

Dinámica del banco de semillas de *Paspalum quadrifarium* Lam. en la Pampa Deprimida, Argentina

Laura J Ricci, P Laterra, OR Vignolio y ON Fernández

Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata.
CC. 276. 7620 Balcarce, Argentina.
Unidad Integrada Balcarce (UNMP)- EEA Balcarce (INTA)

RESUMEN

Paspalum quadrifarium, ("paja colorada") puede ser considerada una maleza y un recurso forrajero valioso de los pastizales naturales de la Pampa Deprimida. Las quemadas invierno-primaverales de las comunidades dominadas por esta especie ("pajonales") posibilitan rápidos incrementos de su receptividad ganadera. A fin de contribuir al conocimiento de la demografía de esta especie, se analizó la dinámica del banco de cariopsis, llamadas "semillas" bajo distintas condiciones de fuego y pastoreo. Los resultados indican que: a) Las semillas de paja colorada carecen de mecanismos de dormición; b) El pastoreo sobre pajonales no quemados no afecta la producción de cariopsis de paja colorada; c) El fuego al actuar aisladamente o en combinación con pastoreo, redujo la producción de semillas durante el primer ciclo de crecimiento pos-quema. No obstante, durante el ciclo siguiente, se registró una respuesta compensatoria, en términos de proporción de semillas viables.

Palabras clave. *Paspalum quadrifarium*, fuego, pastoreo, banco de semillas, pastizales naturales.

Seed bank dynamics of *Paspalum quadrifarium* Lam. In the Flooding Pampa

SUMMARY

Paspalum quadrifarium can be considered a weed or an useful forage resource of the Flooding Pampa. When burned during the winter-spring period, the communities dominated by this species ("pajonales") show fast increments in stocking capacity for cattle. To contribute at the demographic knowledge of *Paspalum quadrifarium*, the dynamics of the seed bank was studied under different conditions of burning and grazing. The results suggest that: a) *Paspalum quadrifarium* lack dormition mechanisms; b) grazing didn't affect seed production; c) burning followed by grazing or burning without grazing, reduce seed production during the first post-burn growing cycle. However, during the following cycle, a compensatory response of viable seeds was found since they had an increase.

Key words. *Paspalum quadrifarium*, burning, grazing, seed bank, natural grasslands, pampa.

Recibido el 5 de diciembre de 1994. Aceptado, en versión modificada, el 6 de febrero de 1996

INTRODUCCIÓN

Paspalum quadrifarium (paja colorada) es una gramínea nativa de la Pampa Deprimida (Vervoorst, 1967) donde usualmente se la considera una maleza de los pastizales naturales destinados a la cría de vacunos formando poblaciones muy densas ("pajonales"). En estado natural el ganado tiene muy baja preferencia por ella. Por ese motivo se suele arar el terreno a fin de eliminarla (Vervoorst, 1967), usar herbicidas para intentar su erradicación o realizar quemas invierno-primaverales en forma esporádica a fin de aprovechar su rebrote (Cauhépé, 1990).

Estudios recientes sobre el efecto de quemas controladas durante el invierno seguidas de pastoreo desde octubre a mayo han demostrado que existe un incremento inmediato de la productividad primaria del pajonal (Hidalgo y Latta, 1993), así como de la receptividad ganadera y calidad forrajera de la paja colorada (Cauhépé, 1990). Este incremento de la receptividad permitiría su utilización intensiva en los meses mencionados, el descanso de otros campos naturales y la creación en éstos de reservas de forraje de invierno (Cauhépé, 1990). Además, la quema genera espacios abiertos que son ocupados por otras especies, algunas con buena aptitud forrajera (Deregibus et al., 1989).

