, según la abundancia de cada especie.

Las semillas fueron recolectadas y almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente, y mantenidas en oscuridad por 8-20 días hasta el comienzo de los experimentos. Según la cantidad recolectada se pesaron entre 30 y 100 semillas de cada especie, utilizando una balanza de precisión (0.1 mg).

Tabla 1. Características de las especies incluidas en el estudio. Pretratamiento: - = semillas intactas; Esc. = escarificación mecánica. La nomenclatura de las especies sigue a Zuloaga & Morrone (1996, 1999) y Zuloaga et al. (1994).

Table 1. Characteristics of species included in the study. Pre-treatment: - = intact seed; Esc = mechanically scarified. Nomenclature follows Zuloaga & Morrone (1996, 1999) and Zuloaga et al. (1994).

Especie	Código	Familia	Forma de vida	Peso de semilla (mg)	Pre-tratamiento
<i>Acacia aroma</i>	Aa	Fabaceae	Arbusto	61	Esc.
<i>Acacia atramentaria</i>	Aat	Fabaceae	Arbusto/árbol	80	Esc.
<i>Acacia caven</i>	Ac	Fabaceae	Arbusto/árbol	106	Esc.
<i>Acacia furcatispina</i>	Af	Fabaceae	Arbusto	67	Esc.
<i>Acacia praecox</i>	Ap	Fabaceae	Arbusto/árbol	73	Esc.
<i>Bidens pilosa</i>	Bp	Asteraceae	Herbácea anual	1.63	-
<i>Cardiospermum grandiflorum</i>	Cg	Sapindaceae	Enredadera	12.23	-
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Ce	Celtidaceae	Árbol	32.50	-
<i>Cercidium praecox</i>	Cp	Fabaceae	Árbol	39.10	Esc.
<i>Cestrum parqui</i>	Cpa	Solanaceae	Arbusto	4.20	-
<i>Desmodium uncinatum</i>	Du	Fabaceae	Herbácea perenne	7.10	Esc.
<i>Eryngium horridum</i>	Eh	Apiaceae	Herbácea perenne	1.89	-
<i>Eupatorium hookerianum</i>	Eho	Asteraceae	Arbusto	0.22	-
<i>Gymnocalycium quehlianum</i>	Gq	Cactaceae	Cactus	0.20	-
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	Mv	Celastraceae	Arbusto	46.2	-
<i>Passiflora caerulea</i>	Pc	Passifloraceae	Enredadera	8.58	-
<i>Pithecoctenium cynanchoides</i>	Pcy	Bignoniaceae	Enredadera	11.3	-
<i>Prosopis alba</i>	Pa	Fabaceae	Árbol	49.90	Esc.
<i>Prosopis flexuosa</i>	Pf	Fabaceae	Árbol	28	Esc.
<i>Prosopis sericantha</i>	Ps	Fabaceae	Arbusto	49.2	Esc.
<i>Ruprechtia apetala</i>	Ra	Polygonaceae	Árbol	22.74	-
<i>Schinus fasciculatus</i>	Sf	Anacardiaceae	Árbol	15.05	-
<i>Senecio pampeanus</i>	Sp	Asteraceae	Arbusto	1.90	-
<i>Senna aphylla</i>	Sa	Fabaceae	Sufrútice	7.67	Esc.
<i>Zinnia peruviana</i>	Zp	Asteraceae	Herbácea anual	4.60	-

