

En el abedul amarillo, una formación excesiva de frutos puede llevar tanto a la pérdida de la parte superior de la corona como a una marcada reducción del crecimiento radial. Por ejemplo, la gran cantidad de semillas en 1967 en Ontario fue ocho veces mayor que la del año anterior, el cual fue observado como un buen año (Gross y Harnden, 1968; Gross, 1972). Los frutos eran producidos en, virtualmente, cada inserción de las yemas y tres o cinco amentos estaban presentes en casi todos los brotes terminales (Figura 3.5). La demanda de nutrientes para la floración y la fructificación suprimió casi todo el crecimiento de las hojas, y las que se encontraban en las plantas con mayor cantidad de frutos rara vez se desarrollaban a una dimensión mayor de un cuarto del tamaño normal. Las pequeñas hojas contribuyeron al pobre florecimiento vegetativo además de las pequeñas yemas o la falta de las mismas en los brotes asociados. En 1968 se observó una marcada pérdida del follaje (Figura 3.6) y se advirtió una nueva corona desarrollada bajo las ramas desnudas. El incremento radial en 1967 se redujo al 47 por ciento del promedio de crecimiento anual, y el grado de formación y desarrollo de los brotes comunes (Figura 3.5) fue de menos del 5 por ciento de los observados en los años anteriores. En los dos años siguientes se obtuvieron producciones insignificantes de frutos. Debido a que la floración está bajo un control genético muy moderado se presenta un dilema en el mejoramiento genético de las especies forestales. Los primeros y abundantes genotipos de floración pueden ser altamente ventajosos en la siembra donde se desea una alta producción de semillas de los árboles seleccionados. Sin embargo, su progenie puede exhibir el mismo florecimiento abundante —reduciendo de esta forma el crecimiento vegetativo— cuando son transplantados al campo. De aquí surge el problema ya que se busca un incremento del volumen de madera más bien que la producción de semillas.

*DISPERSION.* Las semillas son dispersadas por el viento, el agua, los animales o la combinación de estos agentes a la microlocalización donde pueden germinar y establecerse las plantas de semillero. El mecanismo de la dispersión de las semillas es uno de los caracteres funcionales de las especies leñosas que les permiten competir en un hábitat particular y en un nicho temporal. En general, la mayor parte de las especies leñosas dispersan sus semillas localmente y una alta proporción cae dentro de un radio de 40 a 50 m del lugar de localización de sus padres. Muy pocas semillas de la mayor parte de las especies son transportadas a largas distancias y muchas pertenecientes a un grupo reducido de especies son distribuidas ampliamente por el agua y el viento. En este último caso se encuentran los árboles pioneros tales como los sauces, todas las especies del álamo, sicomoro y abedules. Aunque la mayor parte de las semillas de estos árboles pueden ser dispersadas localmente, muchas son transportadas por el viento o el agua a hábitats perturbados donde el establecimiento es mucho más probable que en la localidad paterna. Las plantas de semillero de esas especies pioneras, con una adaptabilidad a zonas iluminadas, intolerantes a la sombra y de corta vida, es menos probable que se establezcan en la misma localidad donde sus padres han madurado sexualmente que en aquellos lugares que han sido recientemente perturbados a una cierta

distancia. En la preubicación forestal el hábitat desordenado era tan común que la dispersión difundida era uno de los medios más exitosos para las especies pioneras que tenían principalmente una reproducción sexual.

Sin embargo, la mayor parte de los árboles y arbustos de latitud norte tienen un patrón más o menos definido de diseminación local. Las especies que producen semillas grandes, tales como los nogales y los encinos, son distribuidas en la vecindad de sus padres primariamente por los animales. Esta es una ventaja selectiva para las semillas que se dispersan relativamente cerca (de 10 a 30 m) de sus padres, donde las condiciones, tanto del suelo como de la localización, son predominantemente similares a aquellas en las que se habían establecido los árboles paternos. Esto puede tener una importancia primordial ya que estas especies han evolucionado y han sufrido otras adaptaciones que les permiten establecerse y competir con las plantas y animales de este hábitat. El nogal negro, por ejemplo, es altamente sensitivo a las condiciones del lugar, disminuyendo el ritmo de crecimiento cuando el suelo está muy húmedo, demasiado seco o es demasiado superficial. Siendo relativamente específico del lugar, sus pesadas semillas son una adaptación para asegurarse que se depositarán en la tierra que se encuentra bajo los árboles. Las ardillas y otros animales dispersan luego las semillas a los microlugares fuera del radio de los árboles paternos pero que presentan condiciones similares, tanto en suelo como en otros factores del lugar.

