



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS



Tesina para acceder al Título de Licenciada en Ciencias Biológicas

RESPUESTA DEL BANCO DE SEMILLAS DE UN PASTIZAL DE URUGUAY ANTE SEÑALES DE FUEGO: CALOR Y HUMO



NOELIA CUELLO REVETRIA

Tutor: MSc Luis López-Mársico

Co-tutora: Dra. Claudia Rodríguez

Grupo de Ecología de Pastizales. Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Montevideo - Uruguay

Octubre 2019

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis tutores, Luis y Claudia, porque sin su ayuda y ánimo este trabajo no hubiera sido terminado.

También agradezco a Alice Altesor y Anaclara Guido por sus correcciones y sugerencias, que tuvieron un aporte positivo en este trabajo.

Tabla de Contenido

RESUMEN.....	4
INTRODUCCIÓN.....	5
El banco de semillas y el fuego	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Sitio de estudio.....	11
Colecta y procesamiento de las muestras	13
Montaje y seguimiento del experimento	15
Análisis de datos	19
RESULTADOS	20
Densidad de plántulas germinadas	21
Riqueza de especies	24
Tiempo de germinación.....	26
Composición de especies.....	26
DISCUSIÓN.....	30
CONCLUSIONES.....	37
BIBLIOGRAFÍA.....	39
ANEXOS.....	45

RESUMEN

El fuego es una perturbación que afecta diversos ecosistemas en el mundo. En algunos pastizales de Uruguay el fuego es utilizado como medida de manejo para controlar pajonales y favorecer el rebrote tierno. El objetivo de este trabajo fue analizar el efecto global del fuego y de dos de sus componentes (golpe de calor y humo) sobre la germinación del banco de semillas en un pastizal de Sierras del Este, Uruguay. En octubre de 2017 fueron extraídas 40 muestras de suelo, 8 de ellas de un sitio recientemente quemado (aproximadamente 2 horas después de la quema; "quema *in situ*") y las restantes 32 de un área adyacente no quemada. Estas últimas fueron sometidas a cuatro tratamientos: 1- Golpe de calor a 100°C, 2- Humo, 3- Golpe de calor y Humo, y 4- Control (sin golpe de calor y sin humo). Posteriormente, las muestras se colocaron en una cámara de germinación con luz y temperatura controladas. La germinación fue registrada durante cuatro meses y las plántulas fueron diferenciadas en monocotiledóneas (gramíneas y graminoides) y dicotiledóneas. La quema *in situ* fue el tratamiento que más se diferenció del tratamiento control. Dicho tratamiento produjo un notorio aumento en la densidad de plántulas y en la riqueza de las especies germinantes, aunque no afectó la relación de mono/dicotiledóneas. Además, el pico de germinación de la quema *in situ* precedió los picos de los restantes tratamientos. Por su parte, los tratamientos aplicados que simulaban la quema (humo, temperatura) tuvieron efectos positivos o neutros sobre las variables analizadas, aunque los efectos positivos fueron atenuados en comparación con la quema *in situ*. Estos resultados muestran que el fuego y sus componentes pueden estimular la germinación de algunas especies de los pastizales uruguayos, contrariamente a lo que se había observado hasta el momento.

PALABRAS CLAVE

Quema; germinación; grupos funcionales; gramíneas; dicotiledóneas; PPQC.

INTRODUCCIÓN

En pastizales naturales, el fuego y el pastoreo son considerados perturbaciones de gran escala (Oesterheld *et al.*, 1999; Pausas & Bond, 2019). Algunos autores han planteado que el efecto del fuego sobre los pastizales es similar al efecto que ejerce el pastoreo (Bond & Keeley, 2005), ya que ambas perturbaciones, aplicadas a niveles intermedios de intensidad, aumentan la riqueza y diversidad de la comunidad vegetal (Knapp *et al.*, 1998; Koerner & Collins, 2013). A pesar de ser perturbaciones que han estado históricamente presentes, hoy en día son mínimas las áreas que continúan con el régimen que presentaban inicialmente (Knapp *et al.*, 1998; Gibson, 2009). El fuego actúa directamente sobre la vegetación establecida y sus consecuencias consisten básicamente en la remoción de biomasa, tanto viva como seca en pie, generando apertura de claros (Knapp *et al.*, 1998), en la reducción del albedo y aumento de la temperatura del suelo, y en la volatilización y liberación de nutrientes como cenizas (Gibson, 2009).

En la región de los pastizales del Río de la Plata se han realizado algunos estudios que evaluaron el efecto del fuego en pastizales nativos. En los Campos del Norte en Brasil, se ha observado que hay un incremento en la cobertura de hierbas arrosetadas y graminoides en áreas recientemente quemadas (Overbeck *et al.*, 2005; Fidelis *et al.*, 2012) y la riqueza de especies puede aumentar (Overbeck *et al.*, 2005) o permanecer

incambiada (Fidelis *et al.*, 2012). A medida que pasa el tiempo desde la última quema se genera un cambio estructural de la vegetación. La dominancia por parte de unas pocas especies y la acumulación de restos secos en pie impiden el establecimiento de especies que se desarrollan al ras del suelo, lo cual se traduce en una disminución de la riqueza de especies (Overbeck *et al.*, 2005). A su vez, en esta misma región se ha observado que el fuego es necesario para evitar que crezcan especies leñosas y para preservar el pastizal (Overbeck & Pfadenhauer, 2007). Por otro lado, en la Pampa inundable (Buenos Aires, Argentina), se observó que luego de la quema hay un aumento en la riqueza y cambios en la composición de especies, además de la eliminación de especies formadoras de maciegas que no son consumidas por el ganado (Juan *et al.*, 2000). Sin embargo en estos pastizales, el fuego promueve la invasión de especies exóticas (Latterra *et al.*, 2003; Ortega & Latterra, 2003). En Uruguay, el fuego se emplea en algunas regiones como medida de manejo para controlar especies arbustivas o pajonales (Royo-Pallarés *et al.*, 2005; Berretta, 2006; López-Mársico *et al.*, 2019a).

Las plantas sometidas a incendios presentan distintos mecanismos de respuesta. Pausas *et al.* (2004) las clasifican según su capacidad de rebrotar o de persistir a través de semillas. Las especies rebrotadoras son capaces de crecer luego de la quema total de la planta, a partir de rizomas, tallos, raíces, etc., mientras que las no rebrotadoras mueren luego de una quema. Por otro lado, las persistentes por propágulos son especies que

crecen luego de un incendio a partir de la germinación de semillas. En estas especies, las semillas están protegidas del fuego o lo resisten y en muchos casos el reclutamiento de nuevos individuos se ve favorecido. Finalmente, existen especies cuyas semillas o frutos no toleran el fuego, por lo que no tienen forma de persistir luego de una quema y su presencia en la comunidad dependerá de los mecanismos de dispersión que posea. De este modo Pausas *et al.* (2004) proponen cuatro combinaciones posibles de respuesta de las especies ante el fuego: facultativas (rebrotan o germinan), rebrotadoras obligadas (solo rebrotan), germinadoras obligadas (solo germinan) y no persistentes (no rebrotan ni germinan) (Figura 1).

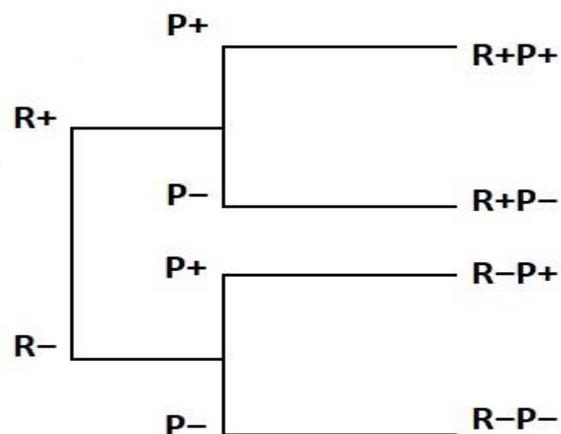


Figura 1. Clasificación de las cuatro respuestas básicas al fuego según Pausas *et al.* (2004). **R+**: rebrotadoras, **R-**: no rebrotadoras, **P+**: propágulos persistentes, **P-**: propágulos no persistentes. Las dos dicotomías son: en primer lugar, si las plantas persisten después del incendio por rebrote y, en segundo lugar, si las plantas persisten después del incendio por germinación. Los cuatro grupos son: R+P+ (especies facultativas), R+P- (rebrotadoras obligadas; las semillas no resisten el fuego y el reclutamiento es por rebrote durante el período entre incendios), R-P+ (germinadoras obligadas; estas solo persisten por semillas; por lo tanto, están especializadas en el reclutamiento posterior al incendio) y R-P- (especies que no persisten después del incendio).

El banco de semillas y el fuego

Una vez que las semillas son liberadas de la planta madre, generalmente entran en estado de dormancia o latencia. En este estado pueden permanecer desde días hasta décadas, dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales (Fenner, 2012). La latencia es necesaria para que las semillas no germinen en condiciones desfavorables o en épocas del año en la cual los propágulos no se establecerían (Goodwin *et al.*, 1995). Estas semillas, así como todas las semillas viables que se encuentran sobre el suelo y la hojarasca, forman el banco de semillas (Simpson *et al.*, 1989).

El banco de semillas constituye un registro y reservorio de la vegetación original o anterior del lugar, reflejando las condiciones ambientales presentes y pasadas (Templeton & Levin, 1979), que irá renovando la comunidad vegetal (Fenner, 2012). En la mayoría de los hábitats el número de semillas del banco es ampliamente superior al número de plantas establecidas en la comunidad (Harper, 1977). Además, diversas investigaciones han comparado la relación entre las especies establecidas y las que integran el banco de semillas, encontrando en general una correspondencia débil entre ambos grupos de especies (Bossuyt & Honnay, 2008). En pastizales, esto podría deberse a que las gramíneas dominantes son una mezcla de especies con y sin banco de semilla persistente (Thompson & Grime, 1979). Los estudios regionales de

bancos de semillas de pastizales son escasos (e.g. D'Angela *et al.*, 1988; Bertiller, 1996; Aguiar & Sala, 1997; Funes *et al.*, 2001; Mayor *et al.*, 2003; Lipoma *et al.*, 2017). Un trabajo puntual en el Centro-Sur de Uruguay mostró que la perturbación por pastoreo genera un incremento en la densidad de semillas y una inequidad en la representatividad de los tipos funcionales en comparación con áreas clausuradas (Haretche & Rodríguez, 2006). Al igual que en otros estudios, bajo condiciones de pastoreo, las gramíneas perennes dominantes están ausentes o son escasas en los bancos de semillas, mientras que aumenta la densidad de semillas de dicotiledóneas y especies anuales (Bertiller, 1996; Mayor *et al.*, 2003).

