

Factores que inciden en la germinación de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) del bosque xérico

Factors affecting germination of *Araucaria araucana* (Araucariaceae) seeds from the xeric forest

María Andrea Duplancic^{1,2}, Eduardo Martínez Carretero^{1,3}, Bruno Cavagnaro⁴, Mario Herrera Moratta¹, Ana Laura Navas Romero¹

Originales: *Recepción*: 09/12/2014 - *Aceptación*: 02/07/2015

RESUMEN

Araucaria araucana es una conífera dioica endémica de la Patagonia de Argentina y Chile. Los árboles femeninos producen semillas grandes que son dispersadas desde febrero a mayo. Aunque se destaca la importancia de esta especie por su valor biológico y cultural, el conocimiento sobre algunos aspectos de su autoecología es limitado, en particular en el extremo xérico de su distribución. Los objetivos de este trabajo fueron evaluar el efecto de la temperatura y de tratamientos pre-germinativos sobre la germinación de semillas del bosque xérico de *A. araucana*. Se trabajó en cámara de crecimiento considerando seis temperaturas, desde 10°C a 35°C, con intervalos de 5°C. Las temperaturas cardinales de germinación mínima y máxima, y las óptimas son, respectivamente: 15°C, 30°C y 25°C. Para evaluar el efecto de tratamientos pre-germinativos se consideraron 5 tratamientos: imbibición en agua destilada, escarificación mecánica total, escarificación mecánica parcial, escarificación química y control. El uso de tratamientos pre-germinativos duplicó el porcentaje de germinación respecto del control. Para maximizar la germinación de semillas de *A. araucana* se recomienda realizar un tratamiento pre-germinativo de imbibición en agua destilada e incubar las semillas a 25°C.

Palabras clave

pehuén, semillas • temperatura • tratamientos pre-germinativos • regeneración • Patagonia Argentina • germinación

-
- 1 Geobotánica y Fitogeografía - IADIZA - CCT Mendoza - CONICET, Av. Ruiz Leal s/n Parque Gral. San Martín, Mendoza. aduplancic@mendoza-conicet.gov.ar
 - 2 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEN). Universidad Nacional de Cuyo.
 - 3 Dpto. Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de San Juan. (FCEfyN, UNSJ).
 - 4 Cátedra Fisiología Vegetal - Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo.

ABSTRACT

A. araucana is a dioecious conifer endemic of Argentina and Chile. Female trees produce large seeds that are dispersed between February and May. Some aspects on the self-ecology of this species, particularly in the xeric forest and in its eastern border of distribution, remain yet under study. The objectives of this study were to evaluate the effect of temperature and pre-germinative treatments on germination of *A. araucana* seeds from the xeric forest. Temperature effect was assessed in growth chambers considering six temperatures levels from 10°C to 35°C, with intervals of 5°C. Cardinal minimum, maximum and optimal germination temperatures were 15°C, 30°C and 25°C, respectively. Pre-germinative treatment effect was assessed considering five treatments: imbibition, complete mechanical scarification, partial mechanical scarification, chemical scarification and control. The use of pre-germinative treatments doubled the percentage of germination as regards the reference control. To maximize the germination of seeds of *A. araucana* is recommended the use of a pre-germinative treatment of imbibition in distilled water and incubate the seeds at 25°C.

Keywords

pehuén • temperature • pre-germinative treatments • regeneration • Patagonia • seed germination

INTRODUCCIÓN

El género *Araucaria* consta de 19 especies que se distribuyen en el hemisferio sur, en regiones de clima tropical, subtropical y templado en Sudamérica, Australia, Nueva Guinea y Nueva Caledonia (10). Son árboles que destacan por sus troncos rectos y largos que sostienen copas simétricas. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (pehuén) puede alcanzar 30 metros de altura, 2 metros de diámetro de tronco y edades varias veces centenarias.

Los bosques de *A. araucana* se desarrollan en los piedemontes andinos del suroeste de Argentina, siguiendo una franja angosta entre los 37°43' S y los 40°23' S, y en el centro-sur de Chile. En Argentina se reconocen dos tipos de bosque: el húmedo, distribuido en forma más o menos continua en los flancos orientales de la Cordillera Principal y el xérico, hacia el contacto con la estepa patagónica,

en bosquetes aislados (8, 21). Así, estos bosques crecen en clima de régimen mediterráneo, dentro de un amplio rango de precipitaciones, superiores a los 2000 mm/año en el área andina a menos de 200 mm/año hacia el contacto con la estepa (6, 32).