La mayor parte de los pinos tienen semillas moderadamente pesadas y aladas y la gran mayoría de éstas son diseminadas por el viento dentro de un radio de 50 metros de la fuente. En los pinos de hoja larga la máxima densidad de semillas por metro cuadrado se encuentra dentro de los 10 m de la base del árbol (Buttrick, 1914). En un estudio, cerca del 80 por ciento de las semillas cogidas en trampas (colocadas a diferentes distancias de un árbol aislado maduro) caen dentro de los 40 m. En forma similar, los estudios de Yocom (1968) para el pino de hoja corta en Arkansas, reportaron que la mitad de las semillas atrapadas en un bosque abierto caían dentro de un radio de 10 m de la localización; el 85 por ciento caía dentro de los 50 m de distancia. Debido a que los pinos se regeneran típicamente por medio de los incendios y debido a que son muchas las oportunidades de que el incendio se produzca dentro del tiempo vital de los árboles paternos, la regeneración tenderá a ocurrir dentro de la vecindad del punto de origen.

La dispersión realizada por los pájaros y los mamíferos en los grupos de pinos cembro europeo y pinos de Colorado es más importante que la producida por el viento. Las semillas aladas están ausentes o son rudimentarias en los pinos cembro europeo (pino flexible, pino blanco americano y pino cembro europeo, entre otros) y las de los pinos de Colorado permanecen adheridas a las brácteas de los conos y a medida que éstos se abren son expulsadas. La dispersión por parte de los pájaros y los mamíferos es extremadamente importante para muchas especies forestales y se considera en el Capítulo 13.

El patrón típico de dispersión exponencial de muchas especies arbóreas puede ser caracterizado por la relación determinada en la Figura 3.7 (Roe, 1967 a). La dispersión de las semillas del pinabete de Engelmann, en los años

de producción de semillas "chicadoras" de cuatro localizaciones en los espacios adyacentes, muestran que la mayor parte de éstas caen cerca de los árboles generadores. En esas cuatro localizaciones se recogió aproximadamente el 70 por ciento de las semillas que cayeron dentro de los límites de localización del bosque. Sin embargo, en el caso de las comunidades forestales continuas las coronas de los árboles de la masa arbórea y del sotobosque interceptan muchas semillas. Así, la distancia de dispersión dentro de los lugares abiertos es mayor que lo que se puede esperar dentro de un bosque continuo.

La dispersión puede producirse durante un período corto o largo y depende en parte del establecimiento y de las adaptaciones de las plantas de semillero. Las semillas de los olmos, álamos temblones y arce plateado, todos germinadores primaverales, se dispersan en un período relativamente corto durante la primavera. En contraste con esto, algunas especies de pinos (pino jack, pino retorcido, pino de Monterrey, pino de Virginia) tienen conos que permanecen cerrados (denominados conos serotinos) por períodos mayores de 5 años o indefinidamente. Estas especies están adaptadas a los incendios naturales, cuyo calor abre los conos y las semillas son dispersadas en el terreno preparado por el fuego (Capítulo 11). En la mayor parte de los otros pinos los