Experimento de germinación

Los experimentos de germinación se realizaron teniendo en cuenta tres repeticiones por tratamiento. Cada repetición contó con un número variable de semillas según la cantidad y el tamaño de la semilla de cada especie (Tabla 2). Las semillas fueron dispuestas en cápsulas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro, regadas con agua destilada y luego colocadas en cámaras de germinación bajo condiciones controladas de temperatura y luz. Se tuvieron en cuenta tres regímenes de temperatura: 15/5 °C, 25/15 °C y 35/20 °C, y dos condiciones de luz: un fotoperíodo de 12/12 h (luz/oscuridad) y oscuridad permanente. Para esta última condición, las cápsulas fueron cubiertas con papel de aluminio para impedir la entrada de luz. Las temperaturas se seleccionaron teniendo en cuenta las medias máximas y mínimas de las estaciones de invierno, primavera/otoño y verano en el sitio de estudio (Capitanelli 1979). La luz fue provista por tubos fluorescentes de luz fría (400 700 nm), con una densidad de $\sim 38 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Todos los experimentos tuvieron una duración de 15 días. Las germinaciones fueron controladas diariamente, con la excepción de las cápsulas de Petri que estuvieron cubiertas por papel de aluminio, a las cuales se las controló al final de cada experimento. El criterio para considerar a una semilla como germinada fue la emergencia en 2 mm de la radícula (ISTA 1996). Teniendo en cuenta que numerosas especies de Fabaceae poseen semillas con cubiertas impermeables al agua (Baskin & Baskin 1998; Cony & Trione 1998; Baskin et al. 2000; de Villalobos & Peláez 2001; Funes & Venier 2006), en este estudio se escarificó con papel de lija a las semillas de todas las especies de esa familia.

Análisis de datos

Para verificar la respuesta de las semillas a la luz se utilizó el índice de Germinación Relativa a la Luz (GRL), que expresa los requerimientos de luz para la germinación (Milberg et al. 2007).

$$\text{GRL} = \text{GL} / (\text{GO} + \text{GL}) \quad (1)$$

En donde GL= % germinación a la luz, y GO= % germinación en oscuridad permanente. El índice de GRL puede asumir valores entre 0 (germinación sólo en oscuridad) y 1 (germinación sólo a la luz). Para obtener el índice de cada especie se utilizó el rango de temperatura óptimo (i.e., aquel en el que la especie registró el mayor porcentaje de germinación en luz u oscuridad). Las especies con índice GRL superior a 0.75 se consideraron como dependientes de la luz (fotoblásticas positivas), mientras que aquellas con índice menor a 0.25 fueron consideradas como repelentes de la luz (fotoblásticas negativas). Las especies con valores entre 0.25 y 0.75 fueron consideradas como indiferentes a la luz.

Las diferencias en los porcentajes de germinación entre los tratamientos de temperatura y luz para cada especie y para el total de especies estudiadas fueron evaluadas mediante análisis de varianza (ANOVA). Cuando se analizó el total de especies se tuvo en cuenta el porcentaje medio de germinación de cada especie en cada temperatura. Los datos de porcentaje de germinación fueron transformados a $\sqrt{\text{arco-seno}}$ con el fin de corregir la falta de homogeneidad de varianza. Como prueba "a posteriori" se utilizó la LSD de Fisher (Sokal & Rohlf 1995). Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico INFOSTAT (Di Rienzo et al. 1999).

RESULTADOS

La germinación de las semillas de las 25 especies fue afectada de manera significativa por la temperatura ($F_{2,144} = 31.3, P < 0.0001$) y la luz ($F_{1,144} = 3.97, P < 0.05$), aunque no se observó interacción entre los tratamientos (interacción temperatura x luz $P = 0.86$). La temperatura fue el factor más importante de los dos analizados. Al considerar el total de especies estudiadas, el porcentaje de germinación a 15/5 °C fue significativamente menor que a 25/15 °C y que a 35/20 °C, tanto en luz como en oscuridad permanente (Figura 1). En general, este patrón se repitió a nivel de especies individuales (Tabla 2). Las excepciones fueron *C. parqui*, *E. horridum* y *S. pampeanus*, que no mostraron germinación a 35/20 °C ni en luz ni en oscuridad permanente, y otras como *M. vitis-idaea* y *S.*

Tabla 2. Porcentaje de germinación (media±ES) de las 25 especies estudiadas. L=% de germinación a la luz; O= % de germinación en oscuridad. Diferentes letras dentro de cada fila indica diferencias significativas (prueba de LSD de Fisher, $P<0.05$). En paréntesis el número de semillas por repetición.

