

Requerimientos de escarificación en semillas de especies autóctonas e invasoras

FEDERICO COLOMBO SPERONI & MARTA LEONOR DE VIANA ✉

INEAH (Inst. de Ecología y Ambiente Humano), Fac. de Cs. Naturales, Univ. Nac. de Salta, ARGENTINA

RESUMEN. Se estudiaron los requerimientos de escarificación de siete especies autóctonas y dos invasoras presentes en el bosque montano de San Lorenzo (Salta, Argentina) y el efecto del pasaje de semillas de la especie invasora *Gleditsia triacanthos* por el tracto digestivo del ganado vacuno. Se realizaron dos experimentos de germinación comparando: 1) el efecto de tres tiempos de exposición al HCl(c) sobre nueve especies arbóreas y 2) el efecto de la escarificación biológica y mecánica sobre las semillas de *G. triacanthos*. Diariamente se registró el número de semillas germinadas y se calculó en cada caso el porcentaje y velocidad de germinación. Las semillas no germinadas al finalizar el experimento fueron tratadas con 2,3,5-trifeniltetrazolio a fin de determinar su viabilidad. Conforme a lo esperado, *Jacaranda mimosifolia* y *Tecoma stans* presentaron el mayor porcentaje y velocidad de germinación en el tratamiento sin escarificación, pero una alta mortandad en los otros tratamientos. Por el contrario, *Duranta serratifolia* y *Celtis spinosa* (dispersadas por aves) no presentaron germinación en ninguno de los tratamientos. No se registró un aumento en el porcentaje y velocidad de germinación producto del pasaje de las semillas de *G. triacanthos* por el tracto digestivo del ganado vacuno por lo que podríamos pensar que el rol principal de los dispersores sería el transporte de las semillas hacia los claros y no su escarificación.

ABSTRACT. Seed scarification requirements in native and alien species: We studied both seed scarification requirement for nine species (seven native and two alien) present in San Lorenzo mountain forest (Salta, Argentina) and the effect of seed passage through the cattle digestive tract on germination of *Gleditsia triacanthos*. We carried out two germination experiments in order to compare: 1) the effect of three different exposition times to HCl(c) on germination of nine tree species, and 2) the effect of mechanical and biological scarification on *G. triacanthos* germination. We recorded the number of germinated seeds daily and we calculated the proportion and speed of germination for each species and treatment. We evaluated the viability of non-germinated seeds with tetrazoleum. *Jacaranda mimosifolia* and *Tecoma stans* showed the highest germination percentage and speed without scarification but a high mortality in the other treatments. On the other side, *Duranta serratifolia* and *Celtis spinosa* (dispersed by birds) did not germinate in any of the treatments. Seed passage through cattle digestive tract did not enhance *G. triacanthos* seed germination. The major role of cattle in the invasion of *G. triacanthos* in San Lorenzo forest may be related to seed transport to the gaps and not to their scarification.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas, definidas como el movimiento de los organismos más allá de su rango original de distribución (Williamson 1996), han sido estudiadas a partir de las características de los ambientes invadidos (Drake et al. 1989; Groves & di Castri 1991; Barret 1992; Perrins et al. 1992; Lodge 1993) y de las espe-

cies invasoras (Walker 1990; D'Antonio 1990; Rejmánek & Richardson 1996). Características intrínsecas como alta tasa de dispersión (mecanismos efectivos de dispersión en los ambientes invadidos), alta capacidad y velocidad de germinación a altos niveles de radiación, alta tasa de crecimiento, reproducción vegetativa, reproducción sexual temprana y gran producción de frutos y semillas han sido frecuentemente asociadas con las especies invasoras (Vitousek et al. 1987; Vitousek & Walker

✉ Mariano Moreno 436; San Lorenzo; 4401 Salta, ARGENTINA. deviana@ciunsa.edu.ar

Recibido: 2 abril 2000; Aceptado: 4 agosto 2000

1989; Rejmánek 1996). Sin embargo, en cada caso particular, las características de estas especies se encuentran asociadas al régimen de perturbaciones presentes en el ambiente invadido.

En bosques tropicales y subtropicales, los claros formados en el dosel representan perturbaciones que influyen en los mecanismos y procesos de las comunidades (Picket & White 1985). Según Brokaw (1985) la colonización de los claros depende de: 1) el crecimiento de individuos establecidos anteriormente, 2) el crecimiento lateral de los individuos ubicados en los márgenes, 3) la germinación de las semillas presentes en el banco, y 4) la germinación de semillas recientemente dispersadas hacia el sitio. Por ello, la disponibilidad de semillas en los claros y sus requerimientos para germinar constituyen, en asociación con los niveles de condiciones y recursos presentes, factores esenciales para la regeneración del bosque (Van der Valk 1992).

