

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata
2009

DISTRIBUCIÓN Y BIOLOGÍA DE
Heterotheca latifolia BUCKLEY
EN LA PROVINCIA DE LA PAMPA



**Tesis para optar por el título de
Doctor en Ciencias Naturales**

Licenciada Carla Etel Suárez
Director: Dr. Héctor Daniel Estelrich
Codirectora: Marta Guillermina Ronco

Agradecimientos

A la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa, institución en la que trabajo y que me ha facilitado el lugar y el material para que pueda realizar esta tesis.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, principalmente a *Postgrado*, área que ha sabido atender y entender a la distancia todas mis dudas y contratiempos.

A la Municipalidad de Catrillo, La Pampa, por permitirme llevar adelante el experimento a campo en las proximidades de La Estación Ivanowsky.

A los Clubes Rotarios de Santa Rosa y a La Fundación Rotaria de Rotary International, porque a través de su beca pude completar mi formación en la Universidad Nacional Autónoma de México.

A Daniel Estelrich, por ayudarme a dar los primeros pasos en la docencia y en la investigación.

A Marta Ronco, por su buena predisposición, su acompañamiento incondicional y su firmeza, que por cierto me han inspirado para que termine.

A Beatriz Fernández, Ernesto Morici y Claudia Chirino, por haber sido mis ayudantes a campo, técnicos de laboratorio, choferes, fotógrafos y hasta cebadores de mate; por sus preguntas oportunas y sus opiniones desinteresadas. A Bety, por haberme acompañado en todas las etapas y haberme impulsado siempre a seguir. A Ernesto... que se ganó el cielo, por lo menos en lo que a este trabajo se refiere. A Claudia, por sus comentarios pertinentes que abrieron puertas a nuevas discusiones.

A la Flia Rojas-Vasquez, por su invaluable amistad y colaboración: a María, por haber compartido aquel primer viaje y desde entonces seguir

Agradecimientos

viajando conmigo y a Pablo, por aquellos tres días de trabajo intenso que marcaron el rumbo.

A Hernán Benítez, por haber sido mi asistente solucionando siempre y a la brevedad cuestiones de papelería, por sus valiosos consejos y por las horas que dedicó a mis mapas y carátulas.

A Eduardo Mariño, por su asesoramiento para el procesamiento de los datos climáticos.

A Mónica Castro, por sus explicaciones prácticas sobre SIG.

A Héctor Troiani, por sus aportes en taxonomía y sistemática.

A Esteban Dussart, por su ayuda en la traducción del resumen al inglés.

A Alicia Kin por el regalo de su tiempo para la lectura y sus precisos comentarios.

A mi hermana, Gabriela, quien con su proceder me muestra cada día que las cosas no tienen porque ser tan complicadas.

A mis papas, Martha y Oscar, que me enseñaron a ser responsable, a no desistir, y a que la vida es un viaje y lo único que importa es crecer en él.

A Martín, mi compañero de rumbo, quien muchas veces piensa que me sigue cuando en realidad muchas más me lleva de la mano...

Gracias,

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Laraj' or similar, with a long horizontal stroke underneath.

ÍNDICE.

Resumen	I
Summary	IV
Introducción	1
Introducción general	2
<i>Heterotheca latifolia</i> Buckley – Falso alcanfor-	7
Antecedentes generales de su biología	8
Objetivos: general y específicos	12
Área de Estudio	14
Caracterización climática y agroclimática de La Pampa	15
Caracterización climática general	15
Régimen térmico	15
Régimen hídrico	16
Régimen de vientos	16
El suelo	18
Los Molisoles	19
Los Entisoles	19
Los Aridisoles	20
Caracterización agronómica de La Pampa	20
Zona I: El caldenal	21
Zona II: La planicie con tosca	22
Zona V: La planicie medanosa pampeana	23
Caracterización de La Estación Ivanowsky	24
Ubicación	24
Balance hídrico y algunas propiedades del suelo	25

	Índice
Prácticas agrícolas y Flora acompañante	27
Distribución de la Especie en La Pampa	29
Introducción	30
Mecanismos de invasión	31
La importancia de los agentes de dispersión	33
Reseña sobre la presencia de <i>Heterotheca latifolia</i> en Argentina	34
Materiales y Métodos	37
Resultados	38
Discusión	42
Área de distribución de <i>H. latifolia</i> en La Pampa	42
Biología Poblacional	45
Introducción	46
Materiales y Métodos	49
La parcela	49
Fenología	49
Densidad	51
Establecimiento de la población	52
Asignación reproductiva de la población	53
Demografía	53
Componentes del sistema reproductivo	55
Números de capítulos por individuo	55
Números de flores por capítulo	55
Número de frutos por capítulo	55
Masa de los frutos	56
Éxito reproductivo	56
Tabla de vida de la cohorte y parámetros poblacionales	56

	Índice
Tabla de vida	57
Establecimiento de la población (cohorte)	57
Asignación reproductiva de la población (cohorte)	58
Parámetros poblacionales	58
Análisis estadísticos	60
Resultados	62
Fenología	62
Densidad	64
Demografía	66
Componentes del sistema reproductivo	66
Tabla de vida de supervivencia y fecundidad	71
Parámetros poblacionales	73
Discusión	74
Germinación de Aquenios	80
Introducción	81
Materiales y Métodos	84
Obtención y procesamiento de muestras	84
Germinación en laboratorio	86
Efecto de las distintas edades de los aquenios	86
Efecto de la sequía por medio de una simulación	88
Germinación a campo	89
Análisis estadísticos	92
Resultados	94
Germinación en laboratorio	94
Efecto de las distintas edades de los aquenios	94
Efecto de la sequía por medio de una simulación	99

	Índice
Germinación a campo	101
Discusión	103
Dinámica del Banco de Aqueños	109
Introducción	110
Materiales y Métodos	114
Obtención y procesamiento de muestras	114
Determinación del tamaño- densidad del banco	114
Banco germinable y viabilidad	115
Banco germinable	115
Viabilidad de los aqueños	116
Análisis estadísticos	116
Resultados	118
Densidad del banco	118
Banco germinable y viabilidad	120
Discusión	122
Modelo de la dinámica del banco de aqueños del falso alcanfor	129
Modelo de Ciclo de Vida	130
El gráfico o <i>grafo</i> de ciclo de vida	131
Primer modelo	132
Modelo adaptado	134
Segundo modelo	134
Consideraciones Finales	139
Bibliografía	144

RESUMEN.