Sin embargo, no existe suficiente información sobre los posibles efectos del fuego a mediano y largo plazo en pajonales de *P. quadrifarium*. Este trabajo tiene como objeto el análisis de la estructura del banco de semillas (cariopsis) y su comportamiento germinativo en la situación del pajonal intacto (testigo) o bajo la acción del pastoreo y la quema en forma aislada o combinada. Adicionalmente se compara el impacto de tales situaciones sobre la lluvia de semillas (dispersión de los frutos) en el segundo año pos-quema.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los resultados de este trabajo provienen del mismo experimento ya descrito por Latta et al. (1994), por lo que aquí sólo se consignan sus aspectos fundamentales. Sobre un extremo de un pajonal de paja colorada ubicado en San Ignacio, partido de Ayacucho, provincia de Buenos Aires, se delimitaron cuatro secciones de 0,55 a 0,70 ha, separadas entre sí por cortafuegos de 3 m de ancho. Cada sección recibió uno de los cuatro tratamientos resultantes de la combinación de dos factores (fuego y pastoreo), con dos niveles por factor (con y sin quema, con y sin pastoreo, respectivamente). La quema se aplicó en una única oportunidad, el 11 de agosto de 1990, en tanto que el pastoreo fue continuo desde diciembre de 1990 a mayo de 1991, con una carga de aproximadamente dos equivalentes vaca/ha. El pastoreo se aplicó con un mismo grupo de animales que se desplazaron libremente entre la parcela quemada y no quemada.

En la localidad de Ayacucho, el promedio anual de lluvias de los 10 últimos años fue de 1052 mm. El total de precipitaciones del año 1990 fue de 1304 mm, las del año 1991, 1022 mm y las del año 1992, 1184 mm.

En febrero y diciembre de 1991 se analizó la estructura del banco semillas y en febrero de 1992 se realizaron estimaciones de la lluvia de semillas. El primer muestreo del banco de semillas se realizó inmediatamente después de la primera dispersión pos-quema (18-2-1991). Para ello se tomaron al azar diez muestras de suelo de 638 cm² cada una por cada tratamiento para el estrato superficial (broza y porción superior fácilmente removible con una escobilla) y diez muestras de 24,5 cm² cada una por cada tratamiento, para los tres primeros centímetros de profundidad. Este estrato, fue dividido en dos capas suce-

sivas, A y B, de 1,5 cm de espesor cada una, por debajo del estrato superficial. El poder germinativo de las semillas del estrato superficial fue determinado mediante la incubación en un invernáculo de las muestras de suelo, previamente desagregadas, y extendidas sobre bandejas individuales envueltas en bolsas de polietileno. La temperatura del invernáculo osciló entre 21-26 °C. Se contaron y removieron las semillas germinadas hasta la declinación completa de la tasa de emergencia. El día 45 se extrajeron las semillas no germinadas que aún quedaban. Para ello este sustrato, al igual que los de las capas A y B, se dejó secar, se desagregó y tamizó con un tamiz número 16 a fin de retener las semillas de paja colorada. Estas, fueron puestas a germinar en una cámara a 20 °C con régimen de 8 h de luz y 16 h de oscuridad. Después de un período de aproximadamente veinte días, se estimó la viabilidad de las semillas no germinadas mediante la prueba de tetrazolium (ISTA, 1985).

El segundo muestreo del banco de semillas fue realizado el 5-12-1991, antes de la segunda "lluvia" de semillas posterior a la quema. Para ello fueron tomadas diez muestras de suelo de 157 cm² por cada tratamiento para el estrato superficial (sin broza) y de igual superficie para las capas A y B, tomadas como en el primer muestreo. La densidad de semillas contenidas en la broza fué estimada a partir de un muestreo independiente, consistente en diez muestras de 594 cm² distribuidas al azar en cada tratamiento. Las muestras de suelo de la superficie, A y B, recibieron el mismo proceso anterior de extracción de semillas. Las semillas de la broza fueron separadas de ésta, y a su vez se separaron las llenas de las vanas (formadas sólo por brácteas), con un soplador de semillas (General Seed Blower, Sheet Metal Works, New Brunswick, New Jersey, abertura 15, 2 min. por muestra). Tanto las semillas llenas, separadas de la broza, como las separadas de las

muestras de suelo, fueron puestas a germinar en condiciones similares a las de las capas A y B del primer muestreo. La viabilidad de las semillas no germinadas fue estimada mediante la prueba de tetrazolium. El número de semillas vanas en las muestras de broza se estimó sobre la base de su peso medio individual. Para ello se tomó una muestra de 30 semillas vanas, se pesó y se dividió el peso por el número de semillas. Se realizaron pesadas sucesivas, agregando 10 semillas vanas más en cada pesada. La operación se repitió hasta obtener una estimación del peso medio por semilla constante. Para calcular el número de semillas vanas de la fracción broza, se pesó cada muestra y se dividió su peso por el peso medio de una semilla vana.

