

**ESTUDIO DEL BANCO DE SEMILLAS DE UNA PRADERA NATURAL BAJO  
DIFERENTES CONDICIONES DE PASTOREO**

**Federico Haretche**  
**Licenciatura en Ciencias Biológicas**  
**Profundización en Ecología**  
**Orientadora: Claudia Rodríguez**  
**2002**

## INDICE

Resumen .....	2
INTRODUCCIÓN .....	2
MATERIALES Y MÉTODOS: .....	5
<b>Area de estudio</b> .....	5
<b>Extracción de las muestras</b> .....	5
<b>Procesamiento de las muestras</b> .....	5
<b>Análisis de datos</b> .....	6
<i>Comparación de los bancos de semillas</i> .....	6
<i>Comparación de los bancos de semillas con la vegetación aérea</i> .....	7
RESULTADOS .....	7
<b>Comparación de los bancos de semillas</b> .....	7
<b>Comparación de los bancos de semillas con la vegetación en crecimiento.</b> .....	12
DISCUSION .....	12
<b>Influencia de las condiciones de germinación en los resultados</b> .....	12
<b>Tamaño y composición de los bancos de semillas</b> .....	12
<b>Comparación entre los bancos de semillas</b> .....	14
<b>Relación entre los bancos de semillas y la vegetación aérea</b> .....	15
<b>Implicancias ecológicas</b> .....	16
BIBLIOGRAFIA .....	17



## Resumen

Se estudió el banco de semillas de una pradera natural en dos parcelas sometidas a tratamientos diferentes: una con pastoreo y otra con exclusión de pastoreo. Se utilizó el método de emergencia de plántulas, las cuales fueron clasificadas en 4 grupos funcionales: Gramíneas invernales, Gramíneas estivales, Monocotiledóneas no gramíneas y dicotiledóneas. En la parcela pastoreada la densidad del banco de semillas fue significativamente mayor y en éste predominaron netamente las dicotiledóneas mientras que las gramíneas fueron muy escasas. En el banco de semillas de la exclusión predominaron las gramíneas, seguidas por las dicotiledóneas, en tanto las monocotiledóneas no gramíneas estuvieron bien representadas en ambos tratamientos. Dado que en la vegetación aérea de ambas parcelas predominan netamente las gramíneas, y las monocotiledóneas no gramíneas son muy escasas, en cuanto a los grupos funcionales considerados, el nivel de similaridad entre la vegetación aérea y el banco de semillas resultó bastante bajo con pastoreo y relativamente alto con exclusión de pastoreo. Las importantes diferencias entre el banco de semillas con y sin pastoreo podrían basarse en las diferencias en la vegetación aérea que se desarrolla con los distintos tratamientos, así como en otros factores ambientales vinculados a la presencia o ausencia de pastoreo. Las diferencias entre el banco de semillas y la vegetación aérea, rasgo común a muchos tipos de comunidades, podrían tener importantes efectos en la dinámica espacial y temporal de la vegetación de las praderas.

## INTRODUCCIÓN

El banco de semillas puede definirse como el conjunto de semillas viables en el suelo y sobre su superficie en un área determinada.

En la mayoría de los hábitats el número de semillas viables en el suelo excede enormemente al número de plantas en crecimiento (Harper 1977). Más allá de esto, existe importante variación en el tamaño del banco de semillas bajo diferentes condiciones ambientales (acidez, humedad) y tipos de vegetación (Harper 1977; Thompson & Grime 1979; Fenner 1985). A modo de ejemplo, las praderas tienen en general bancos de semillas mayores que los bosques (Fenner 1985). En general los bancos de semillas son mayores en sitios donde las perturbaciones son frecuentes (Fenner 1985; Thompson 1992).

En suelos no perturbados por agricultura la mayoría de las semillas se encuentran en los primeros centímetros debajo de la superficie, y el número de semillas tiende a disminuir rápidamente con la profundidad (Chipindale & Milton 1934 citado por Harper 1977; Fenner 1985). Es importante señalar que existen movimientos verticales de las semillas en el suelo a través de diversos mecanismos entre los que cabe citar movimiento hacia abajo con el agua de lluvia percolante, mecanismos de autoenterramiento, laboreos agrícolas, actividad de las lombrices, topes, aves y roedores, etc. (Harper 1977).

En muchos estudios se ha visto que la composición de especies del banco de semillas difiere remarcablemente de la composición de especies de la vegetación de un sitio, no siendo raro que las especies dominantes de la vegetación estén ausentes del banco

de semillas, y que en éste se encuentren especies no representadas en la vegetación establecida (Major & Pyott 1966; Harper 1977; Thompson & Grime 1979; Fenner 1985; Silvertown 1987; Thompson 1992). En general el banco de semillas está dominado por especies sucesionales tempranas que producen numerosas semillas pequeñas o muy pequeñas, compactas (baja relación largo/ancho) y no ornamentadas, todas características que facilitan el enterramiento (Thompson 1987). La composición del banco de semillas puede variar con la profundidad (Williams 1984; Graham & Hutchings 1988).

El tamaño, composición y distribución en profundidad del banco de semillas están cambiando permanentemente. Por una parte hay un ingreso de semillas nuevas al suelo cuya cantidad y composición de especies varían a lo largo del año. Por otro lado existe una pérdida de semillas del suelo debido a depredación, senescencia, ataque de patógenos, descomposición y germinación. La longevidad de las semillas en el suelo depende de las condiciones ambientales y de la historia de vida de las especies: las especies de hábitats perturbados, plantas anuales, bienales y en general las especies de semillas pequeñas tienden a tener semillas de larga longevidad; las condiciones en el lodo debajo del agua pueden favorecer que las semillas de algunas plantas acuáticas puedan alcanzar gran longevidad; las especies sucesionales tardías y con semillas grandes o muy grandes, tienden a tener semillas de corta vida (Harper 1977).

La dormancia es un estado en el cual las semillas viables no germinan bajo condiciones de humedad, temperatura y oxígeno favorables para la germinación (Amen 1968 citado por Harper 1977). En las gramíneas en particular, el tipo de dormancia encontrado es la dormancia fisiológica no-profunda, la cual es rota principalmente por: almacenamiento en seco; daño en las cubiertas del embrión (ej. lemma y pálea) y aplicación de giberelina ( $GA_3$ ) (Baskin & Baskin 1998).

La formación de un banco de semillas, mediante la producción de semillas en estado de dormancia, es en cierto modo una alternativa a la dispersión espacial, una forma de esperar hasta que el ambiente adecuado reaparezca (Harper 1977). Desde un punto de vista ecológico el banco de semillas refleja parcialmente la historia de la vegetación de un sitio (Fenner 1985). El papel del banco de semillas en las dinámicas de la vegetación está muy ligado a las perturbaciones (Thompson 1992), ya que el banco de semillas determinará al menos parte de la vegetación que se desarrollará luego de una perturbación.

