

## Algunas características adaptativas de la flora vascular de los bosques de Tierra de Fuego, Argentina

Sebastià M.T., Gutiérrez E.

in

Bellot J. (ed.).  
Jornadas sobre las bases ecológicas para la gestión en ecosistemas terrestres

Zaragoza : CIHEAM  
Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 3

1989  
pages 83-87

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=CI000511>

To cite this article / Pour citer cet article

Sebastià M.T., Gutiérrez E. **Algunas características adaptativas de la flora vascular de los bosques de Tierra de Fuego, Argentina.** In : Bellot J. (ed.). *Jornadas sobre las bases ecológicas para la gestión en ecosistemas terrestres.* Zaragoza : CIHEAM, 1989. p. 83-87 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 3)



<http://www.ciheam.org/>  
<http://om.ciheam.org/>

# ALGUNAS CARACTERISTICAS ADAPTATIVAS DE LA FLORA VASCULAR DE LOS BOSQUES DE TIERRA DE FUEGO ARGENTINA

M. TERESA SEBASTIÀ \* y E. GUTIÉRREZ\*\*

\*Dep. Producció Vegetal. ETSE Agrònoms. UPC. Lleida.

\*\*Dep. Ecologia. Fac. Biologia. Univ. Barcelona.

**Key words:** vascular flora, biological spectrum, climatic adaptations, edaphic conditions.

**Abstract:** *SOME ADAPTING CHARACTERISTICS OF THE VASCULAR FLORA IN THE FORESTS OF TIERRA DEL FUEGO (ARGENTINA).* Some characteristics of the vascular flora of the forest region in the Argentinian part of Tierra de Fuego are analyzed; the discussion is done in terms of its adaptative significance in relation to climatic and general edaphic conditions, the type of peculiarities under the forest canopy, and the characteristics of the fauna. The biological spectrum is in relation to the climatic conditions of the area, mainly in front of freezing, and to the microclimate of the forest. The predominant physiognomy and the deciduous and the evergreen types of vegetation are related to those factors mentioned above and to the soil-plant nutrient dynamics. The floral biology and the pollination spectra are in relation to the low density and diversity of the unespecialized insects. May be this, the advantages of colonization and the low density of species in the understory are the cause of the so high proportion of autogamous and the low number of dioecious species. Zoochory is the predominant type of fruit dispersion, and can be in relation to the forest type ecosystem and to the high diversity of birds in the island.

## INTRODUCCION

Tierra del Fuego comprende un conjunto de islas situadas en el extremo meridional de Sudamérica, la mayor de las cuales es la Isla Grande, donde se ha efectuado el presente estudio. Dicha isla presenta una polaridad vegetacional; la zona occidental y meridional está ocupada por bosques de *Notho-*

*fagus pumilio*, caducifolio, en la parte interior, y de *N. betuloides*, perennifolio, en la franja oceánica externa. Esta distribución va ligada a un gradiente climático que hace que el bosque perennifolio se desarrolle en la parte más lluviosa de la isla.

Se analizan una serie de características morfológicas y funcionales de la flora vascular de los

bosques fueguinos, consideradas de valor adaptativo. Los resultados han sido obtenidos principalmente a partir del análisis de 34 censos de vegetación realizados en tres puntos diferentes de Tierra de Fuego Argentina, uno dominado por bosques de *Nothofagus pumilio*, otro por bosques de *N. betuloides*, y un tercero en el que se alternaban ambos. Como obra florística de referencia se ha tomado la de Moore (1983).

**PRESENTACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS**

**Espectros biológicos**

La forma vital predominante es la hemicriptofítica, hecho típico en las regiones de clima frío, seguida de fanerófitos y caméfitos. Los geófitos no son muy abundantes, a pesar de pasar el invierno protegidos bajo el suelo. En la tabla 1 se presentan los resultados para estos bosques y se comparan con diversos tipos de bosques europeos (Sebastià, 1983; Bolòs, 1987).

te en ecosistemas con el espacio tan estructurado como los forestales (Nakagoshi, 1985; Thompson & Grime, 1979). Por tanto, estas plantas utilizan distintas estrategias para protegerse del frío y las heladas, pero siempre manteniendo un lugar reservado en el espacio.