La "lluvia" de semillas fue cuantificada a lo largo del segundo período de dispersión pos-quema (año 1992), mediante trampas de semillas (Houle y Payette, 1990), consistentes en latas de 13 cm de diámetro por 15 cm de altura. A fines de diciembre de 1991 se colocaron al azar 10 trampas en cada tratamiento fijadas con estacas a 4 cm sobre la superficie del suelo. Las trampas ubicadas en el tratamiento quemado y pastoreado se protegieron del ganado con jaulas de hierro aseguradas al piso. Las semillas se recogieron de las trampas en febrero de 1992, se separaron las llenas de las vanas en el soplador de semillas y se contaron las semillas llenas. El número de semillas vanas fue estimado utilizando el mismo procedimiento del muestreo anterior para igual fracción de semillas.

Análisis de los Datos

Las comparaciones entre tratamientos para distintas variables se realizaron mediante análisis de la varianza y el test de Tukey de comparación de medias, en los casos en que se verificó uniformidad de varianzas (Prueba de Bartlett). Para la variable densidad total de semillas en el estrato superior del primer

muestreo y las variables densidad total de semillas en los estratos superior y A del segundo muestreo, ambos del banco de semillas, se utilizó el test de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1979), y prueba de comparaciones múltiples a través del STP (Sokal y Rohlf, 1979). Para comparar las variables semillas germinadas y no germinadas del primer muestreo del banco de semillas se utilizó el test de independencia de atributos de Chi-cuadrado (Sokal y Rohlf, 1979). En todos los casos se trabajó con un nivel de significación del 5%.

RESULTADOS

Primer muestreo del banco de semillas

Estrato superior. Las semillas de *P. quadrifarium* encontradas en este estrato, germinaron en una alta proporción (superior al 95%) dentro de los 30 días posteriores a su recolección.

La densidad total de semillas difirió significativamente entre los tratamientos quemados y el resto. No obstante, no se detectaron diferencias significativas entre los distintos tratamientos quemados ni entre los tratamientos no quemados (Fig. 1).

El porcentaje de semillas germinadas y no germinadas (muertas + vanas) no resultó independiente de los tratamientos aplicados. Las diferencias entre los porcentajes observados y esperados se muestran en la Tabla 1. En los tratamientos quemados, el porcentaje de semillas no germinadas fue muy superior a la esperada.

Se registró un porcentaje muy bajo de dormición (0,06 % del total de semillas vivas (germinadas + dormidas) para el testigo y 0,12 % para la parcela pastoreada). En los tratamientos quemados no se encontraron semillas dormidas.

Estrato A. En este estrato la densidad to-

tal de semillas no difirió entre los tratamientos (Fig. 1). La densidad de semillas llenas (dormidas + germinadas + muertas) tampoco difirió entre los tratamientos.

La mayor parte de las semillas de este estrato fueron vanas (76%, 84%, 89% y 96% para los tratamientos testigo, pastoreado, quemado y quemado y pastoreado respectivamente). Sólo se registró germinación en el tratamiento pastoreado (10,4% del total de semillas), tan pronto se le suministraron condiciones adecuadas de temperatura y humedad.

Parte de las muestras que contenían semillas que no habían germinado y a las cuales se debía realizar la prueba de tetrazolium, se extraviaron. En todos los casos en los que

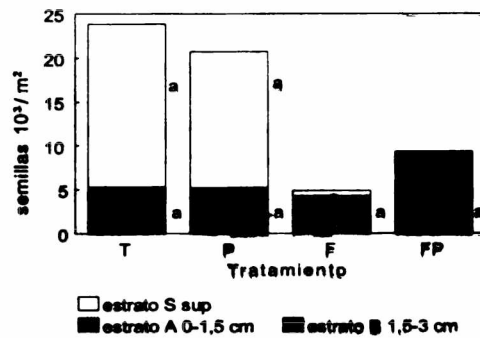


Figura 1. Densidad de semillas en los distintos estratos del primer muestreo (Febrero de 1991) del banco de semillas de paja colorada en un pastizal natural de la Pampa Deprimida bajo distintas condiciones de manejo. T: testigo (sin fuego y sin pastoreo); P: con pastoreo y sin fuego; F: con fuego y sin pastoreo; FP: con fuego y con pastoreo. Dentro de cada estrato letras distintas indican diferencias significativas para $p < 0,05$.

