

TITULO DEL PROYECTO: CAIDA Y DISPERSION PRIMARIA DE DISEMINULOS, Y ESTABLECIMIENTO DE PLANTULAS EN ESPECIES HERBACEAS EN LA PROVINCIA FITOGEOGRAFICA DEL MONTE.

INTRODUCCION

El conocimiento de la producción de diseminulos y su dispersión, y de las condiciones que afectan el establecimiento de plántulas contribuye a lograr un mejor entendimiento de los mecanismos que controlan la distribución y abundancia de plantas adultas en una comunidad (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 plántulas puede ser mejorado bajo estas circunstancias porque se reduce la mortalidad de semillas y/o plántulas 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 plántulas al incrementar el muestreo del hábitat y permitir el aprovechamiento de microambientes 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 (Aguilar y Sala, 1997).

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; Witzum et al., 1996), 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 (Stamp, 1984; Ghermandi, 1995). Aún cuando los diseminulos que poseen aristas higroscópicas tienen una aerodinámica que no les permite alcanzar grandes distancias, estas les permiten una dispersión secundaria al contribuir a su enterramiento en el suelo y aumentan la probabilidad de colocar las semillas en un sitio seguro para su germinación (Harper, 1977).

La Provincia Fitogeográfica del Monte, que cubre más de 500000 km² en el centro de Argentina, se caracteriza por la presencia de pastizales naturales que son utilizados para la cría de ganado vacuno (Cabrera, 1976). La vegetación más común en el Sur de esta región es la arbustiva, con un importante estrato de gramíneas (principalmente *Stipa tenuis*, *Piptochaetium napostaense*, *Stipa ambigua*, *Stipa speciosa*, *Stipa clarazii*) y dicotiledóneas herbáceas como *Medicago minima* y *Erodium cicutarium* (Giorgetti et al., 1997). El pastoreo continuo con excesiva carga animal ha sido hasta el presente su manejo característico lo que ha producido un deterioro de suelo y vegetación generalizado (Fernández y Busso, enviado). En el Sur del Distrito del Caldén, cerca del límite con la Provincia Fitogeográfica del Monte, se han conducido varios trabajos interdisciplinarios tendientes a proveer información que contribuya a una utilización más apropiada de su vegetación natural de manera de obtener una producción sostenida (ej. Busso, 1997). Por

ejemplo, se han efectuado investigaciones sobre establecimiento de plántulas de *S.tenuis*, *P. napostaense* o *S. gynerioides* en áreas de distinta cobertura vegetal (Distel et al., 1992; Moretto y Distel, 1995), y de germinación y establecimiento de plántulas de *M. mínima* y *E. cicutarium* (Fresnillo Fedorenko et al., 1993b, 1995, 1996). Sin embargo, no se han conducido estudios en relación a la caída y dispersión primaria de diseminulos (movimiento de los mismos desde la planta al suelo), y su relación con el establecimiento de plántulas en *S. tenuis*, *P. napostaense*, *S. ambigua*, *S. speciosa*, *S. clarazii*, *M. mínima* y *E. cicutarium*. Estos estudios pueden contribuir a explicar el modelo espacial de reclutamiento de las poblaciones de estas especies en las comunidades de las que forman parte, con implicancias subsiguientes para su regeneración natural. En este proyecto, y cuando se haga referencia a las especies estudiadas, un diseminulo es definido como la unidad de dispersión completa: cariopse, glumas y arista en especies de gramíneas; frutos con sus semillas en *M. mínima*, y mericarpo (carpelo más arista) en *E. cicutarium*.

OBJETIVOS

El objetivo de este proyecto es documentar los modelos espacial y estacional de dispersión primaria y los mecanismos que contribuyen a determinar esa dispersión, y su relación con el establecimiento de plántulas durante etapas tempranas de su desarrollo en *S.tenuis*, *P.napostaense*, *S. ambigua*, *S.speciosa*, *S. clarazii*, *M. mínima* y *E. cicutarium*.

HIPOTESIS I. Dispersión primaria de diseminulos.

H1. LA DISTANCIA DE DISPERSION PRIMARIA DE DISEMINULOS EN LAS ESPECIES DE GRAMINEA Y EN E. CICUTARIUM AUMENTA CON LA PRODUCCION DE LOS MISMOS Y LA ALTURA DE LAS INFLORESCENCIAS EN LAS PLANTAS.

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 producción 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 dispersión primaria en la naturaleza (Dirzo y Dominguez, 1986). La altura a partir de la cual ocurre la liberación de diseminulos, por otra parte, también puede tener efectos muy importantes en la dispersión de los mismos al menos para aquellos que provienen desde el aire (Trapp, 1988). En especies con dispersión balística como *E.cicutarium*, por ejemplo, la dispersión en espacio es menor en las plantas más pequeñas que en las más altas (Willson, 1993). Por lo tanto, en las especies de gramínea estudiadas y en *E. cicutarium* se espera una mayor distancia de dispersión primaria de diseminulos en las plantas de mayor altura y de mayor producción de los mismos.