En climas con el período desfavorable muy severo, los mejor adaptados para la supervivencia son los que permanecen latentes como semillas o bajo el suelo. Así, mientras los hemicriptófitos disponen las yemas vegetativas a ras del suelo y los geófitos permanecen en estado latente en el interior del mismo, los fanerófitos mantienen prácticamente toda su estructura aérea y protegen sus yemas con envueltas más o menos resistentes, permaneciendo inactivos cuando hay riesgo de heladas (Spur & Barnes, 1964). Como este tipo de protección es relativamente endeble, es lógico que el porcentaje de fanerófitos sea bajo. La mayoría de ellos son nanofanerófitos, los cuales tienen más probabilidades de quedar protegidos bajo la nieve; esta es la estrategia que utilizan precisamente los caméfitos.

**TABLA 1.- PORCENTAJE DE FORMAS VITALES DE DIVERSOS ECOSISTEMAS FORESTALES, LOS CALCULADOS EN ESTE TRABAJO PARA LOS BOSQUES FUEGUINOS, Y LOS DE CUATRO TIPOS DE BOSQUES DE CATALUNYA, UNO CENTROEUROPEO Y EL RESTO MEDITERRÁNEOS.**

	Bosques fueguinos	Hayedo de Gresolet	Encinar montano	Encinar típico	Carrascal
Fanerófitos	25	20	35	54	42
Hemicriptófitos	53	58	47	24	21
Caméfitos	11	6	11	9	25
Geófitos	8	12	4	9	10
Terófitos	3	4	3	4	2

Dominan pues las plantas que invierten la mayor parte de la ganancia neta de energía anual en sustancias de reserva (Mooney & Billings, 1960; Jackson & Bliss, 1984) que acumulan durante la corta estación favorable. Cuando llega el buen tiempo, utilizan las reservas para un crecimiento rápido, y sólo después de haberlas repuesto invierten en reproducción, si la estación favorable ese año es suficientemente larga (estrategia de la k). Además, ocupan siempre un espacio fijo, y solo se enfrentan con la recolonización en el momento de la germinación, lo cual constituye una gran ventaja adaptativa (Billings, 1974), especialmen-

Los terófitos son escasos, como corresponde a un tipo de plantas adaptado a un alto grado de abertura de la vegetación y a una baja humedad global (Daget, 1980), que mantienen un elevado coste energético en la reproducción, que presentan una baja competitividad y que cada año deben explorar nuevas posibilidades y completar su ciclo vital (estrategia de la r). Aunque no faltan en las regiones más frías y en las comunidades más expuestas como las tundras árticas y alpinas (Bliss, 1971; Jackson & Bliss, 1984), en las comunidades forestales como las tratadas, la competencia por la luz pasa a ser el factor más importante, de

manera que las anuales censadas fueron localizadas puntualmente en zonas de bosque aclaradas y sometidas a procesos sucesionales inherentes a la propia dinámica interna del bosque.

**Espectros fisionómicos y duración de la hoja de las leñosas**

Al igual que las formas biológicas, las formas fisionómicas de las plantas, muy relacionadas con aquellas, reflejan sus adaptaciones al medio. Las especies herbáceas son muy abundantes (62%) en comparación con las arbóreas y arbustivas, estas últimas proporcionalmente escasas (tabla 2). En las zonas climáticas extremas, las especies leñosas se van enrareciendo.

**TABLA 2.- PORCENTAJES DE ÁRBOLES Y ARBUSTOS SEGÚN LA DURACIÓN DE SUS HOJAS.**

	Total	Arboles	Arbustos
Perennifolios	67	25	42
Caducifolios	33	16.5	16.5

Se aprecia el elevado grado de perennifolios, tanto entre los árboles como entre los arbustos, lo cual probablemente está relacionado con factores tales como la elevada pluviosidad de algunas zonas, que produce un lavado de los nutrientes del suelo (Loveless, 1961; 1962; Monk, 1966; Beadle, 1966), el riesgo de heladas, la salpicadura del agua marina cargada de sales, etc.