Seed density of different layers of the first sampling of seed bank of *Paspalum quadrifarium* (February 1991) in a natural grassland of the Flooding Pampa under different conditions: T (no grazing nor burning); P (grazed); F (burned); FP (burned and grazed). In the same layer common letters are not significantly different at $p < 0,05$

Tabla 1. Porcentaje de semillas germinadas y no germinadas (vacías + muertas) observados en el estrato superior en el primer muestreo del banco de semillas y valores esperados bajo la hipótesis de independencia entre poder germinativo y condiciones de manejo. T: testigo (sin fuego y sin pastoreo); P: con pastoreo y sin fuego; F: con fuego y sin pastoreo; FP: con fuego y con pastoreo

The percent of germinated and no germinated (empty + death) seeds observed in the upper layer at the first sampling date of the seed bank of *Paspalum quadrifarium*, and expected values according the independence hypothesis between germinability and managing conditions. T (no grazing nor burning); P (grazing); F (burning); FP (burning and grazing).

Tratamiento		Germinadas	No Germinadas
T	observado	98	2
	esperado	97	3
P	observado	97	3
	esperado	97	3
F	observado	93	7
	esperado	97	3
FP	observado	23	77
	esperado	97	3

esta prueba se llevó a cabo, las semillas resultaron muertas (33% de las semillas a ser ensayadas en el tratamiento pastoreado, 10% en el tratamiento quemado y 11% en el tratamiento quemado y pastoreado).

Estrato B. En este estrato la cantidad de semillas halladas fue muy reducida como para efectuar comparaciones entre los tratamientos. No se registró germinación en ningún tratamiento. La mayoría de las semillas encontradas estaban vanas (100%, 89% y 100% para los tratamientos pastoreado, quemado y quemado y pastoreado respectivamente). Las muestras del tratamiento testigo fueron extraídas.

Segundo muestreo del banco de semillas

Estrato superior. La densidad de semillas totales en los tratamientos quemados, fue significativamente menor a la de los tratamientos no quemados (Fig. 2).

No se realizaron otras comparaciones entre los tratamientos no quemados y quemados pues la cantidad de semillas encontradas en estos últimos fue muy pequeña. La mayor parte de la semillas se encontraban vanas: 87%, 71,4%, 86,4% y 76% para los tratamientos testigo, pastoreado, quemado y quemado y pastoreado, respectivamente. El porcentaje de semillas germinadas fue de 6,36 % para el tratamiento testigo y 6,75 % para el pastoreado. El porcentaje de semillas muertas en los tratamientos no quemados fue de 6,38 % y 21,6 % para los tratamientos testigo y pastoreado, respectivamente. En los tratamientos quemados, no se dan porcentajes debido a que la escasez de semillas los hace poco representativos.

Estrato A. La densidad de semillas totales en los tratamientos testigo y pastoreado fue significativamente mayor a la del quemado (Fig. 2). No se realizaron comparaciones con el quemado y pastoreado, debido al escaso número de semillas hallado en él.

Mientras que en los tratamientos quemados la mayoría de las semillas resultaron vanas (88% y 84% para el quemado y, quemado y pastoreado, respectivamente), en los tratamientos donde no se llevó a cabo quema, el porcentaje de semillas vanas fue de 63% para el testigo y 51% para el quemado. Se registró un porcentaje de germinación del 12,3% para el testigo y del 17,3% para el pastoreado, mientras que en los tratamientos quemados no hubo germinación.

Estrato B. En este estrato la cantidad de semillas halladas fue muy reducido como para efectuar comparaciones entre tratamientos.