Heterotheca latifolia Buckley, falso alcanfor, es una maleza anual perteneciente a la fam. *Compositae*, originaria de los Estados Unidos. Esta especie presenta dimorfismo de aquenios: unos con papus, provenientes de flores tubulosas del centro del disco y otros sin papus, provenientes de flores liguladas marginales.

Su presencia en Argentina se registra a partir de 1977 en la provincia de San Luis y ya para el año 2000 se la cita como maleza de cultivos en la provincia de La Pampa.

El objetivo general de este trabajo fue comprender la dinámica del falso alcanfor en el espacio y en el tiempo, como una contribución al posterior diseño y desarrollo de estrategias más efectivas para su manejo. Para ello se plantearon: documentar la distribución en La Pampa, evaluar aspectos de la biología poblacional, determinar la respuesta de los aquenios a diferentes condiciones de germinación y evaluar la dinámica del banco. Finalmente, a partir de toda la información, se propuso un modelo de ciclo de vida.

El estudio comprendió dos escalas de trabajo: la distribución a escala regional circunscripta a los límites políticos de la provincia de La Pampa y el seguimiento a campo de la especie, a escala de parcela, para fenología, densidad, demografía, recolección de aquenios y toma de muestras de banco.

Se determinó un área extensa de distribución para la especie en La Pampa. El grado de avance de la invasión y eventualmente la distribución observada fueron consistentes con factores edáficos, eólicos y antrópicos.

Dentro de los estados fenológicos la fase más sensible y por ende que evidenció mayor mortalidad fue la de transición de plántula a roseta, los

posteriores estados se desarrollaron con rapidez y finalizaron con la floración-fructificación.

Dentro de los componentes reproductivos se destacaron: una alta producción de aquenios, éxito reproductivo y mantenimiento de las proporciones tanto de flores tubulosas/liguladas como las de aquenios con papus/sin papus.

Los parámetros poblacionales (R_0 , λ y r) indicaron un estado de crecimiento tanto para la población estructurada a partir de la densidad por estados como para la cohorte. El mismo será mayor o menor de acuerdo a la densidad y tamaño de los individuos.

La presencia de plasticidad fenotípica en cuanto a tamaño del individuo, el tiempo que transcurre entre diversas etapas del ciclo, la producción de aquenios y la densidad, le confieren al falso alcanfor la capacidad de respuesta ante cambios bruscos en la distribución de recursos del hábitat.

En cuanto a la germinación: los aquenios centrales, con papus, germinaron más rápido y en un alto porcentaje en todas las condiciones. Presentaron escasa o nula dormición. Toleraron potenciales osmóticos más negativos y presentaron una mayor germinación a campo bajo condiciones de siembra subsuperficial. Los aquenios periféricos, sin papus, necesitaron más tiempo para germinar y alcanzaron un porcentaje más bajo. Presentaron alta dormición. No toleraron potenciales osmóticos negativos. En condiciones a campo no germinaron pero mantuvieron su viabilidad.

El falso alcanfor presentó dos tipos de banco de semilla: los aquenios con papus formaron un banco *transitorio* o *transitorio tipo A* y los aquenios sin papus presentaron un banco de tipo *persistente a corto plazo* o *transitorio tipo B*.

El dimorfismo de aquenios le brinda a *H. latifolia* una doble estrategia reproductiva. La gran dispersión de los aquenios centrales, con papus, le facilita encontrar nuevos sitios para colonizar. Por el contrario, los aquenios periféricos, sin papus, amortiguan la declinación de la población y aseguran la persistencia en ambientes inestables y con disturbios permanentes como los propios de zonas agrícola-ganaderas. Los efectos sobre la población son importantes ya que si las condiciones ambientales son las apropiadas, el crecimiento de la misma, dependerá principalmente de los aquenios con papus. Sin embargo, frente a condiciones menos favorables o de estrés una mayor proporción de las plantas germinadas provendrán de los aquenios sin papus de años previos.

SUMMARY.

Heterotheca latifolia Buckley, camphor weed, is an annual weed belonging to the fam. *Compositae*, native to the United States. This dimorphic species produces achenes with pappus in its disc flowers and without pappus in the ray flowers.

The presence of camphor weed was first recorded in Argentina in 1977 in the San Luis province. In the province of La Pampa, it appears as a weed crop starting from the year 2000.

The objective of this work was to understand the dynamics of the camphor weed in space and time as a contribution to the design and development of effective management strategies. The methods included the study of this species distribution in La Pampa, of its population biology, of its seed bank dynamics and the determination of achenes response to different conditions of germination. Finally, a life cycle model is proposed.

This research was then carried on at two levels. At a regional scale, it documented the degree of invasion of this weed in the province of La Pampa. Then studies in detail about phenology, density, demography and seed bank evolution were performed at a plot scale.

The increasing distribution of camphor weed was consistent with factors of soil disturbance, wind and human activities in this region.

The most sensitive phenological phase was the transition from seedling to rosette. Subsequent statements develop rapidly and end with successful flowering-fruiting.