La dispersión por viento resulta un mecanismo efectivo para la colonización de nuevos sitios (Vazquez Yañes & Orozco Segovia 1993). En este caso, los propágulos presentan características morfológicas particulares como cubiertas seminales delgadas asociadas con la ausencia de dormancia física y un alto porcentaje y velocidad de germinación, que se daría inmediatamente luego de la dispersión (Howe & Smallwood 1982; Van der Pijl 1982). Por otra parte, existen evidencias de que la dispersión por vertebrados frecuentemente constituye un factor importante en el éxito de las especies invasoras (D'Antonio 1990; Walker 1990; Rejmánek 1996) y un mecanismo efectivo de dispersión en los ambientes de bosques tropicales y subtropicales (Mack 1993; Montaldo 1993; Williams & Karl 1996; Loiselle & Blake 1999). Los propágulos de las especies dispersadas por este mecanismo presentan frutos con estructuras atractivas para los dispersores (e.g., color, aroma, concentración de nutrientes) (Vazquez Yañes & Orozco Segovia 1993) y semillas con cubiertas seminales duras e impermeables que facilitan su incorporación al banco. Sin embargo, no existe acuerdo acerca de cuáles son los beneficios de la dispersión por vertebrados. Algunos proponen que es la liberación de las semillas del fruto, otros en cambio su movimiento hacia nuevos sitios y, finalmente, otros indican que es la inte-

rrupción de la dormancia física (escarificación de las semillas) (Janzen 1981a; Walker 1990).

El bosque montano de San Lorenzo es una comunidad sometida a intensas perturbaciones por la acción de factores de origen antrópico (tala selectiva, fuego, pastoreo, turismo). Este uso genera claros grandes ($>100 \text{ m}^2$) que son colonizados inicialmente por la especie invasora *Gleditsia triacanthos* y luego por diferentes especies autóctonas como *Blepharocalyx salicifolius*, *Duranta serratifolia* o *Celtis spinosa* y otras invasoras como *Ligustrum lucidum*, formándose parches en diferentes estadios sucesionales (claros, parches colonizados y bosque maduro). En este ambiente encontramos especies autóctonas con semillas que son dispersadas por diferentes mecanismos (Colombo Speroni & de Viana 1998; de Viana & Colombo Speroni 2000). En relación con los requerimientos de sus semillas para la germinación, nosotros proponemos que las especies de rápido crecimiento y dispersión por viento (*Jacaranda mimosifolia*, *Alnus acuminata*, *Tecoma stans* y *Tipuana tipu*) no requerirían escarificación para germinar. En cambio, las especies con dispersión endozocórica (*Duranta serratifolia*, *Celtis spinosa* y *Cassia carnaval*) requerirían escarificación de las semillas para su germinación debido a la presencia de cubiertas gruesas e impermeables que impedirían el pasaje del agua y los gases necesarios para la germinación. A diferencia de estas especies, la invasora *G. triacanthos* es principalmente dispersada por ganado vacuno, ya que a menudo se encuentran semillas viables en las heces. En este caso, los dispersores pueden cumplir diferentes papeles: la liberación de las semillas de los frutos, el transporte de las semillas hacia los claros y/o el escarificado de las semillas.

Los objetivos de este trabajo fueron: 1) evaluar los requerimientos de escarificación para semillas de siete especies autóctonas y de dos invasoras y 2) estudiar el efecto del pasaje de las semillas de *G. triacanthos* por el tracto digestivo del ganado vacuno. Los resultados de nuestro trabajo constituyen los primeros aportes acerca de los requerimientos para la germinación de diferentes especies autóctonas e introducidas en el bosque montano de San Lorenzo y la primera aproximación a la problemática del papel del ganado vacuno en la introducción de *G. triacanthos* en este ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Escarificación y germinación

Estudiamos semillas de siete especies autóctonas (*Celtis spinosa*, *Alnus acuminata*, *Tecoma stans*, *Jacaranda mimosifolia*, *Cassia carnival*, *Tipuana tipu* y *Duranta serratifolia*) y dos especies invasoras (*Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum*) (Tabla 1). En el experimento se utilizaron semillas producidas en el período 1997–1998. La recolección de los frutos se realizó de 5 árboles diferentes de cada especie y las semillas, extraídas manualmente, se clasificaron y almacenaron en condiciones estándar (Hendry & Grime 1992) en los laboratorios del INEAH (Fac. de Cs. Naturales, Universidad Nacional de Salta). Antes del experimento de germinación evaluamos la viabilidad de un pool de 200 semillas por cada especie mediante una solución 1% de 2,3,5 trifeniltetrazolio en buffer fosfatado con pH = 6.9

Un total de 300 semillas de cada especie fueron sometidas a tres tratamientos: 1) sin escarificación (inmersión en agua destilada durante 20 min), 2) escarificación química leve (inmersión en HCl concentrado durante 7 min y en agua destilada durante 13 min) y 3) escarificación química fuerte (inmersión en HCl concentrado durante 14 min y agua destilada durante 6 min). Todas las semillas utilizadas fueron lavadas con una solución de NaClO al 10% para evitar el ataque de hongos durante el experimento.

