

777 *Amplazan* — del Sur de la Páe F. Aug. del Monte  
— *Sp por Sambigua*

Plan de trabajos a desarrollar durante 1995 en relación al proyecto: CAIDA Y DISPERSION DE DISEMINULOS, Y ESTABLECIMIENTO DE PLANTULAS EN ESPECIES DE GRAMINEAS PERENNES Y DICOTILEDONEAS HERBACEAS DEL SUR DEL CALDENAL.

### INTRODUCCION

*Importancia*

El conocimiento de la producción de diseminulos y su dispersión, y de las condiciones que afectan el establecimiento de plantulas contribuye a lograr un mejor entendimiento de los mecanismos que controlan la abundancia y distribución de plantas adultas en una comunidad (Grubb, 1977; Harper, 1977). La dispersión de diseminulos, por ejemplo, aleja la descendencia de la planta madre y la coloca a menores densidades sobre un área mayor. El establecimiento de nuevas plantulas puede ser mejorado bajo estas circunstancias porque se reduce la mortalidad de semillas y/o plantulas dependiente de la densidad y/o la distancia (Clark y Clark, 1984). La dispersión de diseminulos sobre un área mayor también puede incrementar el establecimiento de plantulas al incrementar el muestreo del hábitat y permitir el aprovechamiento de microhábitats favorables. Por lo tanto, la forma de la distribución de los diseminulos sobre el suelo luego de su liberación por la planta puede tener consecuencias directas para el modelo espacial de reclutamiento de una población (Hanson et al., 1990).

Varios factores pueden afectar la dispersión y distribución de diseminulos. Algunos de estos factores están bajo control directo de la planta madre como el peso, área y morfología de los diseminulos (Green, 1980; Greene y Johnson, 1990) y altura de liberación (Isaac, 1930; Trapp, 1988). Aumentos en el peso de los diseminulos producen aumentos en su tasa de descenso y se reduce la distancia de dispersión (Augspurger y Franson, 1993). La importancia de la presencia de pelos en diseminulos de gramíneas es más discutida y puede ser un factor importante en la dispersión en algunas especies (Rabinowitz y Rapp, 1981; Campbell, 1983) pero no en otras (Willson, 1993). Otros factores son externos a la planta como la velocidad y dirección del viento (Isaac, 1930; Mair, 1973; Green, 1983), y la topografía y vegetación aledaña (Cremer, 1965; Willson y Crome, 1989).

Hay especies en las cuales el acto de dispersión ocurre por explosión del fruto (ej. en especies de *Erodium*: Stamp, 1989a). Las semillas son diseminadas en todas direcciones desde la planta por la dispersión explosiva. Por otra parte, las aristas higroscópicas en los diseminulos de especies de *Stipa* y *Erodium*, por ejemplo, permiten el enterramiento de las semillas cuando las aristas se enroscan y desenroscan por ciclos de secado y humedecimiento (Mc Lean y Ivimey-Cook, 1964; Stamp, 1984). Aun cuando los diseminulos que poseen aristas higroscópicas tienen una aerodinámica que no

les permite alcanzar grandes distancias, estas les permiten una dispersion secundaria al contribuir a su enterramiento en el suelo y aumentan la probabilidad de colocar las semillas en un sitio seguro para su germinacion (Harper, 1977).

Luego de la caida de diseminulos desde la planta al suelo, los mismos pueden estar sujetas a predacion y/o dispersion adicional. Estos procesos afectaran la distribucion original de los diseminulos, la demografia y composicion de especies del banco de semillas en el suelo y el modelo de reclutamiento de las plantas (Garwood, 1989; Louda, 1989a,b). Las hormigas pueden ser importantes en la predacion y dispersion secundaria de las semillas en una variedad de habitats (Janzen, 1982; Beattie, 1985; Hallwachs, 1986; Price y Jenkins, 1986; Clifford y Monteith, 1989; ; Byrne y Levey, 1993). Muchas especies de hormigas muestran preferencia por distintos tipos de semillas (Buckley, 1982; Risch y Carroll, 1986). El origen de estas preferencias es compleja y no esta bien estudiado. Las semillas pueden ser aceptadas o rechazadas por las hormigas debido a compuestos que las atraen o repelen o debido a atributos fisicos como el color, la forma, tamano, tipo de cobertura de la semilla y presencia de apendices (Hansen, 1978; Ashton, 1979; Buckley, 1982; Beattie, 1985; Byrne y Levey, 1993).

La dispersion de semillas tambien puede ocurrir a distancia de la planta madre por las heces del ganado (Grubb, 1977). Algunas semillas ingeridas por rumiantes a pastoreo en zonas templadas pueden sobrevivir el pasaje a traves del tracto digestivo y se pueden registrar plantulas de varias especies en las heces (ej. Welch, 1985; Gardener et al., 1993). La supervivencia de semillas de graminea al pasaje por el tracto digestivo de vacunos ha diferido ampliamente (ej. Burton y Andrews, 1948; Wilson y Hennessy, 1977). A fin de identificar especies con potencial para diseminacion, seria de interes asociar estas diferencias en supervivencia con características particulares de las semillas. No se ha observado relacion entre el tamano y densidad de las semillas con la tasa de pasaje o el recobro de semillas en ganado vacuno (Simao Neto et al., 1987). Sin embargo, la supervivencia de las semillas usualmente se reduce a medida que aumenta su permanencia en el tracto digestivo (Janzen, 1984). De esta manera, la supervivencia de las semillas deberia estar correlacionada con aquellas características de la semilla que aumentan su retencion en el animal.

reemplaza

El Distrito del Calden es una region en el centro de Argentina caracterizada por la presencia de **Prosopis caldenia** Burk. La parte mas seca de dicho Distrito, que cubre aproximadamente unos 40000 km<sup>2</sup>, se caracteriza por la presencia de pastizales naturales que son utilizados para la cria de ganado vacuno (Boo et al., 1993). La vegetacion mas

La probabilidad que al menos un diseminulo viaje una distancia dada desde una fuente es proporcional al numero de diseminulos liberados (Vander Plank, 1960). La produccion de diseminulos, que esta relacionada directamente con el tamaño de la planta (Klinkhamer et al., 1992), puede por lo tanto tener un efecto importante en la longitud de dispersion primaria en la naturaleza (Dirzo y Dominguez, 1986). La altura a partir de la cual ocurre la liberacion de diseminulos, por otra parte, tambien puede tener efectos muy importantes en la dispersion de los mismos al menos para aquellos que provienen desde el aire (Trapp, 1988). En especies con dispersion balistica como *E. cicutarium*, por ejemplo, la dispersion en espacio es menor en las plantas mas pequenas que en las mas altas (Willson, 1993). Por lo tanto, en las especies de gramínea estudiadas y en *E. cicutarium* se espera una mayor distancia de dispersion primaria de diseminulos en las plantas de mayor altura y de mayor produccion de los mismos.