Table 2. Germination percentage (mean±SE) of 25 species studied. L= % germination in light; O=% germination in darkness. Different letters within rows indicate significant differences (LSD test, $P<0.05$). In parentheses: numbers of seeds per replicate.

Especie	15/5°C		25/15°C		35/20°C	
	L	O	L	O	L	O
<i>Acacia aroma</i> (20)	3.3 ± 1.6a	3.3 ± 1.6a	98.3 ± 1.6c	88.3 ± 4.4bc	96.6 ± 1.6c	98.3 ± 1.6c
<i>Acacia atramentaria</i> (25)	2.6 ± 1.6a	0a	92 ± 0bc	92 ± 4.6bc	88 ± 0b	96 ± 4c
<i>Acacia caven</i> (20)	10 ± 7.6a	3.3 ± 1.6a	98.3 ± 1.6c	60 ± 20.2b	98.3 ± 1.6c	96.6 ± 1.6c
<i>Acacia furcatispina</i> (20)	73.3 ± 14.2ab	50 ± 7.6a	95 ± 0bc	85 ± 10.4bc	96.6 ± 1.6c	98.3 ± 1.6c
<i>Acacia praecox</i> (25)	96 ± 2.3b	70.6 ± 5.8a	98.6 ± 1.3bc	100 ± 0c	100 ± 0c	100 ± 0c
<i>Bidens pilosa</i> (25)	9.3 ± 9.3a	6.7 ± 3.5a	88 ± 8b	94.6 ± 1.3b	96 ± 2.3b	86.7 ± 2.7b
<i>Cardiospermum grandiflorum</i> (15)	0a	0a	24.4 ± 11.7b	2.2 ± 2.2a	60 ± 0c	33.3 ± 3.8b
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (15)	0a	0a	75.5 ± 9.6c	57.7 ± 2.2b	48.8 ± 5.8b	42.2 ± 5.8b
<i>Cercidium praecox</i> (20)	58.3 ± 4.4a	56.6 ± 1.6a	93.3 ± 3.3bc	98.3 ± 1.6c	91.6 ± 1.6b	68.3 ± 1.6a
<i>Cestrum parqui</i> (20)	53.3 ± 19.3b	60 ± 6.9b	100 ± 0c	74.6 ± 11.3b	0a	0a
<i>Desmodium uncinatum</i> (20)	76.6 ± 8.8bcd	3.3 ± 1.6a	90 ± 0cd	91.6 ± 4.4d	70 ± 5b	73.3 ± 6.6bc
<i>Eryngium horridum</i> (20)	63.3 ± 1.6d	8.3 ± 4.4b	35 ± 5.7c	0a	0a	0a
<i>Eupatorium hookerianum</i> (30)	17.7 ± 4.4b	5.5 ± 1.1a	55.5 ± 1.1e	28.9 ± 1.1c	57.8 ± 4e	41.1 ± 1.1d
<i>Gymnocalycium quehlianum</i> (50)	0a	0a	83.3 ± 1.7b	0a	74.6 ± 7.8b	0a
<i>Maytenus vitis-idaea</i> (20)	8.33 ± 1.6b	0a	96.6 ± 1.6d	85 ± 7.6d	25 ± 7.6b	58.3 ± 13.6c
<i>Passiflora caerulea</i> (20)	0a	0a	0a	58.3 ± 1.7c	35 ± 7.6b	30 ± 2.9b
<i>Pithecoctenium cynanchoides</i> (20)	1.6 ± 1.6b	0a	98.3 ± 1.6d	56.6 ± 11.6c	98.3 ± 1.6d	98.3 ± 1.6d
<i>Prosopis alba</i> (20)	85 ± 2.8a	81.6 ± 7.2a	91.6 ± 1.6b	96.6 ± 3.3b	98.3 ± 1.6b	98.3 ± 1.6b
<i>Prosopis flexuosa</i> (20)	33.3 ± 6.6b	0a	100 ± 0c	100 ± 0c	100 ± 0c	100 ± 0c
<i>Prosopis sericantha</i> (20)	13.3 ± 4.4a	23.3 ± 7.2a	98.3 ± 1.6b	100 ± 0b	100 ± 0b	100 ± 0b
<i>Ruprechtia apetala</i> (20)	0a	0a	80 ± 5.7b	66.6 ± 8.8b	63.3 ± 7.2b	65 ± 10.4b
<i>Schinus fasciculatus</i> (15)	0a	0a	73.3 ± 3.8b	59.9 ± 16.8b	2.2 ± 2.2a	0a
<i>Senecio pampeanus</i> (30)	4.4 ± 2.9b	1.1 ± 1.1ab	38.8 ± 1.1c	1.1 ± 1.1ab	0a	0a
<i>Senna aphylla</i> (20)	73.3 ± 3.3a	50 ± 5.7a	95 ± 5b	96.6 ± 3.3b	100 ± 0b	96.6 ± 3.3b
<i>Zinnia peruviana</i> (25)	0a	0a	78.6 ± 4.8c	8 ± 6.1b	86.6 ± 1.3c	76 ± 4c