En varios estudios, principalmente de zonas con clima mediterráneo, se ha observado que los factores directos del fuego, como el golpe de calor y el humo favorecen la germinación de especies que se encuentran en el banco de semillas (Keeley & Fotheringham, 2000; Fidelis *et al.*, 2016; Pausas *et al.*, 2004). Por un lado, el calor rompe la dormancia física de las semillas de algunas especies, tales como las semillas duras e impermeables, acelerando el tiempo de emergencia (Keeley *et al.*, 2011). Para otras especies, la aplicación de un golpe de calor no es suficiente para desencadenar la germinación, pero las semillas continúan viables y pueden encontrar condiciones favorables para germinar en ambientes post-quema (Fichino *et al.*, 2016; Fidelis *et al.*, 2016; Paula & Pausas, 2008). Por su parte, el humo estimula y promueve la germinación, así como el crecimiento de plántulas en semillas permeables (Pausas *et al.*, 2004) y en una amplia

gama de especies propensas al fuego (Van Staden, 2000). Si bien no se conoce exactamente el mecanismo, se han registrado varios compuestos asociados al humo que desencadenarían la germinación, como el ion nitrato y el dióxido de nitrógeno (Keeley & Fotheringham, 2000). A su vez, se identificó un compuesto orgánico que desencadena la germinación (karrikina), el cual deriva de la combustión de la celulosa. Este compuesto es estable a altas temperaturas, soluble en agua y es activo en un amplio rango de concentraciones (Flematti *et al.*, 2004). Finalmente, el fuego puede estimular de forma indirecta la germinación al incrementar la incidencia de radiación que llega directamente al suelo (Keeley & Fotheringham, 2000).

En los pastizales del Río de la Plata no existe evidencia certera de que el fuego estimule la germinación (Overbeck *et al.*, 2006; Fidelis *et al.*, 2010; Fidelis *et al.*, 2016; López-Mársico *et al.*, 2019b). En Uruguay son incipientes los estudios del fuego y actualmente se han obtenido resultados acerca del efecto de señales del fuego sobre la germinación de seis especies nativas (Farías-Moreira, 2019; López-Mársico *et al.*, 2019b). Sin embargo no existen estudios que evalúen el efecto del fuego sobre el banco de semillas de estos pastizales. Esta aproximación contribuye a entender el ensamblaje de la comunidad en un paisaje post-incendio y puede brindar información relevante para la rehabilitación de sitios degradados. En este trabajo se plantean los siguientes objetivos: 1) Analizar experimentalmente los efectos del golpe de calor y del humo, de forma individual y conjunta,

como señales del fuego, sobre la germinación a partir del banco de semillas de un pastizal de la región Sierras del Este en Uruguay. 2) Comparar los bancos de semillas tratados experimentalmente con golpe de calor y humo con el banco de semillas de un pastizal recientemente quemado y con el banco de semillas de un pastizal control (sin quema) de la misma región.

Hipótesis: el fuego, a través de sus efectos directos, como el golpe de calor y el humo, afecta diferencialmente la germinación de las distintas especies de plantas, o grupos funcionales, que integran el banco de semillas.

Predicciones: Se espera que las muestras tratadas experimentalmente con golpe de calor y/o con humo presenten mayor similitud con las muestras extraídas del sitio quemado y menor similitud con el control, en términos de riqueza de especies, densidad, tiempo de germinación, composición y proporción de mono y dicotiledóneas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

La unidad geomorfológica Sierras de Este ocupa aproximadamente el 14,3% de la superficie del país (Panario, 1988; Figura 2) e incluye los departamentos de Treinta y Tres, Lavalleja, Maldonado, Cerro Largo, noreste de Florida, centro sur de Rocha y este de Durazno. Esta región se caracteriza por presentar una gran heterogeneidad en cuanto al relieve, afloramientos rocosos, pendiente y profundidad del suelo (Baeza *et al.*,

2019). El promedio anual de precipitaciones en la zona es de 1318 mm y la temperatura anual media es de 17°C (INIA GRAS, 2018). Los pastizales y pastizales arbustivos son las comunidades vegetales dominantes en la región (aproximadamente un 66%) y la ganadería extensiva de bovinos y ovinos es la actividad preponderante (Ferreira, 2001; Baeza *et al.*, 2019). En esta región se pueden diferenciar tres de las cinco comunidades de pastizales descritas para Uruguay, cuyas diferencias en la fisonomía florística se atribuyen a aspectos geológicos y topográficos (Lezama *et al.*, 2019). La comunidad V ocupa grandes superficies de las zonas cóncavas del paisaje (Gallego, 2013) y se caracteriza por la dominancia de pastos de alto porte como *Erianthus angustifolius* Ness (paja estrelladora). Esta gramínea forma maciegas de gran tamaño, no apetecibles para el ganado, cuya cobertura de dosel promedio es de 60-70 cm (López-Mársico *et al.*, 2019a). La quema en esta región es una forma de obtener rebrotes tiernos de *E. angustifolius* y de otras especies de mayor aceptabilidad y valor nutritivo para el ganado (Berreta, 1993). En áreas no tan extensas, se pueden encontrar parches de vegetación dominados por *E. angustifolius*, con distinta antigüedad de quema, entremezclados con parches de vegetación rastrera (López-Mársico, datos no publicados).

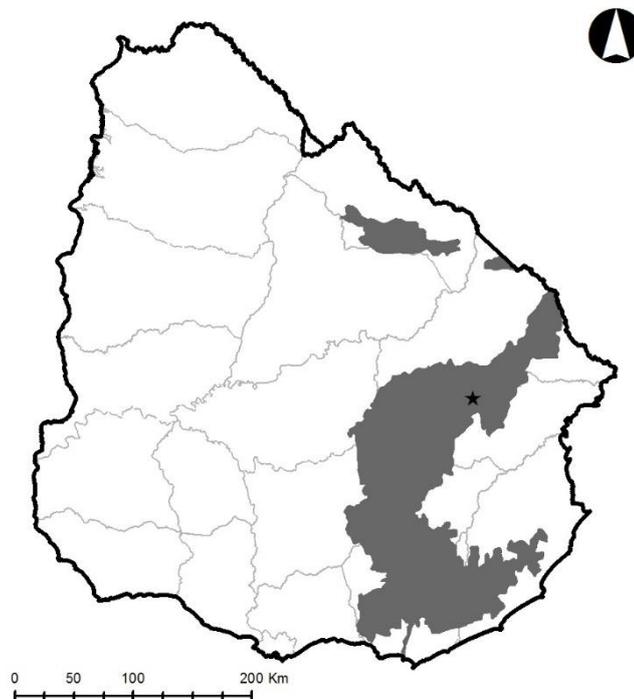


Figura 2. Mapa de Uruguay en el que se muestra en gris la región geomorfológica Sierras del Este.★: zona de estudio, Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos en el Departamento de Treinta y Tres, Uruguay.

Colecta y procesamiento de las muestras

En octubre de 2017 se colectaron muestras de suelo de un pastizal con pastoreo moderado, dominado por *Erianthus angustifolius* en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos (PPQC), en el Departamento de Treinta y Tres, Uruguay (Figuras 2 y 3). Se eligió esta fecha, antes del período de dispersión de semillas de la mayoría de las especies, para obtener muestras del banco de semillas potencialmente persistente (que fueron liberadas en años anteriores) y no del transitorio. A través de un muestreo preferencial (evitando el área debajo de la canopia de *E. angustifolius*) se tomaron 40 muestras de suelo. Ocho de ellas fueron

tomadas de un sitio quemado recientemente (dos horas antes del muestreo) por parte de productores ganaderos de la zona (de aquí en más, quema *in situ*), mientras que las restantes 32 se tomaron de un sitio adyacente que no había sido quemado por al menos 4 años. Las muestras se extrajeron utilizando un taladro tipo sacabocado con un diámetro de 8 cm y 5 cm de profundidad (Figura 4). Se incluyó tanto el suelo como la broza presente sobre el mismo. En todos los casos el volumen extraído fue dividido a la mitad: una se empleó para este trabajo y la restante se descartó. De esta manera se obtuvo un volumen de 126 cm³ por muestra. Todas las muestras fueron empacadas en bolsas de nylon de manera individual, rotuladas y transportadas al laboratorio del Grupo de Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias.



Figura 3. Zona de estudio en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos. Se observa en primer plano la dominancia dada por *Erianthus angustifolius*.

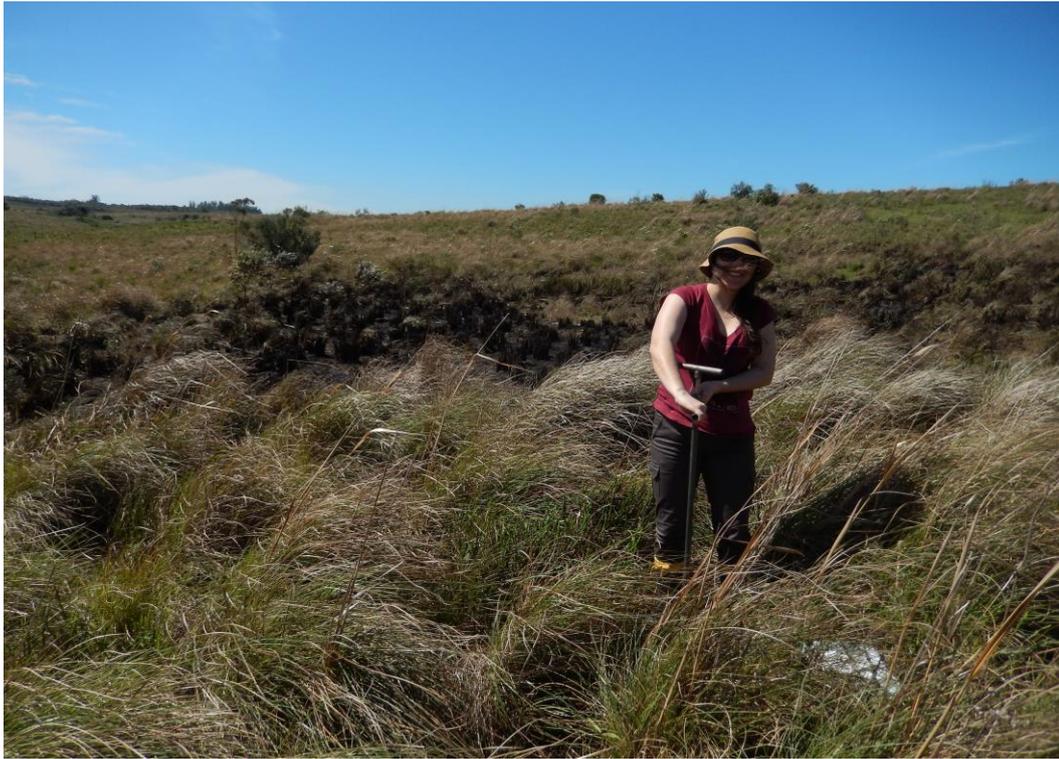


Figura 4. Extracción de muestras de suelo con taladro en el área no quemada del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos. En segundo plano se observa un parche recientemente quemado.