Reproductive characteristics included: reproductive success, with high numbers of achenes, and maintenance of both the proportions of disc flowers

and ray flowers like disc achenes (with pappus) and ray achenes (without pappus).

Population parameters (R_0 , λ , r) indicated a state of growth both for the population structure from its density well as for the cohort. It will be higher or lower depending on the size and density of individuals.

The presence of phenotypic plasticity in size of the individual, the time between the stages of the cycle, the production of achenes and density give camphor weed the ability to react to sudden changes in the distribution of resources in the habitat.

The disc achenes germinated faster and at a high rate in all conditions. It showed little or no dormition. They tolerated more negative osmotic potential and showed higher germination yields under field conditions. Ray achenes germinated slower and with less success. It presented high dormition. They did not tolerate negative osmotic potential. They did not germinate at field but remained viable.

The camphor weed had two types of seed banks: the disc achenes form a transient or transient- bank type while ray achenes form a persistent short-term or transitional B type.

Achenes dimorphism confers a dual reproductive strategy to this species. The large mobility of disc achenes allows the reaching of new places to colonize. By contrast, ray achenes buffer population decline and ensure its persistence in unstable environments such as permanent agriculture and rangelands. If environmental conditions are appropriate, the growth will depend mainly on the achenes with pappus. However, under less favourable conditions a higher proportion of plants will derive from achenes without pappus from previous years.



INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.

La biología poblacional intenta explicar el origen de las diferentes clases de estructuras: genética, espacial, de edades y de tamaños, que poseen las poblaciones, para entender la influencia que ejercen unas sobre otras y cómo y cuando cambian en el tiempo (Silvertown & Doust, 1997).

Investigaciones en biología de poblaciones incluyen estudios de biología reproductiva, fenología y biología de las semillas (Harper, 1990). Dentro de estas temáticas, los atributos morfológicos y ecológicos de las especies vegetales que resultan particularmente importantes en especies indeseables se vinculan con: adaptaciones para la dispersión de las semillas, mecanismos de dormición, viabilidad, crecimiento rápido durante la fase de establecimiento y plasticidad fenotípica en respuesta a variaciones ambientales (Altieri & Liebman, 1988).

La aparición de estas especies en los distintos agroecosistemas del mundo, muchas veces, está ligada a la introducción de especies que presentan algún interés, las que pueden transformarse en indeseables cuando su cultivo deja de estar bajo control o a la introducción inadvertida de propágulos a través de la importación de semillas comerciales (Mashhadi & Radosevich, 2004; Oliván & Volponi, 2007).

El concepto de *maleza* involucra aquella especie no deseada que crece en un determinado lugar y en cierto tiempo, que interfiere en la actividad del hombre y ocasiona un perjuicio económico o ecológico (Rodríguez, 1988; Mortimer, 1990; Bianco *et al.*, 2000). Dado que el criterio por el cual se califica a una planta como maleza depende de la actitud del hombre hacia ella, en otras circunstancias esa especie podría ser considerada útil.

Muchas de las especies consideradas malezas cuentan con tres características distintivas que se mencionan a continuación: medio de dispersión, potencial de colonización y capacidad regenerativa (Cousens & Mortimer, 1995). Su asociación con hábitats manejados por el hombre les ofrece un poderoso *medio de dispersión*. La habilidad para incrementar rápidamente su abundancia, después de la introducción en un hábitat y potencialmente dominar una comunidad de plantas les confiere *potencial de colonización*. Por último, su tolerancia a un amplio rango de condiciones y habilidad para reproducirse garantiza, a largo plazo, la *capacidad regenerativa* de la población.

La relación entre los conceptos de malezas, especies colonizadoras y especies naturalizadas es difícil de establecer debido a que pueden existir diferentes grados de superposición. Sin embargo, muchas de las malezas, ya sean nativas o no, son especies colonizadoras (Rejmánek, 2000).

En este contexto, se entiende por *invasiones biológicas* al proceso por el cual determinadas especies son introducidas en forma intencional o accidental a nuevas áreas en las cuales se propagan con rapidez (Mooney & Hobbs, 2000; Mashhadi & Radosevich, 2004). Los mecanismos de introducción pueden ser diversos: eólicos, zoológicos, antrópicos (Oliván & Volponi, 2007).

Groves (1986) y Cousens & Mortimer (1995) dividen el proceso de invasión de las especies de plantas en tres fases: la introducción, la colonización y la naturalización. Aunque estas fases son arbitrarias, sugieren que las invasiones aparecen a diferentes escalas biológicas y geográficas, pudiendo ser organizadas de acuerdo a los estados de desarrollo de las poblaciones.

Las invasiones biológicas causan desde cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema receptor hasta daños ecológicos y socioeconómicos (Mooney & Hobbs, 2000; Mashhadi & Radosevich, 2004). En este sentido, sus consecuencias en sitios disturbados y de sucesión secundaria representan uno de los mayores problemas (Ramakrishnan & Vitousek, 1989).

Los disturbios son uno de los principales factores que favorecen la invasión de plantas (Mashhadi & Radosevich, 2004). Estos disturbios pueden ser definidos como cambios abruptos en las restricciones ambientales, los cuales producen modificaciones temporarias o permanentes en la estructura de una comunidad (Chaneton *et al.*, 2001). Pueden ser naturales, como inundaciones e incendios, o antrópicos principalmente provocados por la actividad agropecuaria, como laboreo del suelo, pastoreos intensivos o fuego (Chaneton *et al.*, 2001). Si bien no siempre conducen a una invasión, pueden proporcionar un *sitio seguro* para que una especie potencialmente invasora pueda establecer una población fuente (Sheley *et al.*, 1998; Mashhadi & Radosevich, 2004).