H2. LOS DISEMINULOS MAS PEQUEÑOS Y CON PELOS DE S. ambigua 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 dispersión 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 dispersión (Augspurger y Franson, 1993). Se espera que los diseminulos con pelos y de menor tamaño de *S. ambigua* tengan una menor tasa de descenso y una mayor distancia de dispersión 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 variación en el peso de los diseminulos dentro y entre individuos es común en plantas herbáceas de zonas templadas (Janzen, 1977, 1978; Willson et al., 1990). Esta variación puede ser un importante determinante de la tasa de descenso y dispersión de los diseminulos (Augspurger 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 mas uniforme). Resultados similares se esperan cuando esta hipótesis se ponga a prueba en las especies de gramíneas investigadas.

Caída de diseminulos y establecimiento de plántulas

H4. 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 GRAMINEAS, 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* sólo se establecieron nuevas plántulas de la especie que domino la caída de semillas. La aceptación de la hipótesis 4 (a) sería una indicación, por ejemplo, que el grado de actividad respiratoria y/o la predación de diseminulos en las especies de gramíneas estudiadas no influyen sustancialmente las relaciones entre la densidad de la caída de diseminulos y el reclutamiento de nuevas plántulas.

Distel et al. (1992) observaron que la supervivencia de plántulas 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 vegetación. En base a estos resultados, estos autores sugirieron que un cierto grado de disturbio contribuiría a reducir la interferencia entre plantas y favorecería el establecimiento de nuevas plántulas en ambas especies. Peart (1989) sugirió que el establecimiento de nuevas plántulas debería tener una mayor interferencia de la vegetación establecida en áreas de vegetación perenne que en aquellas de vegetación anual debido a la mayor cobertura, biomasa y altura de la vegetación perenne. Aunque la caída 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 nuevos individuos debajo de si mismas o cerca de ellas al reducir la

disponibilidad de micrositios para la germinación y subsiguiente establecimiento exitoso de plántulas (Gross y Werner, 1982; Fenner, 1985; Shaw y Antonovics, 1986). De esta manera, se espera que la relación entre la caída de diseminulos y el establecimiento de nuevas plántulas sea mayor en sitios entre plantas, donde habría 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 estación de crecimiento en que son producidas, lo que previene la emergencia de plántulas inmediatamente luego de la caída de semillas en noviembre/diciembre (Distel et al., 1992). Esta dormancia está asociada a la presencia de la lemma y la palea, estructuras que también poseen las demás especies de gramíneas investigadas. Durante el verano, sin embargo, se reduciría el nivel de dormancia de estas semillas lo que contribuiría a explicar que la mayor emergencia de plántulas en *S.tenuis* y *P.napostaense* se observe durante el otoño (Distel et al., 1992). Por lo tanto, es de esperar que la caída de diseminulos durante el verano contribuya a un mayor reclutamiento de plántulas en el otoño subsiguiente en las especies de gramíneas estudiadas. La hipótesis 4 (c) pondrá a prueba si la composición de especies de la caída de diseminulos puede ser usada para predecir la composición de especies del reclutamiento en condiciones naturales, al menos en ausencia de disturbios. Permitirá además estimar la contribución del banco de semillas a dicho reclutamiento.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de estudio

El sitio de estudio está ubicado al Sur de la Provincia fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1976), a 22 km al norte de la localidad de Carmen de Patagones, Provincia de Buenos Aires (40° 39' S, 62° 54' O; aprox. 40 m s.n.m.). Los trabajos de campo se conducirán durante 1999-2001 en una clausura de más de 3 años de 6 ha que excluye el acceso de animales domésticos. En esta área se obtendrán diseminulos de las especies estudiadas para efectuar ensayos de laboratorio. Características climáticas, de suelo y vegetación en el área de estudio han sido informadas por Giorgetti et al. (1997).

La actividad pecuaria regional más importante en el Sur de la Provincia Fitogeografía del Monte es la cría de vacunos sobre pastizales naturales. *Stipa tenuis*, *P. napostaense* y *S. clarazii*, *M. mínima* y *E. cicutarium* constituyen un excelente recurso forrajero para el ganado vacuno en estos pastizales. *Stipa ambigua* 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 identificarán 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 marcarán plantas de distintos tamaños (altura y área basal) que crezcan en forma aislada y/o se eliminará 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, el suelo en un círculo de 3 m de radio alrededor de cada planta se cubrirá 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 usaran parcelas en cada transecta en las que se contará el número total de diseminulos. Durante el periodo de observación la estación meteorológica instalada en el 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. ambigua* y *S. speciosa* se contarán y medirán además los pelos. Finalmente, se pelara 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 evitara la predación de semillas cuando se cuantifique su dispersión.

La tasa de descenso de los diseminulos de las especies de gramíneas se determinara 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 formula $[D=(Vw.H)/Vt]$ de Cremer (1977), se podrá luego calcular la distancia de dispersión aproximada (D, metros) para diseminulos que tienen una velocidad de asentamiento Vt (m/seg) y caen desde una altura de inflorescencia H (m) por efectos de un viento de una velocidad promedio de Vw (m/seg).