Montaje y seguimiento del experimento

Las muestras de suelo se dejaron expuestas a temperatura ambiente en un lugar seco y fresco durante dos días. Posteriormente, el suelo se disgregó y todos los materiales vegetales correspondientes a tallos, hojas, raíces y rizomas se descartaron. En bandejas de aluminio, de 11 x 15 cm de lado y 3,5 cm de profundidad, se colocó arena lavada de río que cubrió hasta 1 cm de espesor. Previamente, la arena se esterilizó a 100°C en una estufa de secado, durante 48 horas. Por encima de la capa de arena se colocó el suelo disgregado (Figura 5a). Las 32 muestras extraídas del sitio no quemado fueron sometidas a cuatro tratamientos

(ocho muestras por cada tratamiento): 1- Golpe de calor (GC), 2- Humo (H), 3- Golpe de calor y Humo (GCyH), y 4- Control (sin golpe de calor y sin humo, C). Un quinto tratamiento consistió en las muestras extraídas del sitio quemado *in situ* (Q) (Tabla 1). El tratamiento de golpe de calor se aplicó mediante la exposición de las muestras a una temperatura de 100°C, durante 5 minutos, en una estufa de secado. Se utilizó esta temperatura porque fue la empleada en estudios locales y de la región (Overbeck *et al.*, 2006; Farías Moreira, 2019; López-Mársico *et al.*, 2019b), así como también en estudios internacionales (Ghebrehiwot *et al.*, 2012), lo cual permite la comparación. A través de este tratamiento se intentó simular el calor producido en un evento de quema sobre el suelo (Figura 5b). El humo se aplicó mediante un ahumador de apicultor. Se quemó material vegetal obtenido directamente del sitio de estudio y se hizo pasar el humo por un orificio hacia una caja de plástico hermética en donde se encontraban las bandejas con las muestras. Las muestras fueron ahumadas por un período de 5 minutos. De este modo se representó el humo que está presente en los lugares donde se realiza una quema (Figura 5c).

Tabla 1. Tratamientos aplicados a las muestras de suelo extraídas de un pastizal del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, en el Departamento de Treinta y Tres, Uruguay.

Tratamientos	Abreviaturas	Tratamientos aplicados a las muestras del banco de semillas
Control	C	Muestras no ahumadas y sin golpe de calor (extraídas de un sitio no quemado por al menos 4 años).
Golpe de Calor	GC	Muestras expuestas a 100°C por 5 minutos.
Humo	H	Muestras tratadas con humo durante 5 minutos.
Golpe de Calor y Humo	GCyH	Muestras expuestas a 100°C por 5 minutos y tratadas con humo durante 5 minutos.
Quemado	Q	Muestras extraídas de un sitio recientemente quemado en campo (<i>in situ</i>).

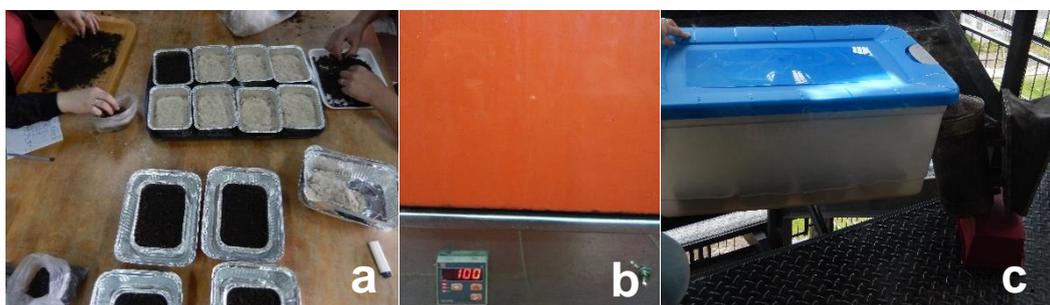


Figura 5. Montaje y aplicación de tratamientos. a. Colocación de suelo disgregado en bandejas. b. Golpe de calor en estufa de secado. c. Aplicación de humo con ahumador de apicultor.

Posterior a la aplicación de los tratamientos, las bandejas con las muestras se colocaron en una cámara de germinación con un fotoperíodo

de 12/12 horas de luz/oscuridad a una temperatura controlada de 25/20°C respectivamente. Durante el período de seguimiento, las bandejas se mantuvieron regadas a capacidad de campo, para promover la germinación y evitar la muerte por desecación de las plántulas recién emergidas. En cada bandeja se contabilizó la emergencia de plántulas de manera periódica cada 2-3 días al comienzo y luego semanalmente. Se registraron en una planilla y en las bandejas se marcaron las plántulas con indicadores de color según fueron monocotiledóneas o dicotiledóneas. Una de las bandejas perteneciente al tratamiento Golpe de calor y Humo fue descartada debido a que presentó un número de plántulas excesivamente mayor a todas las demás bandejas. Una vez que alcanzaron un crecimiento determinado se pusieron a crecer individualmente en macetas, con el fin de favorecer la floración e identificación a nivel de especie (Figura 6). Semanalmente se realizó una rotación de las bandejas con el fin de que las muestras estuvieran expuestas a las mismas condiciones de radiación y ninguna tuviera incidencia de luz más directa que otra. Las bandejas se mantuvieron en la cámara germinadora durante 120 días; se estima que en este tiempo las semillas que estaban presentes en la muestra tuvieron el tiempo suficiente de germinar (Read *et al.*, 2000; Haretche & Rodríguez, 2006; Ghebrehiwot *et al.*, 2012; Ren & Bai, 2016; Neo Maikano *et al.*, 2017).

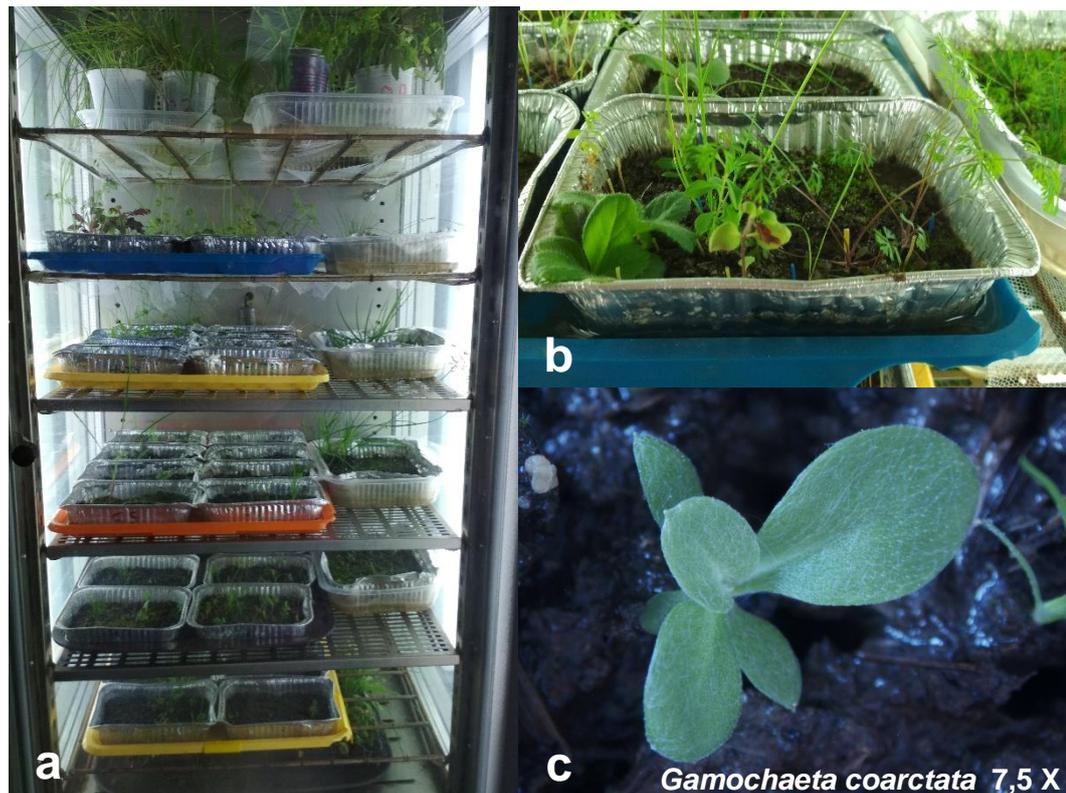


Figura 6. a. Seguimiento del experimento en cámara germinadora. b. Bandeja con las diferentes especies germinando. c. *Gamochaeta coarctata*, una de las especies que presentó mayor densidad.

Análisis de datos

Se calculó la densidad (n° de plántulas/m²) y la riqueza de plántulas emergidas en cada uno de los tratamientos, total y por grupo funcional (dicotiledóneas y monocotiledóneas). La comparación de las variables entre tratamientos fue realizada a través de un ANOVA de una vía, seguido de un test post hoc de Tukey. Previo al análisis, los datos de densidad total y densidad de dicotiledóneas fueron transformados a \log_{10} , ya que no cumplían con los supuestos de normalidad y/o homogeneidad de varianzas. Se realizó un test de chi-cuadrado para investigar si la representación de

mono y dicotiledóneas, tanto en términos de densidad como de riqueza, variaba en los distintos tratamientos. Todos los análisis se realizaron con el software libre InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016).