**Espectros de polinización**

El porcentaje de especies anemógamas censadas es muy elevado (23%), sobre todo tratándose de un medio forestal. En ello pueden influir factores biogeográficos, pues las islas tienden a presentar una anemogamia elevada (Ehrendorfer, 1979), por efecto de la dispersión de diásporas y colonización del medio insular. Hay que recordar por otra parte que Tierra de Fuego posee un clima subantártico polar ventoso (Carlquist, 1974). Según este autor, la flora de las islas Hawaii presenta un 19.8% de plantas anemófilas, Nueva Zelanda un 29% y la isla de Juan Fernández, muy azotada por el viento, un 34%.

Aunque la entomogamia se presenta frecuentemente (71% de las especies censadas), la proporción de autogamia facultativa entre las especies entomógamas es muy elevada, del orden del 12%;

la proporción de autógamias estrictas también es alta, del 6%.

Según Ehrendorfer (1979), las Angiospermas migradoras a menudo necesitan una polinización menos especializada, por insectos menores, por el viento, o con frecuencia por autogamia, con la ventaja colonizadora de la autopolinización. Pero el espectro encontrado puede estar también en relación con la pobreza de la entomofauna en la zona, sobre todo en cuanto al número total de insectos (Lanfranco, 1977; obs. pers.), típico de los países fríos; además, en las islas tiende a haber pocos insectos polinizadores, aunque aquí su dispersión desde el continente no es difícil. Algunas especies pueden haberse hecho anemógamas secundariamente para dilucidar el problema de la falta de los polinizadores (Carlquist, 1974).

La dominancia de insectos poco especializados hace que la polinización entomógama sea poco efectiva, pues éstos tienen poca especificidad, lo cual se ve agravado por la generalmente baja densidad de las especies. La presencia de *Embotrium coccineum*, polinizado por picaflores, representa una última irradiación de ornitogamia desde las zonas tropicales.

**Biología floral**

Respecto a la simetría floral, en la tabla 3 se aprecia el elevado porcentaje de flores actinomorfas. Este desequilibrio, cuando afecta a las especies entomógamas, puede relacionarse con el hecho de que en general las plantas de simetría radial están menos especializadas respecto a los polinizadores que las bilaterales (Macior, 1974), y éstos suelen ser menos especializados, tratándose sobre todo de moscas (Leppik, 1957). En Tierra de Fuego, los insectos más abundantes son precisamente los dípteros (Lanfranco, 1977; Goodall, 1979), aunque no se tengan datos concretos sobre los de hábitos polinizadores; este grupo no posee adaptaciones especiales para la polinización y liban flores de fácil acceso. Por otra parte, según Wallace (1895), la escasez de flores vistosas en las islas Galápagos y Nueva Zelanda está correlacionado con su pobreza en insectos, condición que se cumple también en la Tierra de Fuego.

En lo que a la sexualidad de las flores respecta, un porcentaje elevado de plantas presentan flores hermafroditas (76%), el 18% son monoicas y un 6% dioicas. Las hermafroditas presentan la ventaja compartida por las monoicas- de que un único individuo es capaz de multiplicarse, una vez ha alcanzado un lugar dado, si es autocompatible.

**TABLA 3.- ESPECTROS DE POLINIZACIÓN EN FUNCIÓN DE LA SIMETRÍA FLORAL.**

Flores actinomorfas	81.0%
entomogamas	65.5%
anemogamas	15.5%
Flores zigomorfas	19.0%
entomogamas	9.5%
anemogamas	9.5%

Una vez llegadas a una isla, muchas especies rompen las barreras genéticas que les impiden autofecundarse, y, para mantener el grado de heterozigosis, también rompen las interespecificas (Carlquist, 1974), de manera que se produce una inestabilidad genética que permite la hibridación. La existencia de un híbrido de *Caltha*, el único conocido en todo el género (Moore & Goodall, 1973), quizás pueda interpretarse en este sentido. Otro ejemplo sería *Acaena*, de difícil diferenciación específica, cuyo comportamiento en este sentido ya ha sido apuntado para Nueva Zelanda (Dawson, 1960).