**H2. LOS DISEMINULOS MAS PEQUENOS Y CON PELOS DE *S. GYNERIOIDES* Y *S. SPECIOSA* TIENEN UNA MENOR TASA DE DESCENSO Y UNA MAYOR DISTANCIA DE DISPERSION PRIMARIA QUE LOS DISEMINULOS MAS GRANDES Y SIN PELOS DE *S. TENUIS*, *P. NAPOSTAENSE* Y *S. CLARAZII* EN PLANTAS DE ALTURA SIMILAR Y BAJO CONDICIONES AMBIENTALES SIMILARES.**

Se ha observado que la presencia de pelos en diseminulos puede ser importante para su dispersion en algunas especies de gramíneas (Campbell, 1983) pero no en otras (Willson, 1993). Sin embargo, diseminulos con pelos en especies de gramíneas han tenido un mayor movimiento lateral cuando se las ha dejado caer en aire quieto (Rabinowitz y Rapp, 1981). Por otra parte, aumentos en el peso de los diseminulos pueden determinar aumentos en la tasa de descenso de los mismos y reducciones de la distancia de dispersion (Augspurger y Franson, 1993). Se espera que los diseminulos con pelos y de menor tamaño de *S. gynerioides* y *S. speciosa* tengan una menor tasa de descenso y una mayor distancia de dispersion primaria que los diseminulos sin pelos y de mayor tamaño de *S. tenuis*, *P. napostaense* y *S. clarazii*.

**H3. AL INCREMENTARSE LA VARIANZA EN EL PESO DE LOS DISEMINULOS DENTRO DE UNA PLANTA EN LAS ESPECIES DE GRAMINEAS ESTUDIADAS SE INCREMENTA LA UNIFORMIDAD DE DISTRIBUCION DE LOS MISMOS.**

La variacion en el peso de los diseminulos dentro y entre individuos es comun en plantas herbáceas de zonas templadas (Janzen, 1977, 1978; Michaels et al., 1988, Hendrix y Sun, 1989; Willson et al., 1990). Esta variacion puede ser un importante determinante de la tasa de descenso

y dispersion de los diseminulos (Augsburger y Franson, 1993). La variabilidad que puede haber en el peso de los diseminulos producidos por una planta en un año dado implica que podemos tener un mismo peso promedio de diseminulos pero con distinta varianza entre plantas. Augspurger y Franson (1993) demostraron utilizando un modelo de simulación que al aumentar la varianza en el peso de las semillas producidas por una planta en una cosecha dada, aumento el área y la uniformidad de distribución de esas semillas (es decir las semillas se distribuyeron con una densidad más uniforme). Resultados similares se esperan cuando esta hipótesis se ponga a prueba en las especies de gramíneas investigadas.

## II. *Dispersion secundaria de diseminulos.*

H4. EL ENTERRAMIENTO DE LOS DISEMINULOS DE LAS ESPECIES DE GRAMINEAS ESTUDIADAS Y DE *E. CICUTARIUM* ES MAYOR EN SUELO CUBIERTO CON MANTILLO QUE EN SUELO DESNUDO.

Otros estudios han mostrado que la arista de los diseminulos de *Erodium moschatum* puede actuar como una palanca sobre material vegetal muerto lo que facilita el enterramiento de las semillas (Stamp, 1989a). Una respuesta similar se espera en especies de gramíneas estudiadas y en *E. cicutarium*, especies que tienen la arista de sus diseminulos con la parte inferior doblada en espiral y la parte superior doblada a ángulos rectos con respecto a la primera (Mc Lean y Ivimey-Cook, 1964).

H5. LOS DISEMINULOS DE *S. TENUIS*, *P. NAPOSTAENSE*, *S. GYNERIOIDES*, *S. SPECIOSA*, *S. CLARAZII* Y *E. CICUTARIUM* ALCANZAN UNA DISTANCIA MAYOR DE DISPERSION DESDE LA PLANTA MADRE POR DISPERSION PRIMARIA QUE POR DISPERSION SECUNDARIA (HIGROSCOPICA).

La distancia alcanzada desde la planta madre por dispersión explosiva en *E. moschatum* es probablemente menor de 2 m aun en presencia de viento (Zeide, 1976). La distancia alcanzada por actividad higroscópica en esta especie es varias veces menor que la registrada por dispersión primaria (Stamp, 1989a). Resultados similares se esperan en las especies de gramíneas estudiadas y en *E. cicutarium*.

H6. LA TASA DE ENCUENTRO DE LOS OFRECIMIENTOS DE DISEMINULOS DE LAS DISTINTAS ESPECIES DE GRAMINEAS PERENNES QUE SEAN ACEPTADAS POR LAS HORMIGAS Y DE *E. CICUTARIUM* ES MAYOR CUANTO MAYOR ES EL TAMAÑO DE LOS MISMOS.

Las hormigas son un componente conspicuo de la fauna

del suelo en el Sur del Caldenal. En el sitio de estudio, por ejemplo, Distel (obs. personal) ha observado la remocion de diseminulos de *S. tenuis* por las hormigas. Estas tambien han participado en la remocion de diasporas de *E. cicutarium* en otros estudios (Stamp, 1989b). Un hecho observado a menudo es que la probabilidad que una semilla sea removida por hormigas aumenta a medida que aumenta el numero de semillas ofrecidas a las mismas (ej. Willson y Whelan, 1990). Un modelo de maximizacion de la energia asume que las colonias de hormigas invertiran un mayor numero de trabajadores en los mayores ofrecimientos de semillas (Kaspari, 1993). Por lo tanto se espera que una mayor proporcion de los ofrecimientos de diseminulos de las especies de graminea que sean aceptadas por las hormigas y de *E. cicutarium* sea descubierta por las mismas cuanto mayor es el tamano de los ofrecimientos. Tambien es de interes conocer si las hormigas participan en la remocion de semillas de *M. minima*.