Por otra parte para una especie dada, el banco de semillas, al contener la progenie producida por muchas generaciones representa un almacén de “memoria evolutiva”. Si hay una perturbación y las semillas germinan y las diferentes progenies se cruzan, esto puede tener el efecto de atenuar los cambios genéticos en la población (Harper 1977; Silvertown 1987).

Se ha planteado que una descripción completa de una comunidad de plantas debe incluir las semillas viables enterradas, ya que las plantas que se encuentran en esta forma son también parte de la flora aunque no sean fácilmente evidentes (Major & Pyott 1966).

Varios estudios han indicado que el conocimiento de los bancos de semillas en los suelos de comunidades naturales, puede aportar valiosas herramientas para el manejo, restauración y conservación de las mismas (Howe & Chancelor 1983; Fenner 1985; D'Angela *et al.* 1988; Graham & Hutchins 1988; Thompson 1992; Bertiller 1996; Lunt 1997; Funes *et al.* 2001).

En cuanto a los bancos de semillas de praderas su tamaño es bastante variado, dependiendo de la composición de especies del tapiz, de si la pradera se encuentra sobre un suelo que fue antiguamente arado, y de otros factores antrópicos, ya que tanto el tamaño como la composición de los bancos de semillas de praderas parecen estar muy influidos por el manejo humano (régimen de pastoreo, fertilización, etc.) (Williams 1984; Bertiller 1996). Las densidades de semillas citadas varían de aproximadamente 300-5000 semillas/m<sup>2</sup> para praderas vírgenes aunque con densidades bastante mayores en los parches perturbados (Dore & Raymond 1942, Lippert & Hopkins 1950 y Rabotnov 1956 todos citados por Major & Pyott 1966), hasta 70000 semillas/m<sup>2</sup> para praderas que fueron anteriormente aradas y cultivadas (Rabotnov 1978 citado por Roberts 1981). En un sitio dado, puede haber gran variación en el tamaño del banco de semillas a lo largo del año. Con respecto a la composición, en concordancia con lo mencionado anteriormente, las especies dominantes de las praderas naturales están en general ausentes del banco de semillas, en el cual suele haber un predominio de especies anuales (Graham & Hutchings 1988; Bertiller 1996; Funes *et al.* 2001). Las semillas de las gramíneas suelen hallarse en los primeros centímetros debajo de la superficie (Graham & Hutchings 1988) y su longevidad tiende a ser más breve que la de semillas de dicotiledóneas (Lewis 1973 citado por Williams 1984; Graham & Hutchings 1988; Baskin & Baskin 1998), esto se da especialmente en las gramíneas perennes dominantes en la vegetación, las cuales tienen bancos de semillas transitorios y una producción de semillas mucho más baja que la de las especies anuales (Harper 1977). Por estas razones, las gramíneas dominantes suelen estar ausentes o muy pobremente representadas en el banco de semillas. Uno de los rasgos más consistentes de los bancos de semillas de pradera es la presencia de apreciable número de semillas viables de dicotiledóneas (Roberts 1981), siendo la persistencia en el suelo en general mayor en las especies anuales. En el caso particular de las leguminosas, en la mayoría de los tipos de praderas, los números de semillas de especies de esta familia tienden a ser bajos comparados con los de otros grupos de especies (Roberts 1981). Especies de las familias Juncaceae y Cyperaceae (monocotiledóneas graminoides) son frecuentemente abundantes en el banco de semillas, pudiendo incluso ser su componente mayoritario (Roberts 1981; Williams 1984).

En los últimos tiempos, debido a la velocidad de los cambios ambientales provocados por la especie humana, los grupos funcionales de plantas se han utilizado como alternativa a la descripción florística de la vegetación. Los grupos funcionales se han definido como agrupamientos no filogenéticos de especies, las que se desempeñan de forma similar en un ecosistema en base a un conjunto de atributos biológicos comunes. En el caso de los pastizales, algunos de estos atributos han sido usados como indicadores de respuesta al pastoreo o a diferentes condiciones ambientales (Díaz *et al.* 1992, Díaz *et al.* 1998, McIntyre *et al.* 1999, Díaz *et al.* 2001) y han sido clasificados en morfológicos, de respuesta y de regeneración (Lavorel *et al.* 1997, Landsberg *et al.* 1999). Para áreas de pastizales templados, Paruelo & Lawenroth (1996) propusieron cinco grupos funcionales: graminoides invernales, graminoides estivales, arbustos, hierbas y suculentas.

Las praderas templadas subhúmedas de la región Pampeana (Argentina), Uruguay y Río Grande del Sur (Brasil), están dominadas por gramíneas cespitosas y/o rizomatosas perennes. Son muy ricas en especies, comprendiendo en el caso de Uruguay unas 2000 especies diferentes (Del Puerto 1987). Existen diversos estudios en los cuales se ha descrito

la composición florística de estas praderas. Sin embargo, los estudios de los bancos de semillas son escasos.

El objetivo general del trabajo fue analizar el banco de semillas de una pradera natural a través de la composición y abundancia de sus principales grupos funcionales. Los objetivos específicos fueron: 1) Comparar el tamaño y composición funcional del banco de semillas en dos parcelas adyacentes, una bajo pastoreo continuo y la otra clausurada a la herbivoría por ganado; 2) Comparar la composición funcional del banco de semillas de las dos parcelas con la vegetación en crecimiento.

## **MATERIALES Y MÉTODOS:**

### **Area de estudio**

El muestreo se realizó en el establecimiento ganadero “El Relincho”, ubicado próximo a la localidad de Ecilda Paullier, Km. 18 de la ruta 11 en el Dpto. de San José. Geológicamente la zona se encuentra sobre el basamento cristalino. Las parcelas donde se extrajeron las muestras tienen un área aproximada de 1000 m<sup>2</sup> cada una, y se encuentran sobre una misma unidad de suelos. Una de las parcelas está sometida a un régimen de pastoreo continuo por ganado bovino, mientras que en la otra se excluyó el ganado hace 8 años.

### **Extracción de las muestras**

En la parcela con pastoreo, con el uso de un taladro, 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 cm<sup>3</sup>, totalizando así 1255 cm<sup>3</sup> de suelo en cada parcela lo cual constituye el volumen recomendado para detectar la mayoría de las especies presentes (Hayashi & Numata 1971; Roberts 1981). En la parcela con exclusión de pastoreo se tomaron otras 10 muestras siguiendo un procedimiento similar, pero removiendo la mayor parte del mantillo superficial. Como ambas parcelas tenían un límite en común, se dejó un borde de aproximadamente 5 m sin muestrear a cada lado de dicho límite. El muestreo se realizó a mediados de octubre. Las muestras se mantuvieron a 5°C hasta su procesamiento.