El control de estas especies –malezas/invasoras– depende fundamentalmente de un exhaustivo conocimiento de su biología, involucrando aspectos genéticos y ecológicos (Holzner & Numata, 1982; Dirzo & Sarukhán, 1984; Harper, 1990), con el fin de identificar las causas de su agresividad, tanto en su área de origen como en las nuevas que invade.

El efecto negativo que tienen las malezas, sobre la productividad de especies cultivadas y forrajeras o sobre los sistemas naturales, radica en la presencia de ciertas características o atributos: alta capacidad de colonización, alta eficiencia reproductiva, habilidad competitiva, estructura de las diásporas, plasticidad morfológica y fisiológica (Cousens & Mortimer, 1995; Bianco *et al.*,

2000; Demaría *et al.*, 2008). Estos atributos morfológicos y ecológicos tienden a maximizar la producción de frutos, semillas y el modo de dispersión en el espacio (Bianco, *et al.*, 2000).

Distintos grupos taxonómicos, muchos de los cuales contienen a las principales malezas, han desarrollado el heteromorfismo de frutos (Koller & Roth, 1964; McDonough, 1975; Flint & Palmblad, 1978; McEvoy, 1984; Tanowitz *et al.*, 1987). Esto implica la producción de semillas diferentes a nivel morfológico y/o fisiológico (Harper *et al.*, 1970; Harper, 1990), que generalmente están asociadas con diferencias en la habilidad de dispersión, la dormición y requerimientos para la germinación (Baskin & Baskin, 1976; Venable, 1985^a; Harper, 1990; Imbert, 1999; Ruiz De Clavijo, 2001).

El heteromorfismo de frutos puede ser determinante a nivel de la biología poblacional, porque combina más de una estrategia en relación a la habilidad competitiva y/o reproductiva. Así, podrían ser afectadas una variedad de funciones de las plantas, tendientes a maximizar la dispersión en el espacio y en el tiempo (persistencia) (Flint & Palmblad, 1978; Weiss, 1980; Venable & Levin, 1985^a y 1985^b; Ruiz De Clavijo, 2001).

Temporalmente, la dispersión está relacionada a la formación de un banco de semillas (Grime, 1989), que representa la reserva no germinada cuya persistencia dependerá de la capacidad de mantenerse viables a través del tiempo, eludiendo enfermedades y depredadores (Harper, 1990). En sistemas productivos es la principal fuente para nuevas infestaciones de malezas anuales (Buhler *et al.*, 1997).

El establecimiento del banco tiene estrecha relación con la distribución de la germinación en el tiempo (De Souza Maia *et al.*, 2006). Así, muchas de las semillas pueden permanecer durante periodos variables en estado de

dormición o latencia, proceso por el cual una semilla -u otra unidad de germinación- no tiene la capacidad de germinar bajo ninguna combinación de factores físicos y ambientales (Harper, 1990; Baskin & Baskin, 2004).

En el caso de las malezas, poseer mecanismos de dormición les confiere dos oportunidades ecológicas importantes: la habilidad de resistir periodos de condiciones adversas y la sincronización de estadios resistentes y no-resistentes con apropiadas condiciones ambientales para maximizar la probabilidad de establecimiento de las plántulas (Mortimer, 1996; Acosta & Agüero, 2001). Es común que las poblaciones de semillas de malezas exhiban una germinación intermitente, es decir, un patrón en el cual las semillas producidas por una población en una misma estación germinen y emerjan a intervalos irregulares (Cavers *et al.*, 2000). Este flujo entre los estados de dormición forzada e inducida es controlado por interacciones de los factores abióticos del ambiente del suelo. Por ejemplo, los cambios en la temperatura del suelo y la humedad, el fotoperiodo y la relación rojo/infrarrojo en la radiación han sido implicados en el control del flujo de la dormición (Mortimer, 1996).

Dentro de la gran diversidad de malezas citadas como problemáticas para la región semiárida pampeana, la presencia de *Heterotheca latifolia* Buckley en particular ha llamado la atención en estos últimos años.

1.1. *Heterotheca latifolia* Buckley – Falso alcanfor- (Fig. N°1).

Una revisión de Sancho & Ariza Espinar (2003) indica que el nombre válido para esta especie es *Heterotheca subaxillaris* (Lam.) Britt. & Rugby; sin embargo, por razones prácticas se mantendrá en este trabajo la siguiente sinonimia: *Heterotheca latifolia* Buckley.



Fig. N°1. *Heterotheca latifolia*.

Existen numerosos estudios realizados sobre *Heterotheca latifolia* Buckley (*Compositae*) en Estados Unidos, su lugar de origen.

Las temáticas de investigación han sido diversas: descripción y revisión de género y especie (Wagenknecht, 1960), área de distribución (Wagenknecht, 1960; Wunderlin & Hansen, 2008; USDA- (*GRIN*) [Online Database], 2009; USDA -NRCS, 2009), caracterización de la estructura de los aquenios (Venable & Levin, 1985^a), dispersión (Plummer & Keever, 1963;

Venable & Levin, 1985^a), germinación (Venable & Levin, 1985^a; Venable, 1985^b) y demografía (Venable & Levin, 1985^b).

También en Argentina se desarrollaron investigaciones, principalmente en las provincias de San Luis y Córdoba, centradas en cuestiones de revisión de género (Ariza Espinar, 1977; Sancho & Ariza Espinar, 2003), área de distribución de la especie (Anderson, 1981; Cantero & Bianco, 1986; Bartoli & Roitman, 1990; Rosa, 1995), control químico (Echeverría, 1981; Ulises *et al.*, 2000) y aislamiento y usos posibles de aceites esenciales y flavonoides (Bandoni *et al.*, 1986; Duschatzky *et al.*, 1998; Dellacasa *et al.*, 1999; Ruffinengo *et al.*, 2002; Rojo *et al.*, 2004). En cuanto a la biología poblacional y germinación de aquenios los trabajos realizados hasta hoy son de carácter muy general (Cantero & Bianco, 1986).