### Tipos de dispersión

En la tabla 4 se presenta un espectro de frutos clasificados según la dispersión, a partir de diversos autores (Ridley, 1930 in Good, 1974; Molinier & Muller, 1938; Van der Pijl, 1972; Houssar *et al.*, 1980).

Es interesante resaltar el elevado porcentaje de zoocoras. Una causa puede ser la relativa amortiguación del efecto del viento en el interior del dosel arbóreo, que favorece la dispersión dirigida, aunque aquí los vientos son fuertes. Por otra parte, dada la gran riqueza de pájaros que se hallan en la isla, las especies ornitocoras se habrán visto favorecidas en la colonización, sobre todo las especializadas, aunque semillas de pequeño tamaño pueden quedar prendidas entre el barro que se engancha sobre patas y plumas, como ya señaló Darwin (18). Alguno de pájaros pueden retener las semillas durante mucho tiempo (Proctor, 1968), y no debe de haber sido pequeño el papel de las aves transoceánicas en la dispersión a larga distancia (Godley, 1967).

El papel de otros vertebrados en la dispersión zoocora ha debido ser forzosamente menor, por la

**TABLA 4.- PROPORCIONES RELATIVAS DE LOS DISTINTOS TIPOS DE FRUTOS ENCONTRADOS, EN FUNCIÓN DEL TIPO DE DISPERSIÓN.**

Zoocoras	60%
endozoocoras (fruto carnoso)	29%
epizoocoras	20%
con ganchos	17%
con glándulas	3%
diszoocoras	9%
con elaiosomas	3%
Anemocoras	31%
diásporas ligeras	20%
diásporas plumosas	11%
Barocoras	9%

falta casi completa de reptiles y la escasez de mamíferos (Sielfeld et Venegas, 1977), aunque en algún caso estos juegan un pequeño papel, como el zorro gris (Atalah *et al.*, 1980). Posiblemente sean los mamíferos introducidos a gran escala por el hombre los más importantes en este sentido, y así se aprecia que en los lugares transitados por el ganado aumentan las especies epizoocoras, y las gramíneas, que son introducidas también por endozoocoria o accidentalmente.

### CONCLUSIONES

En Tierra del Fuego predominan los hemicriptófitos, y en general las plantas perennes, hecho que se relaciona con la corta duración del período vegetativo que favorece las especies que almacenan sustancias de reserva y solo se enfrentan al problema de recolonización durante la fase de plántula, y con las características peculiares que se producen en el bosque (competencia por la luz y por el espacio).

El carácter insular, junto con la pobreza de la entomofauna y su baja especialización, son los factores que condicionan la poca especialización floral, la dominancia de las especies hermafroditas, seguidas de las monoicas, y la elevada autogamia.

Predominan las especies zoocoras, siendo los principales vectores de dispersión la rica fauna ornitológica y los mamíferos de reciente introducción.

AGRADECIMIENTOS: Al Consejo Superior de Investigaciones Científica de España y al Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Argentina por la concesión de una beca de intercambio científico.