### **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 (Teer Heerd *et al* 1996). Las muestras se tuvieron durante un mes a la temperatura señalada, y luego se colocaron en bolsas de papel abiertas y se dejaron secar a temperatura ambiente hasta que fue posible el tamizado. Seguidamente se removieron los

restos de vegetación que tenían unidos. Después las muestras se tamizaron para remover fragmentos pequeños de plantas, lombrices, insectos y pequeñas piedras. Cada muestra tamizada se dispersó en un recipiente plástico de 16 cm de diámetro formándose así una capa de suelo muestreado de aproximadamente 1.5 cm de profundidad, conteniendo una base de arena esterilizada y se regó lo suficiente para mantenerlas húmedas. Conjuntamente con las muestras se colocaron recipientes conteniendo suelo estéril para detectar posibles contaminaciones. Las muestras se colocaron en un Solario 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, y con una temperatura controlada de entre 20 y 24 °C. El experimento de germinación se instaló el 5 de diciembre de 2001 y a fines de marzo las muestras fueron trasladadas a un invernadero sin temperatura controlada en el cual las muestras no fueron regadas y se alcanzó una temperatura máxima de 44°C; allí permanecieron durante 2 días y después se llevaron nuevamente al Solario 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 durante los 5 meses del experimento, el suelo fue perturbado intensamente para promover la germinación de las semillas restantes. Durante el período experimental, a intervalos de 3-4 días las plántulas que emergían fueron contadas y removidas de los recipientes. Las plántulas fueron clasificadas en grupos funcionales ligeramente diferentes a los propuestos por Paruelo & Lawenroth (1996), a saber: 1) Gramíneas invernales, 2) Gramíneas estivales, 3) Monocotiledóneas no gramíneas 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 coleoptile: lineal y vertical en invernales, más ancha y curvada en estivales (Rosengurtt *et al.* 1970). Para una determinación más precisa (a nivel de familia, género o especie) de aquellas especies que resultaron más frecuentes y/o de mayor interés, las plántulas fueron trasplantadas a envases separados donde se las dejó crecer hasta un estado de desarrollo en el cual la clasificación fue factible.

## **Análisis de datos**

### *Comparación de los bancos de semillas*

Para cada parcela, se calculó el N° medio de semillas/m<sup>2</sup> para el total y para cada grupo funcional y los correspondientes Errores Estándar. A partir de los valores de abundancia de los grupos funcionales en el banco de semillas de cada parcela, se calculó el Coeficiente de Similitud de Steinhaus (S), el cual se obtiene mediante la siguiente fórmula (Legendre & Legendre 1984):

$$S(X1, X2) = \frac{W}{(A+B)/2} = \frac{2W}{A+B}$$

donde  $W$  es la suma de los valores de abundancia más pequeños de los grupos compartidos,  $A$  es la suma de las abundancias de todos los grupos en la muestra  $X_1$  y  $B$  es la suma de las abundancias de todos los grupos en la muestra  $X_2$ .

Para la comparación de la densidad total de semillas y de cada grupo funcional en cada tratamiento, debido a que los datos no pudieron ser normalizados, se utilizó el test no paramétrico de Mann-Whitney U Test con el programa Systat 5.03 para Windows (Wilkinson 1990).

Finalmente, la matriz de muestras por abundancia de semillas de cada grupo funcional (variables), fue ordenada mediante un Análisis de Correspondencia (CA) utilizando el programa Canoco para Windows, versión 4.0 (ter Braak & Smilauer 1998).

### *Comparación de los bancos de semillas con la vegetación aérea*

Para comparar la composición funcional del banco de semillas y la vegetación aérea se utilizaron los datos del muestreo de vegetación realizado por la Unidad de Ecología terrestre de Facultad de Ciencias en diciembre de 2000 utilizando el método de transectas por puntos. A partir de estos datos fue calculada la cobertura de cada grupo funcional definido para el banco de semillas mediante la fórmula:

$$x_i = (m_i/M_T) * 100$$

donde  $x_i$  es la cobertura de la especie,  $m_i$  es la proporción de puntos en los que la especie está presente y  $M_T$  es el número total de puntos. Para este estudio la categoría de especie fue sustituida por la de grupo funcional. La cobertura ha sido utilizada como medida de la abundancia de los grupos de la comunidad, especialmente cuando la estimación de la densidad resulta difícil por la ausencia de límites netos visibles entre los individuos, como se da en los pastizales (Matteucci & Colma 1982). A los efectos de hacerlas comparables, ya que los muestreos de vegetación y de banco de semillas tenían diferente número de unidades muestrales (100 y 10 respectivamente), tanto la densidad de los grupos funcionales del banco de semillas como la cobertura de la vegetación aérea fueron expresadas como porcentajes. Con estos datos porcentuales, se calculó el Porcentaje de Similitud de Renkonen (Wolda 1981) entre el banco de semillas y la vegetación para cada parcela. Dicho porcentaje se obtiene a partir de la siguiente fórmula:

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

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.

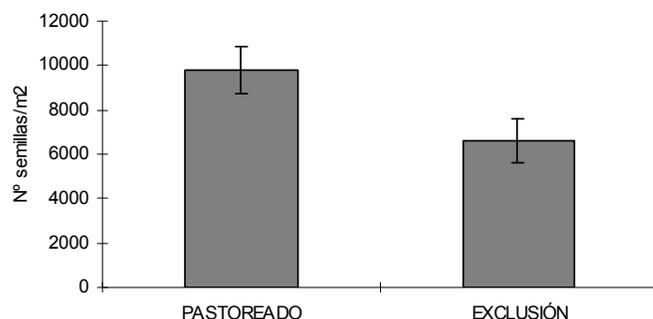
## **RESULTADOS**

### **Comparación de los bancos de semillas**

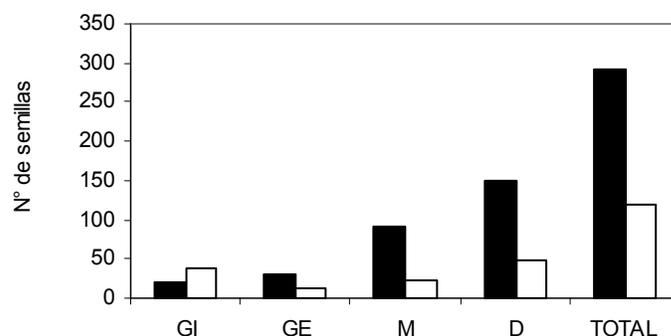
Durante el experimento de germinación se detectó en total la presencia de 411 semillas, 245 en la parcela pastoreada y 166 en la parcela excluida, por lo que el número total de semillas de la primera fue aproximadamente 50% mayor que en la exclusión.