Luego de tratadas, las semillas fueron colocadas en recipientes de plástico de 10 x 15 cm. En cada recipiente se colocó un total de 20 se-

millas para cada una de las especies sobre un sustrato de arena previamente esterilizada en autoclave (1 atm. y 120 °C, durante 1 h). El experimento se realizó en dos germinadores homogéneos con luz constante, temperatura media de 24.2 °C $\pm$ 1.0 y humedad relativa media de 76.5% $\pm$ 4.1. Se siguió un diseño factorial completamente aleatorizado con cinco repeticiones para cada uno de los 27 tratamientos (9 especies x 3 tratamientos de escarificación). Durante un período de 30 días se registró diariamente el número de semillas germinadas teniendo como indicador la emergencia de la radícula. Al finalizar el experimento se calculó para cada especie y tratamiento el porcentaje y velocidad de germinación (Ahmed & Wardle 1994).

Escarificación biológica en *G. triacanthos*

Semillas de *G. triacanthos* fueron sometidas a tres tratamientos: 1) escarificación biológica (semillas extraídas de heces de ganado vacuno), 2) escarificación mecánica (abrasión manual de la cubierta seminal) y 3) control (semillas sin escarificación). Las semillas utilizadas en el tratamiento de “escarificación biológica” fueron extraídas manualmente de 37 heces de ganado vacuno (4.22 kg) recolectadas en tres claros del bosque montano de San Lorenzo. La escarificación mecánica se realizó mediante la abrasión manual con papel de lija de la cubierta seminal de semillas extraídas de frutos maduros. La abrasión de las semillas se realizó hasta que el embrión fue visible. En el tratamiento “Control” se utilizaron semillas sin escarificar extraídas manual-

Tabla 1. Caracterización de las especies arbóreas estudiadas (Colombo Speroni & de Viana 1998). *: especies introducidas. Viabilidad inicial como media $\pm$ EE.

Table 1. Tree species characteristics (Colombo Speroni & de Viana 1998). *: alien species. Viabilidad inicial: initial viability (mean $\pm$ SE).

Especie	Familia	Fruto	Semillas por fruto	Tamaño semilla (mm)	Agente dispersor	Viabilidad inicial (%)
<i>Alnus acuminata</i>	Betulaceae	Pseudoestr.	varias	2	Viento	92 $\pm$ 2
<i>Cassia carnival</i>	Fabaceae	Legumbre	varias	6–7	¿?	89 $\pm$ 5
<i>Celtis spinosa</i>	Ulmaceae	Drupa	1	4–6	Aves	90 $\pm$ 3
<i>Duranta serratifolia</i>	Verbenaceae	Drupa	1	2–3	Aves	82 $\pm$ 2
<i>Gleditsia triacanthos</i> *	Fabaceae	Legumbre	varias	7–10	Ganado	96 $\pm$ 2
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Bignoniaceae	Cápsula	varias	7–9	Viento	88 $\pm$ 3
<i>Ligustrum lucidum</i> *	Oleaceae	Drupa	1	2	Aves	84 $\pm$ 5
<i>Tecoma stans</i>	Bignoniaceae	Cápsula	varias	7	Viento	90 $\pm$ 6
<i>Tipuana tipu</i>	Fabaceae	Sámara	varias	10–15	Viento	97 $\pm$ 2

mente de frutos maduros. Tanto la recolección de los frutos como de las heces de ganado se realizó luego de finalizada la producción del período 1998 a fin de comparar semillas producidas en el mismo período. El experimento se realizó según un diseño completamente aleatorizado con 5 repeticiones por tratamiento y 20 semillas por lote. Las germinaciones se realizaron en recipientes de plástico y sobre un sustrato de arena previamente esterilizada en autoclave (1 atm. y 120 °C, durante 1 hora). Las germinaciones se siguieron durante 30 días en un germinador con luz constante, temperatura media de 22.4 °C $\pm$ 2.5 y humedad relativa media de 74.2% $\pm$ 3.2.