Para determinar la distancia que los diseminulos de *E. cicutarium* son arrojadas por medios explosivos, se recolectaran 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., 1995), 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 utilizara un $n=50$ en cada caso. Se dejara que los estilos se sequen en forma natural lo que eventualmente permitirá la ejección 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 periodo de dispersión de diseminulos). Después de la dispersión se medirá la distancia entre cada diseminulo y la vara que sostendrá el sujetapapeles. Se medirá la altura de los carpelos en otras plantas ($n=5$) en el campo.

Caída de diseminulos y establecimiento de plántulas (Hipótesis 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 3 ha se elegirán por lo tanto 3 parches con una biomasa aérea y composición específica similar para cada especie, y el muestreo se llevara a cabo en el interior de los mismos. Dentro de cada parche se ubicaran 20 estaciones de muestreo, 10 en áreas de alta cobertura vegetal y otras 10 en áreas de baja cobertura. En cada estación se delimitara 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 colocaran 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 plántulas. Las trampas de diseminulos se colocaran en los lugares de muestreo antes de la caída de diseminulos en cada año. La condición de las trampas se verificara periódicamente.

La contribución del banco de semillas en el suelo al reclutamiento de plántulas será estimada excluyendo la caída de diseminulos durante el periodo en que esta ocurra, y luego cuantificando la emergencia de nuevas plántulas en las exclusiones. Las exclusiones se harán de recipientes de leche de cartón ceroso de 5(largo)x 10 (ancho)x 2(alto)cm abiertos en sus caras inferior y superior. La parte superior será cubierta con nylon durante el periodo de caída de diseminulos. Las trampas para diseminulos se colocaran sobre cada exclusión de manera que el reclutamiento desde el banco de semillas en el suelo se medirá 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 plántulas. También se efectuara el reclutamiento de los individuos en parcelas de 10x10 cm adyacentes a cada exclusión en las que se permitirá la caída natural de diseminulos.

El porcentaje de cobertura de todas las especies se estimara visualmente dentro de cada zona utilizando parcelas de 0.25 m²; se colocaran 2 parcelas adyacentes a cada una de las 20 estaciones de muestreo.

BIBLIOGRAFIA

- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology* 78: 931-100.
- Augspurger, 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
- Burrows, F.M. 1973. Calculations of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. *New Phytol.* 72: 647-664.
- Busso, C.A. 1997. Towards an increased and sustainable production in semi-arid rangelands of Central Argentina: Two decades of research. *Journal of Arid Environments* 36:197-210.
- 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. 1988. Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más 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 JanzenConnell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- 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.
- 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., 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.



- Fernández, O.A. y Busso, C.A. Arid and semi-arid rangelands: Two thirds of Argentina. Enviado al Journal of Arid Environment.
- 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. 3133-15.
- Fresnillo Fresnillo Fedorenko, D.E., Fernandez, O.A. y Busso, C.A. 1995. *Medicago minima*, a promissory annual legume for semiarid temperate rangelands. Resúmenes del Vth International Rangeland Congress, Salt Lake City, Utah, USA. p. 20-21.
- Fresnillo Fresnillo Fedorenko, D.E., Fernandez, O.A., Busso, C.A. y Elia, O.E. 1996. Phenology of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* in semi-arid Argentina. J. Arid Environ. 33: 409-416.
- Ghermandi, L. 1995. The effect of the awn on the burial and germination of *Stipa speciosa* (Poaceae). Acta Oecologica 16: 719-728.
- Giorgetti, H.D., O.A. Montenegro, G.D. Rodríguez, C.A. Busso, T. Montani, M.A. Burgos, A.C. Flemmer, M.B. Toribio y S.S. Horvitz. 1997. The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. Journal of Arid Environments 36: 623-637.
- Green, D.S. Green, D.S. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. American Journal of Botany 67: 1218-1224.
- 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.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Hughes, J.W., Fahey, T.J. y Browne, B. 1987. A better seed and litter trap. Canadian Journal of Forest Research 17: 1623-1624.
- 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 herbertsmithii* Pitt (Leguminosae). Brenesia 14-15: 311-323.
- 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.
- Moretto, A. y Distel, R.A. 1995. Emergencia y supervivencia de plantulas de *Stipa gynerioides* y *S. tenuissima* en micrositos con y sin interferencia de vegetación establecida en un pastizal del Caldenal. Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata, Buenos Aires. p.157.



Pearl, D.R. 1989. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology* 77: 236-251

Pelaez, D.V., Busso, C.A., Elia, O.R., Fresnillo Fedorenko, D.E. y Fernandez, O.A. 1995. Demography and growth of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium*: Water stress effects. *J. Arid Environ.* 30: 75-81

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.

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.

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

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.

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. 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.

Witztum, A., Schulgasser, K. y Vogel, S. 1996. Upwind movement of Achenes of *Centaurea eriophora* L. on the ground. *Annals of Botany* 78: 431-436.