#### H7. EL GANADO VACUNO PARTICIPA EN LA DISPERSION DE *M. MINIMA* A TRAVES DE SU CONSUMO DURANTE LA PRIMAVERA.

*Medicago minima* puede hacer una contribucion sustancial a la dieta del ganado vacuno durante la primavera en los pastizales naturales del Sur del Caldenal (Boo et al., 1993). Frutos y semillas de esta especie se han observado en heces de este ganado (L.I. Lindstrom, obs. personal), aunque su viabilidad no ha sido determinada. Desde que las semillas de *M. minima* tienen cubiertas duras (Fresnillo Fedorenko, 1991), y la supervivencia de semillas de leguminosas al proceso digestivo en los rumiantes esta estrechamente relacionada con la presencia de estas cubiertas (Gardener et al., 1993), es posible que un cierto porcentaje de las semillas de esta especie mantenga su viabilidad luego de ser consumida por el ganado vacuno y que este participe luego en su dispersion. Durante su fase reproductiva en primavera, *S. tenuis*, *P. napostaense*, *S. speciosa* y *E. cicutarium* tambien pueden formar parte de la dieta del ganado vacuno en esta region (Boo et al., 1993; Fresnillo Fedorenko et al., 1993a). I. Lindstrom (com. personal) ha observado frutos y semillas de *E. cicutarium* y antecios de *Stipa neesiana* y *Stipa caudata* en las heces de bovinos. Por lo tanto, tambien es de interes conocer si el ganado vacuno participa o no en la dispersion de *S. tenuis*, *P. napostaense*, *S. speciosa* y *E. cicutarium*.

#### *Caida de diseminulos y establecimiento de plantulas*

H8. a) EL ESTABLECIMIENTO DE NUEVAS PLANTULAS DE CADA UNA DE LAS ESPECIES DE GRAMINEAS ESTUDIADAS EN UN SITIO DADO SE INCREMENTA A MEDIDA QUE AUMENTA LA CONTRIBUCION DE ESA

## ESPECIE EN LA CAIDA DE DISEMINULOS.

b) DENTRO DE CADA ESPECIE O ENTRE ESPECIES DE GRAMINEA, LA CORRESPONDENCIA ENTRE LA DENSIDAD DE NUEVAS PLANTULAS ESTABLECIDAS Y LA DENSIDAD DE LA CAIDA DE DISEMINULOS ES MAYOR EN SITIOS DE BAJA COBERTURA QUE EN AQUELLOS DE ALTA COBERTURA VEGETAL.

c) EL ESTABLECIMIENTO DE NUEVAS PLANTULAS EN LAS ESPECIES DE GRAMINEAS ES MAYOR EN LOS SITIOS EN QUE SE PERMITE LA CAIDA NATURAL DE DISEMINULOS QUE CUANDO ESTA ES EXCLUIDA Y EL ESTABLECIMIENTO DE NUEVAS PLANTULAS SE DEBE PRODUCIR DESDE EL BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO.

Peart (1989) observo que en pastizales dominados por *Anthoxanthum* u *Holcus* solo se establecieron nuevas plantulas de la especie que domino la caida de semillas. La aceptacion de esta hipotesis seria una indicacion, por ejemplo, que el grado de actividad respiratoria y/o la predacion de diseminulos en las especies de gramineas estudiadas no influyen sustancialmente las relaciones entre la densidad de la caida de diseminulos y el reclutamiento de nuevas plantulas.

Distel et al. (1992) observaron que la supervivencia de plantulas de *S. tenuis* y *P. napostaense* fue mayor en un sitio pastoreado con baja cobertura vegetal que en otro sitio no pastoreado con una mayor cobertura de vegetacion. En base a estos resultados, estos autores sugirieron que un cierto grado de disturbio contribuiria a reducir la interferencia entre plantas y favoreceria el establecimiento de nuevas plantulas en ambas especies. Peart (1989) sugirio que el establecimiento de nuevas plantulas deberia tener una mayor interferencia de la vegetacion establecida en areas de vegetacion perenne que en aquellas de vegetacion anual debido a la mayor cobertura, biomasa y altura de la vegetacion perenne. Aunque la caida de semillas puede ser mayor cerca de la planta madre, estudios en comunidades de pastizales naturales indican que las plantas adultas usualmente inhiben el reclutamiento de nuevas plantulas debajo de si mismas o cerca de ellas al reducir la disponibilidad de micrositos para germinacion y establecimiento (Gross y Werner, 1982; Fenner, 1985; Shaw y Antonovics, 1986). De esta manera, se espera que la relacion entre la caida de diseminulos y el establecimiento de nuevas plantulas sea mayor en sitios entre plantas, donde habria una menor interferencia con plantas ya establecidas, que en sitios debajo de las mismas.

Las semillas de *S. tenuis* y *P. napostaense* presentan un alto grado de dormancia hacia el final de la estacion de crecimiento en que son producidas, lo que previene la emergencia de plantulas inmediatamente luego de la caida de semillas en noviembre/diciembre (Distel et al., 1992). Esta dormancia esta asociada a la presencia de la lemma y la

palea, estructuras que tambien poseen las demas especies de gramineas investigadas. Durante el verano, sin embargo, se reduciria el nivel de dormancia de estas semillas lo que contribuiria a explicar que la mayor emergencia de plantulas en *S. tenuis* y *P. napostaense* se observe durante el otono (Distel et al., 1992). Por lo tanto, es de esperar que la caida de diseminulos durante el verano contribuya a un mayor reclutamiento de plantulas en el otono subsiguiente en las especies de gramineas estudiadas. La hipotesis 8c pondra a prueba si la composicion de especies de la caida de diseminulos puede ser usada para predecir la composicion de especies del reclutamiento en condiciones naturales, al menos en ausencia de disturbios. Permitira ademas estimar la contribucion del banco de semillas a dicho reclutamiento.