La mayoría de los estudios que mencionan esta especie resaltan el comportamiento agresivo y la exponen como maleza (Keever, 1955; Wagenknecht, 1960; Steyermark, 1963; Harms, 1970; Ariza Espinar, 1977; Cantero & Bianco, 1986; Steibel & Troiani, 2000, Demaría *et al.*, 2008; USDA-*(GRIN)* [Online Database], 2009).

Desde la primera cita (Ariza Espinar, 1977) en la provincia de San Luis, *H. latifolia* ha ido avanzando progresivamente, también en las provincias vecinas. En 1985 se confirmó su ingreso en La Pampa (Cantero & Bianco, 1986) y desde entonces ha ido en aumento la invasión a nuevas áreas. En esta provincia no se han realizado hasta el momento estudios sobre aspectos biológicos de la especie.

1.2. Antecedentes generales de su biología.

H. latifolia es una hierba anual de la familia *Compositae*, tribu *Astereae* originaria de Estados Unidos de Norte América (Wagenknecht, 1960), donde actualmente ocupa toda la franja centro-sur (Fig. N°2) y norte de México (Wagenknecht, 1960; USDA- NRCS, 2009).

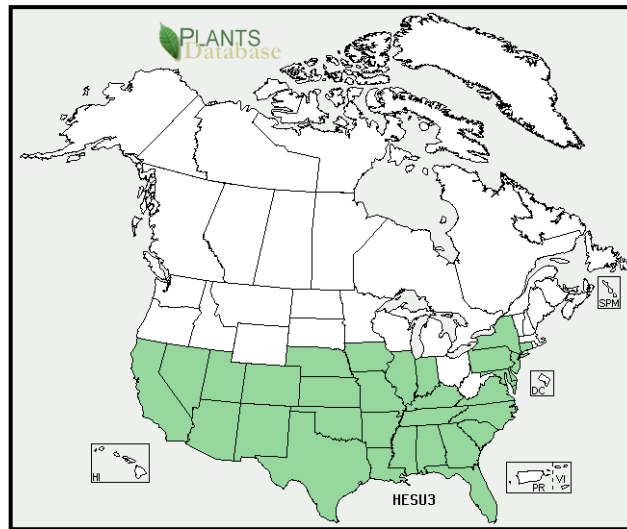


Fig. N°2. Distribución del falso alcanfor en Estados Unidos (USDA, 2009).
(Zona en verde).

Según Anderson, esta especie fue introducida en Argentina en el año 1972 junto con semillas de *Eragrostis lehmanniana* Nees y *E. chloromelas* Steud., provenientes del estado de Arizona (Ariza Espinar, 1977).

Tanto en su lugar de origen como en Argentina la especie crece en suelos arenosos o rocosos, en sistemas naturales y seminaturales, en cultivos y en banquinas (Wagenknecht, 1960, Cantero & Bianco, 1986; Bartoli & Roitman, 1990).

El falso alcanfor germina hacia fines del verano y otoño, permaneciendo en estado de roseta durante el invierno, para luego desarrollar los vástagos

(Fig. N°3). La floración comienza en primavera – verano. La fructificación y diseminación (Fig. N°4) se produce a fines de verano y continúa hasta el otoño. La senescencia de los individuos se presenta en forma masiva con el comienzo de las heladas (Venable & Levin, 1985^a, 1985^b; Cantero & Bianco, 1986).



Fig. N°3. Detalle del tallo y hojas.



Fig. N°4. Capítulo: a) en floración y b) en fructificación y diseminación.

Presenta dos tipos de aquenios: con papus, provenientes de flores tubulosas del centro del disco y sin papus, provenientes de flores liguladas marginales (Fig. N°5) (Venable & Levin, 1985^a; Cantero & Bianco, 1986).

Los aquenios con papus son dispersados por el viento y germinan con las primeras lluvias disponibles (Plummer & Keever, 1963; Venable & Levin, 1985^a). Los aquenios sin papus presentan dormición física debido a la resistencia del pericarpio (Venable & Levin, 1985^a). La especie presenta un banco de aquenios principalmente sin papus (Venable & Levin, 1985^b; Cantero & Bianco, 1986).

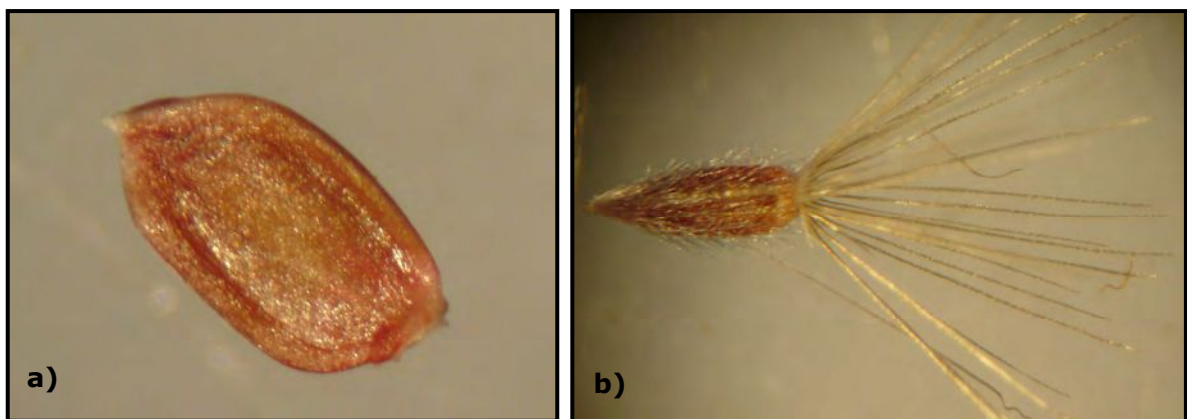


Fig. N°5. Aquenios: a) sin papus y b) con papus.