Trampas de semillas

La densidad de semillas totales y de semillas vanas que se recuperaron de las trampas colocadas durante la segunda floración pos-quema fueron significativamente menores en el tratamiento quemado y pastoreado que en los demás tratamientos. La densidad de semillas llenas en el tratamiento quemado fue significativamente mayor que en los otros tres y en el quemado y pastoreado fue significativamente menor que en los otros tres (Fig. 3).

El análisis de la relación semillas llenas/vacías mostró la existencia de una diferencia significativa en los tratamientos donde se aplicó fuego con respecto a los no quemados. Se encontraron 2,5 veces más semillas llenas por cada vacía en el quemado y 1,5 veces más semillas llenas por cada vacía en el quemado y pastoreado.

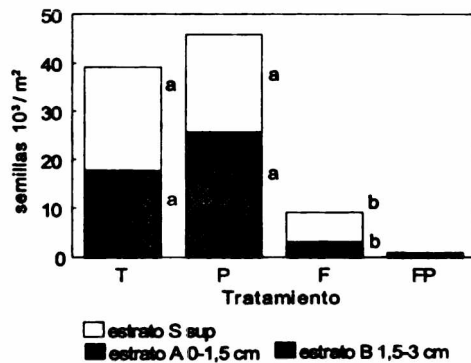


Figura 2. Densidad de semillas en los distintos estratos en el segundo muestreo (diciembre de 1991) del banco de semillas de paja colorada en un pastizal natural de la Pampa Deprimida bajo distintas condiciones de manejo: T: testigo (sin fuego y sin pastoreo); P: con pastoreo y sin fuego; F: con fuego y sin pastoreo; FP: con fuego y con pastoreo. Dentro de cada estrato las letras distintas indican diferencias significativas para $p < 0,05$.

Seed density of different layers of the second sample of the seed bank of *Paspalum quadrifarium* (December 1991) in a natural grassland of the Flooding Pampa under different conditions: T (no grazing nor burning); P (grazing); F (burning); FP (burning and grazing). In the same layer common letters are not significantly different at $p < 0.05$.

DISCUSIÓN

Las semillas de muchas especies que componen pastizales y otros hábitats relativamente no disturbados, permanecen sobre o muy cerca de la superficie del suelo después de su dispersión y germinan tan pronto como se les suministran las condiciones de humedad y temperatura adecuadas (Roberts, 1986). Las semillas de tales especies no poseen mecanismos de dormición y pueden formar un banco transitorio (Thompson y Grime, 1979). La rápida germinación de las semillas de *P. quadrifarium*, luego de su dispersión, así como la ausencia de mecanismos de dormición, sugieren que las semillas de esta especie podrían formar un banco también transitorio. La ausencia de bancos de semillas permanentes para especies de pastizales ya ha sido señalada (D'Angela *et al.*, 1988).

La menor densidad de semillas del estrato superior en ambos muestreos del banco de semillas en los tratamientos con quema,

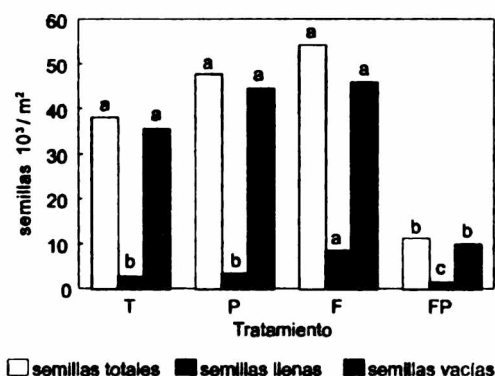


Figura 3. Densidad de distintas categorías de semillas de peja colorada en un pastizal natural de la Pampa Deprimida durante la lluvia de semillas en el segundo año de floración pos-quema (febrero de 1992), bajo distintas condiciones de manejo. T: testigo (sin fuego y sin pastoreo); P: con pastoreo y sin fuego; F: con fuego y sin pastoreo; FP: con fuego y con pastoreo. Dentro de cada categoría letras distintas indican diferencias significativas para $p < 0,05$.