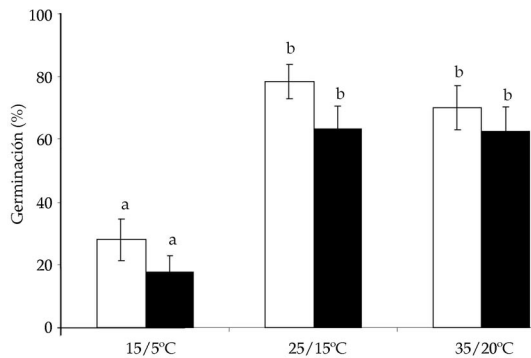


Figura 1. Germinación (media±ES) del total de especies estudiadas ($n=25$) en cada uno de los tres regímenes de temperatura en luz (barras blancas) y oscuridad permanente (barras negras). Diferentes letras indican diferencias significativas (prueba de la LSD de Fisher, $P<0.05$).

Figure 1. Germination (mean±SE) of all species studied ($n=25$) under three temperature regimes in light (white bars) and darkness (black bars). Different letters indicate significant differences (LSD test, $P<0.05$).

fasciculatus, cuyos porcentajes de germinación disminuyeron a 35/20 °C (Tabla 2).

En relación con el rango de temperatura óptimo de germinación, las semillas de las diferentes especies fueron generalmente indiferentes a la luz. De las 25 especies estudiadas, sólo tres (*E. horridum*, *S. pampeanus* y *G. quehlianum*) mostraron un valor de GRL mayor a 0.75 (fotoblásticas positivas), siendo *G. quehlianum* la única que mostró un valor de 1. Estas especies poseen semillas pequeñas y livianas (<2 mg; Tabla 1). La única especie que presentó un valor de GRL=0 (fotoblástica negativa) fue *P. cerulea*, aunque a 35/20 °C se observó un 35% de germinación de sus semillas a la luz (Tabla 2). Las 21 restantes no fueron afectadas por la luz (GRL entre 0.25 y 0.75) (Figura 2). Sin embargo, cuando se consideran los tres rangos de temperatura estudiados, 13 de las 22 especies indiferentes a la luz mostraron cambios significativos en la germinación en luz u oscuridad en algún rango de temperatura fuera de su óptimo. En general, la germinación de estas especies fue mayor en luz con la excepción de *A. atramentaria* y *M. vitis-idaea*, las que mostraron mayor porcentaje de germinación en oscuridad a 35/20 °C (Tabla 2).