A. araucana es una especie de alto valor de conservación tanto en Argentina como en Chile, donde ha sido declarada Monumento Natural. Desde 2001 se encuentra incluida en el listado de CITES (Convención Internacional de Tráfico de Especies Silvestres), dentro del Apéndice I principalmente debido a la disminución de su área de distribución (4).

Se considera que esta especie alcanza la madurez sexual cerca de los 20-30 años de edad (27, 28), aunque en el sector xérico la diferenciación sexual se produciría a partir de los 75-100 años (20).

Las semillas grandes presentan ventajas para el establecimiento y la supervivencia en los primeros estadios (2, 26) mientras que ciertas desventajas pueden asociarse a menor distancia de dispersión y mayor riesgo de predación (22).

La lluvia de semillas, dispersadas por gravedad (barocoría), puede alcanzar hasta 13 metros desde el árbol materno, aunque posteriormente pueden ser transportadas más lejos por aves y mamíferos (33, 35, 38, 39).

Las semillas de esta especie son recalcitrantes, lo cual implica otras limitaciones para la regeneración (12). En estas semillas el embrión mantiene la actividad metabólica durante toda la ontogenia y emerge de los tejidos seminales poco después de la dispersión, por lo que en condiciones naturales pueden germinar rápidamente y no persisten en el banco (12, 13).

La dinámica de los bosques de *A. araucana* ha sido asociada a grandes perturbaciones ambientales como incendios, vulcanismo y movimientos en masa (3, 16, 18, 40).

El establecimiento de plántulas está limitado por la ocurrencia de eventos de gran producción de semillas (masting), la depredación de semillas pre y post-dispersión y las características del sotobosque (8, 35, 36).

En el bosque húmedo la producción de semillas es el factor limitante para la regeneración en períodos intermasting. Superado un umbral mínimo de producción de conos a nivel poblacional, la depredación de semillas regula la magnitud del establecimiento de plántulas. Sin embargo, se ha demostrado que la regeneración está limitada a micrositios favorables para la germinación, y se ajustaría al modelo Janzen-Connell de establecimiento de plántulas alrededor del árbol madre (36).

A escala local, existen diferencias entre los niveles de regeneración en ambientes

con distintos estados de perturbación, ya sea por actividad ganadera y/o aprovechamiento silvícola. Además, se ha observado que la regeneración en las zonas perturbadas es mayormente asexual, mientras que en las zonas con mejor estado de conservación la regeneración es principalmente por semilla (31, 33, 34, 41). En el bosque xérico se presenta este cambio de estrategia reproductiva donde más del 90% de la regeneración sexual fracasa entre el primer y segundo año por diversas causas como predación, pisoteo y limitantes ambientales, mientras que la regeneración asexual representa el 37,6% de los nuevos individuos (8).

Para una especie, el rango de temperaturas en las cuales se produce la germinación coincide con los intervalos de temperatura que caracterizan a la época del año más favorable para el establecimiento, aunque esto puede variar entre años y a lo largo del área de distribución (1, 13, 24, 25).

En un ensayo prospectivo (7) se registró aumento en los porcentajes de germinación con el incremento de la temperatura, aunque estos fueron variables entre individuos de una misma población; sin embargo, en el bosque xérico se registraron valores menores de germinación que los informados para poblaciones del bosque húmedo (7).

Otro factor que influye en la germinación es la presencia de tegumentos seminales impermeables que impiden la entrada de agua al embrión, imponiendo restricción física, o bien permiten la imbibición, pero implican resistencia mecánica a la expansión del embrión (13, 19, 25).

La presencia de la testa semi-leñosa en las semillas de *A. araucana* genera resistencia mecánica al crecimiento del embrión, por lo que cualquier tratamiento que debilite los tegumentos seminales aumentaría el porcentaje de germinación.

Aunque la especie ha sido ampliamente estudiada en poblaciones de bosque húmedo (3, 11, 14, 17, 31, 33, 35, 36, 37, 40, entre otros), son escasos los estudios en el extremo xérico de su distribución. La regeneración sexual de *A. araucana* en el bosque xérico está regulada por la producción de semillas, su capacidad germinativa y depredación pre y post-dispersión. Conocer las condiciones para optimizar la germinación tiene amplias aplicaciones en técnicas de viverización, restauración y conservación.