Extrapolando estos valores a número medio de semillas por m<sup>2</sup>, en la parcela con pastoreo se encontró una media de 9800 semillas/m<sup>2</sup>, y en la parcela con exclusión de pastoreo una media de 6640 semillas/m<sup>2</sup> (Figura 1).

Desde la instalación del experimento hasta el tratamiento de calor y desecación germinaron en total 291 semillas, y desde dicho tratamiento hasta el final germinaron 120 semillas. Solamente en el caso de las gramíneas invernales, antes del tratamiento de calor germinaron menos semillas (20) que luego del tratamiento (37 semillas) (Figura 2).



**Figura 1.** Densidad de los bancos de semillas de pradera natural (n° medio semillas/m<sup>2</sup> ± E.S.) bajo condiciones de pastoreo y exclusión de pastoreo.



**Figura 2.** Número de semillas germinadas antes (■) y después (□) del tratamiento de calor para cada grupo funcional y para el total de semillas. GI: gramíneas invernales; GE: gramíneas estivales; M: monocotiledóneas no gramíneas; D: dicotiledóneas

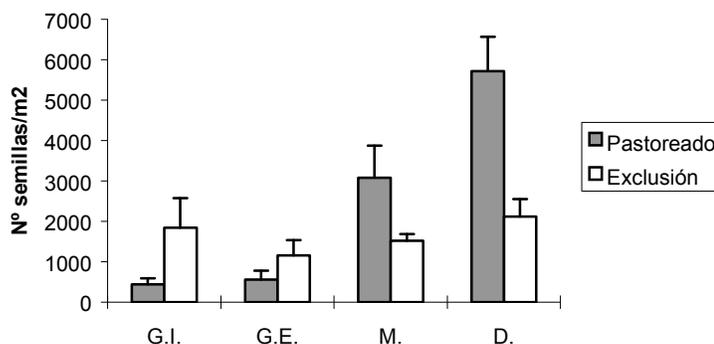
En cuanto a los grupos funcionales considerados, en la parcela con pastoreo las dicotiledóneas predominaron claramente (59%) mientras que las gramíneas tanto invernales como estivales, estuvieron escasamente representadas (4% y 6% respectivamente). Por su parte, en la parcela sin pastoreo, las dicotiledóneas representaron el 32% del total de semillas, las gramíneas invernales el 28% y las estivales el 17%, siendo el total de gramíneas el componente mayoritario del banco de semillas con un 45%. Las monocotiledóneas no gramíneas estuvieron bien representadas en los bancos de semillas de

ambas parcelas, constituyendo el 31% en la parcela con pastoreo y el 23% en la parcela con exclusión (Figuras 3 y 4).

Entre los bancos de semillas de exclusión y pastoreo, se obtuvo un Coeficiente de similitud de 0.56. La aplicación del test de Mann-Whitney permitió detectar diferencias significativas entre los dos tratamientos en el número total de semillas y en el número de semillas de dicotiledóneas ( $P < 0.05$ ) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Comparación del número de semillas de una pradera natural en condiciones de pastoreo y de exclusión mediante el test no-paramétrico de Mann-Whitney ( $n = 10$ ).

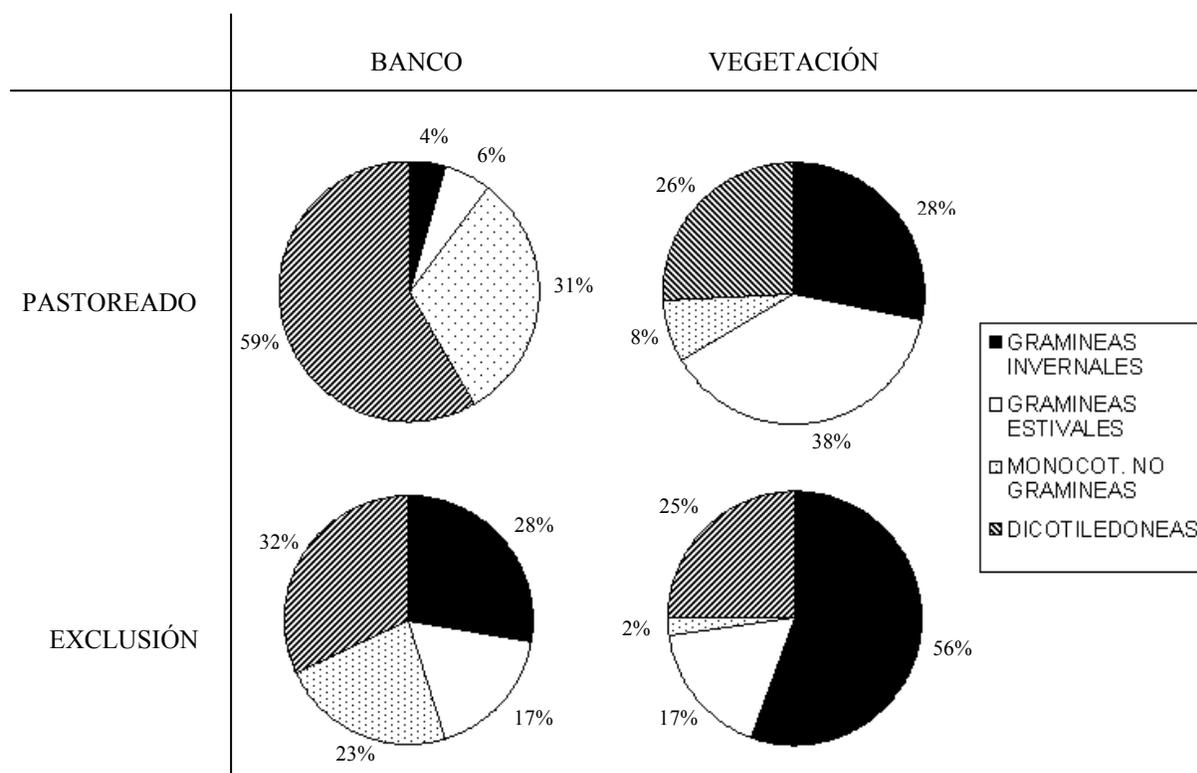
Nº medio de semillas	Pastoreado	Exclusión	$U_1$	$U_2$	$P$
Total	24.5	16.6	76.0	24.0	0.049
Gramíneas invernales	1.1	4.6	30.5	69.5	0.127
Gramíneas estivales	1.4	2.9	34.5	65.5	0.222
Monocot. no gramíneas.	7.7	3.8	65.5	34.5	0.235
Dicotiledóneas	14.3	5.3	90.5	9.5	0.002



**Figura 3.** Densidad de los bancos de semillas de cada grupo funcional ( $n^\circ$  medio semillas/ $m^2 \pm E.S.$ ) bajo condiciones de pastoreo y exclusión de pastoreo. G.I.: gramíneas invernales; G.E.: gramíneas estivales; M.: monocotiledóneas no gramíneas; D.: dicotiledóneas