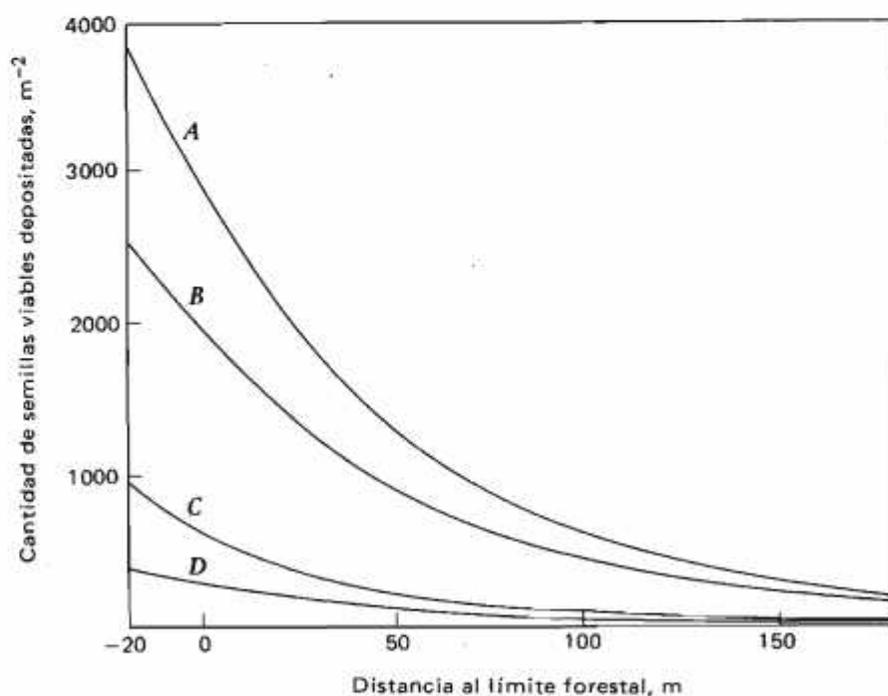


Figura 3.7

La distribución de semillas del pinabete de Engelmann en años de buena producción de semillas desde los límites de las localizaciones forestales hacia los espacios abiertos adyacentes. A) Togwotee Pass (1964), Bosque Nacional de Teton, Wyoming; B) Falls Creek (1952), Bosque Nacional de Flathead, Montana; C) Griffin Top (1964), Bosque Nacional de Dixie, Utah; D) Fisher Creek (1964), Bosque Nacional de Payette, Idaho. (Según Harper, 1977; Copyright John L. Harper; datos de Roe, 1967 a)

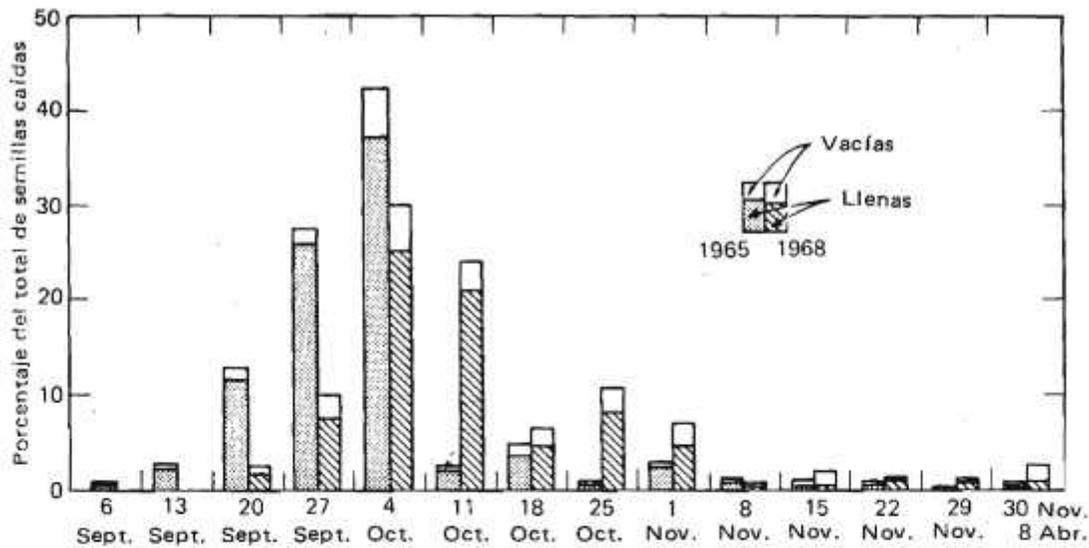


Figura 3.8

Relación del porcentaje de dispersión de las semillas del pino blanco del oeste con respecto al tiempo en 1965 y 1968, sudoeste de Maine. (Según Graber, 1970)

conos se abren poco después de la maduración y las semillas se dispersan en un período de 4 a 8 semanas.