Density of different seed categories of *Paspalum quadrifarium* in a natural grassland of the Flooding Pampa during the seed rain on the second year of floración post-burning (February 1992) under different conditions: T (no burning nor grazing); P (grazing); F (burning), FP (burning and grazing). In the same category, common letters are not significantly different at $p < 0,05$.

sugiere una reducción en la producción de semillas en plantas sometidas a la acción del fuego. Esto es consistente con los resultados sobre el número de macollos vivos en matas quemadas y no quemadas de *P. quadrifarium*, que indican que el número de macollos vegetativos es mayor en las matas quemadas, mientras que el número de reproductivos es mayor en las matas no quemadas (Deregibus et al., 1989; Hidalgo y Lateralra, 1993).

Considerando una relación positiva entre el tamaño de los macollos y su probabilidad de florecer (Lateralra, 1993) y que, dentro del primer ciclo pos-fuego, los macollos no alcanzan el tamaño de la situación pre-fuego (Farifa Vaccarezza, 1988), los macollos formados luego de la quema no alcanzarían el

tamaño adecuado para que la floración tuviese lugar en ese año. Por otra parte, los herviboros pueden afectar la reproducción de las plantas directamente a través del ataque a los tejidos reproductivos o a través de reducciones en la asimilación debido al ataque a los tejidos vegetativos (Mac Naughton, 1983).

En el tratamiento pastoreado la producción de semillas no se vio afectada debido a que los sitios no quemados prácticamente no fueron utilizados por los animales.

Las semillas halladas en el estrato superficial podrían tener dos orígenes diferentes: la lluvia del mismo año y la de años anteriores, ya que un pequeño porcentaje de semillas (6 % del total de semillas encontradas en este estrato en tratamientos sin quema) sobrevivió de un año a otro en el suelo. En los tratamientos con quema, la lluvia de semillas en el año de la quema fue escasa comparada con la de las parcelas sin quema, por lo que el aumento en la proporción de semillas vanas y muertas sugiere, por un lado, que las semillas no permanecen viables por mucho tiempo en el suelo del pajonal y, por otro lado, que el fuego podría afectar la viabilidad de los embriones (Daubenmire, 1968) y disminuir la cantidad de cariopsis llenos que se forman.

Las semillas que se encuentran en los horizontes orgánicos del suelo están más propensas a sufrir el ataque de numerosos patógenos (Gränstrom, 1987), lo que puede explicar que la mayoría de las semillas del estrato A y B del primer muestreo del banco estuviesen vanas. Posiblemente sólo quedaron las glumas, que son más resistentes a la degradación.

La disminución en el porcentaje de semillas germinadas de la capa superficial del banco, puede haber ocurrido principalmente por germinación, y también por depredación, ataque de patógenos y agotamiento de reservas de las semillas (Houle y Payette, 1991) y enterramiento profundo. Así se observó una tendencia al aumento del porcentaje de semi-

llas muertas y vacías.

La densidad de semillas del estrato A en los tratamientos que no sufrieron quema, tiende a ser mayor en el segundo muestreo del banco que en el primero, esto probablemente se debe al enterramiento de las mismas a medida que transcurren los meses.

Si bien dentro del primer ciclo pos-quema la producción de semillas resultó inhibida, en el segundo ciclo la misma mostró una respuesta compensatoria en las parcelas quemadas.

El ganado muestra preferencia por el rebrote de paja colorada, cuyo nivel proteico aumenta luego de la quema (Cauhépé, 1990). La intensidad del pastoreo en el tratamiento quemado y pastoreado, que se reflejó en una menor densidad del canopeo (Lattera *et al.*, 1994), podría haber impedido que muchos macollos alcanzaran el tamaño necesario para florecer el año siguiente a la quema. Esto explicaría la menor densidad de semillas en éste con relación a los demás. Sin embargo, en este tratamiento, existió una mayor cantidad de semillas llenas por cada vana, con respecto a los tratamientos que no sufrieron quema, debido posiblemente a la menor cantidad de destinos (varas florales) existentes.