Analizando someramente la composición de los bancos de semillas, es importante señalar algunos integrantes destacados. Las semillas de *Juncus* spp., en las muestras de pastoreo, representaron el 20.82% del total del banco de semillas (densidad 2040  $sem/m^2$ ), el 65,4% de las semillas de monocotiledóneas no gramíneas, y estuvieron presentes en el 90% de las muestras. En las muestras de exclusión, *Juncus* spp. representó el 16.27% del total del banco de semillas (densidad 1080  $sem/m^2$ ), el 71% de las semillas de monocotiledóneas no gramíneas, y estuvo presente en el 100% de las muestras. El resto de las semillas de monocotiledóneas no gramíneas, en las muestras de ambas parcelas, correspondió mayormente a la familia Cyperaceae. Otro importante componente de los

bancos resultó ser la gramínea estival *Eragrostis nesii* Trin. En las muestras de pastoreo, esta especie constituyó el 3.27% del total del banco de semillas (densidad 320 sem/m<sup>2</sup>), el 32% del total de gramíneas, el 57.1% del total de gramíneas estivales, y estuvo presente en el 50% de las muestras. En las muestras de exclusión, *E. nesii* representó el 9.04% del total del banco de semillas (densidad 600 sem/m<sup>2</sup>), el 20.5% del total de gramíneas, el 51,7% del total de gramíneas estivales, y estuvo presente en el 60% de las muestras. En cuanto a las dicotiledóneas, en el banco de semillas de pastoreo estuvieron muy bien representadas las especies arrosadas y rastreras, constituyendo aproximadamente el 35% del total del banco de semillas, aproximadamente el 60% del total de dicotiledóneas y estuvieron presentes en el 90% de las muestras. Dentro de este grupo se destaca *Gamochoaeta* spp. (Asteraceae) que constituyó el 19.6% del total del banco de semillas (densidad 1920 sem/m<sup>2</sup>), el 33.6% del total de dicotiledóneas y estuvo presente en el 80% de las muestras. En cambio, en el banco de semillas de la exclusión las dicotiledóneas arrosadas y rastreras representaron sólo el 9% del total del banco de semillas, el 28% del total de dicotiledóneas, aunque estuvieron presentes en el 90% de las muestras. En cuanto a *Gamochoaeta* spp. constituyó el 5.4% del total del banco de semillas (densidad 360 sem/m<sup>2</sup>), el 17% del total de dicotiledóneas y estuvo presente en el 60% de las muestras.

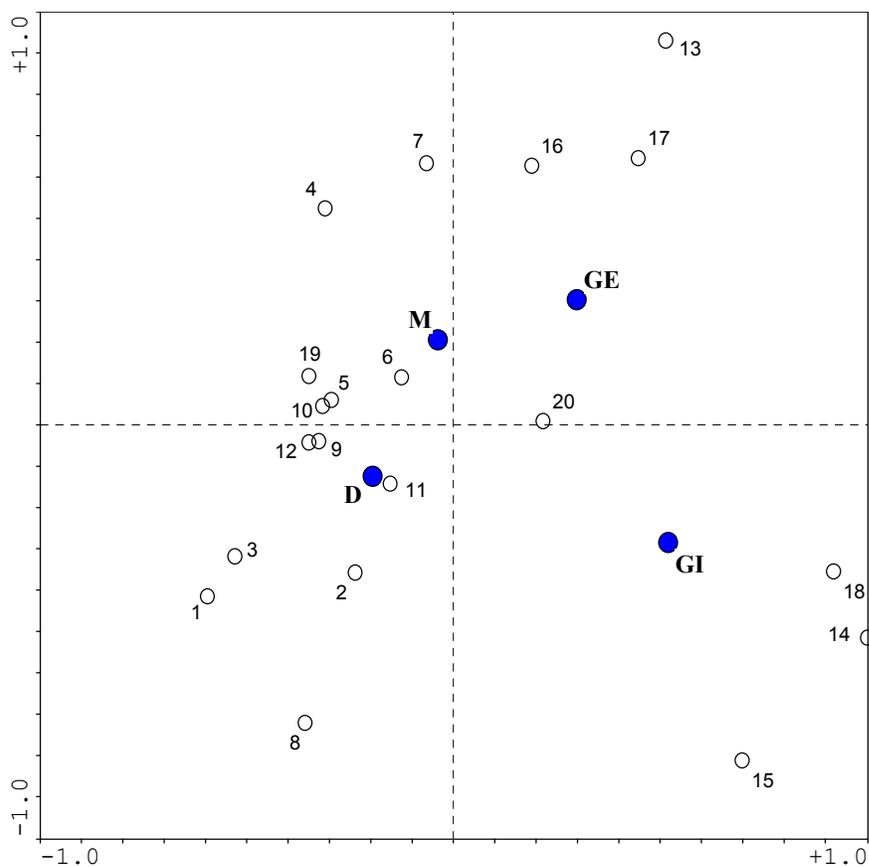


**Figura 4.** Porcentajes de los grupos funcionales en los bancos de semillas (densidad) y en la vegetación aérea (cobertura) de pradera natural bajo condiciones de pastoreo y exclusión de pastoreo.

*Análisis de Correspondencia de los bancos de semillas (Figura 5).*

El eje 1 explicó el 48.2% de la variación de los datos. Este eje separó las dicotiledóneas de las gramíneas. La mayoría de las muestras de exclusión aparecieron asociadas con las gramíneas; mientras que las muestras de pastoreado, aparecieron asociadas principalmente con las dicotiledóneas. Las gramíneas invernales tuvieron considerable peso en la formación del eje 1; en cambio, las monocotiledóneas no gramíneas, tuvieron poco peso en la formación de este eje, ya que estuvieron presentes en proporciones similares en las muestras de ambas parcelas.

El eje 2, el cual explicó el 30.7% de la variación de los datos, separó principalmente, entre las muestras de exclusión, las asociadas a las gramíneas invernales de las asociadas a las gramíneas estivales.



**Figura 5.** Análisis de Correspondencia: Ordenación de las muestras de los bancos de semillas en la parcela pastoreada (1-10) y la parcela excluida al pastoreo (11-20). G.I.: gramíneas invernales; G.E.: gramíneas estivales; M.: monocotiledóneas no gramíneas; D.: dicotiledóneas

### **Comparación de los bancos de semillas con la vegetación en crecimiento.**

En cuanto a las proporciones de los diferentes grupos funcionales considerados, en la parcela con pastoreo se encontró una marcada discrepancia entre el banco de semillas y la vegetación para todos los grupos funcionales considerados (Figura 4). En el caso de la parcela con exclusión de pastoreo las diferencias no son tan marcadas, ya que se obtuvieron valores iguales para las gramíneas estivales (17% en el banco y la vegetación) y bastante similares para las dicotiledóneas (32% en el banco y 25% en la vegetación), aunque de todas formas hay una importante discrepancia en las proporciones de gramíneas invernales (28% en el banco de semillas; 56% en la vegetación) y monocotiledóneas no gramíneas (23% en el banco; 2% en la vegetación) (Figura 4). En la parcela con pastoreo entre el banco de semillas y la vegetación el Porcentaje de Similitud fue de 44%, mientras que para la parcela con exclusión se obtuvo un valor de 72%.