Ensayos de viabilidad

Al finalizar ambos experimentos, se realizaron ensayos con tetrazolio a fin de determinar la viabilidad de las semillas que no germinaron (Hendry & Grime 1992). Con papel de lija se removió parcialmente la cubierta seminal de las semillas no germinadas, se las colocó en cajas de Petri inmersas en una solución 1 % de 2,3,5- trifeniltetrazolio en buffer fosfatado con pH = 6.9 y se mantuvieron en oscuridad a 24 °C durante 2 h. Al finalizar este período se decantó la solución, se lavaron los embriones con agua destilada y se registró la viabilidad de las semillas tomando como indicador la coloración rojo intenso del embrión.

Análisis estadístico

Con los datos de los experimentos se calculó el porcentaje de germinación (semillas germinadas $\times$ 100 / semillas viables), la velocidad de germinación (S) como

$$S = \left(\frac{N_1}{1} + \frac{N_2}{2} + \frac{N_3}{3} + \dots + \frac{N_n}{n} \right) \times 100 ,$$

donde $N_1, N_2, N_3, \dots, N_n$, es la proporción de semillas que germinaron en los días 1, 2, 3, ..., n , y el porcentaje de semillas viables (semillas viables $\times$ 100 / 20). Se compararon las especies y los tratamientos mediante pruebas no paramétricas de Kruskal–Wallis (KW). Asimismo, las comparaciones de a pares entre tratamientos y entre especies se realizaron con pruebas de Mann–Whitney (U; SYSTAT 1992). A las diferentes variables se aplicaron pruebas de distribución normal (Kolmogorov–Smirnov) y de homogeneidad de varianza (Bartlett).

RESULTADOS

Escarificación y germinación

Seis de las nueve especies estudiadas germinaron sin escarificación previa de las semillas. De las especies autóctonas, *T. tipu* fue la única que germinó con “escarificación débil” mientras que las semillas de *D. serratifolia* y *C. spinosa* no germinaron con ninguno de los tratamientos. De las especies introducidas, *L. lucidum* no presentó germinación con ninguno de los tratamientos, mientras que las semillas de *G. triacanthos* germinaron en todos los casos (Figura 1). En el tratamiento “sin escarificación” *J. mimosifolia* presentó mayor porcentaje (KW = 30.62; g.l. = 8; $P < 0.0001$) y velocidad de germinación (KW = 31.43; g.l. = 8; $P < 0.0001$) que el resto de las especies. Sin embargo, conforme a lo esperado, *T. stans* (una especie dispersada por viento) presentó un alto porcentaje y velocidad de germinación. En el tratamiento de escarificación débil *G. triacanthos* presentó el ma-

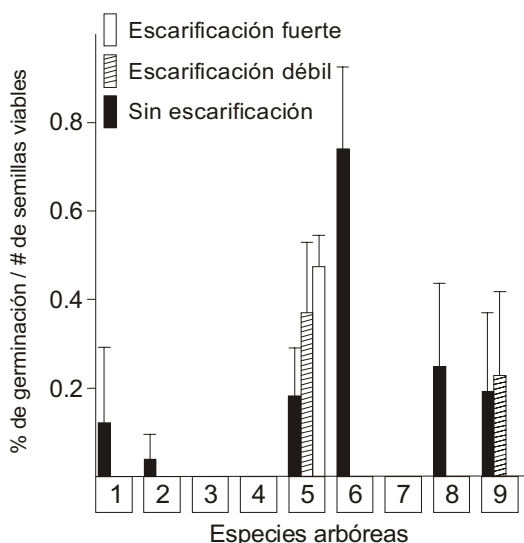


Figura 1. Porcentaje de germinación (media $\pm$ EE) para las diferentes especies arbóreas en los tratamientos sin escarificación, escarificación débil y escarificación fuerte. Especies arbóreas: 1: *A. acuminata*, 2: *C. carnavall*, 3: *C. spinosa*, 4: *D. serratifolia*, 5: *G. triacanthos*, 6: *J. mimosifolia*, 7: *L. lucidum*, 8: *T. stans*, 9: *T. tipu*.

Figure 1. Germination percentage (mean $\pm$ SE) for the different species in the treatments no scarification, weak scarification and strong scarification. See tree species above.

Tabla 2. Velocidad de germinación (media $\pm$ EE) para las diferentes especies arbóreas en los distintos tratamientos: sin escarificación, escarificación débil y escarificación fuerte.

Table 2. Germination speed (mean $\pm$ SE) for the different tree species in the treatments: no scarification, weak scarification and strong scarification.