La composición de especies de los diferentes tratamientos se comparó a través del Índice de similitud de Sorensen, con datos de presencia/ausencia: $IS = 2C/(A+B)$, en donde A = número de especies del tratamiento A; B = número de especies del tratamiento B y C = número de especies compartidas por ambos tratamientos.

Se calculó la densidad relativa de todas las especies ($DR = N^{\circ}$ de plántulas de la especie *a* / N° total de plántulas) en relación al total de germinantes de cada grupo funcional. Aquellas con $DR > 3\%$ (8 mono y 8 dicotiledóneas) fueron consideradas especies dominantes y su abundancia fue comparada en los distintos tratamientos.

RESULTADOS

A lo largo del experimento germinaron un total de 625 plántulas, de las cuales 425 (68%) fueron dicotiledóneas, mientras que 200 (32%) fueron monocotiledóneas. De estas plántulas, 525 pudieron ser identificadas a nivel de género o especie, mientras que las 100 restantes (63 dicotiledóneas y 37 monocotiledóneas) murieron antes de su identificación. La riqueza total fue de 55 especies, 31 correspondientes a las dicotiledóneas y 24 a las monocotiledóneas. Las familias de plantas con

mayor representación de especies fueron Asteraceae (15 spp), Poaceae (12 spp) y Cyperaceae (7 spp) (Anexo 1).

Densidad de plántulas germinadas

La densidad de germinantes (número de plántulas germinadas/m²) fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F= 6,37$; $p= 0,0006$; Figura 7a, Anexo 2). La quema *in situ* (Q) fue el tratamiento que presentó mayor densidad de germinantes (10395 plántulas germinadas/m²), entre 60% y 161% mayor que los otros tratamientos, difiriendo significativamente de los tratamientos C y GC. La aplicación de humo (H) así como golpe de calor y humo (GCyH) no presentaron diferencias significativas con el resto de los tratamientos. La relación mono/dicotiledóneas fue en promedio 32/68% y no presentó diferencias significativas entre los tratamientos ($\chi^2 = 0,526$; $gl = 4$; $p = 0,97$).

En las dicotiledóneas se observó el mismo patrón que para la densidad total. La densidad de plántulas germinadas fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F= 4,35$; $p= 0,006$; Figura 7b, Anexo 2). La quema *in situ* fue el tratamiento que presentó mayor densidad de germinantes ($Q = 7261$ plántulas germinadas/m²), entre 59% y 161% mayor que los otros tratamientos, difiriendo significativamente de los tratamientos C y GC. La aplicación de humo (H) así como golpe de calor y humo (GCyH) no presentaron diferencias significativas con el resto de los tratamientos.

En las monocotiledóneas la densidad de plántulas germinadas fue marginalmente diferente entre los tratamientos ($F= 2,63$; $p= 0,051$; Figura 7c, Anexo 2). La quema *in situ* fue el tratamiento que presentó mayor densidad de germinantes ($Q = 3133$ plántulas germinadas/m²), entre 49% y 163% mayor que los otros tratamientos, difiriendo significativamente del tratamiento C. Los restantes tres tratamientos no presentaron diferencias significativas con C y con Q.

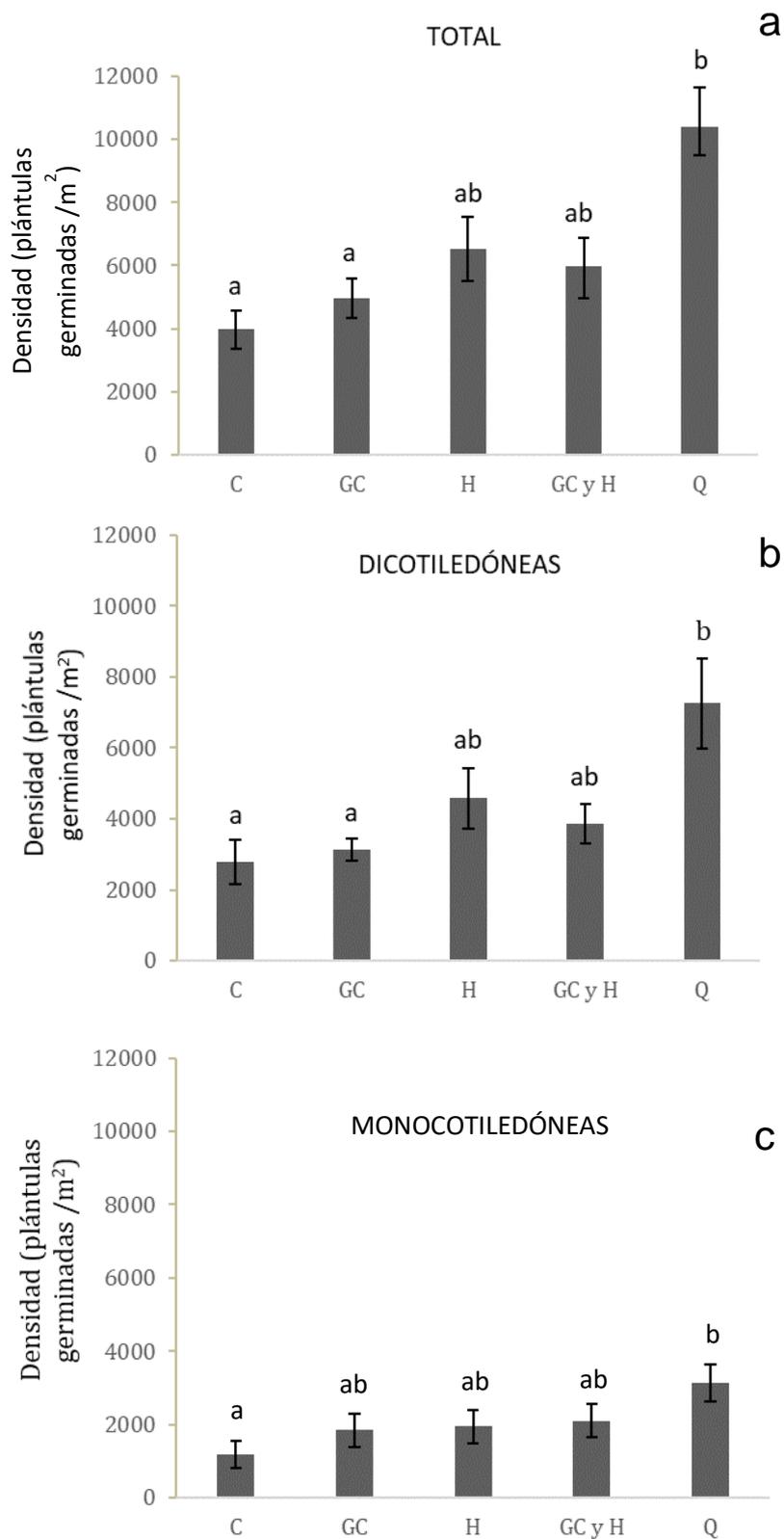


Figura 7. Densidad de plántulas germinadas \pm 1EE del banco de semillas de un pastizal del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, sujeto a cinco tratamientos: control (C), golpe de calor (GC), humo (H), golpe de calor (GC) y humo (GCyH) y quema *in situ* (Q) Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos con $p < 0,05$.

Riqueza de especies

La riqueza de especies de germinantes fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F= 9,86$; $p < 0,001$; Figura 8a, Anexo 2). La quema *in situ* (Q) fue el tratamiento que presentó mayor riqueza de germinantes (13,5 especies), entre 45% y 112% mayor que los otros tratamientos, difiriendo significativamente de ellos. Los otros cuatro tratamientos no presentaron diferencias significativas entre ellos. La relación mono/dicotiledóneas fue en promedio 39/61% y no se registraron diferencias significativas entre los tratamientos ($\chi^2 = 0,655$; $gl = 4$; $p = 0,96$).

En las dicotiledóneas la riqueza de especies germinadas fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F= 5,98$; $p= 0,0009$; Figura 8b, Anexo 2). La quema *in situ* fue el tratamiento que presentó mayor riqueza de especies de germinantes (Q = 8,3 especies), entre 48% y 113% mayor que los otros tratamientos, difiriendo significativamente de todos a excepción de GCyH. Este último tratamiento no presentó diferencias significativas con ninguno de los demás tratamientos.

En las monocotiledóneas se observó el mismo patrón que para la riqueza total. La riqueza de especies germinadas fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F= 3,06$; $p= 0,029$; Figura 8c, Anexo 2). La quema *in situ* fue el tratamiento que presentó mayor riqueza de especies de germinantes (Q = 5,3 especies), entre 41% y 110% mayor que los otros tratamientos, difiriendo significativamente de ellos. Los otros cuatro tratamientos no presentaron diferencias significativas entre ellos.