## MATERIALES Y METODOS

### *Sitio de estudio*

El sitio de estudio esta ubicado al Sur del Distrito Fitogeografico del Calden (Cabrera, 1976), a 20 km al norte de la localidad de Anzoategui, Provincia de la Pampa (38° 46'S, 63° 40'O; aprox. 80 m s.n.m.). Los trabajos de campo se conduciran durante 1995 y 1996 en una clausura de 30 anos de 20 ha que excluye el acceso de animales domesticos. En esta area se obtendran diseminulos de las especies estudiadas para efectuar ensayos de laboratorio.

El clima ha sido caracterizado por INTA et al. (1980) como templado semiarido. La precipitacion anual promedio es de 448 mm concentrada en otono y primavera, y la evapotranspiracion potencial anual promedio es de 800 mm (Pelaez, 1986). La temperatura anual promedio es de 15.3 °C. El promedio (1941-1960) de temperatura durante el mes mas frio (junio) es de 7,4 °C y durante el mes mas calido (enero) de 23,6 °C. El periodo libre de heladas es de 188 dias [se extiende en promedio (1901-1948) desde el 1 de octubre al 19 de abril]. La humedad relativa media (1941-1960) es de 60% con un minimo de 47% (diciembre) y un maximo de 76% (junio). Los vientos predominantes son de los sectores noroeste y sudoeste, con una media anual (1951-1960) de 14 km/h, siendo la primavera la estacion en que adquieren mayor intensidad. Una estacion meteorologica de registro automatico instalada a aproximadamente 2 km del sitio de estudio proveera datos horarios de precipitacion, temperatura y humedad relativa del aire a 2 m del suelo, temperatura del suelo a 0.05, 0.15 y 0.30 m de profundidad, y velocidad del viento y radiacion solar global a 3 m del suelo.

Los suelos en el sitio de estudio han sido clasificados como Calciustol petrocalcico, con una capa de tosca entre 0.38-0.55 m de profundidad (Fernandez et al., 1989).

La vegetación se caracteriza fisonómicamente como una estepa gramínea con arbustos aislados (Cano, 1975). La cobertura total de las especies lenosas es 50-70%, siendo *Prosopis flexuosa* y *Prosopis caldenia* las especies dominantes. La cobertura del estrato herbáceo varía entre 40-50% siendo *S. tenuis* y *P. napostaense* las especies de gramíneas dominantes o codominantes (Boo y Peláez, 1991). En un periodo de 12 meses en que se registraron 532 mm de lluvia, la producción primaria neta aérea de *S. tenuis* y *P. napostaense* en una comunidad vegetal adyacente al sitio de estudio fue de 86.2 y 68.4 g/m<sup>2</sup>, respectivamente (Distel y Fernández, 1986; Distel, 1987). Dos especies de gramíneas muy frecuentes son *S. speciosa* y *S. gynerioides*, y una menos abundante es *S. clarazii*. Estas cinco especies de gramíneas son nativas, cespitosas, perennes. Rebrotan a fines de verano-principios de otoño (dependiendo de la disponibilidad de humedad en el suelo), vegetan durante el invierno, florecen y fructifican en primavera y reposan en verano, aunque *S. gynerioides* y *S. speciosa* extienden su ciclo reproductivo hacia la estación cálida. Cano (1988) presenta mayores detalles sobre estas especies. Las especies herbáceas anuales más conspicuas son *M. minima* y *E. cicutarium*. Estas especies, que ocupan sitios libres dejados por las gramíneas perennes como consecuencia del sobrepastoreo, pueden aportar más del 70% de la biomasa herbácea total en sitios pastoreados o no a mediados de la primavera (Fresnillo Fedorenko et al., 1993a). Su ciclo es invierno-primaveral, floreciendo y fructificando en primavera y secándose en el verano.

La actividad pecuaria regional más importante en el Sur del Distrito del Calden es la cría de vacunos sobre pastizales naturales. *Stipa tenuis*, *P. napostaense* y *S. clarazii*, *M. minima* y *E. cicutarium* constituyen un excelente recurso forrajero para el ganado vacuno en estos pastizales. *Stipa gynerioides* y *S. speciosa*, por el contrario, son poco o no apetecidas por dicho ganado y solo consumidas cuando no queda otro forraje (Cano, 1988).

### *Procedimientos experimentales*

Dispersión primaria de diseminulos (Hipótesis 1-3).

Se identificaron en el campo 50 plantas de cada especie de gramínea y de *E. cicutarium* a principios de la época de producción de diseminulos. Dentro de cada especie se marcaron plantas de distintos tamaños (altura y área basal) que crezcan en forma aislada y/o se eliminara todo resto de vegetación en un radio de 3 m. En las plantas de las especies de gramíneas se contará el número de macollas vegetativas y reproductivas. A fin de capturar los diseminulos caídos se seguirá la metodología de Ernst et al. (1992). Brevemente, aproximadamente 1/3 de la superficie de

un círculo de 3 m de radio sobre el suelo se cubriera con papel higiénico duro de color blanco; los diseminulos deberían ser fácilmente detectados y permanecer fijos al sitio de llegada. Se medirá la distancia de dispersión de cada diseminulo. Además se determinarán transectas radiales y usarán parcelas en cada transecta en las que se contará el número total de diseminulos. Durante el período de observación la estación meteorológica automática instalada a 2 km del sitio de estudio proveerá datos de dirección y velocidad de viento. Cada uno de los diseminulos producidos en cada planta será luego pesado lo que permitirá obtener un peso promedio de diseminulos, la varianza en el peso de los diseminulos y el peso total de diseminulos producido por planta. El peso seco de los diseminulos será obtenido luego de secarlos en aire de 20-30 % de humedad relativa durante 3-4 meses. En una muestra de los diseminulos de distinto peso se medirán la longitud total del diseminulo y de la arista, y en los diseminulos de *S. gynerioides* y *S. speciosa* se contarán y medirán además los pelos. Finalmente, se pelarán las unidades de dispersión en las especies de gramínea y se obtendrá el peso de los cariopses como un porcentaje del peso de la unidad de dispersión. Se evitará la predación de semillas cuando se cuantifique su dispersión.