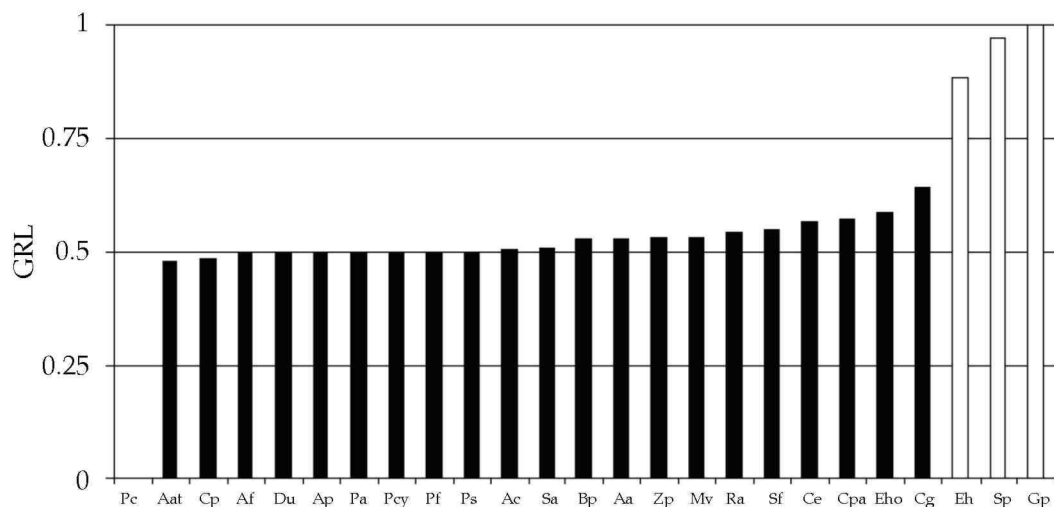


Figura 2. Índice de Germinación Relativa a la Luz (GRL) para las 25 especies estudiadas. Barras blancas: especies dependientes de la luz; barras negras: especies indiferentes a la luz. Note que Pc (*Passiflora caerulea*) presenta un valor de 0.

Figure 2. Relative Light Germination (RLG) for 25 species. White bars: light dependent species; black bars: light indifferent species. Note Pc (*Passiflora caerulea*) show 0 value.

La mayoría de las leguminosas germinaron en un rango mayor de condiciones (luz y temperatura) que el resto de las especies. Por otro lado, de las tres enredaderas estudiadas, *C. grandiflorum* y *P. caerulea* mostraron porcentajes de germinación bajos y en un rango estrecho de condiciones, en especial *P. caerulea* (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis planteada. De los dos factores en estudio, la temperatura fue el principal regulador del proceso de germinación en las especies consideradas. La mayor germinación se asocia con las temperaturas típicas de la época estival, momento del año en el que se concentran las precipitaciones en el área de estudio y en los bosques del chaco seco. Patrones similares han sido reportados por Bell (1994, 1999), Bell et al. (1993, 1995), Turner et al. (2005), Donoso & Cabello (1978) y Figueroa et al. (1996) para especies de bosques y matorrales mediterráneos, donde las precipitaciones son invernales y, por lo tanto, la temperatura óptima de germinación de numerosas especies es baja. Este patrón ha sido interpretado como un comportamiento de valor adaptativo por parte de las especies al clima regional, de modo que la germinación se produzca en el momento del año en el cual las probabilidades de supervivencia de las plántulas son mayores (Baskin & Baskin 1998; Turner et al. 2005).