El efecto de las condiciones climáticas sobre la duración de la caída de las semillas del pino blanco del este se ilustra en la Figura 3.8 (Graber, 1970). En 1965, el 75 por ciento de las semillas era derramado durante un período de 3 semanas bajo condiciones cálidas y secas. Por el contrario, la humedad y las bajas temperaturas de 1968 retrasaron y aumentaron el período de dispersión; aproximadamente la misma cantidad de semillas tardó siete semanas.

En los climas húmedos y fríos las semillas de las coníferas, particularmente de los abetos y pinabetes, son dispersadas típicamente durante muchos meses. En las especies de los pinabetes la dispersión empieza de septiembre a octubre y continúa durante todo el invierno a medida que los conos se desintegran y liberan las semillas. En el pinabete negro los conos son retenidos en el árbol durante muchos años en un estado semiserotino. Estos se abren cuando se presenta un incendio o cuando el clima es cálido y seco. Se mantienen cerrados mientras prevalecen las condiciones frías y húmedas. De esta forma está asegurado un abastecimiento continuo de semillas. Otra ventaja adaptativa es que las semillas no se encuentran todas en el piso forestal cuando se produce un incendio natural que puede destruirlas.

*EL BANCO DE SEMILLAS, ESTADO LATENTE Y GERMINACION.* Las semillas diseminadas en el piso forestal son almacenadas en lo que Harper (1977) denominó el banco de semillas, durante un período corto o prolongado, hasta que germinan (Figura 3.9). Las semillas de muchos árboles forestales llegan al piso forestal en un estado no germinable o latente. Permanecen en esta forma en el banco de semillas hasta que las condiciones internas y externas

son favorables para la germinación. Las semillas de algunas especies arbóreas son capaces de germinar inmediatamente después de la dispersión y se ubican directamente en un banco de semillas activas (Figura 3.9). Comparando las semillas de los pastos y las plantas herbáceas con las de los árboles es poco frecuente que estas últimas se encuentren en el banco de semillas de estado latente (Harper, 1977). El período de residencia de las semillas viables de los árboles en el piso forestal es relativamente corto, debido a que al permanecer durante un tiempo mayor son comidas por los animales y se descomponen con facilidad.

Las semillas de algunas especies, particularmente aquellas diseminadas en la primavera (por ejemplo, álamo del este y arce plateado) germinan rápidamente unos pocos días o semanas después de que han sido diseminadas.

Para germinar las semillas viables: 1) absorben agua; 2) activan los procesos metabólicos, y 3) inician el crecimiento del embrión. Se dice que las semillas de las especies que no satisfacen estos requerimientos (o sea que bloquean cualquiera de estas funciones) están en estado latente.

En las especies con semillas que no tienen un estado latente, éstas se adaptan típicamente a determinadas condiciones favorables a la germinación inmediatamente después de la dispersión. Este es el caso de las semillas diseminadas en primavera, como las especies que se encuentran en el plano de inundación de los ríos. También en muchas especies de pinos, especialmente el grupo de pinos de madera dura (incluyendo al pino jack, pino retorcido, pino de Virginia, pino ponderosa, pino de brea y pino de hoja larga) las semillas no presentan un período de estado latente. Estando altamente adaptados a los incendios forestales, sus semillas germinan rápidamente en un piso afectado por el fuego. En otros grupos, que incluyen a todos los pinos del grupo de pinos suaves (pino blanco americano, pino azucarero, pino cembro euro-