La tasa de descenso de los diseminulos de las especies de gramíneas se determinará en el laboratorio en aire quieto. Los diseminulos con cariopses bien desarrollados se harán caer desde una altura de 2 metros y se medirá su tiempo de llegada al piso. Esta altura es mayor que la altura de las inflorescencias en el campo pero permite una mejor aproximación a la velocidad de descenso (Burrows, 1973; Green, 1980). Utilizando la fórmula  $[D=(V_w \cdot H)/V_t]$  de Cremer (1977), se podrá luego calcular la distancia de dispersión aproximada (D, metros) para diseminulos que tienen una velocidad de asentamiento  $V_t$  (m/seg) y caen desde una altura de inflorescencia H (m) por efectos de un viento de una velocidad promedio de  $V_w$  (m/seg).

Para determinar la distancia que los diseminulos de *E. cicutarium* son arrojadas por medios explosivos, se recolectarán estilos maduros (marrones) de esta especie en el campo. Desde que las plantas de *E. cicutarium* pueden alcanzar una altura de 5-10 cm (Pelaez et al., en prensa), los estilos serán colocados de a uno en un sujetapapeles a una altura de 5 o 10 cm en el centro de una tela de 3x3 m en el laboratorio. Se utilizará un n=50 en cada caso. Se dejará que los estilos se sequen en forma natural lo que eventualmente permitirá la eyección de los diseminulos. Las determinaciones se harán bajo distintas intensidades de una corriente de aire creada utilizando un ventilador (0, 10 o 35 km/h: velocidades de viento calmo, media y máxima absoluta, respectivamente en el sitio de estudio durante el período de dispersión de diseminulos). Después de la dispersión se medirá la distancia entre cada diseminulo y

la vara que sostendra el sujetapapeles. Se medira la altura de los carpelos en otras plantas (n=5) en el campo.

Dispersion secundaria de diseminulos (Hipotesis 4-7).

Para determinar dispersion secundaria (higroscopica: la distancia que se mueven los diseminulos por esta actividad) en las especies de graminea y en *E. cicutarium* se estableceran para cada especie 20 estaciones de observacion a intervalos de 5 metros en el campo. La mitad de las estaciones estaran sobre suelo desnudo y la otra mitad sobre suelo cubierto con mantillo. En cada estacion se colocaran 5 diseminulos a intervalos de 10 cm. Se pintara la parte distal de la arista de cada diseminulo para futuras identificaciones. La posicion inicial de cada diseminulo se identificara utilizando un palillo de color enterrado en el suelo a la altura de la parte inferior del cariopse en las gramineas y del carpelo en *E. cicutarium*. Los diseminulos seran colocados en el campo durante la epoca de dispersion de los mismos. La distancia que cada diseminulo se ha movido sera registrada diariamente durante 10 dias; la nueva posicion de cada diseminulo sera marcada con un palillo de color. Se considerara que las semillas se han enterrado cuando la parte superior del cariopse o carpelo este pareja o por debajo de la superficie del suelo. La superficie del suelo cubierta por broza se medira usando el metodo de Daubenmire (1959). En cada estacion se mediran la temperatura (utilizando termocuplas de cobre-constantan), el contenido de humedad (por gravimetria), y el grado de compactacion (usando un penetrometro: Malcolm, 1964) del suelo. Las determinaciones de temperatura se efectuaran a 1 cm de profundidad, y las de humedad y grado de compactacion del suelo entre 0-1 cm de profundidad.

A fin de evaluar la diversidad e impacto de las hormigas en la dispersion de diseminulos se estableceran en el sitio de estudio 7 transectas de 500 metros, una para cada una las especies investigadas, cuando los diseminulos de estas especies dispersadas naturalmente sean abundantes sobre el suelo. En cada transecta se ubicaran 50 estaciones de muestreo, una cada 10 metros. En cada estacion se colocaran 3 cajas de Petri plasticas conteniendo 10, 50 o 100 diseminulos de las especies investigadas. Las cajas de Petri se enterraran en el suelo de forma que su borde superior quede a la altura de la superficie del mismo. Sobre cada caja de Petri con sus diseminulos se colocara una jaula de alambre de 10(largo)x10(ancho)x5(alto) cm forrada con papel de aluminio en su parte superior para prevenir la dispersion de diseminulos por el agua de lluvia. Esta jaula tendra un enrejado de alambre de 1x1 cm para proteger a los diseminulos de la predacion por roedores, y su base estara enterrada 5 cm. Los espacios entre las patas de alambre de la caja permitiran libre acceso de las hormigas a los diseminulos. Los diseminulos se colocaran a las 8 h de un

dia y se recolectaran 24 h despues sobre 2 dias. Durante el periodo experimental se haran varias recorridas de las transectas para determinar la presencia de otros organismos que actuen en la predacion y/o dispersion de esos diseminulos. En cada circuito se recolectara un representante de cada especie de hormiga transportando o consumiendo diseminulos o semillas. Se efectuara visualmente una inspeccion para caracterizar el habitat en cada estacion de manera de poder relacionar diferencias en las tasas de remocion de diseminulos entre estaciones a diferencias de habitat. Para observar donde llevan los diseminulos o semillas, se seguiran las hormigas que anidan en el suelo desde el sitio donde toman los diseminulos o semillas hasta la entrada del hormiguero y se medira esta distancia. Los experimentos no se conduciran durante 2 dias seguidos para reducir la posibilidad que las hormigas establezcan caminos hacia los sitios de alimentacion y se viole de esta manera la independencia temporal. La tasa de descubrimiento de los diseminulos ofrecidos se medira de dos maneras: 1) como una funcion del numero de diseminulos removidos en los ofrecimientos de distinto tamano y 2) como el numero de ofrecimientos cuyos diseminulos hayan sido removidos en un dia. Se determinara ademas la densidad de los hormigueros usando parcelas de 1 m<sup>2</sup> y el tamano de las hormigas. Si es posible se determinara el numero de hormigas en cada colonia. Ademas se contara el numero de semillas y determinara la ubicacion de las semillas en los hormigueros. Parte de las semillas se conservaran en etanol 70%; despues de conservar 5-10 semillas de cada especie, se determinara la viabilidad de las restantes o se las hara germinar para ayudar en su identificacion.