Objetivo

Evaluar el efecto de la temperatura y de tratamientos pre-germinativos sobre la germinación de semillas del bosque xérico de *A. araucana*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron semillas de las localidades de Cavihue (37°50' S, 70°58' W), Chenque-Pehuén (38°06' S, 70°52' W) y Primeros Pinos (38°52' S, 70°34' W), Provincia de Neuquén, en el período estival 2011-2012. Estas localidades se encuentran en el extremo xérico de la distribución de la especie, y son similares en sus características ambientales y en la estructura de sus bosques.

Las semillas fueron conservadas en oscuridad, a 4°C, en bolsas plásticas perforadas para evitar la deshidratación hasta el momento de realizar los ensayos en la primavera siguiente (máximo cinco meses).

Para evaluar la respuesta a la temperatura se trabajó con semillas intactas en cámaras de crecimiento a temperatura constante, considerando seis tratamientos: 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C y 35°C.

Se trabajó en cámaras sin control de humedad relativa ni de fotoperíodo, permitiendo la exposición a luz artificial diariamente al momento del recuento de semillas germinadas y del riego.

Para evaluar el efecto de tratamientos pre-germinativos, se aplicaron los siguientes tratamientos: imbibición en agua destilada durante 24 horas (I), escarificación mecánica total (EMT, eliminación completa de la cubierta seminal de forma manual), escarificación mecánica parcial (EMP, raspado con lija de la cubierta seminal), escarificación química con ácido sulfúrico concentrado (98%) durante 15 minutos y posterior lavado intenso con agua destilada (EQ) y control (C) sin tratamiento pre-germinativo.

Posteriormente todas se incubaron en sala de germinación a 23°C, teniendo en cuenta la temperatura del área de procedencia de las semillas y de acuerdo con la disponibilidad de laboratorio. Al no contar con suficiente material debido a la alta variabilidad interanual en la producción de semillas y al hecho de que son recalcitrantes, se evaluó cada factor por separado antes que la interacción entre factores.

Se emplearon bandejas plásticas de 10×15×3 cm y hojas de papel embebidas en agua destilada, cubiertas con film impermeable para evitar la deshidratación. Se mantuvo el papel humedecido a capacidad de campo constante y se controló cada dos días el número de semillas germinadas, tomando como criterio de germinación la emisión de la radícula con una longitud de 2 mm. El ensayo duró 30 días para respuesta a la temperatura y 40 días para tratamientos pre-germinativos (cuando se observaron indicios evidentes de descomposición).

Para el control de hongos se aplicó fungicida (Captan 1g/L y Carben-dazim 1mL/L) y se cambió regularmente el papel.

En todos los casos se realizaron 4 réplicas de 15 semillas por tratamiento.

Se calculó la capacidad germinativa (G: porcentaje de germinación) y el tiempo medio de germinación (MT: tiempo promedio en días para alcanzar la germinación máxima del lote de semillas) (30).

Se evaluó el efecto de las temperaturas y tratamientos mediante test paramétricos (ANOVA) y se realizó comparaciones de medias *a posteriori* (DGC) utilizando el software INFOSTAT versión 2011. Se comprobaron los supuestos de normalidad (test de Shapiro-Wilks modificado) y homogeneidad de las varianzas (prueba de Levene).

Cuando no se cumplió con los supuestos se empleó el test de Kruskal- Wallis.

RESULTADOS

Respuesta a la temperatura

Las temperaturas cardinales para la germinación de semillas de pehuén abarcan

desde 15°C a 30°C, siendo el óptimo (máximo porcentaje promedio de germinación) a 25°C. A 10°C y 35°C no ocurre germinación (tabla 1), por lo que estos tratamientos no fueron tenidos en cuenta para los análisis estadísticos. Considerando sólo el rango de las temperaturas cardinales, se observó diferencias significativas entre el porcentaje de germinación a 15°C con respecto a 20°C y 25°C, que no difieren entre sí ni con el tratamiento a 30°C. El tiempo medio de germinación fue similar para todo el rango de temperaturas cardinales, entre 17 y 23 días (tabla 1).

En la figura 1 (pág. 76) se muestra la evolución del porcentaje acumulado de germinación en el tiempo, lo que permite evaluar el comportamiento germinativo de la cohorte de semillas a distintas temperaturas.