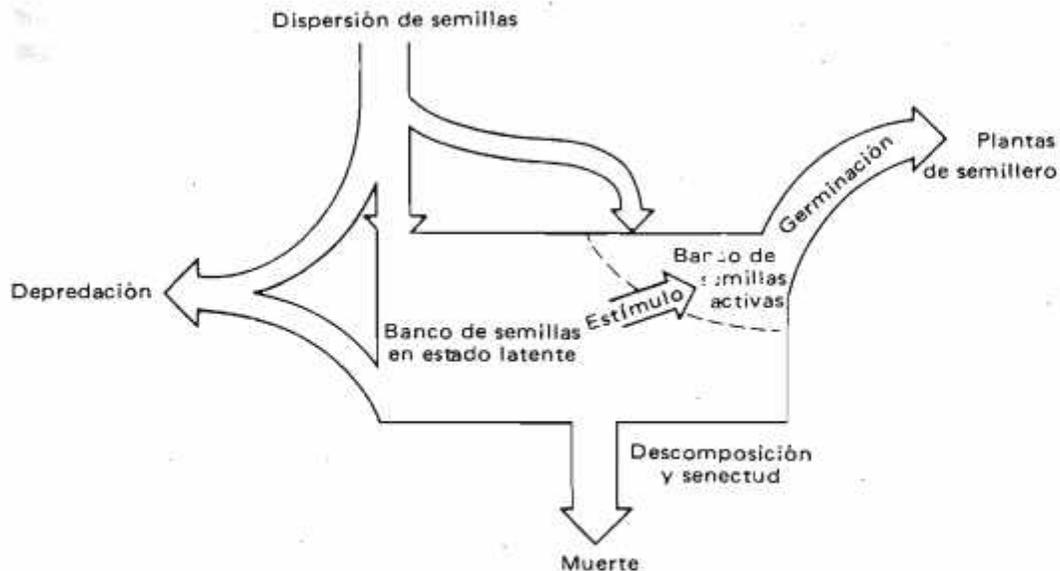


Figura 3.9

Modelo conceptual del banco de semillas y las dinámicas de su población. (Modificado de Harper, 1977; Copyright John L. Harper)

peo, entre otros) presentan un marcado período de estado latente aunque también son especies dependientes de los incendios.

Durante la interrupción del estado latente los cambios morfológicos y fisiológicos deben producirse antes de que la semilla sea capaz de germinar. Para las semillas que se depositan en la última parte de la primavera o posteriormente en el piso forestal estos cambios se realizan lentamente, y germinan normalmente en la siguiente primavera. Sin embargo, algunas especies, entre las que se encuentran el tilo americano, el fresno blanco y el cerezo negro, pueden requerir períodos mucho más prolongados antes de que satisfagan sus requerimientos de estado latente. De esta forma, sus semillas son almacenadas en el banco de semillas de estado latente durante varios períodos y germinan 1, 2 e incluso 3 años después de la diseminación. Algunas coníferas del norte y de determinadas elevaciones (pinos suaves, abeto Douglas, algunos abetos y pinabetes) pueden germinar también en el segundo año posterior a la diseminación. Las semillas de muchas especies de arbustos (*Ribes*, *Rhus*, *Ceanothus* y muchas especies achaparradas) pueden ser almacenadas durante muchos años en el suelo y germinar vigorosamente después de un incendio.

En este punto es necesario hacer hincapié en la gran variación que se presenta en los diversos factores, particularmente en el tamaño de las semillas y en el medio ambiente dentro del semillero, que afectan el estado latente de las semillas dispersas fuera de estación, que germinan durante un período que puede durar semanas o incluso años.

El tamaño y el peso de las semillas varía en gran medida entre los individuos pertenecientes a la misma especie e incluso marcadamente dentro del mismo árbol. Por ejemplo, la variación de peso por semillas al doble o al triple es común en las especies de pinos. El tamaño y el peso pueden afectar la distancia de dispersión relacionándose con la acción de los animales, la penetración en el piso forestal y los requerimientos internos para romper el estado latente o para el crecimiento temprano. Las condiciones para el semillero y el micro-medio ambiente donde residen las semillas están estrechamente relacionadas y las que se encuentran en el mismo banco de semillas de estado latente se ven afectadas en la misma forma. Así, el tiempo de germinación durante la primavera puede ser de varias semanas y en muchas especies las semillas pueden no germinar hasta la siguiente primavera.