## **DISCUSION**

### **Influencia de las condiciones de germinación en los resultados**

Las condiciones de germinación durante el experimento pueden afectar mucho los resultados, especialmente las temperaturas (Roberts 1981). Este fenómeno se observó en el presente trabajo, ya que luego del “golpe de calor” que recibieron las muestras a fines de marzo, se produjo un destacado pico de germinación de gramíneas invernales, las que, hasta ese momento habían emergido en números bastante pequeños (Figura 2). Es interesante que esto concuerda con lo señalado por Baskin & Baskin (1998) acerca de la importancia de la temperatura en la germinación de las semillas de las gramíneas. En ese trabajo se indica que los requerimientos de temperatura ayudan a explicar cómo se controla el momento de la germinación en la naturaleza, ya que se observa una cierta tendencia a que las especies de ciclo invernal tengan requerimiento de altas temperaturas de verano para la pérdida de dormancia, y que las especies de ciclo estival tengan requerimiento de bajas temperaturas del invierno para la pérdida de dormancia. Esta tendencia es bastante más marcada en las especies anuales. En esta sensibilidad a las condiciones de germinación radica una de las principales desventajas del método de germinación, ya que los requerimientos específicos para la germinación de todas las semillas presentes en el suelo es improbable que se den con un tratamiento determinado de germinación, y, por lo tanto, los bancos de semillas de algunas especies pueden ser subestimados (Roberts 1981).

### **Tamaño y composición de los bancos de semillas**

Las densidades de semillas encontradas en este trabajo, están dentro del rango de los valores reportados por estudios anteriores en praderas. Si bien las densidades resultaron mayores a las señaladas en algunos estudios de pasturas permanentes (Harper 1977; Howe

& Chancellor 1983; Funes *et al.* 2001), concuerdan bastante con otros trabajos (Williams 1984; Lunt 1997). La discrepancia con los primeros podría deberse al antiguo cultivo del área estudiada, factor que se sabe incrementa el tamaño del banco de semillas ya que varias especies invasoras de sistemas agrícolas producen muchas semillas capaces de persistir viables en el suelo durante muchos años (Harper 1977; Roberts 1981). Más allá de esto, debe tenerse en cuenta que las diferencias en el momento del año en que se hace el muestreo y en las técnicas utilizadas hacen que las comparaciones entre los resultados de los diferentes estudios deban tomarse con mucho cuidado (Roberts 1981).

La densidad de semillas de *Juncus* spp. encontrada en este trabajo, coincide con lo hallado en estudios anteriores (Howe & Chancellor 1983; Williams 1984; Lunt 1997). El hecho de que *Juncus* spp. sea a menudo un integrante importante de los bancos de semillas, explica la destacada presencia de las monocotiledóneas no gramíneas en los bancos de semillas de ambas parcelas a pesar de su escasez en la vegetación. Por otra parte, este fenómeno sugiere la conveniencia de separar a las monocotiledóneas no gramíneas como grupo funcional aparte de las gramíneas, al menos para el estudio de los bancos de semillas.

En lo que se refiere a *Gamochaeta* spp., se trata de plantas típicamente intersticiales en el tapiz, varias de ellas anuales, de hábito arrosetado, bastante frecuentes en condiciones de pastoreo. Esto podría explicar su alta densidad en el banco de semillas de la parcela con pastoreo. Su presencia en el banco de semillas de la parcela con exclusión de pastoreo podría deberse a la dispersión de semillas desde las áreas vecinas pastoreadas y/o a la persistencia de semillas en el suelo desde la época en la que había pastoreo en esta parcela. Por otra parte, en estudios de praderas no pastoreadas del sudeste de Australia (Lunt 1997) *Gamochaeta* spp. también resultó ser un componente importante del banco de semillas (aproximadamente 8,4 % del total del banco de semillas).

Dentro de las gramíneas registradas en los bancos de semillas, la densidad relativamente alta de *Eragrostis nesii* constituye un hecho bastante interesante. Según Rosengurt (1943), Rosengurt *et al.* 1970 y Rossengurt & Lombardo (1984) esta especie prospera especialmente en los tapices bajos y ralos, en sitios degradados, siendo común en los campos secos, pedregosos y pobres, y resistiendo bien el pastoreo y el pisoteo, y si bien es una especie frecuente, en los tapices densos tiene un carácter accesorio e intersticial. Es además una especie de pequeño porte, maduración bastante rápida y de semillas pequeñas. Todo esto sugiere que esta especie podría tener, en determinados ambientes, un comportamiento de planta ruderal, compartiendo la característica de otras ruderales de formar importantes bancos de semillas. Aparte de esto, es llamativo que la densidad de sus semillas fue el doble en la parcela con exclusión que en la parcela con pastoreo, a pesar de que esta especie es mucho más numerosa en la vegetación de esta última. Una posible explicación a este fenómeno bastante desconcertante, quizá sea que en las condiciones de exclusión, las semillas de esta especie (que habrían persistido en el suelo desde la época en que la parcela estaba pastoreada y/o las que podrían dispersarse desde la parcela pastoreada), se mantendrían en estado de dormancia debido a la densidad del tapiz y la relativa ausencia de perturbaciones; mientras que en la parcela con pastoreo, la mayor ocurrencia de perturbaciones con formación de claros, favorecería la germinación de un porcentaje mayor de semillas, manteniendo la densidad relativamente baja a pesar del periódico ingreso de nuevas semillas a partir de las plantas en crecimiento. Podría también haber otros factores que provocaran una disminución de la longevidad de las semillas en

condiciones de pastoreo. De todos modos, los resultados obtenidos, sugieren que *E. nessi* podría formar, al menos en ciertas condiciones, un banco de semillas relativamente importante y tal vez capaz de persistir durante varios años. Se ha hecho hincapié en la importancia de las condiciones ambientales porque se ha detectado en estudios anteriores, que una misma especie puede tener diferentes estrategias de banco de semillas en diferentes tipos de comunidades (Funes *et al.* 2001).