Especie	Velocidad de germinación		
	sin esc.	esc. débil	esc. fuerte
<i>A. acuminata</i>	0.8 $\pm$ 1.0	-	-
<i>C. carnaval</i>	0.5 $\pm$ 0.7	-	-
<i>C. spinosa</i>	-	-	-
<i>D. serratifolia</i>	-	-	-
<i>G. triacanthos</i> *	2.2 $\pm$ 1.5	8.0 $\pm$ 5.5	7.9 $\pm$ 2.6
<i>J. mimosifolia</i>	27.2 $\pm$ 34.6	-	-
<i>L. lucidum</i> *	-	-	-
<i>T. stans</i>	4.0 $\pm$ 3.7	-	-
<i>T. tipu</i>	2.2 $\pm$ 1.8	2.5 $\pm$ 2.0	-

porcentaje y velocidad de germinación pero no difirió significativamente de *T. tipu* ($U = 17.5$; g.l. = 1; $P = 0.295$).

G. triacanthos germinó con todos los tratamientos de escarificación. Sin embargo, sólo se observaron diferencias significativas en el porcentaje y velocidad de germinación entre las semillas sin escarificar y las tratadas con escarificación fuerte ($KW = 7.748$; g.l. = 2; $P = 0.021$). Asimismo no existieron diferencias significativas en el porcentaje y velocidad de germinación de *T. tipu* entre los tratamientos

“sin escarificación” y de “escarificación débil” ($U = 11$; g.l. = 1; $P = 0.751$) (Tabla 2).

La prueba de tetrazolio mostró una baja viabilidad (<30%) de *T. stans*, *J. mimosifolia* y *A. acuminata* en las semillas tratadas con HCl (ambos tiempos de exposición). Por el contrario, las semillas de *D. serratifolia*, *L. lucidum* y *C. spinosa* mostraron una alta viabilidad (>75%) en todos los tratamientos. La especie invasora *G. triacanthos* mostró valores altos de viabilidad en las semillas sin escarificar (82.80%) e intermedios con escarificación débil y fuerte (48.30% y 68.01% respectivamente) (Tabla 3).

Escarificación biológica en *G. triacanthos*

Las semillas de *G. triacanthos* escarificadas mecánicamente mostraron un mayor porcentaje ($KW = 9.654$, g.l. = 2; $P = 0.008$) y velocidad de germinación ($KW = 9.489$; g.l. = 2; $P = 0.09$) con respecto a las semillas extraídas de las heces y el control (Tabla 4). El porcentaje y velocidad de germinación de las semillas sin escarificar y las semillas extraídas de las heces de ganado no fueron diferentes ($U = 8.5$; g.l. = 1; $P = 0.7$ y $U = 11.5$; g.l. = 1; $P = 0.711$, respectivamente) (Figura 2).

La prueba de tetrazolio mostró una alta viabilidad de las semillas no germinadas en los tres tratamientos (Tabla 4). De esta manera, las semillas recolectadas de las heces del ganado vacuno no difirieron en su viabilidad de las semillas control ($U = 13$; g.l. = 1; $P = 0.916$).

Tabla 3. Prueba de viabilidad para las semillas no germinadas de las diferentes especies arbóreas en los tres tratamientos (media $\pm$ EE). *: especies introducidas.

Table 3. Viability test for non-germinated seeds of different tree species for the different treatments (mean $\pm$ SE): no scarification, weak scarification and strong scarification. *: alien species.

Especies	Semillas viables					
	Sin escarificación		Escarificación débil		Escarificación fuerte	
	%	n	%	n	%	n
<i>Alnus acuminata</i>	43.8 $\pm$ 4.1	88	13.1 $\pm$ 5.6	100	5.4 $\pm$ 1.5	100
<i>Cassia carnaval</i>	48.3 $\pm$ 7.9	96	56.0 $\pm$ 15.7	100	72.8 $\pm$ 4.8	100
<i>Celtis spinosa</i>	93.7 $\pm$ 1.8	100	86.6 $\pm$ 5.7	100	86.9 $\pm$ 5.2	100
<i>Duranta serratifolia</i>	93.1 $\pm$ 3.0	100	84.0 $\pm$ 1.1	100	79.4 $\pm$ 1.1	100
<i>Gleditsia triacanthos</i> *	82.8 $\pm$ 3.1	81	48.3 $\pm$ 20.2	62	68.0 $\pm$ 11.5	51
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	90.0 $\pm$ 13.7	30	13.0 $\pm$ 6.7	100	9.1 $\pm$ 4.4	100
<i>Ligustrum lucidum</i> *	87.2 $\pm$ 5.7	100	83.2 $\pm$ 3.1	100	77.6 $\pm$ 6.2	100
<i>Tecoma stans</i>	27.3 $\pm$ 5.2	76	27.2 $\pm$ 5.3	100	19.9 $\pm$ 8.2	100
<i>Tipuana tipu</i>	81.4 $\pm$ 2.5	80	54.0 $\pm$ 32.5	76	40.7 $\pm$ 6.8	100