Las presiones de la selección adaptativa han favorecido diversos tipos de mecanismos en el estado latente, en una forma u otra, en por lo menos dos tercios de los árboles americanos (USDA, 1974). Satisfaciendo los requerimientos de estado latente, de tal forma que germinen bajo condiciones favorables del medio ambiente para el establecimiento, las semillas experimentan diversos cambios morfológicos y fisiológicos. La absorción de agua y oxígeno puede ser prevenida por una dura cubierta impermeable, como en muchas especies leguminosas (por ejemplo, algarrobo negro y tilo americano). La rotura o disolución del pericarpio facilita la germinación.

Un embrión inmaduro puede ser el resultado de condiciones desfavorables durante la germinación y pueden tomar lugar los cambios morfológicos para completar el embrión o prepararlo antes de que ocurra la germinación. Además los cambios fisiológicos son necesarios normalmente en el cotiledón

del embrión o endosperma antes de que sean activados los procesos metabólicos. En la naturaleza las condiciones de humedad y baja temperatura del piso forestal durante períodos que duran desde semanas a meses actúan para eliminar los inhibidores de la germinación, incrementar los reguladores del crecimiento que son promotores de la germinación y crear condiciones internas favorables.

Para acelerar artificialmente el proceso germinativo se han empleado muchos tratamientos y técnicas, entre los que se incluyen mecanismos abrasivos o tratamientos químicos de las cubiertas de las semillas y estratificación; colocar a las semillas a bajas temperaturas (1-5°C) y condiciones de humedad desde una semana a cuatro meses. El USDA (1974) presentó un tratado comprensivo de los requerimientos para la interrupción del estado latente y la estimulación de la germinación para las especies de Estados Unidos y muchas otras introducidas.

Que las semillas estén completas y sean viables es un requisito para la germinación. Muchos casos que muestran un tamaño normal pueden contener sólo un endosperma encogido y el embrión. Las llamadas semillas "vacías" a menudo son el resultado de la falta de polinización, de la falla de la fertilización ocurrida después de la polinización o, como en el caso de los pinos, de la unión de genes letales o subletales en la época de la fertilización (Sarvas, 1962). Además, las semillas sanas o completas pueden ser no viables, o sea estar en un estado latente profundo o ser particularmente incapaces de germinar. Los porcentajes más altos de semillas completas aparentemente se presentan en los años de mayor producción. Por ejemplo, Curtis (1959) encontró un 37 por ciento de las semillas completas del arce azucarero en los años de máxima producción (promedios de 9.5 millones de semillas por ha) mientras que sólo el 11 por ciento estaban completas en los años de producción intermedios y en los pobres (promedio de 770,000 semillas por ha).

El período de estado latente varía entre los árboles individuales en una población local y entre las razas de una especie. En general las razas más boreales requieren períodos más prolongados para satisfacer los requerimientos del estado latente con respecto a las razas del sur. Esto ha sido demostrado para el arce azucarero (Kriebel, 1958), nogal satinado (Wilcox, 1968) y sicomoro (Webb y Farmer, 1968).

*ESTABLECIMIENTO.* Durante la germinación las plantas leñosas echan raíces, tallos y hojas y de esta manera las plantas de semillero se relacionan con su medio ambiente. Dentro de los miles o millones de plantas que se forman o aparecen poco después de la germinación se considera establecidas a las pocas que sobreviven y exhiben un crecimiento vigoroso. El período de establecimiento toma típicamente de 1 a 3 años o en algunos casos más, dependiendo de las especies y de las condiciones del lugar.

El establecimiento es, dentro de las etapas simples, la más crítica en la historia vital de un individuo. Como se indicó en las primeras secciones, la mayoría de las adaptaciones se realizan para permitir a las especies producir y dispersar las semillas de una manera tal que muchas plantas de semillero tengan una mayor probabilidad de encontrar condiciones favorables y sobrevivir.