### **Comparación entre los bancos de semillas**

Similarmente a lo reportado por Major & Pyott (1966) se halló una mayor densidad de semillas en la parcela con pastoreo. Según Harper (1977) este fenómeno podría tener varias causas simultáneas: que las semillas sean forzadas a la dormancia en las heces hasta que el estiércol esté enteramente descompuesto; que la apertura del hábitat por el intenso pastoreo permita a las especies anuales con alta producción de semillas entrar y contribuir al banco de semillas; o que el pastoreo pueda incrementar el banco de semillas mediante el pisoteo, creando condiciones (por ejemplo mayor compactación del suelo) en las cuales las semillas retienen mayor viabilidad dentro del suelo. A lo señalado por Harper, se podría agregar que en las condiciones de pastoreo, con un tapiz más bajo y ralo, y con menos mantillo superficial, quizá las semillas puedan alcanzar más fácilmente la superficie del suelo que en las condiciones de exclusión con un tapiz alto y denso y una mayor capa de mantillo en la superficie del suelo. Relacionado con esto, debe tenerse en cuenta que en este trabajo se estudió el contenido de semillas del suelo removiendo previamente gran parte del mantillo superficial, el cual es muy abundante en condiciones de exclusión y podría contener cierto número de semillas. En este sentido, es interesante que en un reciente estudio de banco de semillas en praderas de Argentina central (Marquez *et al.* 2002) se encontró que en los sitios excluidos del pastoreo las semillas presentes en el mantillo comprendieron el 43% de la densidad total de semillas. Este punto señala la importancia de incluir o no a la capa de mantillo en el muestreo, y, más en general, de considerar la distribución vertical de las semillas en el suelo.

En relación a los grupos funcionales, tal como puede observarse en el Análisis de Correspondencia realizado (Figura 5), existen importantes diferencias entre las dos condiciones de pastoreo. Las muestras de la parcela pastoreada aparecen asociadas a las dicotiledóneas, el único grupo funcional cuya densidad fue significativamente mayor en la parcela pastoreada. Esta abundancia de dicotiledóneas en el banco de semillas de la parcela pastoreada, en la cual se basa en buena parte el mayor tamaño del banco de semillas de dicha parcela, tal vez se relacione con la presencia en la vegetación de dicotiledóneas intersticiales de hábito rastrero y arrosetado, que se ven favorecidas en condiciones de pastoreo, y que producen gran cantidad de semillas, una porción de las cuales podría haberse ido acumulando gradualmente en el suelo, a lo largo del tiempo que la parcela ha estado sometida a este régimen de manejo.

Por otro lado, las muestras de la exclusión aparecen asociadas a las gramíneas. Sin embargo, a pesar que se detectaron en total 4,2 veces más semillas de gramíneas invernales y 2,1 veces más semillas de gramíneas estivales en las muestras de exclusión, no hubo diferencias significativas en los números medios de semillas de estos grupos funcionales entre ambas parcelas. Esto podría deberse a la gran variabilidad en el número de semillas de

gramíneas invernales y estivales en las diferentes muestras de la exclusión. La variabilidad en el número de semillas entre muestras, ya citada en trabajos anteriores (Thompson & Grime 1979; Benoit *et al.* 1989; Gross 1990), estaría dada en parte por la tendencia a la distribución agregada de las semillas en el suelo (Gross 1990; Bigwood & Inouye 1988). Esta agregación podría darse por la liberación de semillas en torno a la planta madre (Major & Pyott 1966), por la existencia de unidades de dispersión multiseminadas como en algunas gramíneas (Thompson 1986), entre varias causas posibles. Más allá de esto, la variabilidad espacial en el número de semillas, puede dificultar el logro de estimaciones confiables de la densidad del banco de semillas (Major & Pyott 1966; Roberts 1981; Thompson 1986).

Las monocotiledóneas no gramíneas, 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.

### **Relación entre los bancos de semillas y la vegetación aérea**

Concordando con la mayoría de los estudios de banco de semillas (Major & Pyott 1966; Thompson & Grime 1979; Thompson 1986; Funes *et al.* 2001) , en el presente trabajo también se detectaron importantes diferencias entre los bancos de semillas y la vegetación en crecimiento. En el caso de la parcela sometida a pastoreo, el porcentaje de similitud fue bajo (44%). La marcada escasez de gramíneas en el banco de semillas, hecho que fundamenta la gran diferencia entre éste y la vegetación, podría deberse por un lado a que el ganado reduce mucho la floración de estas plantas al comer las inflorescencias. Relacionado con esto, se ha observado que la defoliación tiende a disminuir la biomasa reproductiva de la planta, especialmente si ocurre durante la fase reproductiva del ciclo anual (Gutman *et al.* 2001). Por otro lado la marcada predominancia en la vegetación, de gramíneas de hábito estolonífero-rizomatoso que presentan principalmente propagación vegetativa y tienen una muy baja producción de semillas como por ejemplo *Paspalum notatum* Fluegge y *Axonopus affinis* Chase a las cuales Rosengurtt (1943) señala como poco semilladoras.

En la parcela con exclusión de pastoreo, las proporciones de los grupos funcionales son más similares entre el banco de semillas y la vegetación (porcentaje de similitud 72%), que en las condiciones de pastoreo. De cualquier modo, eso no significa que también haya similitud a nivel de las especies. Aunque no se identificaron todas las especies presentes en el banco de semillas, no parece haber una correspondencia importante con las especies de la vegetación en ninguno de los grupos funcionales. La presencia de dicotiledóneas rastreras y arrosetadas en el banco de semillas, si bien en mucho menor número que en la parcela con pastoreo, es interesante, ya que estas plantas son muy escasas en la vegetación. Su presencia en el banco de semillas podría deberse a razones similares a las señaladas para *Gamochaeta* spp; debe tenerse en cuenta que varias de estas especies presentan comportamiento de plantas ruderales, algunas de cuyas características son una gran producción de semillas, gran capacidad de dispersión de éstas, y a menudo semillas capaces de persistir largamente en el suelo, además, como se señaló en la introducción, las especies sucesionales tempranas suelen estar presentes en los bancos de semillas, incluso en praderas perennes poco perturbadas y con bancos relativamente pequeños (Lippert & Hopkins 1950 citado por

Major & Pyott 1966). De todos modos, para poder analizar más detalladamente la relación entre la vegetación y el banco de semillas, debería analizarse la dinámica temporal y espacial de los bancos de semillas mediante la realización de varios muestreos sucesivos a lo largo del año, también sería conveniente estudiar la distribución en profundidad de las semillas, así como realizar la identificación de las plántulas a nivel de especie.

### **Implicancias ecológicas**

Como un elemento que podría explicar las diferencias entre banco de semillas y vegetación en las praderas naturales con predominio de gramíneas perennes, varios autores han señalado que las evidencias sugieren que en las praderas naturales, la propagación y regeneración vegetativas (y no la reproducción por semillas) es el principal mecanismo en la determinación de la composición, patrones de distribución y dominancia y regeneración de las especies en el tapiz (Rosengurt 1943; Major & Pyott 1966; Howe & Chancelor 1983; Funes *et al* 2001). Relacionado con esto, se ha planteado también que las especies que predominan en las etapas más tardías de sucesión luego de una perturbación importante (fundamentalmente gramíneas perennes), parecen tener pobre dispersión de semillas (Williams 1984; D'Angela *et al.* 1988) y el insignificante rol de las semillas dispersadas por el viento en la colonización de claros (Marks & Mohler 1985 citado por Thompson 1992).