## BIBLIOGRAFIA

- ATALAH, A., SIELFELD, W., VENEGAS, C. (1980). *Antecedentes sobre el nicho trófico de Canis griseus en Tierra del Fuego*. Ans. Inst. Bot. Punta Arenas (Chile) 11: 259-271.
- BEADLE, N.C.W. (1966). *Soil phosphate and its role in molding segments of the australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly*. Ecology 47: 992-1007.
- BILLINGS, W.D. (1974). *Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates*. In: Arctic and alpine environments. Ives & Barry (eds.). Methuen & Co. Ltd. London.
- BLISS, L.C. (1971). *Arctic and alpine plant life cycles*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:405-438.
- BOLÓS, O. (1987). *Cataluña y la Depresión del Ebro*. In: La vegetación de España. Peinado & Rivas-Martínez (eds.). 311-347.
- CARLQUIST, S. (1974). *Island biology*. Columbia Univ. Press.
- DAGET, PH. (1980). *Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative*. (Cas des thérophytes). In: *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Barbault, Blondin & Meyer (eds.). Maloine ed. Paris.
- DARWIN, CH. (1872). *On the origin of species by means of natural selection*. London.
- DAWSON, J.W. (1960). *Natural Acaena hybrids from the vicinity of Wellington*. Trans. Roy. Soc. New Zealand 88: 13-27.
- EHRENDORFER, F. (1979). *Reproductive biology in Island plants*. In: Plants and islands. Bramwell (ed.). Acad. Press. London.
- GOOD, R. (1974). *The geography of the flowering plants*. Longman ed. London.
- GOODALL, R.N. (1979). *Tierra del Fuego*. Ed. Shanamaün. Buenos Aires. 329 pp.
- GOODLEY, E.J. (1967). *Widely distributed species, land bridges and continental drift*. Nature 214: 74-75.
- JACKSON, L.E., BLISS, L.C. (1984). *Phenology and water relations of three plant life forms in a dry tree-line meadow*. Ecology 65: 1302-1314.
- LANFRANCO, D. (1977). *Entomofauna asociada a los bosques de Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser en la región de Magallanes*. I: Monte Alto (Río Rubens, Ultima Esperanza). Ans. Inst. Punta Arenas (Chile) 8: 319-347.
- LEPPIK, E. (1957). *Evolutionary relationships between entomophilous plants and anthophilous insects*. Evolution 11: 466-481.
- LOVELESS, A.R. (1961). *A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves*. Ann. Bot. 25: 168-184.
- LOVELESS, A.R. (1962). *Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly*. Ann. Bot. 26: 551-561.
- MACIOR, L. W. (1974). *Behavioral aspects of coadaptations between flowers and insect pollinators*. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 760-769.
- MOLINIER, R., MÜLLER, P. (1938). *La dissémination des espèces végétales*. Rev. Gén. Bot. 50.
- MONK, C.D. (1966). *An ecological significance of evergreenness*. Ecology 47: 504-505.
- MOONEY, H.A., BILLINGS, W.D. (1960). *The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth*. Am. J. Bot. 47: 594-598.
- MOORE, D.M. (1983). *Flora of Tierra de Fuego*. Anthony Nelson & Missouri Botanical Garden eds. 396 pp.
- MOORE, D.M., GOODALL, R.N. (1973). *Interspecific hybridization in Fuegian Galtha*. Bol. Soc. Argent. Bot. 15: 72-76.
- NAKAGOSHI, N. (1985). *Buried viable seeds in temperate forests*. In: The population structure of vegetation. J. White (ed.). Dr. Junk Publ. Dordrecht. 551-570.
- PROCTOR, V.W. (1968). *Long-distance of seeds by retention in digestive tract of birds*. Science 160: 321-322.
- SEBASTIA, M.T. (1983). *Observaciones sobre la estructura y la ecología de los hayedos del valle de Gresolet (Alt Berguedà)*. Tesis de licenciatura. Univ. Barcelona.
- SIELFELD, W., VENEGAS, C. (1980). *Poblamiento e impacto ambiental del Castor canadensis Kuhl, en Isla Navarino, Chile*. Ans. Inst. Pat. Punta Arenas (Chile) 11: 247-257.
- SPURR, S.H., BARNES, B.V. (1964). *Forest ecology*. Ronald Press. New York.
- THOMPSON, K., GRIME, J.P. (1979). *Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats*. J. Ecol. 67: 893-921.
- WALLACE, A.R. (1895). *Natural selection and tropical nature*. Macmillan & Co. London.
- VAN DER PIJL, L. *Principles of dispersal of higher plants*. Springer-Verlag. Berlin.

AGRADECIMIENTOS: Al Consejo Superior de Investigaciones Científica de España y al Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Argentina por la concesión de una beca de intercambio científico.