11.0 / 24  
7)

El tamano de las semillas en varias especies puede determinar una mayor o menor predacion por las hormigas (Foster, 1986; Louda, 1989b; Levey y Byrne, 1993). Desde que las semillas de *S. tenuis*, *P. napostaense*, *S. clarazii*, *S. speciosa* y *S. gynerioides* difieren en tamano (Cano, 1988), se conduciran ensayos de preferencia en el campo colocando a los diseminulos cerca de las colonias de hormigas siguiendo Byrne y Levey (1993).

A fin de determinar la tasa de pasaje y supervivencia de semillas de *M. minima* y *E. cicutarium* en el tracto digestivo de vacunos, se determinara el porcentaje de germinacion de una muestra de semillas de estas especies bajo las condiciones optimas informadas por Fresnillo Fedorenko (1991) antes de colocar frutos de estas especies en el rumen. Posteriormente, una muestra de frutos de *M. minima* o *E. cicutarium* de un peso dado se colocara directamente en el rumen de 4 novillos (4 repeticiones) usando fistulas permanentes en la pared ruminal. En otra muestra de frutos del mismo peso se contara el numero de diseminulos de manera de tener una estimacion del numero de estos suministrado a los animales. Las semillas no sufriran dano mecanico durante la ingestion pero podran ser

masticadas mas tarde. El ganado vacuno sera alimentado con una mezcla 50/50 de paja de avena cortada y heno de alfalfa ad libitum durante un mes antes del experimento. No habra diseminulos de *M. minima* o *E. cicutarium* en el alimento.

Los animales seran mantenidos en jaulas de metabolismo. Las heces seran recolectadas 9, 12, 15, 18, 21, 24, 33, 36, 39, 42, 46, 59, 65, 70, 84, 94, 108, 118, 131, 143, 155 y 160 h despues de colocar los frutos en el rumen. Se pesara cada muestra fecal y una submuestra se tomara para determinaciones de materia seca. Para estimar supervivencia, se haran germinar las semillas en las heces en condiciones de laboratorio y se contara el numero de plantulas. Con este proposito, se tomaran 5 submuestras de 150 g cada una de cada recoleccion de heces. Solutos y materia organica muy fina se lavaran de estas submuestras utilizando un tamiz. Inmediatamente despues, las submuestras se colocaran sobre la superficie (1 cm de espesor de heces) de potes llenos con arena tamizada que seran mantenidos humedos con riego basal. Los potes seran mantenidos a 20/10 °C durante 10/14 h (dia/noche), condiciones que promueven la germinacion de las semillas de ambas especies (Fresnillo Fedorenko, 1991). Sobre la superficie de las heces se colocara una capa fina de arena para prevenir la formacion de una pelicula que impida la emergencia de las plantulas. Periodicamente se efectuara el conteo y remocion de las plantulas aparecidas. Por otra parte, se tomaran muestras de los lotes de diseminulos de cada especie y se haran germinar en potes de una manera similar a las muestras fecales; estas muestras seran pretratadas con acido sulfurico concentrado siguiendo Fresnillo Fedorenko (1991) a fin de promover la germinacion de las semillas. Al finalizar el periodo de aparicion de plantulas, las muestras de heces se secaran a 35 °C durante 48 h y se removeran los fragmentos livianos de materia organica por aspiracion. Las semillas de *M. minima* o *E. cicutarium* seran separadas por tamizado y separacion manual. Se contarán las semillas de cubiertas duras, que absorbieron agua o podridas. La viabilidad de las semillas de cubierta dura se determinara usando cloruro de trifenil tetrazolio (Lakon, 1949). El numero total de plantulas en el abono podra ser expresado como fraccion del numero total de diseminulos provistos con el alimento o del numero total de semillas con capacidad para germinar provistas con el alimento. Tambien se recogeran muestras frescas de heces de ganado vacuno que este pastoreando areas en las que *S. tenuis*, *P. napostaense*, *S. speciosa* y/o *S. clarazii* esten presentes durante la fase reproductiva a fin de determinar la presencia de semillas de estas especies en las heces.

Caida de diseminulos y establecimiento de plantulas (Hipotesis 8).

En la comunidad estudiada es frecuente la existencia de

parches para cada una de las especies de gramínea estudiadas en los que una de estas especies es dominante en términos de biomasa aérea o porcentaje de cobertura. Dentro de la clausura de 20 ha se eligirán por lo tanto 3 parches con una biomasa aérea y composición específica similar para cada especie, y el muestreo se llevará a cabo en el interior de los mismos. Dentro de cada parche se ubicarán 20 estaciones de muestreo, 10 en áreas de alta cobertura vegetal y otras 10 en áreas de baja cobertura. En cada estación se delimitará con estacas un triángulo equilátero de 1 m de lado y los vértices de este triángulo serán los lugares de muestreo. En el caso que algunos de los lugares incluya parte del área basal de una gramínea, el esquema de muestreo triangular se rotará en el sentido de las agujas del reloj o en sentido contrario hasta que los lugares estén sobre suelo desnudo o cubierto con mantillo. En cada lugar de muestreo se colocarán una trampa para cuantificar la caída de diseminulos siguiendo Hughes et al. (1987), y una exclusión de 10x10 cm para medir la contribución del banco de semillas al reclutamiento de nuevas plantulas. Las trampas de diseminulos se colocarán en los lugares de muestreo antes de la caída de diseminulos en 1995. La condición de las trampas se verificará periódicamente.

La contribución del banco de semillas en el suelo al reclutamiento de plantulas será estimada excluyendo la caída de diseminulos durante el período en que esta ocurra, y luego cuantificando la emergencia de nuevas plantulas en las exclusiones. Las exclusiones se harán de recipientes de leche de cartón ceroso de 5 (largo)x10 (ancho)x 2 (alto) cm abiertos en sus caras inferior y superior. La parte superior será cubierta con nylon durante el período de caída de diseminulos. Las trampas para diseminulos se colocarán sobre cada exclusión de manera que el reclutamiento desde el banco de semillas en el suelo se mida en el mismo lugar que la caída de diseminulos. Las trampas para diseminulos excluirán luz, precipitación y caída de diseminulos en las exclusiones pero el nylon sobre ellas y las trampas se removerán luego de la caída de diseminulos, antes que se produzca la emergencia de plantulas. También se efectuará el reclutamiento de los individuos en parcelas de 10x10 cm adyacentes a cada exclusión en las que se permitiera la caída natural de diseminulos.