Las semillas comienzan a germinar a partir del décimo día desde el inicio del ensayo, independientemente de la temperatura. A 15°C la tasa de germinación es constante y muy baja durante todo el ensayo.

Tabla 1. Valores medios y desvío estándar (entre paréntesis) para el porcentaje de germinación (G) y el tiempo medio de germinación en días (MT) para ensayos de germinación de semillas de *A. araucana* a distintas temperaturas. Letras iguales no difieren significativamente (G: prueba de Kruskal Wallis H=8,31; p=0,0348 y MT: ANOVA F=3,27; p=0,0628).

Table 1. Mean values and standard deviation (in parentheses) for germination percentage (G) and mean germination time in days (MT) of *A. araucana* seeds at different temperatures. Same letters do not differ significantly (G: Kruskal Wallis H=8.31; p=0.0348 and MT: ANOVA F=3.27; p=0.0628).

Temperatura (°C)	G		MT	
10	0		sd	
15	10,00 (6,67)	a	17,33 (3,01)	a
20	26,67 (9,43)	b	22,56 (1,67)	a
25	28,33 (3,34)	b	21,78 (2,57)	a
30	21,67 (6,38)	ab	22,06 (2,38)	a
35	0		sd	

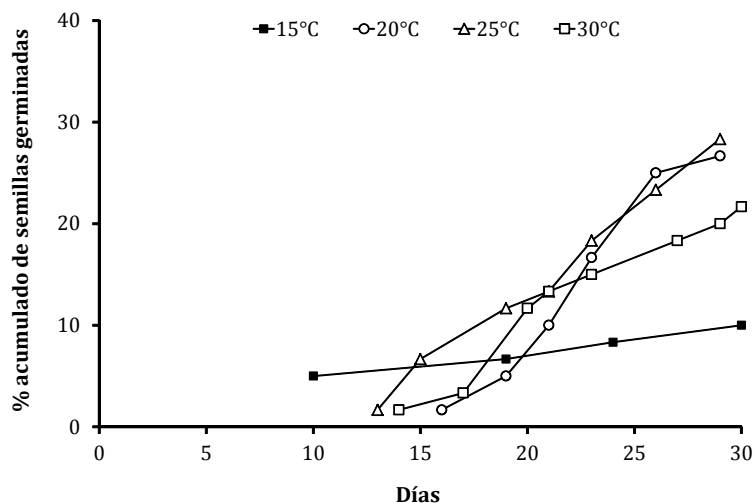


Figura 1. Germinación acumulada (%) de semillas de *A. araucana* a distintas temperaturas (los símbolos corresponden a temperatura de incubación en °C) en función del tiempo (días).

Figure 1. *A. araucaria* seeds: cumulative germination (%) at different temperatures (symbols represent incubation temperatures in °C) versus time (days).

Si bien entre 20°C y 30°C el porcentaje de germinación máximo alcanzado es similar, la pendiente de las curvas (es decir las tasas de germinación) son diferentes entre las distintas temperaturas evaluadas. A 20°C se observa un incremento de la tasa de germinación entre los 20 y 25 días, a 25°C una tasa elevada y constante durante todo el ensayo y a 30°C un incremento de la tasa entre los días 15 y 20, que luego disminuye.

Tratamientos pre-germinativos

Se encontró diferencias significativas (ANAVA $F=5,92$; $p=0,0046$) entre el control y los tratamientos imbibición, escarificación mecánica parcial, escarificación mecánica total y escarificación química, las cuales no presentaron diferencias entre sí (tabla 2, pág. 77).

La aplicación de cualquier tratamiento pre-germinativo duplicó el porcentaje de

germinación respecto del control (figura 2, pág. 77). El máximo porcentaje de germinación se alcanzó en el tratamiento escarificación mecánica total, con la desventaja que en estas semillas la descomposición por ataque de hongos fue muy rápida (20 días).

El tiempo medio de germinación varió según la aplicación de los distintos tratamientos (tabla 2, pág. 77).

En el control el tiempo promedio para alcanzar la germinación máxima fue de 28 días.

El menor tiempo resultó con la completa eliminación de la cubierta seminal (EMT), y fue de casi 9 días.

El empleo de ácido no produjo diferencias en el tiempo medio de germinación respecto del control, mientras que tanto la imbibición como la escarificación mecánica parcial redujeron el tiempo medio de germinación entre 5 y 7 días respecto del control (tabla 2, pág. 77).