Las hipótesis que surgen y orientan este trabajo son:

En primer lugar y teniendo en cuenta la presencia de esta especie en la provincia de San Luis y su posterior expansión, el patrón de distribución encontrado en La Pampa se corresponde con una combinación de factores dada por la dirección de los vientos, los suelos con texturas arenosas o franco-arenosas y el uso de la tierra.

La dinámica de la población de la especie en cuanto a los caracteres evaluados (fenológicos, morfológicos y reproductivos) se corresponde con la de Estados Unidos, San Luis y Córdoba.

Ante las mismas condiciones, la germinación de los aquenios con papus es más rápida y con mayor porcentaje final que la de los aquenios sin papus. Las diferencias fisiológicas y morfológicas entre ambos tipos de aquenios son determinantes en la dinámica del banco.

1.3. Objetivos: general y específicos.

Si bien *H. latifolia* ha sido estudiada en su lugar de origen (EEUU), en Argentina los estudios de biología poblacional y germinación son escasos y no están actualizados, es así, que en la provincia de La Pampa no se han desarrollado trabajos sobre el tema.

En este trabajo se intentarán esclarecer aspectos relativos a la distribución y biología de *Heterotheca latifolia* para comprender su dinámica en el espacio y en el tiempo, como una contribución al posterior diseño y desarrollo de estrategias más efectivas para su manejo.

Para llevar adelante este objetivo general, se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Documentar la distribución del falso alcanfor en la provincia de La Pampa.
- En cuanto a la biología poblacional:
 - Establecer la fenología de la maleza para esta región.
 - Determinar la densidad a campo, según el estado fenológico.

- Determinar la supervivencia y reproducción de una cohorte en condiciones naturales.
- Estimar los siguientes parámetros poblacionales: Tasa intrínseca de incremento poblacional, Tasa reproductiva neta o de reemplazo, Tasa finita de crecimiento poblacional o geométrica de incremento, Tiempo generacional.
- En cuanto a la ecología de la germinación:
 - Determinar el efecto de la edad de los achenios, a partir de distintos tiempos de almacenaje bajo condiciones controladas.
 - Establecer el efecto de la sequía por medio de una simulación con polietilenglicol.
 - Establecer el efecto de la profundidad de siembra sobre la germinación a campo.
- Evaluar la dinámica del banco de achenios:
 - Cuantificar su tamaño o densidad.
 - Determinar su viabilidad y el banco germinable.

Finalmente, se propone un modelo del ciclo de vida para esta maleza, a partir de las discusiones realizadas en cada una de las temáticas abordadas en la consecución de esta tesis.



ÁREA DE ESTUDIO

El estudio comprendió dos escalas de trabajo: la distribución a *escala regional* circunscripta a los límites políticos de la provincia de La Pampa y el seguimiento a campo de la especie a *escala de parcela*.

2.1. CARACTERIZACION CLIMÁTICA Y AGROCLIMÁTICA DE LA PAMPA.

2.1.1. Caracterización climática general.

El clima es uno de los factores que más influye en el modelado del paisaje, en las características del suelo, la fisonomía de la vegetación y en el potencial productivo de una región.

Las bajas precipitaciones, las altas temperaturas de verano, la considerable variabilidad en la ocurrencia de las primeras y últimas heladas, así como la acción negativa de los vientos, son factores limitantes de importancia para la provincia de La Pampa.

2.1.1.a. Régimen térmico.

Esta provincia se caracteriza por poseer un clima templado, con una temperatura media anual que oscila entre los 14 °C y 16 °C. La gran amplitud térmica refleja su carácter continental que se incrementa de este a oeste (INTA *et al.*, 1980).

La temperatura media del mes más cálido es de 24 °C, sin embargo en la zona centro-norte se presentan valores de temperatura máxima de hasta 40-45 °C. El mes más frío presenta una temperatura promedio de 8 °C alcanzando valores mínimos de -14 °C hacia el suroeste de la provincia. Las heladas se presentan en otoño-primavera y existe variabilidad en las fechas de ocurrencia entre el sector noreste y suroeste (INTA *et al.*, 1980).

2.1.1.b. Régimen hídrico.

Las lluvias decrecen en sentido noreste-suroeste. La actualización del trazado de isoyetas indica un desplazamiento de las mismas hacia el oeste, encontrándose La Pampa comprendida entre las de 850 mm y 300 mm (Casagrande *et al.*, 2006).