La producción de semillas en el tratamiento quemado en este segundo ciclo, posiblemente se explique porque: a) una mayor proporción de macollos (originados luego de la quema) alcanzaron el tamaño adecuado para que la floración tuviese lugar y b) la intercepción de radiación por los tejidos verdes fue mayor en las plantas quemadas. En las matas quemadas el 100% de la biomasa estaba compuesto de material verde, en tanto que en las matas no quemadas aproximadamente el 70% de la biomasa, la constituía material muerto (Hidalgo y Lattera, 1993). De esta forma, en las plantas de los tratamientos quemados, los distintos destinos (macollos vegetativos, varas reproductivas, raíces, etc.), recibieron mayor cantidad de fotosintatos producidos por la biomasa verde de la planta.

CONCLUSIONES

La capacidad de las semillas de *P. quadrifarium* de germinar inmediatamente después de su dispersión y la concentración de semillas vivas en el horizonte superficial, sugieren que esta especie no forma un banco de semillas persistente. Sin embargo, una pequeña fracción de semillas es capaz de permanecer viable entre años sucesivos generando un banco de semillas transitorio.

El pastoreo como único factor no afecta la producción de semillas debido a que los sitios no quemados prácticamente no son utilizados por los animales.

El fuego sólo, y el fuego seguido de pastoreo, afectan la producción de semillas de *P. quadrifarium*, observándose el año de la quema una drástica disminución del número de cariopsis y el año posterior a la quema una respuesta compensatoria en términos de proporción de semillas llenas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Guillermo Weingast el haber permitido y facilitado la ejecución de los estudios de campo en su establecimiento. Fernanda Buckey colaboró en los estudios de germinación. Eduardo Spivak ofreció el laboratorio que ocupa para los ensayos de germinación. Claudia C Bas cooperó para la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Cauhépé M (1990) Manejo racional de la paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Revista CREA, Argentina 143: 62-69.
- D'Angela E, JM Facelli y E Jacobo (1988) The role of the permanent soil seed bank in early stages of a post agricultural succession in the Inland Pampa, Argentina. Vegetatio 74:39-45.

- Daubenmire R** (1968) Ecology of fire in grasslands. *Advances in Ecological Research* 5:209-266
- Dereglibus VA, MM Farfía Vaccarezza y RM Ballfía** (1989) Estructura y función de pajonales de *Paspalum quadrifarium* quemados. Resúmenes de la XIV Reunión Argentina de Ecología, Jujuy, Argentina: 51.
- Farfía Vaccarezza MM** (1988) Pajonales de *Paspalum quadrifarium*. Análisis de sus características estructurales y el efecto del tratamiento con dos herbicidas. Trabajo de Intensificación. Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires 72 pp.
- Gränstrom A** (1987) Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. *Journal of Ecology* 75:321-331.
- Hidalgo L y P Látterra** (1993) Productividad primaria de un pajonal de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Ecología y manejo de fuego en ecosistemas naturales y modificados. Memoria del Seminario Taller: Ecología y Manejo del Fuego en Ecosistemas Naturales y Modificados. E.E. Santiago del Estero, INTA: 107-109.
- Houle G and S Payette** (1990) Seed dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest of North Eastern North America. *Journal of Ecology* 78:691-712.
- I.S.T.A.** (1985) International rules for seed testing. *Seed science Technology* 13: 307-520
- Látterra P** (1993) Plasticidad fenotípica y dinámica poblacional de dos gramíneas perennes (*Paspalum dilatatum* Poir. y *Sporobolus indicus* (L.) R. Br.) en relación a variaciones espaciales y temporales del ambiente. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. 130 pp.
- Látterra P, LJ Ricci, OR Vignollo y ON Fernández** (1994) Efectos del fuego y el pastoreo sobre la regeneración por semillas de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida, Argentina. *Ecología Austral* 4 : 101-109.
- Mc Naughton SJ** (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336.
- Quarín C y E Lombardo** (1986) Niveles de ploidía y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium*. *Mendeliana* 7: 101-107.
- Roberts HA** (1986) Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *Journal of Applied Ecology* 23:639-656.
- Sokal R y JF Rohlf** (1979) *Biometría*. Blume ediciones, España. 832 pp.
- Thompson K and JP Grime** (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.
- Vervoorst F** (1967) La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. Serie Fitogeográfica N°7. INTA. Buenos Aires, Argentina. 262 pp.