Tabla 2. Valores medios y desvío estándar (entre paréntesis) para el porcentaje de germinación (G) y el tiempo medio de germinación en días (MT) de semillas de *A. araucana* sometidas a distintos tratamientos pre-germinativos (I: imbibición, EMP: escarificación mecánica parcial, EMT: escarificación mecánica total, EQ: escarificación química y C: control). Letras iguales no difieren significativamente (G: ANAVA F=5,92; p=0,0046 y MT: ANAVA F= 18,34; p<0,0001).

Table 2. Mean values and standard deviation (in parentheses) for germination percentage (G) and mean germination time in days (MT) of *A. araucana* seeds under different pre-germinative treatments (I: imbibition, EMP: partial mechanical scarification, EMT: complete mechanical scarification, EQ: chemical scarification and C: control). Same letters do not differ significantly (G: ANOVA F=5.92; p=0.0046 and MT: ANOVA F=18.34; p<0.0001).

Tratamiento	G		MT		
I	45,00	(8,39)	b	23,06 (4,84)	c
EMP	50,00	(11,55)	b	21,00 (4,37)	c
EMT	50,00	(12,77)	b	8,78 (1,68)	d
EQ	40,00	(7,70)	b	29,22 (3,51)	e
C	21,67	(6,38)	a	28,27 (3,93)	e

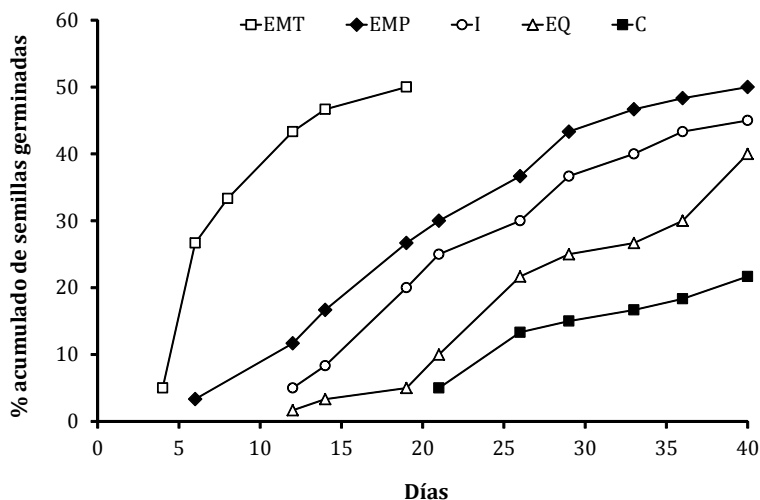


Figura 2. Germinación acumulada (%) en función del tiempo (días) para semillas de *A. araucana* sometidas a distintos tratamientos pre-germinativos (I: imbibición, EMP: escarificación mecánica parcial, EMT: escarificación mecánica total, EQ: escarificación química y C: control).

Figure 2. *A. araucaria* seeds: cumulative germination (%) versus time (days) under different pre-germinative treatments (I: imbibition, EMP: partial mechanical scarification, EMT: complete mechanical scarification, EQ: chemical scarification and C: control).

En cuanto a la evolución de las tasas de germinación para cada tratamiento pre-germinativo (figura 2, pág. 77) se observó que en el control las semillas comenzaron a germinar a partir del día 20.

Para la EMT, la germinación comienza en los primeros cinco días con una tasa muy elevada al principio, durante 10 días aproximadamente, a partir de entonces cae y no se observa nuevas germinaciones debido a la descomposición total de las semillas.

Las curvas para EMP e I son muy similares en cuanto a sus pendientes, con la diferencia que las semillas comienzan a germinar antes en EMP; entre los días 30-35 ambas curvas se acercan a la asíntota.

En el tratamiento EQ el porcentaje máximo alcanzado es similar a los otros tratamientos, la tasa de germinación inicial es muy baja los primeros días y luego aumenta entre los días 20-25, donde se ameseta durante aproximadamente 10 días, para volver a incrementarse hacia el final del ensayo.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La reproducción mediante semillas asegura la permanencia, expansión y diversidad genética de las poblaciones vegetales y depende tanto de características propias de las semillas (viabilidad, vigor, etc.) como del éxito de los distintos estadios durante el crecimiento, hasta el establecimiento de los nuevos individuos.

El rango de temperaturas donde se produce germinación de semillas de pehuén fue de 15°C a 30°C.