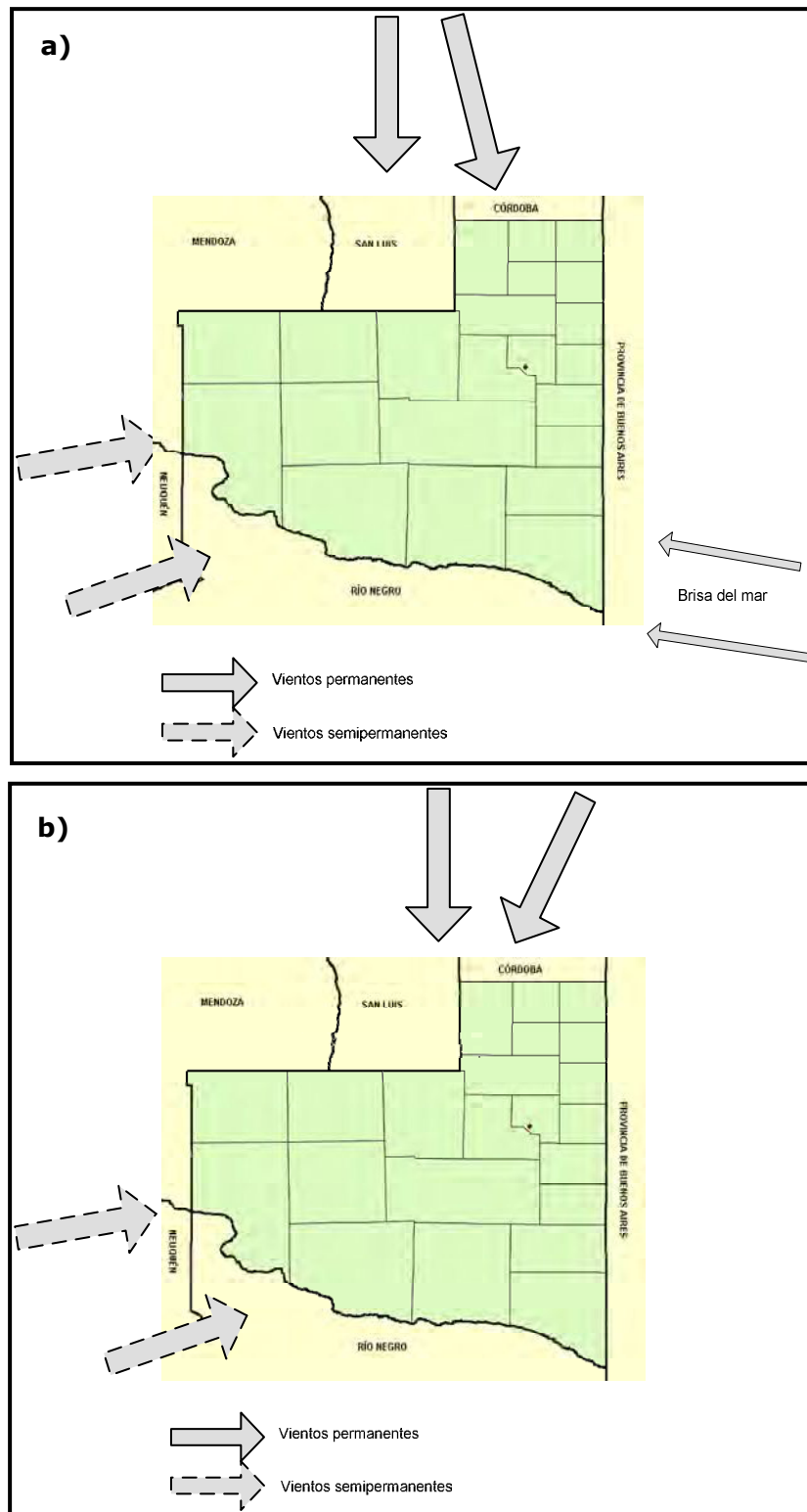
Las precipitaciones medias mensuales son mayores en el semestre estival, con máximos en octubre y marzo. Este fenómeno se acentúa en el norte de la provincia (Galmarini, 1961). Sin embargo, las precipitaciones totales tanto mensuales como anuales presentan gran variabilidad, lo cual constituye una característica de las regiones áridas y semiáridas (INTA *et al.*, 1980).

2.1.1.c. Régimen de vientos.

En el verano existen dos centros anticiclónicos: uno en el Atlántico y otro en el Pacífico. El del Atlántico, aporta masas de aires calurosos y húmedos que penetran en La Pampa con dirección nor-noreste. En determinados momentos adquiere importancia el anticiclón del Pacífico con vientos del suroeste. El choque frontal de ambas masas de aire produce las precipitaciones (Fig. N°6 a). El sector centro-oriental de La Pampa recibe la influencia de las circulaciones provenientes de los centros antes mencionados y el sector sur, la de los vientos semipermanentes del oeste y la brisa de mar del este, propia de la estación.

En invierno aumenta el flujo de aire con dirección nor-noroeste, debido a un centro anticiclónico (alta presión) en el continente. Estos vientos también se hacen más frecuentes en la zona sur, con la consecuente disminución de la influencia marina (Fig. N°6 b). Las masas de aire que penetran por el suroeste

son frías y secas, pues han descargado su humedad en la zona cordillerana (INTA *et al.*, 1980).



**Fig. N°6. Dirección predominante de los vientos en la provincia de La Pampa:
a) en verano y b) en invierno.**

La velocidad promedio anual del viento oscila entre 10 y 15 km/h. con máximos en primavera, coincidentes con el período más seco.

La combinación de estos factores (mayor intensidad del viento y menores precipitaciones) resultan en un aumento en el riesgo de erosión eólica, fenómeno reconocido como el principal causante de pérdida de suelo de esta región (INTA *et al.*, 1980; Buschiazzo & Taylor, 1993; Aimar & Buschiazzo, 2003; Buschiazzo *et al.*, 2007).

2.1.2. El suelo.

Los órdenes de suelos (Soil Survey Staff, 1999) principalmente representados en la provincia son los Molisoles, Entisoles y Aridisoles (Fig. N°7).