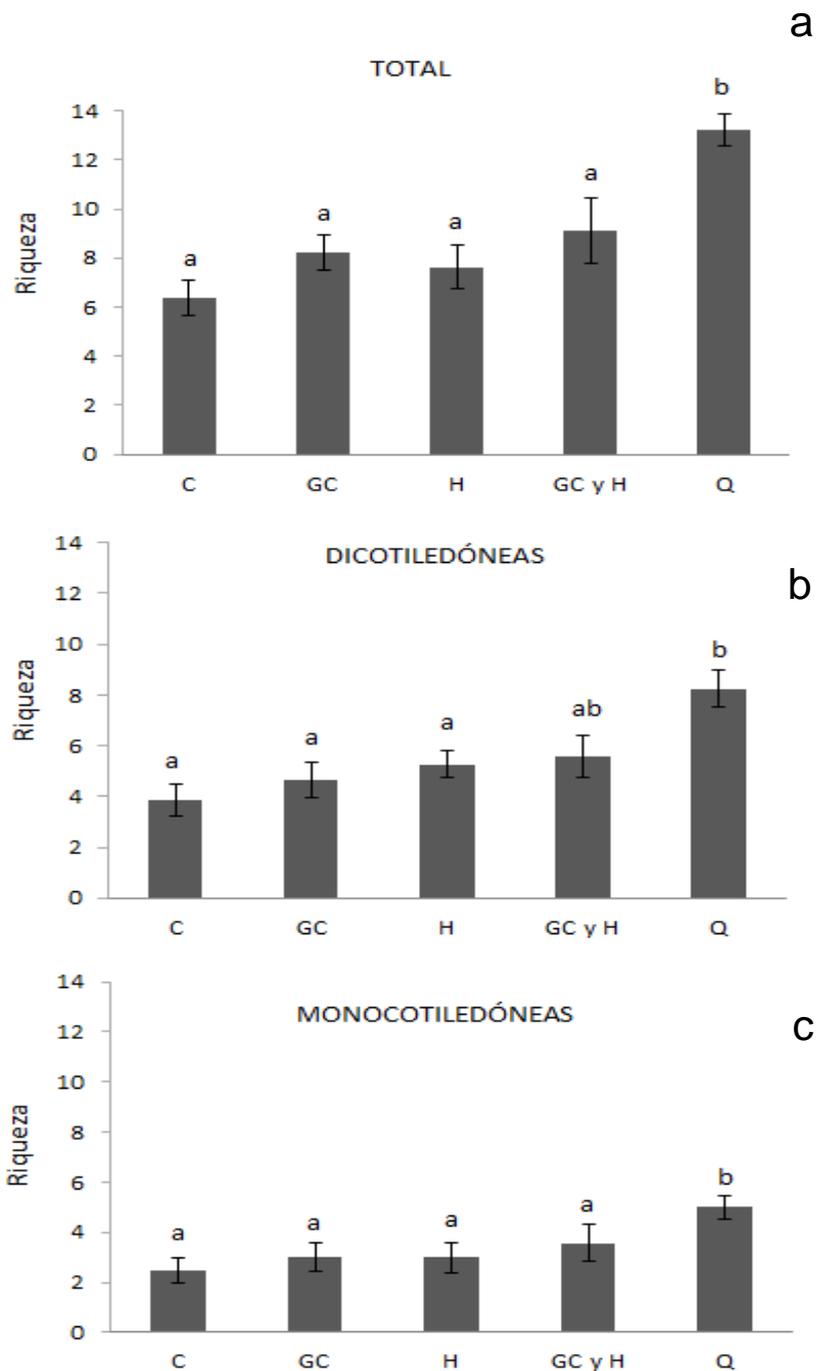


Figura 8. Riqueza de especies germinadas $\pm 1EE$ del banco de semillas de un pastizal del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, sujeto a cinco tratamientos: control (C), golpe de calor (GC), humo (H), golpe de calor y humo (GCyH) y quema *in situ* (Q). Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos con $p < 0,05$.

Tiempo de germinación

La quema *in situ* promovió que las semillas germinaran más rápido que en los otros tratamientos, alcanzando su pico de germinación en la primera y segunda semana de montado el experimento. Por su parte, las semillas en los restantes tratamientos alcanzaron el pico de germinación entre la segunda y tercera semana desde el inicio del experimento (Figuras 9a, b y c). También se observó que el humo produjo el segundo mayor pico de germinación, debido a un notorio aumento de germinación de plántulas de dicotiledóneas en este tratamiento (Figuras 9a y b).

Composición de especies

En cuanto a la composición de especies, los índices de similitud entre los tratamientos variaron entre 0,48 y 0,77 (Tabla 2). Las ocho especies más abundantes de cada grupo funcional (densidad relativa >3%, considerando todos los tratamientos en conjunto) dieron cuenta del 80% del total de individuos emergidos en cada grupo. Sin embargo, la densidad de cada especie fue variable entre los distintos tratamientos. En términos generales, las especies dominantes de dicotiledóneas germinaron en todos los tratamientos y exhibieron mayor densidad en el tratamiento de quema *in situ*, (Figura 10a), mientras que las monocotiledóneas no mostraron un patrón claro (Figura 10b).

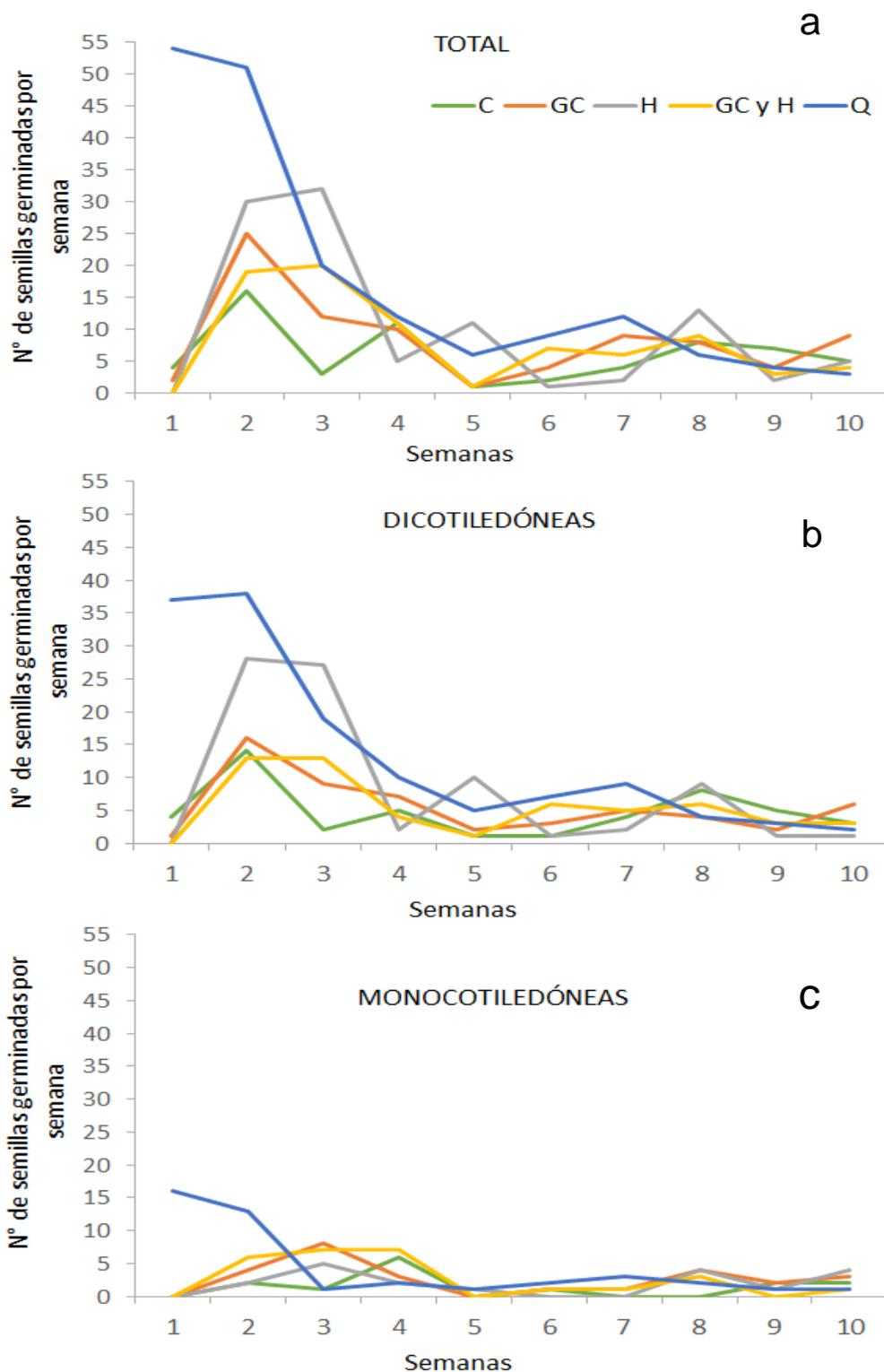


Figura 9. Especies germinadas semanalmente a partir del banco de semillas de un pastizal del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, sujeto a cinco tratamientos: control (C), golpe de calor (GC), humo (H), golpe de calor y humo (GCyH) y quema *in situ* (Q). Sólo se muestran las primeras 10 semanas, de las 20 que duró el experimento.

Tabla 2. Coeficiente de similitud de Sorensen, con datos de presencia/ausencia, para especies germinadas en los cinco tratamientos evaluados: control (C), golpe de calor (GC), humo (H), golpe de calor y humo (GCyH) y quema *in situ* (Q). Valores cercanos a 0 indican menor similitud y valores cercanos a 1 indican mayor similitud entre tratamientos.

	C	GC	H	GCyH	Q
C		0,56	0,64	0,71	0,60
GC			0,65	0,60	0,57
H				0,77	0,48
GCyH					0,59
Q					

Las especies exclusivas de un único tratamiento fueron especies raras (en general con 1 o 2 individuos) y principalmente aparecieron en el tratamiento quemado *in situ* (5 dicotiledóneas y 7 monocotiledóneas) (Anexo 1).