Con respecto a las praderas de la región del Río de la Plata, y concordando con lo recién mencionado, es muy interesante lo que sugieren D'Angela, *et al.*(1988), quienes al discutir las causas de la lentitud y dificultad observada en la regeneración de la pradera natural a partir de un rastrojo, señalan que la mayoría de las gramíneas dominantes en las praderas de esta región, parecen tener bancos de semillas transitorios y pobre dispersión de semillas, características que se relacionarían con la historia evolutiva de estas especies la cual habría ocurrido bajo perturbaciones con formación de pequeños claros los cuales pudieron ser fácilmente colonizados desde los bordes, o perturbaciones de baja intensidad las cuales pudieron ser colonizadas por propágulos vegetativos persistentes. Es decir, que en las praderas anteriores a la introducción del ganado, habría existido un régimen de perturbaciones pequeñas y/o poco severas, lo cual podría no haber favorecido en las especies dominantes el desarrollo de estrategias de colonización de grandes claros como la producción de grandes cantidades de semillas, la formación de bancos de semillas de larga longevidad y la dispersión de semillas a grandes distancias, ya que estas estrategias no serían ventajosas en praderas con pocos y pequeños parches disponibles para el establecimiento de plántulas a partir de semillas. Según Rosengurt (1943) la importancia de la diseminación de semillas se limita a las especies intersticiales de rápido desarrollo y poco tamaño, y esto se manifiesta cuando el tapiz se ralea.

Las importantes diferencias entre los bancos de semillas y la vegetación, podrían tener importantes efectos en la dinámica espacial y temporal de la vegetación de las praderas. Varios autores han señalado que los claros abiertos en el tapiz producidos por perturbaciones son generalmente colonizados a partir del banco de semillas por especies anuales, bienales, perennes de corta vida, dando lugar (transitoriamente) a una vegetación

muy diferente al tapiz original (Rosengurtt 1943; Howe & Chancellor 1983; Graham & Hutchings 1988; Marks & Mohler 1985 citado por Thompson 1992).

Finalmente, es interesante constatar que, así como en este trabajo se detectaron importantes cambios en los grupos funcionales de los bancos de semillas con diferentes regímenes de pastoreo, para otras praderas de la región se han también detectado notorios cambios en los grupos funcionales en la vegetación aérea al cambiar el régimen de pastoreo (Rodríguez *et al.* 2002). Esto sugiere que los grupos funcionales responden a los cambios de manejo de las praderas tanto en la vegetación aérea como en los bancos de semillas del suelo. Este hecho estaría dando una interesante perspectiva a la utilización de los grupos funcionales para la realización de estudios sobre la estructura y funcionamiento de las praderas naturales.

## BIBLIOGRAFIA

- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. 1998. Ecology of seed dormancy and germination in grasses. En: *Population Biology of Grasses* (Cheplick, G.P. ed.), Cambridge University Press, Cambridge.
- Benoit, D. L., Kenkel, N. C. & Cavers, P. B. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Can. J. Bot.* **67**: 2833-2840.
- 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
- D'Angela, E., Facelli, J. M. & Jacobo, E. 1988. The role of the premanent soil seed bank in early stages of a post-agricultural succession in the Inland Pampa, Argentina. *Vegetatio* **74**: 39-45
- Del Puerto, O. 1987. *Vegetación del Uruguay*. Universidad de la República. Facultad de Agronomía, Cátedra de Botánica. Montevideo.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* **3**: 689-696.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**: 113-122.
- Díaz, S., Noy-Meyr, I. & Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* **38**: 497-508.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London.
- 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.
- 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.
- Gross, K. L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology* **78**: 1079-1093.
- Gutman, M., Noy-Meir, I., Pluda, D., Seligman, N. A., Rothman, S. & Sternberg, M. 2001. Biomass partitioning following defoliation of annual and perennial Mediterranean grasses. *Conservation Ecology* **5** (2): 1.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.

- Hayashi, I. & Numata M. 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, C. D. & Chancellor R. J. 1983. Factors affecting the viable seed content of soils beneath lowland pastures. *Journal of Applied Ecology* **20**: 915-922.
- Landsberg, J., Lavroel, S. & Stol, J. 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* **10**: 683-696.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 474-478.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1984. *Ecologie Numérique*. Tomo 2. La structure des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec.
- 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.
- Major, J. & Pyott, W. T. 1966. Buried viable seed in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio* **13**: 253-283.
- Marquez, S., Funes, G., Cabido, M. & Pucheta, E. 2002. Grazing effects on the germinable seed bank and standing vegetation in mountain grasslands from central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* **75(2)**: 327-337.
- Matteucci, D. & Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la OEA. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* **10**: 621-630.
- Paruelo, J.M. & Lawenroth, W.K. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Applications* **6**: 1212-1224.
- Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F. & Altesor, A. 2002. Effects of grazing exclosure on species composition and plant traits in a Uruguayan grassland. 45th Symposium of the International Association for Vegetation Science, Porto Alegre, Brasil.
- Rosengurtt, B. 1943. *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay*. 3ª. contribución. La estructura y el pastoreo de las praderas en la región de Palleros. Flora de Palleros. Barreiro y Ramos, Montevideo.
- Rosengurtt, B., Arrillaga de Maffei, B. & Izaguirre, P. 1970. *Gramíneas Uruguayas*. Universidad de la República, Dpto. de Publicaciones, Montevideo.
- Rosengurtt, B. & Lombardo, A. 1984. Gramineae En: Lombardo, A. *Flora Montevidensis*. Tomo 3. IMM. Montevideo.
- Roberts, H. A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology* **6**: 1-55
- Silvertown, J. W. 1987. *Introduction to plant population ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- ter Braak, C. J. P. & Smilauer, P. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows. software for canonical community ordination (version 4.0). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.

- Ter Heerdt, G. N. J., Verweij, G. L., Bekker, R. M. & Bakker, J. P. 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* **10**: 144-151.
- Thompson, K. 1986. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology* **74**: 733-738.
- Thompson, K. 1987. Seeds and seed banks. *The New Phytologist* **106** (Suppl): 23-24
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed banks. En: Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Editor M. Fenner. C.A.B. International, Wallingford, UK.
- 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.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: *The System for Statistics*. Evanston, IL: SYSTAT, Inc.
- Williams, E. D. 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. *Journal of Applied Ecology* **21**: 603-615.
- Wolda, H. 1981. Similarity Indices, Sample Size and Diversity. *Oecologia (Berl.)* **50**: 296-302.