DISCUSIÓN

Según Canham & Marks (1985), es posible reconocer tres patrones generales de almacenamiento de semillas y germinación con relación a los mecanismos de dispersión de los propágulos: 1) período mínimo entre la dispersión y la germinación, donde no existe un banco permanente de semillas y la regeneración se produce a partir de individuos ya establecidos, por reproducción vegetativa o mediante la dispersión continua de semillas hacia el área perturbada, 2) período largo entre la dispersión y germinación, donde se forma un abundante banco de semillas, y 3) período intermedio entre la dispersión y la germinación, donde es importante la presencia de mecanismos de dormancia en las semillas y el mantenimiento del banco a partir del aporte más o menos continuo de semillas.

Nuestros resultados indican que las especies dispersadas por viento (*J. mimosifolia* y *T. stans*) presentan un alto porcentaje y velocidad de germinación sin escarificación y un bajo porcentaje de semillas viables en los tratamientos de escarificación química. Esto sería un indicio de que la cubierta seminal no representa un obstáculo para la germinación y que las semillas podrían germinar inmediatamente después de producida la dispersión (patrón 1). En el caso de *A. acuminata*, si bien

se registró el mismo patrón, el porcentaje y velocidad de germinación fueron menores. Por el contrario, especies dispersadas por aves como *D. serratifolia*, *C. spinosa* o la invasora *L. lucidum* no presentaron germinación en ninguno de los tratamientos aunque las semillas se encontraban viables. Esto indicaría la presencia de mecanismos de dormición con la consecuente incorporación de las semillas al banco (patrón 2).

Si bien *Tipuana tipu* presenta una diáspora con características de dispersión por viento, sus semillas se encuentran dentro de una cubierta filamentosa gruesa que podría impedir su germinación. De acuerdo con nuestros resultados, la cubierta de las semillas de *T. tipu* no representa un obstáculo para el paso del agua y gases ya que se registró germinación de las semillas sin escarificación y no existió un aumento del porcentaje y velocidad de germinación de las semillas tratadas con escarificación débil. Sin embargo, no es posible explicar la ausencia de germinación de las semillas sometidas a escarificación fuerte debido a su alta viabilidad al finalizar el experimento.

En el caso de *Cassia caraval*, sólo se registró germinación de las semillas sin escarificar. Sin embargo, los bajos porcentaje y velocidad de germinación registrados en este caso, en asociación con la alta viabilidad de las semillas al finalizar el experimento, hacen necesario evaluar en trabajos futuros el efecto de otros factores como los niveles de condiciones y recursos, además de los requerimientos de escarificación, en el proceso de germinación de esta especie.

Concordamos con Vleeshouwers et al. (1995) en no asociar la falta de germinación (aún cuando las semillas son viables) a un fracaso en la interrupción de la dormición. En el proceso de germinación, se encuentran implicados otros factores como los requerimientos de humedad y temperatura, que pueden no estar contemplados en el experimento planteado. Asimismo, es importante tener en cuenta que al trabajar con especies de características diferentes es posible que los tipos de dormición también sean diferentes. En este sentido, en el experimento se evaluó para las diferentes especies sólo el efecto de la escarificación química sobre la cubierta seminal. Sería entonces importante, en trabajos futuros, evaluar la

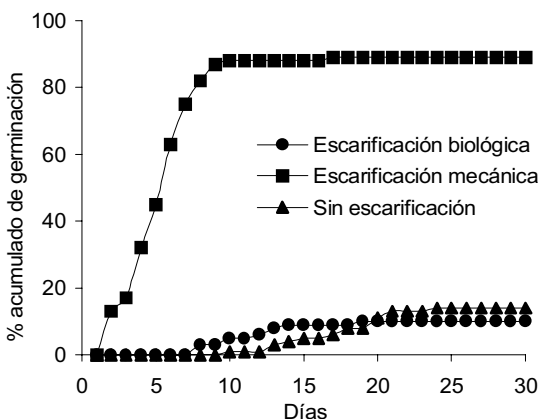


Figura 2. Porcentaje acumulado de germinación de semillas de *G. triacanthos* con diferentes tratamientos.

Figure 2. Cumulative percentage of *G. triacanthos* germination in the different treatments: no scarification, mechanical scarification and biological scarification.

Tabla 4. Porcentaje y velocidad de germinación y viabilidad de semillas de *G. triacanthos* en los diferentes tratamientos de escarificación (media $\pm$ EE).**Table 4.** Percentage and speed of germination, and viability (mean $\pm$ SE) of *G. triacanthos* in different treatments: no scarification, mechanical scarification and biological scarification.