Si bien los porcentajes de germinación de las semillas de las especies estudiadas cambian con la luz, ésta no parecería tener una influencia importante en el proceso de germinación, ya que dentro de cada régimen de temperatura no se observaron diferencias entre los tratamientos de luz y oscuridad permanente. Los cambios observados podrían ser atribuibles a las diferencias encontradas en torno a los distintos tratamientos de temperatura estudiados (Figura 1). Por otro lado, 21 de las 25 especies fueron indiferentes a la luz en su rango óptimo de temperatura (GRL entre 0.25 y 0.75), y sólo tres se comportaron como fotoblásticas positivas: *G. quehlianum*, *S. pampeanus* y *E. horridum*. De estas especies, *G. quehlianum* fue la única que mostró una dependencia total de

la luz para germinar. Dicho comportamiento responde al de la mayoría de las especies de Cactaceae, cuyas semillas sólo germinan en presencia de luz (Rojas-Aréchiga et al. 1998; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes 2000; Gurvich et al. 2008). En el caso de *S. pampeanus* y *E. horridum*, al mostrar un mínimo de germinación en oscuridad en alguno de los rangos de temperatura estudiados, la luz aparecería como una preferencia y no como un requisito para la germinación (Karlson et al. 2008). Por otra parte, *S. pampeanus* posee semillas pequeñas y livianas, característica que les permitiría enterrarse en el suelo y formar bancos de semillas (Thompson et al. 1993; Funes et al. 1999; Peco et al. 2003). En este sentido, se ha observado que las especies que poseen como estrategia la formación de un banco de semillas tienen requerimientos de luz para alcanzar valores altos de germinación (Pons 2000; Milberg et al. 2007; pero ver Jankowska-Blaszczuk & Grubb 2006). Para poder establecer cuál es la relación entre el tamaño de la semilla, los requerimientos de luz para germinar y la capacidad para formar bancos de semillas en especies de estos sistemas son necesarios futuros estudios que abarquen un mayor número de taxones. Esto posibilitará documentar mejor las tendencias encontradas.

Cabe mencionar que fuera de su rango óptimo de temperatura, algunas especies mostraron porcentajes de germinación significativamente diferentes en luz que en oscuridad. Esto sugiere que para algunas especies la respuesta a la luz puede estar relacionada con la temperatura a la que sus semillas son expuestas. Este comportamiento ha sido observado en especies de diferente forma de vida y de distintos ecosistemas, lo que sugiere que es una respuesta especie-dependiente (Baskin & Baskin 1998; Pons 2000).

Dos de las tres especies de enredaderas estudiadas mostraron bajos porcentajes de germinación y en un estrecho rango de condiciones, en particular *P. caerulea*. Si bien hay poca información disponible acerca de los patrones de germinación y dormición de las semillas de especies trepadoras, los datos indicarían la presencia de dormición morfológica o morfofisiológica (Baskin & Baskin 1998). Williams & Buxton (1995) observaron sólo 25% de germi-

nación en semillas de *P. mollissima*. Nuestros resultados sugieren la presencia de algún tipo de dormición en estas especies, en especial en *P. cerulea*.

Por otro lado, especies con semillas con una cubierta dura e impermeable al agua (dormición física "sensu" Baskin & Baskin 1998), como *A. aroma* y *A. caven* (Funes & Venier 2006), *D. uncimatum* (G. Funes, datos no publicados), *G. triacanthos* (Colombo Speroni & de Viana 2000), *P. alba* (Catalán & Balzarini 1992) y *P. flexuosa* (Campos & Ojeda 1997; Cony & Trionne 1998) germinaron en un rango de condiciones amplio. Esto coincide con lo expresado por Baskin & Baskin (1998) y Baskin et al. (2000, 2004) en relación a que las semillas que poseen dormición física germinan bajo amplias condiciones de luz y temperatura una vez que son escarificadas natural o artificialmente.

Las especies vegetales sufren la presión del ambiente biótico y abiótico en cada una de las diferentes fases de su ciclo de vida (Harper 1977). Uno de los principales objetivos de la Ecología de Comunidades es, por lo tanto, establecer patrones generales de comportamiento de las especies en relación a las características del hábitat en donde éstas se presentan (Díaz et al. 1998). En este sentido, las especies estudiadas mostraron similitudes en los patrones de germinación y estos patrones aparecen como consistentes con la teoría, teniendo en cuenta el medio biótico (estructura abierta de la vegetación) y abiótico (concentración de las lluvias en el período más cálido del año) local. Desde el punto de vista práctico, nuestras conclusiones contribuyen al conocimiento de los factores que controlan la germinación en estos bosques xerófilos. Esta información es importante para poder generar modelos predictivos de la respuesta de la vegetación frente a cambios en el clima y en el uso de la tierra.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subsidiado por CONICET (PIP 1286) y FONCyT (PICT 20441). Agradecemos a los investigadores y técnicos del IMBIV por la colaboración en las distintas etapas del