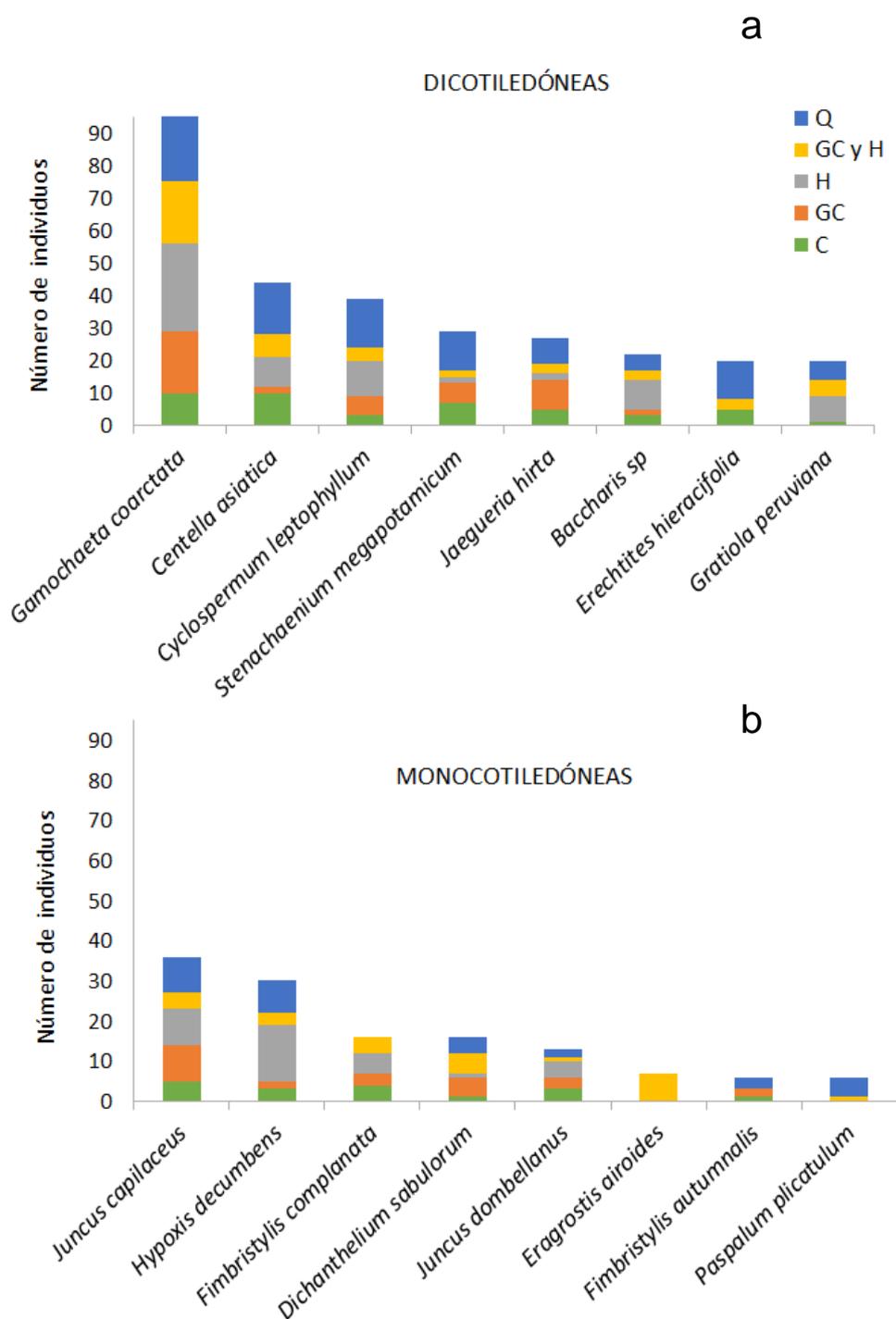


Figura 10. Número de individuos de las ocho especies más abundantes (densidad relativa >3%) de dicotiledóneas (a) y monocotiledóneas (b) emergidos del banco de semillas de un pastizal del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, en cinco tratamientos: control (C), golpe de calor (GC), humo (H), golpe de calor y humo (GCyH) y quema *in situ* (Q).

DISCUSIÓN

Este trabajo aporta evidencias acerca del efecto positivo del fuego sobre la germinación, a partir del banco de semillas, de un pastizal de Sierras del Este. De todos los tratamientos analizados, la quema *in situ* fue el tratamiento que más se diferenció del tratamiento control (no quemado). Dicho tratamiento produjo un notorio aumento en la densidad de plántulas y en la riqueza de las especies germinantes, aunque no afectó la proporción de mono/dicotiledóneas. Además, el pico de germinación de la quema *in situ* precedió los picos de los restantes tratamientos. Por su parte, los tratamientos aplicados que simulaban la quema (humo, golpe de calor) tuvieron efectos positivos o neutros sobre las variables analizadas. En el caso de los efectos positivos, fueron atenuados en comparación con la quema *in situ*. Estos resultados complementan, y en cierto sentido cuestionan, las conclusiones de otros trabajos realizados en pastizales del Río de la Plata, en los cuales se encontró que los efectos del humo y la temperatura tienen efectos neutros o negativos sobre la germinación de algunas especies características de estos pastizales (e.g. Overbeck *et al.*, 2006; Fidelis *et al.*, 2010; Fidelis *et al.*, 2016; Kin *et al.*, 2016; López-Mársico *et al.*, 2019b). Esto llevó a sugerir que en estos pastizales existe una fuerte apuesta por parte de las especies a la propagación vegetativa (a partir de meristemas de regeneración sobre o bajo el suelo, que quedarían protegidos del fuego) y que su estrategia en relación a sus semillas sería

tolerar (o sobrevivir) un evento de quema (Overbeck & Pfadenhauer, 2007; Fidelis *et al.*, 2016; López-Mársico *et al.*, 2019b). Sin embargo, los resultados de este trabajo muestran que varias especies que componen el banco de semillas de este pastizal son estimuladas a germinar después de un evento de quema o por señales directas del fuego.

Previsiblemente, los tratamientos con señales del fuego (humo, golpe de calor) no representaron en su totalidad a los efectos de una quema real. Estos resultados permiten aceptar parcialmente la hipótesis propuesta, acerca de la similitud de los bancos de semillas entre los tratamientos vinculados con el fuego. Es posible que la intensidad y durabilidad de las aplicaciones de humo y temperatura utilizadas en este trabajo no simulen fielmente las condiciones de una quema prescrita. Por otra parte, existen otros factores relacionados con el fuego (luz, fluctuaciones de temperatura del suelo, cenizas, etc.) que inciden en la germinación de las semillas (Keeley & Fotheringham 2000) y que no fueron considerados en este estudio. De todas formas se pudo apreciar que tanto el humo como el humo combinado con golpe de calor a 100°C son factores que contribuyen al efecto positivo de la quema sobre la germinación, mientras que el golpe de calor por sí solo no la estimularía. Es común encontrar en la literatura estudios en donde se analiza la respuesta individual de especies a señales del fuego. En particular, en ecosistemas propensos al fuego (principalmente en climas mediterráneos) se ha observado que tanto el humo como el golpe de calor promueven la

germinación de una amplia gama de especies vegetales (Brown, 1993; Dixon *et al.*, 1995; Keeley and Fotheringham, 1998; Paula & Pausas, 2008; Moreira *et al.*, 2010). Sin embargo, los estudios sobre el efecto de las señales del fuego a nivel comunitario (i.e. sobre el banco de semillas) son más escasos. La respuesta más consistente de estos trabajos, realizados con muestras de suelos provenientes de pastizales templados (Ghebrehiwot *et al.*, 2012; Ren & Bai, 2016) o bosques templados (Read *et al.*, 2000; Roche *et al.*, 1997), fue la promoción de la emergencia de plántulas en el tratamiento con humo, solo o en combinación con el golpe de calor, mientras que no se observaron efectos cuando el calor fue aplicado de forma individual (Ghebrehiwot *et al.*, 2012). En consecuencia, estos resultados coinciden en gran medida con lo observado en este trabajo.

En cuanto a la riqueza de especies, la quema *in situ* fue el único tratamiento que promovió un aumento significativo de especies, tanto de mono como de dicotiledóneas. El aumento de riqueza en este tratamiento se debió a la incorporación de 12 especies exclusivas, si bien fueron registradas con muy bajas abundancias (1 o 2 individuos). El fuego libera muchos nutrientes, como por ejemplo nitrógeno y fósforo (Overbeck *et al.*, 2006; Villalobos *et al.*, 2007) y genera un aumento en la incidencia de la luz en el suelo (Keeley, 1987; Keeley & Fotheringham, 2000) dejando entornos sin competidores listos para ser colonizados (Fenner & Thompson, 2005). Estos espacios pueden ser ocupados por especies competitivamente

subordinadas, que aprovechan los vacíos dejados transitoriamente por las dominantes. El aumento de la riqueza del banco de semillas debido a la quema o su simulación se ha evidenciado en distintas regiones y ecosistemas. En bosques nativos del sureste de Australia (Enright *et al.*, 1997; Read *et al.*, 2000; Neo-Maikano *et al.*, 2018), en un matorral del centro de Chile (Figueroa, *et al.*, 2009) y en praderas del centro sur de Canadá (Ren & Bai, 2016), se observó que luego de aplicar tratamientos que simulaban la quema, la riqueza de especies de germinantes aumentaba significativamente.

La quema *in situ* anticipó, en al menos una semana, el comienzo de germinación de las plántulas. El humo parece ser en parte responsable de este anticipo, ya que el tratamiento con humo fue el que tuvo el pico más cercano al obtenido en la quema *in situ*. De igual manera, en otros trabajos en donde se evaluó el efecto del humo y la temperatura sobre el banco de semillas, se vio que los tratamientos con humo, solo o combinado con calor, promovían que las plántulas germinaran más rápido (Read *et al.*, 2000; Ghebrehiwot *et al.*, 2012). El anticipo de la germinación podría constituir una ventaja para las especies que crecen en ambientes con perturbaciones altamente impredecibles, como las quemadas prescritas, dado que las primeras plantas en germinar serían las que aprovechen los recursos y espacio dejado por el paso del fuego (Le Stradic *et al.*, 2015; Carthey *et al.*, 2018; López-Mársico *et al.*, 2019b). Por el contrario, en ambientes estables,

como los desiertos, la germinación prolongada a lo largo del tiempo se considera un rasgo beneficioso (Venable & Lawlor, 1980).

Los distintos tratamientos no afectaron la proporción de mono y dicotiledóneas. En todos los tratamientos el grupo de dicotiledóneas fue el que presentó mayor porcentaje de germinantes, cercano al 70%. Esta proporción es muy similar a la encontrada en otros estudios realizados en bancos de semillas de pastizales uruguayos con diferentes usos, a excepción del banco de un pastizal excluido al pastoreo, en donde las gramíneas fueron el componente dominante (Tabla 3). Con respecto a los tratamientos vinculados con el fuego, es interesante destacar que en los tratamientos quema *in situ* y humo combinado con golpe de calor aumentó la representatividad de las gramíneas en relación con las monocotiledóneas no-gramíneas (Tabla 3), indicando que algunas señales del fuego estimulan la germinación de ciertas especies de esta familia, tal vez induciendo el quiebre de la dormancia (Simpson *et al.*, 1989; Baskin & Baskin, 1998).

La escasa representación de las gramíneas en el banco se puede atribuir a que las especies dominantes de esta familia en pastizales uruguayos tienen una baja producción de semillas y se propagan esencialmente de forma vegetativa (Rosengurtt, 1943). Además, la longevidad de las semillas de las gramíneas perennes tiende a ser menor que la de las dicotiledóneas (Williams, 1984; Graham & Hutchings, 1988; Baskin & Baskin, 1998). Otra razón puede deberse a que el cariopse (*i.e.*

la semilla envuelta en sus estructuras accesorias) raramente consiste en la unidad de dispersión de las gramíneas. La dispersión en esta familia se da en general a nivel de

Tabla 3. Porcentaje de plántulas de dicotiledóneas, gramíneas y monocotiledóneas no-gramíneas, germinadas a partir de muestras de suelo de pastizales uruguayos sometidos a diferentes tipos de uso. Se incluyen los resultados de los cinco tratamientos obtenidos en esta tesis y en otros trabajos publicados.