El porcentaje de cobertura de todas las especies se estimará visualmente dentro de cada zona utilizando parcelas de 0.25 m<sup>2</sup>; se colocarán 2 parcelas adyacentes a cada una de las 20 estaciones de muestreo.

#### BIBLIOGRAFIA

- Ashton, D.H. 1979. Seed harvesting by ants in forests of *Eucalyptus regnans* F. Muell. in central Victoria. Australian Journal of Ecology 4: 265-277.

- Augsburger, C.K. y Franson, S.E. 1993. Consequences for seed distributions of intra-crop variation in wing-loading of wind-dispersed species. *Vegetatio* 107/108: 121-132.
- Beattie, A.J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, New York.
- Boo, R.M. y Pelaez, D.V. 1991. Ordenamiento y clasificacion de la vegetacion en un area del Sur del Distrito del Calden. *Boletin de la Sociedad Argentina de Botanica* 27: 135-141.
- Boo, R.M., Lindstrom, L.I., Elia, O.R., y Mayor, M.D. 1993. Botanical composition and seasonal trends of cattle diets in central Argentina. *Journal of Range Management* 46: 479-482.
- Buckley, R.C. 1982. Ant-plant interactions: a world review. En: Buckley, R.C. (ed.), *Ant-plant interactions in Australia*, pp. 111-162. Junk, The Hague.
- Burrows, F.M. 1973. Calculations of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. *New Phytol.* 72: 647-664.
- Burton, G.W. y Andrews, J.S. 1948. Recovery and viability of seeds of certain southern grasses and lespedeza passed through the bovine digestive tract. *Journal of Agricultural Research* 76: 95-103.
- Byrne, M.M. y D.J. Levey. 1993. Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a Costa Rican rain forest. *Vegetatio* 107/108: 363-374.
- Cabrera, A.L. 1976. Enciclopedia argentina de agricultura y ganaderia. Regiones fitogeograficas argentinas. Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Campbell, C.S. 1983. Wind dispersal of some North American species of **Andropogon** (Gramineae). *Rhodora* 85: 65-72.
- Cano, E. 1975. Pastizales en la region central de la provincia de La Pampa. *IDIA* 331-333: 1-15.
- Cano, E. 1988. Pastizales naturales de La Pampa. Descripcion de las especies mas importantes. Tomo I. Convenio AACREA- Provincia de La Pampa.
- Clark, D.A. y Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Clifford, H.T. y Monteith, G.B. 1989. A three phase seed dispersal mechanism in Australian Quinine bush. *Biotropica* 21: 284-286.

- Cremer, K.W. 1965. Dissemination of seed from *Eucalyptus regnans*. Aust. For. 30: 33-37.
- Cremer, K.W. 1977. Distance of seed dispersal in eucalypts estimated from seed weight. Aust. For. Res. 7: 255-258.
- Daubenmire, R. 1959. A canopy-coverage method for vegetational analysis. North. Sci. 33: 43-64.
- Dirzo, R. y Dominguez, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: A. Estrada y T. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. pp. 237-250. Junk, Dordrecht.
- Distel, R.A. 1987. Crecimiento aereo y radical, germinacion y supervivencia en *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack y *Stipa tenuis* Phil. Tesis de Magister, Univ. Nac. del Sur, Bahia Blanca, Argentina.
- Distel, R.A. y Fernandez, O.A. 1986. Productivity of *Stipa tenuis* Phil. and *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack in semi-arid Argentina. J. Arid Environments 11: 93-96.
- Distel, R.A., Pelaez, D.V., y Fernandez, O.A. 1992. Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. Rangeland Journal 14: 49-55.
- Ernst, W.H.O., Veenendaal, E.M., y Kebakile, M.M. 1992. Possibilities for dispersal in annual and perennial grasses in a savanna in Botswana. Vegetatio 102: 1-11.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman y Hall. London.
- Fernandez, O.A., Brevedan, R.E. y Distel, R.A. 1988. An ecological approach to the use and improvement of a natural grassland area in semi-arid Argentina. Ecological Bulletins 39: 48-50.
- Fernandez, O.A., Boo, R.M. y Sanchez, L.F. 1989. South American shrublands. En: C.M. McKell (ed.). The biology and utilization of shrubs. Academic Press, Inc., USA.
- Foster, S.A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. Botanical Review 52: 260-299.
- Fresnillo Fedorenko, D.E. 1991. Estrategias ecologicas de *Medicago minima* (L.) Grufb. var. *minima* y *Erodium cicutarium* (L.) L'Herit., dos anuales de valor forrajero en el Caldenal. Tesis de Magister, Univ. Nac. del Sur, Bahia Blanca, Argentina.

- Fresnillo Fedorenko, D.E., Fernandez, O.A. y Busso, C.A. 1993a. Forage production of the annual legume *Medicago minima* in semiarid rangelands of central Argentina. IV<sup>th</sup> International Rangeland Congress, Montpellier, France, 1991. pp. 372-374.
- Fresnillo Fedorenko, D.E., Elia, O., Fernandez, O.A. y Busso, C.A. 1993b. Seedling emergence and survival of *Medicago minima* y *Erodium cicutarium* in semi-arid Argentina. Proceedings of the XVII International Grassland Congress, New Zealand & Australia. pp. 313-315.
- Gardener, C.J., McIvor, J.G. y Jansen, A. 1993. Survival of seeds of tropical grassland species subjected to bovine digestion. *Journal of Applied Ecology* 30: 75-85.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.), *Ecology of soil seed banks*, pp. 149-209. Academic Press, Inc. New York.
- Green, D.S. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany* 67: 1218-1224.
- Green, D.S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia* 56: 356-358.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1990. The dispersal of winged fruits and seeds differing in autorotative behavior. *Canadian Journal of Botany* 68: 2693-2697.
- Gross, K.L. y Werner, P.A. 1982. Colonizing abilities of four 'biennial' plant species in various vegetation patch types: implications for distributions in a successful sere. *Ecology* 63: 921-931.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). En: Estrada, A. y Fleming, T.H. (eds.), *Frugivory and seed dispersal*, pp. 285-304. Junk, The Hague.
- Hansen, S.R. 1978. Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an Upper Sonoran grassland. *Oecologia* 35: 109-117.