Aunque no se detectó diferencias significativas, la temperatura a la cual se alcanzó el máximo porcentaje de germinación fue de 25°C (temperatura óptima).

La temperatura media del mes más cálido (enero) del ambiente estudiado es de 19,8°C (6), mientras que el valor medio registrado a campo en verano en el bosque xérico (período 2012-2013, datos propios) fue de 23°C.

En ambientes estacionales como los que corresponden a los bosques de pehuén, la temperatura es un buen indicador de la época del año donde se dan las condiciones ambientales apropiadas para la germinación, por ejemplo la combinación de temperatura y humedad favorable (13).

Las semillas de *A. araucana* que permanecieron sin germinar en el ensayo a 35°C presentaron efectos deletéreos como ennegrecimiento (enmohecimiento) y ablandamiento. Estos efectos también se observaron para otras especies con semillas con cubiertas duras como *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis*, que al ser incubadas a 45°C producen la protrusión de la radícula de algunas semillas, pero luego no siguen creciendo, tomando un aspecto ennegrecido y acuoso (5).

En un ensayo con semillas de *Prosopis ferox* (semillas grandes) se detectó que la germinación no se produce a menos que las semillas se escarifiquen ya sea mediante tratamientos químicos o mecánicos (29).

En este ensayo se observó curvas de germinación acumulada que muestran tendencia a la asíntota para los tratamientos EMP e I.

En los otros tratamientos, incluso el control, se observaron tasas positivas hacia el final del ensayo, por lo que probablemente los porcentajes máximos alcanzados estuvieron limitados por la descomposición de las semillas. Sería de interés procurar extender la duración de los ensayos incrementando las medidas de control de hongos, incluir reemplazo de semillas afectadas, etc.

La EQ, si bien las semillas fueron lavadas cuidadosa e intensamente con agua destilada, permite pensar en un efecto inhibitor sobre la germinación, que aparentemente se reduce a lo largo del ensayo por la dilución del posible ácido residual con los sucesivos riegos, aunque la cubierta seminal mantiene la restricción mecánica.

La eliminación completa de la cubierta seminal (EMT) presentó la desventaja de la rápida descomposición de la sustancia de reserva, por lo que no se recomienda. Los tratamientos de escarificación mecánica (EMT y EMP) alcanzaron las mejores tasas de germinación, por mejor imbibición y ruptura de la restricción mecánica que genera la testa semileñosa a la expansión del embrión.

En condiciones naturales, y en particular en la zona de procedencia de las semillas, caracterizada por la presencia de afloramientos rocosos donde se instala el pehuén, la escarificación mecánica puede darse por el golpe de las simientes contra el sustrato rocoso en la dispersión, o al ser arrastradas por el agua o nieve. Además, la acción de bacterias y hongos que en laboratorio produjo efectos indeseables, a campo podría favorecer la germinación al aumentar la permeabilidad de los tegumentos seminales al agua (25).

El tratamiento de imbibición presentó buenos resultados en cuanto a tasas y porcentajes, indicando que la disponibilidad hídrica es crucial para la germinación, particularmente en cuanto a su estocabilidad, ya que luego de la dispersión, al producirse la imbibición se desencadenan los mecanismos metabólicos y fisiológicos de la germinación.

En el caso de *A. araucana* el impedimento mecánico para la protrusión de la radícula resultaría el factor determinante del éxito de la germinación.

En el presente estudio la aplicación de tratamientos pre-germinativos duplicó el porcentaje de germinación de semillas de *A. araucana* respecto del control.

Para incrementar la germinación se recomienda la imbibición en agua destilada por 24 h, ya que es un tratamiento sencillo, no costoso y tan efectivo como los otros ensayados, evitándose el daño químico por tratamiento con ácido y el tiempo que implica la escarificación mecánica.

Considerando la efectividad de los tratamientos pre-germinativos, resultaría conveniente en períodos de alta producción de semillas evaluar la interacción entre los factores temperatura y tratamientos pre-germinativos.