TIPO DE USO	Dicotiledóneas (%)	Gramíneas (%)	Monocotiledóneas no gramíneas (%)	Referencia
Pastoreo	58,4	10,2	31,4	Haretche & Rodríguez, 2006
Pastoreo	69,2	14,5	16,3	Gallego <i>et al.</i> , 2018
Pastoreo (control)	68,4	5,3	26,3	Este trabajo
Exclusión de pastoreo	31,9	45,2	22,9	Haretche & Rodríguez, 2006
Forestación	70,0	10,1	19,9	Gallego <i>et al.</i> , 2018
Fuego (quema <i>in situ</i>)	70,9	12,7	16,4	Este trabajo
Fuego (simulación: calor)	67,5	7,2	25,3	Este trabajo
Fuego (simulación: humo)	68,9	2,5	28,6	Este trabajo
Fuego (simulación: calor y humo)	67,1	17,1	15,9	Este trabajo

espiguilla o incluso de inflorescencia (Gibson, 2009). En esas condiciones, el enterramiento de las semillas resulta poco probable. Dentro de las monocotiledóneas no-gramíneas, las especies de *Juncus* fueron las más representadas en todos los tratamientos. Las especies de este género

producen una gran cantidad de semillas pequeñas y de gran longevidad, formando bancos grandes y persistentes (Lunt, 1997; Bossuyt & Honnay, 2008), lo que podría explicar su abundancia en este trabajo. La alta densidad de semillas de *Juncus* spp. en los bancos no es exclusiva de los suelos de pastizales. En una revisión de bancos de semillas de diferentes ecosistemas, Bossuyt & Honnay (2008) encontraron que las especies de *Juncus* estaban presentes en más del 50% de los bancos de semillas analizados, formando parte de las cinco especies más abundantes. Por su parte, la alta densidad de semillas de dicotiledóneas es una característica común de los bancos de semillas de pastizales, y es muy frecuente encontrar especies que difícilmente se observan en la vegetación (Roberts, 1981). En general las especies más representadas son aquellas que producen gran cantidad de semillas pequeñas, ya que las especies con semillas más grandes tienen poca capacidad de formar bancos persistentes, debido a que las semillas germinan o pierden su viabilidad rápidamente (Lunt, 1997). Además, las semillas pequeñas y sin alas o accesorios para la dispersión presentarían una ventaja frente a eventos de fuego, ya que se entierran fácilmente y quedarían protegidas de las llamas (Peart, 1984).

En síntesis, este trabajo contribuye a la incipiente línea de investigación sobre el efecto del fuego en pastizales uruguayos, aportando información desde la perspectiva de la germinación a partir del banco de semillas. Hasta nuestro conocimiento, este es el primer estudio que se

realiza a nivel comunitario. Los resultados muestran que el fuego y sus componentes pueden estimular la germinación de algunas especies de estos pastizales, contrariamente a lo que se había observado hasta el momento.

CONCLUSIONES

La quema *in situ* produjo el mayor efecto sobre el banco de semillas, aumentando la densidad y riqueza de especies, y anticipando el inicio de la germinación.

Los tratamientos en donde estuvo involucrado el humo fueron los que más se aproximaron a los efectos obtenidos en la quema *in situ*.

Los tratamientos aplicados en el laboratorio no lograron representar una quema real. Queda pendiente investigar qué otros factores contribuirían a representarla con más fidelidad, y cuál es la verdadera durabilidad e intensidad del calor y el humo en una quema real de pastizales.

Los bancos de semillas de pastizales uruguayos parecen ser muy resilientes a las perturbaciones, al menos a nivel de grupos funcionales. Ninguno de los tratamientos aplicados modificó la relación mono/dicotiledóneas.

A diferencia de otros trabajos realizados en la región, los resultados de este estudio muestran que varias especies que componen el banco de semillas

de pastizales son estimuladas a germinar después de un evento de quema o por señales directas de fuego.

BIBLIOGRAFÍA

Aguiar, M.S. & Sala, O.E. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology*, 78: 93-100.

Baeza, S., Rama, G. & Lezama, F. 2019. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. En: Altesor, A., López-Mársico, L. & Paruelo, J.(eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II*. Serie FPTA N° 69, INIA, Montevideo, 27-48pp.

Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 1998. Ecology of seed dormancy and germination in grasses. En: Cheplick, G.P.(ed) *Population Biology of Grasses*. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 30-83pp.

Beretta, E. 1993. La quema como herramienta para el manejo del campo natural. Hoja de Divulgación 32. Montevideo: INIA.

Berretta, E. 2006. Country Pasture/Forage Resource Profiles. Rome: FAO, 30pp.

Bertiller, M.B. 1996. Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: the state and dynamics of the soil seed bank. *Environmental Management*, 20: 123-132.

Bond, W.J. & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 387-394.

Bossuyt, B. & Honnay, O. 2008. Heat shock increases the reliability of a temperate calcareous grassland seed bank study. *Plant Ecology*, 199: 1-7

Brown, N.A.C. 1993. Promotion of germination of fynbos seeds by plant-derived smoke. *New Phytologist*, 123: 575-583.

Carthey, A.J., Tims, A., Geedicke, I. & Leishman, M.R. 2018. Broad-scale patterns in smoke-responsive germination from the south-eastern Australian flora. *Journal Vegetation Science*, 29: 737-745.

D'Angela, E., Facelli, J.M. & Jacobo, E. 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.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.

Dixon, K.W., Roche, S., Pate, J.S. 1995. The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed-germination of Western Australian plants. *Oecologia*, 101: 185-192.

Enright, N.J., Goldblum, D., Ata, P. & Ashton, D.H. The independent effects of heat, smoke and ash on emergence of seedlings from the soil seed bank of a heathy Eucalyptus woodland in Grampians (Gariwerd) National Park, western Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 22: 81-88.

Farías-Moreira, L. 2019. Efecto del calor y el humo sobre la germinación de especies de pastizales de Sierras del Este, Uruguay. Tesis de grado de Ciencias Biológicas. Montevideo: Facultad de Ciencias, UdelaR, 34pp.

Fenner, M.W. 2012. *Seed ecology*. Chapman and Hall, London, 151pp

Fenner, M & Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, New York, 260pp.

Ferreira, G. 2001. Caracterización de los Sistemas de Producción Ganadera de Basalto, Sierras del Este, Cristalino del Centro y Este, Areniscas y Brunosoles del Noreste. pp. 149-160 en Risso, D. y Berretta, E. editores. *Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay*. Boletín de Divulgación N° 76. INIA Tacuarembó. Editora INIA, Montevideo, Uruguay.

Fichino, B.S., Dombroski, J.R.G., Pivello, V.R.A., Fidelis, A. 2016. Does fire trigger seed germination in the Neotropical Savannas? Experimental tests with six Cerrado species. *Biotropica*, 48: 181-187.

Fidelis, A., Delgado-Cartay, M.D., Blanco, C.C., Muller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. 2010. Fire intensity and severity in Brazilian campos grasslands. *Interciencia (Caracas)*, 35: 739-745.

Fidelis, A, Blanco, C., Müller, S., Pillar, V. & Pfadenhauer, J. 2012. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, 22: 552-562.

Fidelis, A., Daibes, L.F., Martins, A.R. 2016. To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *Acta Botanica Brasilica*, 30: 147-151.

Figuerola, J.A., Cavieres, L.A., Gómez-González, S., Molina Montenegro, M. & Jaksicb, F.M. 2009. Do heat and smoke increase emergence of exotic and native plants in the matorral of central Chile? *Acta Oecologica*, 35:335-340.

Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W. & Trengove, R.D. 2004. A compound from smoke that promotes seed germination. *Science*, 305: 977.

Funes, G., Basconcelo, S., Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Austral Ecology*, 26: 205-212.

Gallego, F. 2013. Servicios ecosistémicos del pastizal: el seguimiento de un área protegida como sistema de referencia. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Montevideo: Facultad de Ciencias, UdelaR, 95pp.

Gallego, F., López-Mársico, L., Tommasino, A., Casás, M., Haretche, F., Rodríguez, C. & Altesor, A. 2018. Efectos de la actividad forestal sobre el suelo, la vegetación y el banco de semillas en Sierras del Este, Uruguay. XXVIII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata, Argentina.

Ghebrehiwot, H., Kulkarni, M., Kirkman, K. & Van Staden, J. 2012. Smoke and heat: influence on seedling emergence from the germinable soil seed bank of mesic grassland in South Africa. *Plant Growth Regulation*, 66: 119-127.

Gibson, D.J. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, USA, 314pp.

Goodwin, J., Doescher, P. & Eddleman, L. 1995. After-ripening in *Festuca idahoensis* seeds: adaptive dormancy and implications for restoration. *Restoration Ecology*, 3: 137-42.

Graham, D.J. & Hutchings, M.J. 1988. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *Journal of Applied Ecology*, 25: 241-252.

Haretche, F. & Rodríguez, C. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral*, 16: 105-113.

Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 900pp.

INIA-GRASS, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. 2018. Banco de datos agroclimáticos 1965-2018. Estación experimental Treinta y Tres, Uruguay. <http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>

Juan, V.F., Monterroso, L., Sacido, M.B., Aequo, E. & Cauhépé, M.A. 2000. Postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Management*, 53: 300-304.

Keeley, J.E. 1987. Role of Fire in Seed Germination of Woody Taxa in California Chaparral. *Ecology*, 68: 434-443.

Keeley, J.E. & Fotheringham, C.J. 1998. Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology*, 79: 2320-2336.

Keeley, J.E. & Fortheringham, C.J. 2000. Role of fire in regeneration from seed. En: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, 311-330pp.

Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J. & Bradstock, R.A. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits *Trends in Plant Science*, 16: 406-411.