Variable	Sin escarificación		Escarificación mecánica		Escarificación biológica	
		<i>n</i>		<i>n</i>		<i>n</i>
% de germinación	14.0 $\pm$ 15.2	100	89.0 $\pm$ 16.4	100	10.0 $\pm$ 11.7	100
Velocidad de germinación	0.9 $\pm$ 0.9	100	22.5 $\pm$ 12.9	100	0.9 $\pm$ 0.9	100
% de viabilidad	85.8 $\pm$ 7.4	86	71.9 $\pm$ 48.2	11	88.0 $\pm$ 4.1	90

respuesta de las diferentes especies a la escarificación mecánica y analizar además su dormición de tipo fisiológica.

Teniendo en cuenta los diferentes patrones de almacenamiento y germinación de semillas en el suelo (Canham & Marks 1985), el reclutamiento de las especies autóctonas en los primeros estadios de sucesión en el bosque montano de San Lorenzo podría realizarse por las especies de rápido crecimiento a partir de dos fuentes principales: 1) del aporte constante de semillas de *T. stans* y *J. mimosifolia*, dispersadas por viento y con alto porcentaje y velocidad de germinación inmediatamente luego de la dispersión y 2) a partir de la germinación de las semillas presentes en el banco de especies dispersadas principalmente por aves como *C. spinosa* y *D. serratifolia*.

En trabajos anteriores sólo se registró reclutamiento de la invasora *G. triacanthos* en los claros formados en el bosque de San Lorenzo (de Viana & Colombo Speroni 2000). El éxito de la especie invasora sobre las especies autóctonas en la colonización de los claros podría deberse a diferencias en la eficiencia de los dispersores y al proceso de formación de claros grandes para pastoreo. Las semillas de *G. triacanthos* son dispersadas por ganado vacuno hacia los claros y su reclutamiento se realizaría tanto a partir del banco de semillas como de la dispersión constante de semillas hacia el sitio. Por el contrario, las semillas de las especies autóctonas dispersadas por aves no alcanzarían los claros debido a la ausencia de perchas, y serían depositadas en los bordes o en el interior del bosque. Las semillas de estas especies deberían incorporarse al banco con anterioridad a la perturbación por lo que el reclutamiento se vería además afectado por otros factores como la acción del fuego

producido durante la formación del claro y la predación post-dispersión (Chambers & MacMahon 1994). Sin embargo, aún queda sin explicar la ausencia de reclutamiento de las especies colonizadoras autóctonas dispersadas por viento.

Frecuentemente se sostiene que la dispersión endozoocórica constituye un factor importante para la colonización de claros (Guerrero & Herrera 1994) y para las invasiones de especies en ambientes perturbados (D'Antonio 1990; Walker 1990; Rejmánek 1996). Sin embargo, aún no existe acuerdo en el beneficio principal que presenta este tipo de dispersión para la planta (liberación, transporte o escarificación de las semillas) (Janzen, 1981a; Janzen 1981b).

Para muchas especies que presentan semillas con cubiertas duras no se encontró un aumento significativo de la germinación producto del pasaje por el tracto digestivo de los animales dispersores (Janzen 1981a; Walker 1990). En el caso particular de las especies dispersadas por ganado doméstico, existen evidencias para especies de la familia Fabaceae de que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersores no produce un aumento en la germinación y frecuentemente es un factor importante de mortandad (Ortega Baes 1999; Janzen 1981a).

En nuestros resultados no encontramos evidencias del aumento en el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas de *G. triacanthos* producto del pasaje por el tracto digestivo de los dispersores. Las semillas eran viables al finalizar el experimento, lo que conjuntamente con la alta germinación de las semillas escarificadas mecánicamente hace pensar en el fracaso de la interrupción de los mecanismos de dormición. Sin embargo, con-

sideramos que la dispersión por ganado vacuno de las semillas de *G. triacanthos* es un factor importante en el proceso de invasión debido a que sería el único mecanismo por el que las semillas llegan a los claros. De esta manera, teniendo además en cuenta que el pericarpo de los frutos se descompone rápidamente en condiciones naturales, el papel principal de los dispersores sería el transporte de las semillas y no su escarificación.