- Hanson, J.S., Malanson, G.P. y Armstrong, M.P. 1990. Landscape fragmentation and dispersal in a model of riparian forest dynamics. *Ecological Modelling* 49: 277-296.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hendrix, S.D. y Sun, I.F. 1989. Inter- and intraspecific variation in seed mass in seven species of umbellifer. *New Phytologist* 112: 445-451.
- Hughes, J.W., Fahey, T.J. y Browne, B. 1987. A better seed and litter trap. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1623-1624.
- INTA, Provincia de La Pampa, y Universidad Nacional de La Pampa. 1980. *Inventario integrado de los recursos naturales de la Provincia de La Pampa*. INTA. Buenos Aires.
- Isaac, L.A. 1930. Seed flight in the Douglas fir region. *Journal of Forestry* 28: 492-499.
- Janzen, D.H. 1977. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Mucuna andreana* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 64: 347-349.
- Janzen, D.H. 1978. Inter- and intra-crop variation in seed weight of Costa Rican *Ateleia herbert-smithii* Pitt. (Leguminosae). *Brenesia* 14-15: 311-323.
- Janzen, D.H. 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338-353.
- Kaspari, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. Ant responses to seed number. *Oecologia* 95: 81-88.
- Klinkhamer, P.G.L., Meelis, E., de Jong, T.J. y Weiner, J. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecology* 6: 308-316.
- Lakon, G. 1949. The topographical tetrazolium method for determining the germinating capacity of seeds. *Pl. Physiol.* 24: 389-394.

- Levey, D.J. y Byrne, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: Rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- Louda, S.M. 1989a. Differential predation pressure: a general mechanism for structuring plant communities along complex environmental gradients?. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 158-159.
- Louda, S.M. 1989b. Predation in the dynamics of seed regeneration. En: Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.), *Ecology of soil seed banks*, pp. 24-51. Academic Press, New York.
- Mair, A.R. 1973. Dissemination of tree seed: Sitka spruce, western hemlock and Douglas fir. *Scot. For.* 27: 308-314.
- Malcolm, C.U. 1964. A penetrometer for detecting soil compaction problems. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 4: 189-190.
- Mc Lean, R.C. y Ivimey-Cook, W.R. 1964. *Textbook of theoretical Botany*. 2201 p. Longmans, Green and Co LTD, London. Great Britain.
- Michaels, H.J., Benner, B., Hartgerink, A.P., Lee T.D., Rice, S., Willson, M.F. y Bertin, R.I. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evol. Ecol.* 2: 157-166.
- Peart, D.R. 1989. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology* 77: 236-251.
- Pelaez, D.V. 1986. Analisis de algunos factores ambientales y morfologicos y su relacion con la aplicacion de herbicidas en cinco especies arbustivas del distrito fitogeografico del Calden. Tesis de Magister, Univ. Nacional del Sur, Bahia Blanca, Argentina.
- Pelaez, D.V., Busso, C.A., Elia, O.R., Fresnillo Fedorenko, D.E. y Fernandez, O.A. Demography and growth of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium*: Water stress effects. *Journal of Arid Environments* (en prensa).
- Price, M.V. y Jenkins, S.H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. En: Murray, D.R. (ed.), *Seed dispersal*, pp. 191-235. Academic Press, Sydney, Australia.

Ocampo  
Suarez,  
1993

- Rabinowitz, D. y Rapp, J.K. 1981. Dispersal abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie. *American Journal of Botany* 68: 616-624.
- Risch, S.J. y Carroll, C.R. 1986. Effects of seed predation by tropical ant on competition among weeds. *Ecology* 67: 1319-1327.
- Shaw, R.G. y Antonovics, J. 1986. Density-dependence in *Salvia lyrata*, a herbaceous perennial: the effect of experimental alteration of seed densities. *Journal of Ecology* 74: 797-813.
- Simao Neto, M., Jones, R.M. y Rateliff, D. 1987. Recovery of pasture seed ingested by ruminants. 1. Seed of six tropical pasture species fed to cattle, sheep and goats. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 27: 239-246.
- Stamp, N.E. 1984. Self-burial behavior of *Erodium cicutarium* seeds. *Journal of Ecology* 72: 611-620.
- Stamp, N.E. 1989a. Efficacy of explosive vs. hygroscopic seed dispersal by an annual grassland species. *American Journal of Botany* 76: 555-561.
- Stamp, N.E. 1989b. Seed dispersal of four sympatric grassland annual species of *Erodium*. *Journal of Ecology* 77: 1005-1020.
- Trapp, E.J. 1988. Dispersal of heteromorphic seeds in *Amphicarpaea bracteata* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 75: 1535-1539.
- Van der Plank, J.E. 1960. Analysis of epidemics. *Plant Pathology* 3: 229-289.
- Welch, D. 1985. Studies in the grazing of heather moor-land in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. *Journal of Applied Ecology* 22: 461-472.
- Wilson, G.P.M. y Hennessy, D.W. 1977. The germination of excreted kikuyu grass seed in cattle dung pats. *Journal of Agricultural Science* 88: 247-249.
- Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- Willson, M.F. y Crome, F.H.C. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 301-308.

Willson, M.F., Michaels, H.J., Bertin, R.I., Benner, B.,  
Rice, S., Lee, T.D., Hartgerink, A.P. 1990.  
Intraspecific variation in seed packaging. Amer. Mid.  
Nat. 123: 179-185.

Willson, M.F. y Whelan, C.J. 1990. Variation in  
postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds:  
effects of density, habitat, location, seasonal and  
species. Oikos 57: 191-198.

Zeide, B. 1976. Dispersal patterns in *Erodium hirtum* Willd.  
Israel Journal of Botany 25: 221-224.