## BIBLIOGRAFIA

- ATALAH, A., SIELFELD, W., VENEGAS, C. (1980). *Antecedentes sobre el nicho trófico de Canis griseus en Tierra del Fuego*. Ans. Inst. Bot. Punta Arenas (Chile) 11: 259-271.
- BEADLE, N.C.W. (1966). *Soil phosphate and its role in molding segments of the australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly*. Ecology 47: 992-1007.
- BILLINGS, W.D. (1974). *Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates*. In: Arctic and alpine environments. Ives & Barry (eds.). Methuen & Co. Ltd. London.
- BLISS, L.C. (1971). *Arctic and alpine plant life cycles*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:405-438.
- BOLÓS, O. (1987). *Cataluña y la Depresión del Ebro*. In: La vegetación de España. Peinado & Rivas-Martínez (eds.). 311-347.
- CARLQUIST, S. (1974). *Island biology*. Columbia Univ. Press.
- DAGET, PH. (1980). *Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative*. (Cas des thérophytes). In: *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Barbault, Blondin & Meyer (eds.). Maloine ed. Paris.
- DARWIN, CH. (1872). *On the origin of species by means of natural selection*. London.
- DAWSON, J.W. (1960). *Natural Acaena hybrids from the vicinity of Wellington*. Trans. Roy. Soc. New Zealand 88: 13-27.
- EHRENDORFER, F. (1979). *Reproductive biology in Island plants*. In: Plants and islands. Bramwell (ed.). Acad. Press. London.
- GOOD, R. (1974). *The geography of the flowering plants*. Longman ed. London.
- GOODALL, R.N. (1979). *Tierra del Fuego*. Ed. Shanamaün. Buenos Aires. 329 pp.
- GOODLEY, E.J. (1967). *Widely distributed species, land bridges and continental drift*. Nature 214: 74-75.
- JACKSON, L.E., BLISS, L.C. (1984). *Phenology and water relations of three plant life forms in a dry tree-line meadow*. Ecology 65: 1302-1314.
- LANFRANCO, D. (1977). *Entomofauna asociada a los bosques de Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser en la región de Magallanes*. I: Monte Alto (Río Rubens, Ultima Esperanza). Ans. Inst. Punta Arenas (Chile) 8: 319-347.
- LEPPIK, E. (1957). *Evolutionary relationships between entomophilous plants and anthophilous insects*. Evolution 11: 466-481.
- LOVELESS, A.R. (1961). *A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves*. Ann. Bot. 25: 168-184.
- LOVELESS, A.R. (1962). *Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly*. Ann. Bot. 26: 551-561.
- MACIOR, L. W. (1974). *Behavioral aspects of coadaptations between flowers and insect pollinators*. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 760-769.
- MOLINIER, R., MÜLLER, P. (1938). *La dissémination des espèces végétales*. Rev. Gén. Bot. 50.
- MONK, C.D. (1966). *An ecological significance of evergreenness*. Ecology 47: 504-505.
- MOONEY, H.A., BILLINGS, W.D. (1960). *The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth*. Am. J. Bot. 47: 594-598.
- MOORE, D.M. (1983). *Flora of Tierra de Fuego*. Anthony Nelson & Missouri Botanical Garden eds. 396 pp.
- MOORE, D.M., GOODALL, R.N. (1973). *Interspecific hybridization in Fuegian Galtha*. Bol. Soc. Argent. Bot. 15: 72-76.
- NAKAGOSHI, N. (1985). *Buried viable seeds in temperate forests*. In: The population structure of vegetation. J. White (ed.). Dr. Junk Publ. Dordrecht. 551-570.
- PROCTOR, V.W. (1968). *Long-distance of seeds by retention in digestive tract of birds*. Science 160: 321-322.
- SEBASTIA, M.T. (1983). *Observaciones sobre la estructura y la ecología de los hayedos del valle de Gresolet (Alt Berguedà)*. Tesis de licenciatura. Univ. Barcelona.
- SIELFELD, W., VENEGAS, C. (1980). *Poblamiento e impacto ambiental del Castor canadensis Kuhl, en Isla Navarino, Chile*. Ans. Inst. Pat. Punta Arenas (Chile) 11: 247-257.
- SPURR, S.H., BARNES, B.V. (1964). *Forest ecology*. Ronald Press. New York.
- THOMPSON, K., GRIME, J.P. (1979). *Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats*. J. Ecol. 67: 893-921.
- WALLACE, A.R. (1895). *Natural selection and tropical nature*. Macmillan & Co. London.
- VAN DER PIJL, L. *Principles of dispersal of higher plants*. Springer-Verlag. Berlin.