trabajo. Agradecemos también a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- BASKIN, CC & JM BASKIN. 1998. *Seed. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego, Academic Press. Pp. 666.
- BASKIN, JM; B DAVIS; CC BASKIN; S GLEASON & S CORDELL. 2004. Physical dormancy in seeds of *Dodonea viscosa* (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii. *Seed Sci. Res.* **14**:81-90.
- BASKIN, JM; CC BASKIN & X LI. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Spec. Biol.* **15**:139-152.
- BELL, D. 1994. Interaction of fire, temperature and light in the germination response of 16 species from the *Eucalyptus marginata* forest of south-western Western Australia. *Aust. J. Bot.* **42**:501-509.
- BELL, D. 1999. Turner Review N 1. The process of germination in Australian species. *Aust. J. Bot.* **47**:475-517.
- BELL, D; D ROKICH; C MCCHESENEY & J PLUMMER. 1995. Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. *J. Veg. Sci.* **6**:797-806.
- BELL, D; J PLUMMER & S TAYLOR. 1993. Seed germination ecology in southwestern Western Australia. *Bot. Rev.* **76**:24-73.
- CABIDO, M; A MANZUR; L CARRANZA & C GONZÁLEZ ALBARRACÍN. 1994. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenología* **24**: 423-460.
- CABRERA, A. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, (2ª edición). Acme, Buenos Aires.
- CAMPOS, C & R OJEDA. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis exuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *J. Arid. Env.* **35**:707-714.
- CAPITANELLI, R. 1979. *Clima*. Pp. 45-138 en: Vázquez, J.; R Miatello & M Roqué (eds.). Geografía física de la Provincia de Córdoba. Ed. Boldt, Buenos Aires.
- CATALÁN, L & M BALZARINI. 1992. Improved laboratory germination conditions for several arboreal *Prosopis* species: *P. chilensis*, *P. exuosa*, *P. nigra*, *P. alba*, *P. caldenia* and *P. affinis*. *Seed Sci. Technol.* **20**:293-298.
- COLOMBO SPERONI, F & M DE VIANA. 2000. Requerimientos de escarificación en semillas de especies autóctonas e invasoras. *Ecol. Aust.*