REFERENCIAS

- AHMED, M & DA WARDLE. 1994. Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobea* L.) plants against associated pasture species. *Plant Soil* **64**:61–68.
- BARRET, SCH. 1992. Genetics of weed invasions. Pp. 91–119 en: SK Jane & LW Batsford (eds). *Applied Population Biology*. Kluwer Academic. Dordrecht, Países Bajos.
- BROKAW, NVL. 1985. Treefalls, Regrowth and Community Structure in tropical forest. Pp: 53–69 en: STA Picket & PS White (eds). *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. New York, EEUU.
- CANHAM, CD & PL MARKS. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: STA Picket & PS White (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. New York, EEUU.
- CHAMBERS, JC & JA MACMAHON. 1994. A day in a life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and Managed Systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**:263–292.
- COLOMBO SPERONI, F & ML DE VIANA. 1998. Fruit and seed production in *Gleditsia triacanthos*. Pp. 155–160 en: U Starfinger, K Edwards, I Kowarik & M Williamson (eds). *Plant Invasions: ecological mechanisms and human responses*. Backhuys Publishers. Leiden, Países Bajos.
- D'ANTONIO, CM. 1990. Seed production and dispersal in the non-native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of central California. *J. Appl. Ecol.* **27**:693–702.
- DE VIANA, ML & F COLOMBO SPERONI. 2000. Invasión de *Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae) en el bosque de San Lorenzo, Salta, Argentina. Pp: 71–84 en: HR Grau & R Aragón (eds). *Ecología de árboles en las Yungas argentinas*. Lab. de Invest. Ecológicas de las Yungas (LIEY). Tucumán, Argentina.
- DRAKE, JA; A MOONEY; F DI CASTRI; RH GROVES; FJ KRUGER ET AL (eds). 1989. *Biological Invasions, a global perspective*. John Wiley & Sons. Chichester, Reino Unido.
- GROVES, KL & F DI CASTRI. 1991 (eds). *Biogeography of mediterranean invasions*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- GUERRERO, M & J HERRERA. 1994. La germinación de *Sesbania emerus* (Fabaceae): efecto de la inmersión en ácido sulfúrico. *Rev. Biol. Trop.* **42**(3):461–466.
- HENDRY, GAF & JP GRIME (eds). 1992. *Methods in comparative plant ecology*. Chapman & Hall. London, Reino Unido.
- HOWE, HF & J SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**:201–228.
- JANZEN, DH. 1981a. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* **62**(3):587–592.
- JANZEN, DH. 1981b. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* **62**(3):593–601.
- LODGE, DM. 1993. Biological Invasions: Lessons for Ecology. *Trends Ecol. Evol.* **4**:133–137.
- LOISELLE, BA & JG BLAKE. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* **80**(1):330–336.
- MACK, AL. 1993. The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a neotropical-paleobotanical comparison. *Am. Nat.* **142**(5):840–856.
- MONTALDO, NH. 1993. Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **66**:75–85.
- ORTEGA BAES, P. 1999. *Germinación y supervivencia de plántulas de P. ferox en el Parque Nacional Los Cardones Salta, Argentina*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta, Argentina.
- PERRINS, J; M WILLIAMSON & A FITTER. 1992. A survey of differing views of weed classification: implications for regulation of introductions. *Biological Conservation* **59**:47–56.
- PICKET, STA & PS WHITE (eds). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamic*. Academic Press. New York, EEUU.
- REJMÁNEK, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biol. Conserv.* **78**:171–181.
- REJMÁNEK, M & DM RICHARDSON. 1996. What attributes make some plant species more invasive?. *Ecology* **77**(6):1655–1661.
- SYSTAT. 1992. *SYSTAT 5.01 for Windows*. SYSTAT Inc. EEUU.
- VAN DER PIJL, L (ed.). 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag. New York, EEUU.
- VAN DER VALK, AG. 1992. Establishment, colonisation and persistence. Pp. 60–92 en: DC Glenn-Levin, RK Peet & TT Veblen (eds). *Plant succession. Theory and prediction*. Chapman & Hall. London, Reino Unido.
- VAZQUEZ YAÑES, C & A OROZCO SEGOVIA. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**:69–87.
- VITOUSEK, P & LR WALKER. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, and ecosystem effects. *Ecol. Monogr.* **59**:247–265.
- VITOUSEK, P; LR WALKER; LD WHITEAKER; D MUELLER-

- DOMBOIS & PA MATSON. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* **238**:802–804.
- VLEESHOUWERS, LM; HJ BOUWMEESTER & M KARSEN. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *J. Ecol.* **83**:1031–1037.
- WALKER, LR. 1990. Germination of an invading tree species (*Myrica faya*) in Hawaii. *Biotropica* **22**(2):140–145.
- WILLIAMS, PA & BJ KARL. 1996. Fleshy fruits of indigenous and adventive plants in the diet of birds in forest remnants, Nelson, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.* **20**(2):127–145.
- WILLIAMSON, M (ed.).1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall. London, Reino Unido.