En el bosque xérico la regeneración sexual es reducida (8, 14, 15, 23), a pesar de que en condiciones controladas de laboratorio las semillas son capaces de germinar, sugiriendo que la disponibilidad hídrica para lograr la imbibición y ruptura de los tegumentos de la semilla sería un factor limitante en ambientes xéricos, no así en húmedos. Esto permite pensar que la combinación de factores como la baja capacidad germinativa, semillas más pequeñas y por lo tanto menos adaptadas a condiciones estresantes, fuerte presión de granivoría, entre otros, son factores que regulan el establecimiento de plantas de pehuén por semillas, por lo que en este tipo de bosque prospera principalmente la regeneración agámica mediante rebrotes de raíz y epicórmicos. Esto puede tener implicancias respecto de variabilidad genética, reducción del área de distribución, estructura de edades y sexos, adaptaciones locales a condiciones ambientales, etc.; elementos a considerar para el manejo y conservación de los bosques xéricos, los cuales actualmente no se encuentran bajo sistemas de protección.

BIBLIOGRAFÍA

1. Bannister, P. 1976. Introduction to physiological plant ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 273 p.
2. Baraloto, C.; Forget, P.; Goldberg, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *J. Ecol.* 93: 1156-1166.
3. Burns, B. R. 1993. Fire-induced dynamics on *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the southern Andes. *J. Biogeogr.* 20:669-685.
4. CITES (Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres). 2000. Prop. 11.55. Enmienda a los Apéndices I y II. Undécima Reunión de la Conferencia de las Partes. Nairobi, Kenya.
5. Cony, M. A.; Trione, S. O. 1996. Germination with respect to temperature of two Argentinian *Prosopis* species. *J. Arid Environm.* 33: 225-236.
6. De Fina, A. L. 1992. Aptitud agroclimática de la Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires. 402 p.
7. Duplancic, M. A. 2011. Germinación de semillas de *Araucaria araucana* provenientes del bosque xérico nor-patagónico. *Multequina* 20: 113-115.
8. Duplancic, A. 2015. Autoecología de *Araucaria araucana* en el noroeste extra-andino xérico de Patagonia. Tesis de posgrado, Doctorado en Cs Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina. 139 p.
9. Duplancic, M. A.; Martínez Carretero, E. 2013. Vías de regeneración de *Araucaria araucana* en el bosque xérico de Caviahue, Neuquén. XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica, La Plata, Buenos Aires, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48 (Supl.): 62.
10. Enright, N. J.; Hill, R. S.; Veblen, T. T. 1995. The southern conifers—an introduction. In: Enright, N. J.; R. S. Hill (eds), *Ecology of the southern conifers*. Melbourne University Press, Victoria, Australia. 1-9.
11. Fajardo, A.; González, M. E. 2009. Replacement patterns and species coexistence in an Andean *Araucaria*-*Nothofagus* forest. *Journal of Vegetation Science.* 20: 1176-1190.
12. Farnsworth, 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 31: 107-138.
13. Fenner, M.; Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, United Kingdom.
14. Gallo, L. A.; Izquierdo, F.; Sanguinetti, J.; Pinna, A.; Siffredi, G.; Ayesa, J.; Lopez, C.; Pelliza, A.; Strizler, N.; Gonzalez Peñalba, M.; Maresca, L.; Chauchard, L. 2004. *Araucaria araucana* forest genetic resources in Argentina. In: *Challenges in managing forest genetic resources for livelihoods. Examples from Argentina and Brazil*. Vinceti, B.; W. Amaral, & B. Meilleur (Eds.) 105-132. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. Disponible en: <http://www.biodiversityinternational.org/Publications>.
15. Gallo, L.; Marchelli, P.; Pastorino, M.; Izquierdo, F.; Azpilicueta, M. 2005. Especies forestales nativas patagónicas. Programa de Conservación y Utilización de los Recursos Genéticos. *IDIA XXI.* 8: 151-157.
16. González, M. E.; Veblen, T.; Sibold, J. S. 2005. Fire history of *Araucaria*-*Nothofagus* forests in Villarrica National Park, Chile. *J. Biogeogr.* 32: 1187-1202.
17. González, M. E.; Veblen, T. 2007. Incendios en bosques de *Araucaria araucana* y consideraciones ecológicas al madereo de aprovechamiento en áreas recientemente quemadas. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 80: 243-253.
18. González, M. E.; Veblen, T.; Sibold, J. S. 2010. Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana*-*Nothofagus pumilio* stands in the Andean cordillera of south-central Chile. *Austral Ecol.* 35: 597-615.
19. Greco, S. A.; Sartor, C. E.; Villagra, P. E. 2013. Minimum water input event for seedling emergence of three native perennial grasses of the Central Monte desert (Argentina) influenced by the effect of shade and the season of the year. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. Argentina.* 45(2): 197-209.