- 10:123-131.
- CONY, M & S TRIONE. 1998. Inter- and intraspecific variability in *Prosopis exuosa* and *P. chilensis*: seed germination under salt and moisture stress. *J. Arid Env.* **40**:307-317.
- DAWS, M; D BURSLEM, L CRABTREE, P KIRKMAN, C MULLINS ET AL. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Funct. Ecol.* **16**:258-267.
- DE VILLALOBOS, A & D PELÁEZ. 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *J. Arid Env.* **49**:321-328.
- DI RIENZO, J; W BOBLEDO; F CASANOVES; M BALZARINI; L GONZÁLEZ ET AL. 1999. *InfoStat*. Versión Beta. Estadística y Biometría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- DÍAZ, S; M CABIDO & F CASANOVES. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* **9**:113-122.
- DONOSO, C & A CABELLO. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales* **1**:31-41.
- FIGUEROA, J; J ARMESTO & JF HERNÁNDEZ. 1996. Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **69**: 260- 299.
- FUNES, G & P VENIER. 2006. Dormancy and germination in three *Acacia* (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Sci. Res.* **16**:77-82.
- FUNES, G; S BASCONCELO; S DÍAZ & M CABIDO. 1999. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Sci. Res.* **9**:341-345.
- GURVICH, D; G FUNES; M GIORGIS & P DEMAIO. 2008. Germination characteristics of four coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Nat. Areas J.* **28**:104-108.
- HARPER, J. 1977. *Population biology of plant*. Academic Press, London. Pp. 892.
- INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION. 1996. *International Rules for Seed Testing*. Rules Zürich, Switzerland. Pp. 335.
- JANKOWSKA-BLASCZUK, M & P GRUBB. 2006. Changing perspectives on the role of soil seed bank in northern temperate deciduous forests and in tropical lowland rain forests: parallels and contrasts. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **8**:3-21.
- KARLSSON, L; T TAMADO & P MILBERG. 2008. Interspecies comparison of seed dormancy and germination of six annual Asteraceae weeds in an ecological context. *Seed Sci. Res.* **18**:35-45.
- KEDDY, P. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* **3**:157-164.
- KYEREH, B; M SWAINE & J THOMPSON. 1999. Effects of light on the germination of forest trees in Ghana. *J. Ecol.* **87**:772-783.
- LUTI, R; M SOLÍS; M GALERA; N MÜLLER; M BERZAL ET AL. 1979. Vegetación. Pp. 297-368 en: Vázquez, J; R Miatello & M Roque (eds), *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Ed. Boldt., Buenos Aires.
- MILBERG, P; L ANDERSSON; & K THOMPSON. 2007. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.* **10**:99-104.
- MORELLO, J; C PROTOMASTRO; L SANCHOLUZ & C BLANCO. 1985. Estudio Macroecológico de Los Llanos de la Rioja. Serie del cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales. **5**:1-53.
- PEARSON, T.; D BURSLEM; C MULLINS & J DALLING. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* **83**:2798- 2807.
- PECO, B; J TRABA; C LEVASSOR; A SÁNCHEZ & F AZCÁRATE. 2003. Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Sci. Res.* **13**:87-95.
- PONS, T. 2000. Seed responses to light. Pp. 237-260 en: Fenner, M (ed.) *Seeds: The ecology of Regeneration in Plants Communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- PRADO, DE. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: A review. Contribution to the study of flora and vegetaion of the Chaco. *V. Candollea* **48**: 145- 172.
- PROBERT, R. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. Pp. 261-292 en: Fenner, M (ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M & C VÁZQUEZ-YANES. 2000. Cactus seed germination: a review. *J. Arid Env.* **44**:85-104.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M; C VÁZQUEZ-YANES & A OROZCO-SEGOVIA. 1998. Seed response to temperature of two life forms of Mexican cacti species: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecol.* **135**:207-214.
- SOKAL, R & F ROHLF. 1995. *Biometry*. Freeman, New York. Pp. 887.
- THOMPSON, K; SR BAND & J HODGSON. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.* **7**:236-241.
- TURNER, SR; D MERRITT; CC BASKIN; K DIXON & JM BASKIN. 2005. Physical dormancy in seeds of six genera of Australian Rhamnaceae. *Seed Sci. Res.* **15**:51-58.

- VÁZQUEZ-YANES, C; A OROZCO-SEGOVIA; E RINCÓN; M SÁNCHEZ-CORONADO; P HUANTE ET AL. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- WILLIAMS, P & R BUXTON. 1995. Aspects of the ecology of two species of *Passiflora* (*P. mollissima* (Kunth) L. Bailey and *P. pinnatistipula* Cav.) as weeds in South Island, New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* 33:315-323.
- ZAK, M & M CABIDO. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *App. Veg. Sci.* 5:213-226.
- ZULOAGA, F & O MORRONE. 1996. *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. I.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.
- ZULOAGA, F & O MORRONE. 1999. *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. II.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.
- ZULOAGA, F; E NICORA DE PANZA; Z RÚGOLO DE AGRASAR; O MORRONE; J PENSIERO ET AL. 1994. *Catálogo de la familia Poaceae en la República Argentina.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard