

Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo

FEDERICO HARETCHE & CLAUDIA RODRÍGUEZ ✉

Sección Ecología Terrestre, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

RESUMEN. Se estudió el banco de semillas persistente de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo: un área bajo pastoreo continuo y otra clausurada al ganado durante 9 años. También se comparó la composición de la vegetación con la del banco de semillas, usando datos disponibles sobre la frecuencia relativa de las especies de la vegetación de ambas áreas. Para cuantificar las semillas del suelo se utilizó el método de emergencia de plántulas, las cuales fueron clasificadas en cuatro grupos funcionales definidos para la vegetación establecida: gramíneas invernales, gramíneas estivales, graminoides (juncáceas y ciperáceas) y dicotiledóneas. En la parcela pastoreada, la densidad del banco de semillas fue significativamente mayor y predominaron las dicotiledóneas mientras que las gramíneas fueron muy escasas. En la exclusión, los cuatro grupos estuvieron equitativamente representados. La similitud entre la vegetación y el banco de semillas resultó baja en el tratamiento pastoreado y relativamente alta en la clausura. Las diferencias entre los bancos de semillas podrían deberse a las diferencias en la composición de la vegetación que se desarrolla en los distintos tratamientos. Los resultados de este trabajo indican que las diferentes prácticas de manejo promueven cambios en los bancos de semillas observables a nivel de los grupos funcionales definidos para la vegetación.

[Palabras clave: clausura, grupo funcional, gramíneas C_3 , gramíneas C_4 , pastizal templado, Uruguay]

ABSTRACT. *Soil seed bank of an Uruguayan grassland under different grazing practices:* We studied the persistent soil seed bank of an Uruguayan grassland under two grazing treatments: a continuously grazed area at moderate stocking rate, and an area excluded from domestic herbivores for 9 years. We also compared the composition of the soil seed bank with the aboveground vegetation using previous records of species frequency on the established vegetation. For the soil seed bank estimates, we used the seedling-emergence method. The seedlings were classified into four functional groups defined for the established vegetation: cool-season (C_3) grasses, warm-season (C_4) grasses, graminoids (sedges and rushes), and dicots. Under grazing, the soil seed bank density was significantly higher than in the enclosure and dominated by dicots (61% of the total seeds). Moreover, C_3 and C_4 grasses were scarcely registered (4 and 5% respectively). In the ungrazed area, the four groups were evenly represented. The level of similarity between the established vegetation and the soil seed bank in the grazed area was lower than in the enclosure. The differences between the soil seed banks may be explained by the differences in the aboveground species composition. The grazed area is dominated by C_4 prostrate grasses which spread by means of rhizomes and stolons, and show a low seed output. A set of interstitial native forbs, that produce large quantities of seeds, constitute a subordinate group of the community. In the enclosure, the dominant species are replaced by erect C_3 grasses that produce abundant inflorescences. The absence of herbivores also promoted canopy changes like the accumulation of a dense layer of litter that can act as a filter to the seeds, preventing their

✉ Sección Ecología Terrestre, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, Montevideo, Uruguay.
claudia@fcien.edu.uy

Recibido: 24 de noviembre de 2004; Fin de arbitraje: 13 de marzo de 2006; Revisión recibida: 11 de mayo de 2006; Aceptado: 21 de septiembre de 2006

incorporation to the soil seed bank. This can explain the smaller size of the soil seed bank in the enclosure. Our results indicate that, in the soil seed bank, the different grazing conditions promote changes that are observable at the level of the functional groups defined for the established vegetation.

[Keywords: enclosure, functional group, C3 grasses, C4 grasses, temperate grassland, Uruguay]

INTRODUCCIÓN

El pastoreo es una perturbación clave en la regulación de la estructura y el funcionamiento de las comunidades de pastizales (McNaughton 1983, 1985). En los pastizales subhúmedos templados de América del Sur, el pastoreo promueve cambios en la riqueza, diversidad y dominancia de las especies. En la Pampa inundable, la cobertura de especies exóticas que crecen principalmente durante el invierno aumenta significativamente bajo el régimen de pastoreo doméstico (Sala et al. 1986; Facelli 1988; Facelli et al. 1988; Chaneton & Facelli 1991). En los Campos uruguayos, el pastoreo promueve la dominancia de gramíneas estivales postradas y hierbas nativas de baja calidad forrajera (Altesor et al. 1998; Rodríguez et al. 2003).

¿Cómo se reflejan estos cambios de la vegetación en la composición y estructura del banco de semillas? Si bien son escasos los estudios comparativos de bancos de semillas de pastizales con regímenes de pastoreo contrastantes, los antecedentes señalan que bajo condiciones de pastoreo, existe poca similitud entre la composición de la vegetación establecida y la del banco de semillas. Bajo estas condiciones, las gramíneas perennes dominantes de la vegetación están ausentes o son escasas en los bancos, mientras que aumenta la densidad de semillas de dicotiledóneas y especies anuales (Graham & Hutchings 1988; O'Connor & Pickett 1992; Bertiller 1996; Mayor et al. 2003). Por otro lado, las familias Juncaceae y Cyperaceae pueden ser abundantes en los bancos de semillas, llegando incluso a constituir su componente mayoritario (Roberts 1981; Williams 1984; Lunt 1997).

Según Templeton & Levin (1979), el banco de semillas constituye la "memoria" de las condiciones ambientales prevalecientes en el pasado así como las condiciones más recientes. Por lo

tanto el conocimiento de los reservorios de semillas en el suelo, en un escenario donde las comunidades están siendo transformadas de forma acelerada por la intervención humana, constituye una herramienta básica para su manejo y restauración (Howe & Chancelor 1983; Fenner 1985; D'Angela et al. 1988; Graham & Hutchins 1988; Thompson 1992; Bertiller 1996; Lunt 1997; Funes et al. 2001). Sin embargo, debido a que su medición es laboriosa, es común desconocer la disponibilidad de semillas en el suelo. En este sentido, una forma de obtener más rápidamente información básica sobre los bancos de semillas es a través de una aproximación por grupos funcionales. Los grupos funcionales se han definido como agrupamientos no filogenéticos de especies, que se desempeñan de forma similar en un ecosistema en base a un conjunto de atributos biológicos comunes (Noble & Gitay 1996). Para las áreas de pastizales templados, fue propuesta la clasificación de la vegetación en cinco grupos funcionales: gramínoideas invernales, gramínoideas estivales, arbustos, hierbas y suculentas (Paruelo & Lawenroth 1996). Los tres primeros grupos acumulan la mayor proporción de biomasa y muestran claros patrones a través de gradientes ambientales (Paruelo 2001). Si bien esta clasificación responde a atributos vegetativos de las plantas, la información acerca de la disponibilidad de semillas en el suelo de cada uno de estos grupos puede dar indicios sobre la capacidad potencial de regeneración de un área dada a partir de su banco de semillas. Algunos estudios de bancos de semillas en zonas de pastizales realizados con una aproximación funcional (e.g. Bertiller 1996, 1998; Sternberg et al. 2003), muestran que este nivel de agrupamiento de especies es sensible al régimen de pastoreo y a la heterogeneidad espacial de la vegetación.

En este trabajo analizamos el banco de semillas persistente de un pastizal del suroeste uruguayo en dos parcelas adyacentes bajo diferentes regímenes de pastoreo (pastoreo

continuo versus clausura). Los objetivos específicos fueron: 1) Comparar el tamaño del banco de semillas entre ambos tratamientos, 2) Estimar la abundancia relativa de las semillas de cuatro grupos funcionales definidos para la vegetación y 3) Comparar la abundancia relativa de estos grupos en el banco de semillas con la vegetación establecida.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el establecimiento ganadero "El Relincho", ubicado próximo a la localidad de Ecilda Paullier, departamento de San José, Uruguay (34°19'S; 57°02'W). Gran parte de esta región, incluyendo el área de estudio, fue usada para cultivos agrícolas hasta la segunda mitad del siglo XX, abandonándose posteriormente dicha práctica para dedicarse a la explotación ganadera. Las parcelas donde se extrajeron las muestras tienen un área aproximada de 1000 m² cada una, y se encuentran sobre una misma unidad de suelo (mollisol). En el área, la práctica agrícola fue abandonada en 1965. En el momento del muestreo, una de las parcelas estaba sometida a un régimen de pastoreo moderado por ganado bovino (menos de 0.5 bovinos/ha), mientras que la otra estaba clausurada al ganado desde hacía 9 años. En el área pastoreada, las especies dominantes de la vegetación establecida eran *Paspalum notatum*, *Stipa neesiana*, *Cynodon dactylon* y *Stenotaphrum secundatum*, mientras que en la clausura dominaban *Stipa papposa*, *Piptochaetium bicolor*, *S. neesiana* y *Danthonia cirrata*. En ambos casos, se trataba de comunidades compuestas mayoritariamente (más del 90%) por especies perennes (Altesor et al. 2005).

Extracción de las muestras

El muestreo se realizó a mediados de octubre. La fecha de muestreo elegida, antes del período de dispersión de semillas de la mayoría de las especies, sirvió para evaluar principalmente el banco persistente de semillas (de acuerdo a Thompson & Grime 1979). Esta porción del banco es la más relevante para la persistencia

de la comunidad y su regeneración después de una perturbación, y por lo tanto su conocimiento es altamente valioso para establecer prácticas de manejo (Funes et al. 2001; Sternberg et al. 2003).

En la parcela pastoreada, con el uso de un barreno, se tomaron en puntos elegidos al azar 10 muestras de suelo de 5 cm de profundidad y 8 cm de diámetro, cada una de las cuales fue seccionada longitudinalmente por la mitad. Una de las mitades fue descartada y la restante se guardó en una bolsa plástica etiquetada. De esta forma, cada muestra estaba compuesta por 125.5 cm³, totalizando así 1255 cm³ de suelo en cada parcela, lo cual se aproxima al volumen recomendado para detectar la mayoría de las especies presentes (Hayashi & Numata 1971; Roberts 1981). En la clausura se tomaron otras 10 muestras siguiendo un procedimiento similar, pero removiendo el mantillo superficial, el cual es abundante en estas condiciones. Como ambas parcelas tenían un límite en común, se dejó un borde de aproximadamente 5 m sin muestrear a cada lado de dicho límite.

Este diseño es pseudoreplicado en el contraste clausura-pastoreo, por lo tanto los alcances de los resultados se restringen a las parcelas estudiadas.

Procesamiento de las muestras

Para la evaluación del banco de semillas, se utilizó el método de emergencia de plántulas descrito por Roberts (1981). Se prefirió este método al de separación física ya que éste sólo es práctico cuando los volúmenes muestreados son pequeños y las semillas son relativamente grandes (Ter Heerdt et al. 1996). Las muestras se mantuvieron durante un mes a 5°C y luego se dejaron secar a temperatura ambiente hasta que fue posible el tamizado para remover fragmentos pequeños de plantas, animales y pequeñas piedras. Cada muestra tamizada se dispersó en un recipiente plástico de 16 cm de diámetro conteniendo una base de arena esterilizada, formando una capa de suelo de aproximadamente 1.5 cm de profundidad. Las muestras se colocaron en un solarío con luz artificial proporcionada por 12 tubos Philips Fluotone TL D 36W/840 3350 Lm que emitían

todas las longitudes de onda de la luz natural, con un régimen diario de 12 horas de luz y 12 de oscuridad, temperatura controlada entre 20 y 24°C, y eran regadas cada 2 días para mantenerlas húmedas. La germinación de plántulas fue registrada durante 5 meses. En el cuarto mes, las muestras fueron trasladadas a un invernadero sin temperatura controlada y sin riego durante 2 días, donde se alcanzó una temperatura máxima de 44°C. Posteriormente, se trasladaron nuevamente al solarío con las condiciones ya señaladas. Con este tratamiento de sequedad y calor, conjuntamente con el mantenimiento en frío posterior a la colecta, se buscó lograr las condiciones para romper la dormancia de la mayor cantidad posible de semillas. Cada 2 meses el suelo era removido intensamente para promover la germinación de las semillas restantes. Durante el período experimental, a intervalos de 3-4 días, las plántulas emergentes fueron contadas, removidas de los recipientes y clasificadas en cuatro grupos funcionales definidos para la vegetación establecida: 1) gramíneas invernales, 2) gramíneas estivales, 3) graminoides (juncáceas y ciperáceas) y 4) dicotiledóneas. La clasificación de las gramíneas en invernales y estivales se realizó según el criterio de la forma de la primera hoja que sale del coleoptilo: lineal y vertical en invernales, más ancha y curvada en estivales (Rosengurtt et al. 1970). Los ejemplares dudosos fueron transplantados a macetas, donde se los dejó crecer hasta un estado de desarrollo en la cual la clasificación fue factible.

Análisis de datos

Comparación de los bancos de semillas: Para cada tratamiento se calculó la densidad total de semillas (N° de semillas/ m^2) y la densidad relativa de cada grupo ($DR = N^\circ$ de semillas de un grupo/ N° total de semillas). Entre tratamientos, estos valores fueron comparados mediante un test de "t" de Student. La comparación de las densidades relativas de los cuatro grupos dentro de un mismo tratamiento fue realizada mediante un ANOVA, las cuales fueron transformadas por el arcoseno de la raíz cuadrada previo a los análisis. La densidad total de semillas/ m^2 no fue transformada ya que los datos se ajustaban a los supuestos de normalidad.

Comparación de los bancos de semillas con la vegetación establecida: Para calcular las proporciones de cada grupo funcional de la vegetación en cada tratamiento, se utilizaron los datos de frecuencia relativa de la vegetación reportado en Altesor et al. (2005). En dicho estudio, en el mes de diciembre, las especies fueron registradas mediante el método de contacto por aguja en 100 puntos ubicados sobre dos transectos paralelos de 50 m de longitud en cada tratamiento. Si bien existe una diferencia de 2 meses entre este muestreo y el del banco de semillas, creemos que un muestreo simultáneo en el mes de octubre no hubiera cambiado sustancialmente los resultados, principalmente por tratarse de comunidades compuestas mayoritariamente por especies perennes (Altesor et al. 2005) y porque ha sido observado que los principales cambios florísticos por efecto de la exclusión del pastoreo en los pastizales uruguayos ocurren en los dos primeros años de clausura (Rodríguez et al. 2003).

La similitud entre el banco de semillas y la vegetación fue calculada utilizando el Porcentaje de Similitud de Renkonen (Wolda 1981):

$$PS = \sum \min(p_{1i}, p_{2i}),$$

donde p_{1i} es la proporción del grupo i en la muestra 1, y p_{2i} es la proporción del grupo i en la muestra 2. El porcentaje de similitud se obtiene sumando los mínimos de las proporciones de cada grupo en las dos muestras que se están comparando.

RESULTADOS

Comparación de los bancos de semillas

La densidad total de semillas de la parcela pastoreada fue significativamente mayor que la de la clausura (Figura 1, $t = 2.20$, g.l. = 18, $P = 0.041$). En cuanto a los grupos considerados, la densidad relativa de las dicotiledóneas fue mayor en la parcela pastoreada ($t = 3.12$, g.l. = 18, $P = 0.006$), mientras que las gramíneas invernales presentaron mayor densidad relativa en la clausura ($t = 2.61$, g.l. = 18, $P = 0.022$). No se observaron diferencias significativas entre las densidades relativas de las graminoides y las gramíneas estivales. Los resultados

del test de ANOVA realizado para comparar las densidades relativas de los cuatro grupos dentro de un mismo tratamiento, mostraron que en la parcela bajo pastoreo existen diferencias significativas entre los grupos ($F_{3,36} = 34.36$, $P < 0.001$). Las dicotiledóneas fueron el grupo más abundante (DR = 0.61), siguiéndole el grupo de las gramíneas (DR = 0.30). Las gramíneas, tanto invernales como estivales, estuvieron escasamente representadas y no existen diferencias significativas entre sus densidades relativas. Por su parte, en la parcela clausurada al pastoreo, no se observaron diferencias significativas entre las densidades relativas de los grupos ($F_{3,36} = 1.919$, $P = 0.144$), estando todos equitativamente representados (Figura 2).

Comparación de los bancos de semillas con la vegetación

En la parcela pastoreada se encontraron importantes diferencias entre el banco de semillas y la vegetación (PS = 44%, Figura 2). Bajo este tratamiento, las gramíneas (invernales + estivales) fueron el grupo dominante de la vegetación, mientras que en el banco de semillas constituyeron apenas el 10% del total de

semillas. Por el contrario, las dicotiledóneas, que componen un grupo subordinado en la vegetación, fueron el grupo dominante en el banco de semillas. En la parcela clausurada al pastoreo, la similitud es alta (PS = 70%). Tanto en el banco de semillas como en la vegetación, las gramíneas fueron el grupo dominante, seguidas por las dicotiledóneas y las gramínoideas (Figura 2).

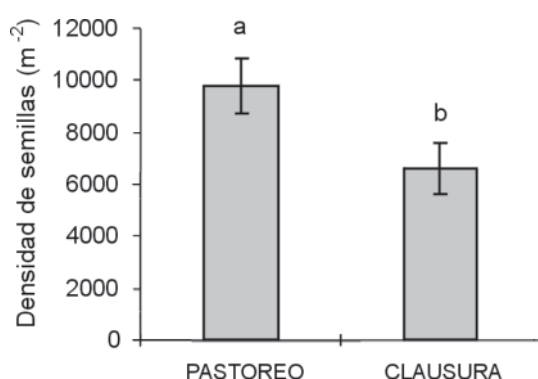


Figura 1. Densidad del banco de semillas (semillas/m² ± EE) de un pastizal uruguayo bajo condiciones de pastoreo y exclusión del ganado. Letras distintas encima de las barras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Figure 1. Seed-bank density (seeds/m² ± SE) of a Uruguayan grassland under grazed and ungrazed conditions. Different letters above the bars indicate significant differences ($p < 0.05$).

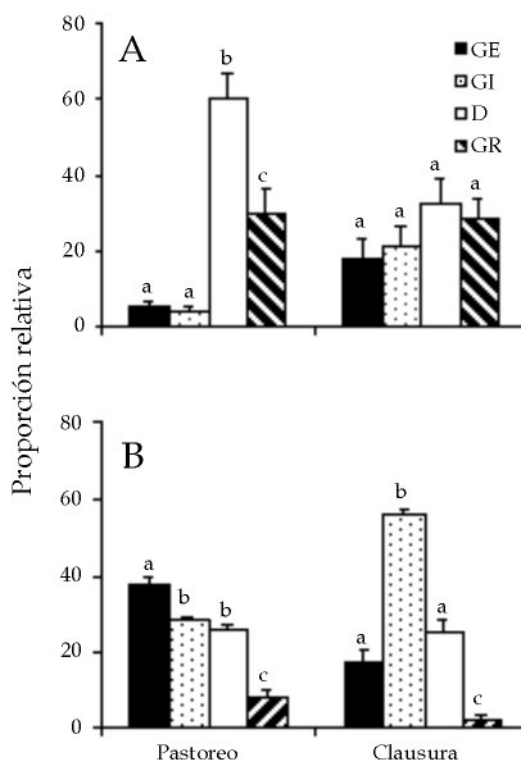


Figura 2. Proporción relativa de los grupos funcionales en el banco de semillas (A) y en la vegetación (B) de un pastizal uruguayo bajo condiciones de pastoreo y clausura al ganado. GE = gramíneas estivales; GI = gramíneas invernales; D = dicotiledóneas; GR = gramínoideas. Letras distintas encima de las barras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Figure 2. Relative proportion of each functional group in the seed bank (A) and in the standing vegetation (B) of a Uruguayan grassland under grazing and grazing exclusion conditions. GE = summer grasses; GI = winter grasses; D = dicots; GR = graminoids. Different letters above the bars indicate significant differences ($p < 0.05$).

DISCUSIÓN

La densidad del banco de semillas varió significativamente entre los tratamientos. La densidad de la parcela pastoreada fue mayor que la de la clausura (9800 y 6640 semillas/m² respectivamente). Es razonable pensar que esta diferencia es consecuencia del régimen de pastoreo, ya que ambas parcelas comparten una historia de manejo común hasta la exclusión del ganado en una de ellas 9 años atrás. El rango de densidad de semillas observado es menor, o se encuentra cercano al límite inferior de los rangos de densidad reportados para pastizales de la región. En pastizales pampeanos que fueron durante años usados con fines agrícolas, D'Angela et al. (1988) encontraron densidades de semillas que variaban entre 48750-69050 semillas/m². Por su parte, Bertiller (1996) en pastizales de la Patagonia encontró picos máximos (inmediatamente después de la liberación de semillas) de 10000 hasta 60000 semillas/m², dependiendo del régimen de pastoreo y la posición topográfica de las parcelas. Funes et al. (2001) encontraron un rango de variación de 400-19000 semillas/m² para pastizales de montaña de la Provincia de Córdoba ubicados en diferentes tipos de suelo. Esta amplia variación en las densidades de semillas, producto de tan diversos factores, hace muy difícil las generalizaciones en relación a esta variable.

Con respecto a la composición del banco de semillas de la parcela pastoreada, nuestros resultados coinciden con los antecedentes de otros estudios de pastizales con este tipo de manejo, donde las gramíneas perennes son un componente menor, mientras que están bien representadas las dicotiledóneas y gramínoideas (O'Connor & Pickett 1992; Bertiller 1996; Lunt 1997; Sternberg et al. 2003). En nuestro estudio, la mayor densidad de semillas en la parcela pastoreada se debe, fundamentalmente, a la gran densidad de semillas de dicotiledóneas (60% del total de semillas). El origen de estas semillas probablemente se relacione con la presencia en la vegetación de dicotiledóneas intersticiales de hábito rastrero y arrosado que se ven favorecidas en condiciones de pastoreo y que producen gran cantidad de semillas. Las semillas de estas especies podrían haberse ido acumulando gradualmen-

te en el suelo a lo largo del tiempo en que la parcela ha estado sometida a este régimen de manejo. Tampoco sería descartable que algunas de estas semillas se hayan mantenido desde la época en que esta región fue cultivada y arada, medio siglo atrás, ya que las semillas de las especies invasoras de sistemas agrícolas presentan en general altas longevidades dentro el suelo (Roberts 1981; Cavers & Benoit 1989). Por el contrario, la notable escasez de gramíneas en el banco de semillas, lo cual se ve reflejado en el bajo porcentaje de similitud entre éste y la vegetación establecida, podría deberse no sólo al consumo directo del ganado de las estructuras reproductivas, sino también a la identidad de las especies de gramíneas dominantes de la vegetación. Estas especies (e.g. *Paspalum notatum*) tienen una muy baja producción de semillas y su forma principal de propagación es la vegetativa (Rosengurt 1943). Además, las semillas de gramíneas, y en particular las de las gramíneas perennes, tienden a tener longevidades más breves que las de dicotiledóneas (Williams 1984; Graham & Hutchings 1988; Baskin & Baskin 1998).

En la parcela clausurada al ganado, se observó una mayor similitud entre el banco de semillas y la vegetación establecida, estando las gramíneas bien representadas en ambos estadios de desarrollo de las plantas. En particular en esta parcela, la proporción de semillas de gramíneas invernales fue significativamente mayor que en la parcela pastoreada. Las gramíneas dominantes que crecen bajo este tratamiento son invernales de porte erecto y, en ausencia de la presión de consumo por el ganado, presentan una alta producción de inflorescencias. La liberación de estas semillas incrementaría anualmente la proporción de este grupo funcional en el banco. Las gramínoideas, si bien están bien representadas en los bancos de semillas en ambas condiciones, parecerían no tener mayor importancia para diferenciar los diferentes regímenes de pastoreo.

Además de las diferencias en la composición de especies entre ambos tratamientos, el ganado también provoca cambios estructurales en la vegetación que podrían contribuir a explicar los resultados observados. Bajo condiciones de pastoreo, el tapiz es bajo y ralo, y con escaso mantillo superficial, lo cual puede facilitar la entrada de las semillas al banco. En contraste,

en la clausura el tapiz es alto y existe una densa capa de mantillo superficial. La presencia del mantillo altera la luz incidente, la temperatura y la dinámica del agua y nutrientes del suelo (Facelli & Pickett 1991). Estos efectos pueden producir cambios importantes en la estructura de la comunidad, en particular en su composición, riqueza y diversidad (Facelli & Facelli 1993). El mantillo puede actuar también como un importante filtro de las semillas, como fue observado por Márquez et al. (2002) en pastizales de Córdoba, en donde el 43% de la densidad total de semillas en sitios excluidos al pastoreo correspondía a semillas retenidas en el mantillo. Es probable que en nuestro estudio, la menor densidad de semillas encontradas en la clausura se deba a que el mantillo fue removido de las muestras de suelo analizadas. Si bien potencialmente estas semillas pueden alcanzar la superficie del suelo para anclarse y germinar, probablemente su dinámica sea muy diferente de aquellas integradas efectivamente al banco. Al variar las condiciones abióticas varían también los factores bióticos que actúan en la mortalidad de semillas. El enterramiento de las semillas es un evento importante que influye en la tasa de depredación de semillas, ya que las pérdidas por este factor son sustancialmente menores en las semillas enterradas que en aquellas expuestas (Crawley 1992). Se ha observado que la abundancia de artrópodos aumenta con la presencia del mantillo (Facelli 1994) y que los descomponedores disminuyen su abundancia y diversidad a medida que aumenta la profundidad del suelo (Christensen 1981). El destino incierto de estas semillas sugiere que se debe ser cauteloso en la interpretación de resultados referentes a las semillas retenidas por el mantillo.

Finalmente, es interesante constatar que, así como se han detectado cambios importantes en los grupos funcionales de la vegetación al cambiar el régimen de pastoreo (Díaz et al. 1992; Lavorel et al. 1999; McIntyre & Lavorel 2001; Rodríguez et al. 2003), en este trabajo también se detectaron diferencias importantes en la abundancia de estos grupos en el banco de semillas. Esto sugiere que a nivel de los grupos funcionales definidos para la vegetación, es posible observar cambios generados por el manejo de los pastizales tanto en la vegetación establecida como en los bancos de semillas del suelo, lo cual estaría abriendo

nuevas perspectivas en la utilización de estos grupos para el manejo y conservación de los pastizales uruguayos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la familia Macció por su hospitalidad en el establecimiento "El Relincho" y a S. Curbelo, quien nos facilitó el uso de la cámara de germinación de semillas. Dos árbitros anónimos hicieron numerosas sugerencias para mejorar el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ALTESOR, A; E DI LANDRO; H MAY & E EZCURRA. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *J. Veg. Sci.*, **9**:173-180.
- ALTESOR, A; M OESTERHELD; E LEONI; F LEZAMA & C RODRÍGUEZ. 2005. Effect of grazing exclusion on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, **179**:83-91.
- BASKIN, CC & JM BASKIN. 1998. Ecology of seed dormancy and germination in grasses. Pp. 30-83 In: GP Cheplick (ed.). *Population Biology of Grasses*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- BERTILLER, MB. 1996. Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: the state and dynamics of the soil seed bank. *Environm. Manag.*, **20**:123-132.
- BERTILLER, MB. 1998. Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Science Research*, **8**:39-45.
- CAVERS, PB & DL BENOIT. 1989. Seed banks in arable lands. Pp. 309-328 in MA Leck; VT Parker & RL Simpson (eds). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. NY, USA.
- CHANETON, EJ & JM FACELLI. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, **93**:143-155.
- CHRISTENSEN, M. 1981. Species diversity and dominance in fungal communities. Pp. 201-232 en DT Wicklow & GC Carroll (eds). *The Fungal Community*. Marcel Dekker. NY, USA.
- CRAWLEY, MJ. 1992. Seed predators and plant population dynamics. Pp. 157-191 in: M Fenner (ed.). *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International. Wallingford, UK.
- D'ANGELA, E; JM FACELLI & 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.

- DÍAZ, S; A ACOSTA & M CABIDO. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veg. Sci.*, **3**:689-696.
- FACELLI, JM. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio*, **78**:21-25.
- FACELLI, JM. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology*, **75**:1727-1735.
- FACELLI, JM & E FACELLI. 1993. Interactions after death: plant litter controls priority effects in a successional plant community. *Oecologia*, **95**:277-282.
- FACELLI, JM; RJC LEÓN & VA DEREGIBUS. 1988. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the Flooding Pampa, Argentina. *Am. Midl. Nat.*, **121**:125-133.
- FACELLI, JM & STA PICKETT. 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, **72**:1024-1031.
- FENNER, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. London, UK.
- FUNES, G; S BASCONCELO; S DÍAZ & M CABIDO. 2001. Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Austral Ecology*, **26**:205-212.
- GRAHAM, DJ & MJ HUTCHINGS. 1988. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. Appl. Ecol.*, **25**:241-252.
- HAYASHI, I & M NUMATA. 1971. Viable buried-seed population in the Miscanthus-and Zoysia-type grasslands in Japan: Ecological studies on the buried-seed population in the soil related to plant succession VI. *Japanese Journal of Ecology*, **20**:243-252.
- HOWE, CD & RJ CHANCELLOR. 1983. Factors affecting the viable seed content of soils beneath lowland pastures. *J. Appl. Ecol.*, **20**:915-922.
- LAVOREL, S; S McINTYRE & K GRIGULIS. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *J. Veg. Sci.*, **10**:661-672.
- LUNT, ID. 1997. Germinable soil seed banks of anthropogenic native grasslands and grassy forest remnants in temperate south-eastern Australia. *Plant Ecology*, **130**:21-34.
- MARQUEZ, S; G FUNES; M CABIDO & E PUCHETA. 2002. Grazing effects on the germinable seed bank and standing vegetation in mountain grasslands from central Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **75**:327-337.
- MAYOR, MD; RM BOÓ; DV PELÁEZ & OR ELÍA. 2003. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover. *Journal of Arid Environments*, **53**:467-477.
- McINTYRE, S & S LAVOREL. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *J. Ecol.*, **89**:209-226.
- McNAUGHTON, SJ. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecol. Monogr.*, **53**:291-320.
- McNAUGHTON, SJ. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecol. Monogr.*, **55**:259-94.
- NOBLE, IR & H GITAY. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *J. Veg. Sci.*, **7**:329-336.
- O'CONNOR, TG & GA PICKETT. 1992. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *J. Appl. Ecol.*, **29**:247-260.
- PARUELO, JM. 2001. Temperate Grasslands. (Pp.569-574) in: T Munn (ed.). *Encyclopedia of Global Environmental Change*. Vol. 2. John Wiley & Sons. Chichester.
- PARUELO, JM & WK LAWENROTH. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecol. Appl.*, **6**:1212-1224.
- ROBERTS, HA. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, **6**:1-55.
- RODRÍGUEZ, C; E LEONI; F LEZAMA & A ALTESOR. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *J. Veg. Sci.*, **14**:433-440.
- ROSENGURTT, B. 1943. *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay*. 3ª contribución. Barreiro & Ramos. Montevideo, Uruguay.
- ROSENGURTT, B; B ARRILLAGA DE MAFFEI & P IZAGUIRRE. 1970. *Gramíneas Uruguayas*. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- SALA, OE; M OESTERHELD; RJC LEON & A SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, **67**:27-32.
- STERNBERG, M; M GUTMAN; A PEREVOLOTSKY & J KIGEL. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: An approach with functional groups. *J. Veg. Sci.*, **14**:375-386.
- TEMPLETON, AR & DA LEVIN. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *Am. Nat.*, **114**:232-249.
- TER HEERDT, GNJ; GL VERWEIJ; RM BEKKER & JP BAKKER. 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Funct. Ecol.*, **10**:144-151.
- THOMPSON, K. 1992. The functional ecology of seed banks. Pp. 231-258 in: M Fenner (ed.). *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International. Wallingford, UK.
- THOMPSON, K & JP GRIME. 1979. Seasonal variation

- in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, **67**:893-921.
- WILLIAMS, ED. 1984. Changes during 3 years in the size and composition of the seed bank beneath a long-term pasture as influenced by defoliation and fertilizer regime. *J. Appl. Ecol.*, **21**:603-615.
- WOLDA, H. 1981. Similarity Indices, Sample Size and Diversity. *Oecologia*, **50**:296-302.