- Kin, A.G., Suárez, C.E., Chirino, C.C., Ávila, P.L. & Morici, E.F. 2016. Impact of heat on seed germination of three perennial grasses in the semiarid region in Central Argentina. *Australian Journal of Botany*, 64: 451-455.
- Knapp, A.K., Briggs, J.M., Hartnett, D.C & Collins, S.L. 1998. *Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie*. Oxford University Press, New York, 364pp.
- Koerner, S.E. & Collins, S.L. 2013. Small-scale patch structure in North American and South African grasslands responds differently to fire and grazing. *Landscape Ecology*, 28: 1293-1306.
- Lattera, P., Vignolio, O.R., Linares, M.P., Giaquinta, A. & Macerira, N. 2003. Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14: 43-54.
- Le Stradic, S., Silveira, F.A., Buisson, E., Cazelles, K., Carvalho, V. & Fernandes, G.W. 2015. Diversity of germination strategies and seed dormancy in herbaceous species of campo rupestre grasslands. *Austral Ecology*, 40: 537-546
- Lezama, F., Pereira, M., Altesor, A. & Paruelo, J. 2019. Grasslands of Uruguay: a floristic based description of their heterogeneity. *Phytocoenologia*. DOI: 10.1127/phyto/2019/0215.
- Lipoma, M.L., Funes, G. & Díaz, S. 2017. Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral Ecology*, 43: 46-55.
- López-Mársico, L., Lezama, F. & Altesor, A. 2019a ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? Ampliación y actualización. En: Altesor, A., López-Mársico, L. & Paruelo, J.M. (Eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II*. FPTA-INIA, Montevideo, Uruguay, 97-107pp.
- López-Mársico, L., Farías-Moreira, L., Lezama, F., Altesor, A. & Rodríguez, C. 2019b. Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, DOI: 10.1007/s12224-019-09336-5.
- Lunt, I.D. 1997. Germinable soil seed banks of anthropogenic native grasslands and grassy forest remnants in temperate south-eastern Australia. *Plant Ecology*, 130: 21-34.
- Mayor, M.D., Boó, R.M., Peláez, D.V. & Elía, O.R. 2003. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing shrub cover. *Journal of Arid Environments*, 53: 467-477.
- Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E., Pausas, J.G. 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany*, 105: 627-635.

- Neo Maikano, G., Cohn, J. & Di Stefano, J. 2017. Are germination cues for soil-stored seed banks different in structurally different fire-prone communities? *Austral Ecology*, 43: 1-13.
- Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M. & Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: Walker, L.R. (Ed.) *Ecosystems of disturbed ground*. Las Vegas, Nevada, 287-306pp.
- Ortega, E. & Littera, P. 2003. Fire-induced colonization of a Flooding Pampa grassland by thistles: remnant litter and interference effects. *Applied Vegetation Science*, 6: 35-44.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Pillar, V.D., Pfdenhauer, J. 2005. Fine scale post fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16: 655-664.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfdenhauer, J. 2006. No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecology*, 184: 237-243.
- Overbeck, G.E. & Pfdenhauer, J. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora*, 202: 27-49.
- Panario, D. 1988. Geomorfología del Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.
- Paula, S. & Pausas, J.G. 2008. Burning seeds: germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology*, 96: 543-552.
- Pausas, J.G., Bradstock, R., Keith, D. & Keeley, J.E. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85: 1085-1100.
- Pausas, J.G. & Bond, W.J. 2019. Humboldt and the reinvention of nature. *Journal of Ecology*, 107: 1031-1037.
- Peart, M.H. 1984. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *Journal of Ecology*, 72: 437-453.
- Read, T., Bellairs, S., Mulligan, D. & Lamb, D. 2000. Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecology*, 25: 48-57.
- Ren, L. & Bai, Y. 2016. Smoke and Ash Effects on Seedling Emergence from Germinable Soil Seed Bank in Fescue Prairie. *Rangeland Ecology & Management*, 69: 499-507.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-56.

- Roche, S., Koch, J.M. & Dixon, K.W. 1997. Smoke enhanced seed germination for mine rehabilitation in the southwest of Western Australia. *Restoration Ecology*, 5: 191-203.
- Rosengurtt, B. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 3ª contribución. Casa A. Barreiro & Ramos S.A. Montevideo, Uruguay, 282pp.
- Royo-Pallarés, O., Berretta, E., Maraschin, G. 2005. The South American Campos ecosystem. En: Suttie, J., Reynolds, S.G., Batello, C. (Eds). *Grasslands of the world*. Rome: FAO, 171-219pp.
- Simpson, R.L., Leek, M. & Parker, V. 1989. Seed Banks: General Concepts and Methodological Issues. En: Leek, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego, California. Academic press, inc. 3-8pp.
- Templeton, A.R. & Levin, D.A. 1979. Evolutionary consequence of seed pools. *The American Naturalist*, 114: 232-249.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.
- Van Staden, J., Brown, N.A., Jäger, A.K. & Johnson, T.A. 2000. Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology*, 15: 167-178.
- Venable, D.L. & Lawlor, L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia*, 46: 272-282.
- Villalobos, A.E., Pelaez, D.V., Bóo, R.M., Mayor, M.D. & Délia, E.R. 2007. Effect of a postfire environment on the establishment of *Prosopis caldenia* seedlings in central semiarid Argentina. *Austral Ecology* 32: 581-591.
- Williams, E.D. 1984. Changes during 3 years in the size and compositions of the seed bank beneath a long-term pasture as influenced by defoliation and fertilizer regime. *Journal of Applied Ecology*, 21: 603-615.

ANEXOS

Anexo 1. Número total de plántulas germinadas por especie en cada tratamiento (C - control, H – humo, GC- golpe de calor, GCyH - golpe de calor y humo, Q – quema *in situ*).

Especie	Familia	C	H	GC	GCyH	Q
<u>Dicotiledóneas</u>						
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	Asteraceae	0	0	0	0	3
<i>Baccharis sp.</i>	Asteraceae	3	9	2	3	5
<i>Conyza brasiliensis</i>	Asteraceae	0	0	2	0	2
<i>Erechtites hieracifolia</i>	Asteraceae	5	0	0	3	12
<i>Gamochoaeta coarctata</i>	Asteraceae	10	27	19	19	20
<i>Jaegeria hirta</i>	Asteraceae	5	2	9	3	8
<i>Mikania sp.</i>	Asteraceae	1	1	0	1	1
<i>Pluchea sagittalis</i>	Asteraceae	0	3	1	1	1
<i>Pterocaulon polystachyum</i>	Asteraceae	0	0	1	0	0
<i>Radlkoferotoma cistifolium</i>	Asteraceae	2	4	0	1	0
<i>Senecio brasiliensis</i>	Asteraceae	0	0	3	0	3
<i>Senecio grisebachii</i>	Asteraceae	0	0	0	0	1
<i>Senecio selloi</i>	Asteraceae	0	1	1	0	0
<i>Stenachaenium megapotamicum</i>	Asteraceae	7	2	6	2	12
<i>Symphotrichum squamatum</i>	Asteraceae	0	0	0	0	1
<i>Galium hirtum</i>	Rubiaceae	0	0	1	0	1
<i>Galium megapotamicum</i>	Rubiaceae	0	0	1	0	2
<i>Galium noxium</i>	Rubiaceae	0	1	0	0	0
<i>Galium richardianum</i>	Rubiaceae	0	0	0	0	2
<i>Centella asiatica</i>	Apiaceae	10	9	2	7	16
<i>Cyclospermum leptophyllum</i>	Apiaceae	3	11	6	4	15
<i>Hydrocotyle sp.</i>	Apiaceae	0	0	0	1	0
<i>Gratiola peruviana</i>	Plantaginaceae	1	8	0	5	6
<i>Plantago sp.</i>	Plantaginaceae	1	2	0	1	2

<i>Oxalis lasiopetala</i>	Oxalidaceae	1	0	0	0	0
<i>Oxalis sp.</i>	Oxalidaceae	0	1	2	1	0
<i>Centunculus minimus</i>	Primulaceae	1	0	0	3	1
<i>Hypericum campestre</i>	Hypericaceae	1	0	0	0	1
<i>Mecardonia procumbens</i>	Scrophulariaceae	1	0	0	0	1
<i>Trifolium sp.</i>	Fabaceae	0	1	0	0	0
<i>Turnera sidoides</i>	Turneraceae	0	0	0	0	1
<u>Monocotiledóneas</u>						
<i>Aristida sp.</i>	Poaceae	0	1	0	0	0
<i>Axonopus fissifolius</i>	Poaceae	0	1	0	1	1
<i>Calamagrostis sp.</i>	Poaceae	0	0	1	0	2
<i>Chascolytrum sp.</i>	Poaceae	0	0	0	0	2
<i>Dichantherium sabulorum</i>	Poaceae	1	1	5	5	4
<i>Eragrostis airoides</i>	Poaceae	0	0	0	7	0
<i>Erianthus angustifolium</i>	Poaceae	0	0	0	0	2
<i>Paspalum plicatulum</i>	Poaceae	0	0	0	1	5
<i>Paspalum urvillei</i>	Poaceae	0	0	0	0	1
<i>Steinchisma hians</i>	Poaceae	1	0	0	0	3
<i>Setaria parviflora</i>	Poaceae	0	0	0	0	1
<i>Nasella neesiana</i>	Poaceae	2	0	0	0	0
<i>Androtrichum giganteum</i>	Cyperaceae	1	0	0	0	0
<i>Carex phalaroides</i>	Cyperaceae	1	2	1	0	0
<i>Cyperus lanceolata</i>	Cyperaceae	0	0	0	0	2
<i>Eleocharis sp.</i>	Cyperaceae	0	0	0	0	1
<i>Eleocharis viridans</i>	Cyperaceae	1	0	0	0	0
<i>Fimbristylis autumnalis</i>	Cyperaceae	1	0	2	0	3
<i>Fimbristylis complanata</i>	Cyperaceae	4	5	3	4	0
<i>Juncus capilaceus</i>	Juncaceae	5	9	9	4	9

<i>Juncus dombellanus</i>	Juncaceae	3	4	3	1	2
<i>Herbertia lahue</i>	Iridaceae	0	0	0	0	1
<i>Sisyrinchium sp.</i>	Iridaceae	1	0	1	1	1
<i>Hypoxis decumbens</i>	Hypoxidaceae	3	14	2	3	8
Total		76	119	83	82	165

Anexo 2. Resultados de los análisis de varianza (ANOVA) de una vía que muestran el efecto de los cinco tratamientos de este trabajo (control, golpe de calor, humo, golpe de calor y humo, y quema *in situ*) en la densidad y la riqueza de plántulas germinadas.

DENSIDAD

	Total			Dicotiledóneas			Monocotiledóneas		
	Gl	F	P	gl	F	p	gl	F	p
Tratamientos	4	6,37	0,0006	4	4,348	0,006	4	2,629	0,051
Error	34								
Total	38								

RIQUEZA

	Total			Dicotiledóneas			Monocotiledóneas		
	gl	F	P	gl	F	p	gl	F	p
Tratamientos	4	9,86	<0,0001	4	5,98	0,0009	4	3,061	0,029
Error	34								
Total	38								