20. Hadad, M. A. 2013. Análisis florístico-dendrocronológico de los bosques xéricos de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) en el contacto con la estepa patagónica en Neuquén, Argentina. Tesis de posgrado, Doctorado en Cs Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina. 155 p.
21. Hadad, M.; Martínez Carretero, E. 2009. El bosque seco de *Araucaria araucana* en la Patagonia Argentina. XXXII Jornadas Argentinas de Botánica, Huerta Grande, Córdoba, Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot. 44 (Supl.): 110.
22. Harper, J. L.; Lovell, P. H.; Moore, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annual Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.
23. Izquierdo, F. C. 2009. Análisis de la diversidad y diferenciación genética del Pehuén (*Araucaria araucana*). Tesis de posgrado de Magíster en ecología y manejo de sistemas boscosos. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. 68 p.
24. Méndez, E. 2011. Efecto de la temperatura, escarificación y concentraciones de calcio en la germinación de *Gymnocalycium schickendantzii* (F.A.C. Weber) Britton & Rose (Cactaceae). Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. Argentina. 43(2): 103-109.
25. Meyer, B. S.; Andreson, D. B.; Böning, R. H. 1966. Introducción a la fisiología vegetal. Eudeba, Buenos Aires. 579 p.
26. Moles, A. T.; Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. J. Ecol. 92: 372-383.
27. Montaldo, P. R. 1974. La Bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol) Koch. Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación. Mérida, Venezuela. Boletín Técnico N° 46-48: 1-55.
28. Muñoz Ibáñez, R. 1984. Análisis de productividad de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch, en el área de Lonquimay- IX Región. Tesis de grado, Fac. Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile. 98 p.
29. Ortega Baes, P.; De Viana, M.; Sührling, S. 2002. Germination in *Prosopis ferox* seeds: effects of mechanical, chemical and biological scarificators. J. Arid Environm. 50:185-189.
30. Ranal, M. A.; García De Santana, D. 2006. How and why to measure the germination process? Revista Brasil. Bot. 29: 1-11.
31. Rechene, C.; Bava, J.; Mujica, R. 2003. Los bosques de *Araucaria araucana* en Chile y Argentina. Programa de apoyo ecológico (TOEB). Responsable Dr. Martin Tampe. TWF-40s. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Eschborn. 30 p.
32. Roig, F.; Villalba, R. 2008. Understanding climate from Patagonian tree rings. In: J. Rabassa (ed.) The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra Del Fuego, 411-435 p. Developments in Quaternary Science 11 (series ed. J. J. M. VAN DER MEER). Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
33. Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Tesis de posgrado, Doctorado en Biología, Universidad Nacional del Comahue. 135p.
34. Sanguinetti, J.; Maresca, L.; Lozano, L.; González Peñalba, M.; Chauhard, L. 2001. Producción bruta de piñones de *Araucaria* y estudio de la regeneración. Informe Programa Pehuén. Segundo Informe Noviembre 2001. INTA-APN. 51p.
35. Sanguinetti, J.; Kitzberger, T. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. Austral Ecol. 33: 78-87.
36. Sanguinetti, J.; Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. Revista Chilena Hist. Nat. 82: 319-335.
37. Schmidt, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de *Araucaria-Lenga* (Chile). Bosque 2(1): 3-11.
38. Shepherd, J. D.; Ditgen, R. S. 2005. Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquén, Argentina. Mastozool. Neotrop. 12(2): 217-226.
39. Shepherd, J. D.; Ditgen, R. S. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. Austral Ecol. 38: 23-32.

40. Veblen, T. T. 1982. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *J. Biogeogr.* 9: 11-28.
41. Zamorano-Elgueta, C.; Cayuela, L.; González-Espinosa, M.; Lara, A.; Parra-Vázquez, M. R. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biol. Conserv* 152: 110-118.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección Provincial de Áreas Naturales Protegidas de Neuquén por el permiso de investigación en el A. N. P. Copahue. A M. Hadad, E. Barrio, M. Almirón, J. Arco, y C. Elmida por su colaboración en el trabajo de campo. A F. Roig por la lectura crítica del manuscrito y a la Cátedra de Fisiología Vegetal-FCA UNCuyo. Este trabajo se realizó con fondos de la ANPCyT (PICT 2679) y del CONICET.