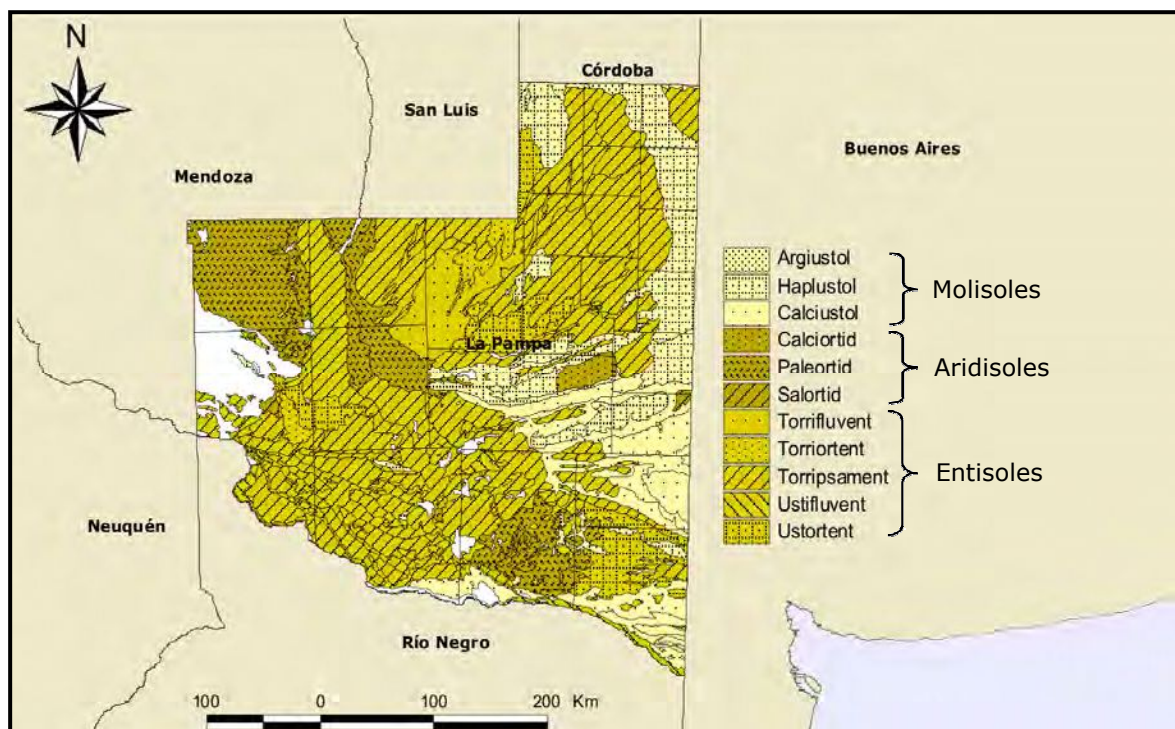


Fig. N°7. Mapa de suelos de la provincia de La Pampa (INTA, 1995). Se encuentran agrupados en los tres órdenes mejor representados.

A continuación se presenta una breve descripción de cada uno de ellos basada principalmente en la aptitud de uso de la tierra (INTA *et al.*, 1980; INTA, 1995).

2.1.2.a. Los Molisoles.

Estos suelos ocupan el sector oriental de la provincia y presentan inclusiones de Entisoles en médanos y Aridisoles en cubetas y lagunas saladas de agua temporaria.

La característica más importante de estos suelos es la presencia de un horizonte superficial oscuro, provisto de materia orgánica. Son de textura gruesa variable, entre franco y franco-arenoso, que facilita el movimiento del agua y aire (drenaje y permeabilidad rápidos).

Sus limitaciones más importantes son la aridez, la costra calcárea (horizontes subyacentes con tosca), el drenaje algo excesivo, la capacidad algo deficiente de retención de la humedad y la erosión eólica.

La franja oeste del sector de estos suelos corresponde al bosque de caldén (en bajos y pendientes) y pastizales (en planicies), la parte oriental está bajo cultivos.

Desde el punto de vista del uso agrícola, este orden de suelos presenta los mayores rendimientos, pero su aptitud se ve disminuida tanto por la falta de precipitaciones como por el exceso.

2.1.2.b. Los Entisoles.

En forma casi continua, ocupan grandes superficies solo en el centro de la provincia. Presentan un escaso desarrollo de horizontes pedogenéticos. La mayoría de ellos solamente tiene un horizonte superficial claro, de poco espesor y generalmente pobre en materia orgánica. Tienen texturas arenosas, drenaje excesivo, permeabilidad muy rápida y escasa retención de agua.

En general, no soportan cultivos sin riego, sólo lo hacen en sectores ubicados dentro o en la transición al área de los Molisoles.

Las limitaciones más importantes son la aridez, el drenaje excesivo y la gran susceptibilidad a la erosión eólica.

La vegetación que se desarrolla en los Entisoles está constituida por pastizales (sammófilos), arbustales (de *Larrea divaricata* Cavanilles y/o *Larrea cuneifolia* Cavanilles) o vegetación halófila.

2.1.2.c. Los Aridisoles.

Este orden se encuentra en áreas pequeñas, localizadas en zonas de tosca de La Humada y Cuchillo-có o como inclusiones asociados a los otros dos ordenes. Son suelos muy secos, casi sin ningún desarrollo genético y poco profundos (la costra calcárea se encuentra alrededor de los 50 cm).

Las limitaciones principales son la aridez, la escasa profundidad y el grave riesgo de erosión eólica. El agua presente en estos suelos es retenida a gran tensión o bien es agua salada. Así, los periodos en que la humedad se encuentra disponible para la vegetación raramente superan los tres meses.

La vegetación en estos suelos es de tipo xerófila: arbustales de *L. divaricata* en suelos con tosca, poco profundos y con calcáreo en todo el perfil, y arbustales halófilos en suelos con alta concentración de sales.

2.1.3. Caracterización agronómica de la provincia de La Pampa.

La existencia de un gradiente desde el régimen subhúmedo en el sector oriental hasta el árido en el occidental determina un uso diferencial de la tierra. La ganadería extensiva se practica en áreas con régimen anual de precipitaciones de hasta 500 mm mientras que las actividades agrícolas, en áreas que superan ese umbral.

Para la provincia se han definido, en forma general, tres zonas agroecológicas (Fig. N°8) de acuerdo a factores edáficos y de aptitud de uso de la tierra y los límites de las mismas obedecen a los límites de Departamentos (RIAP- Red de información Agroeconómica para la región Pampeana-, 2006^a).

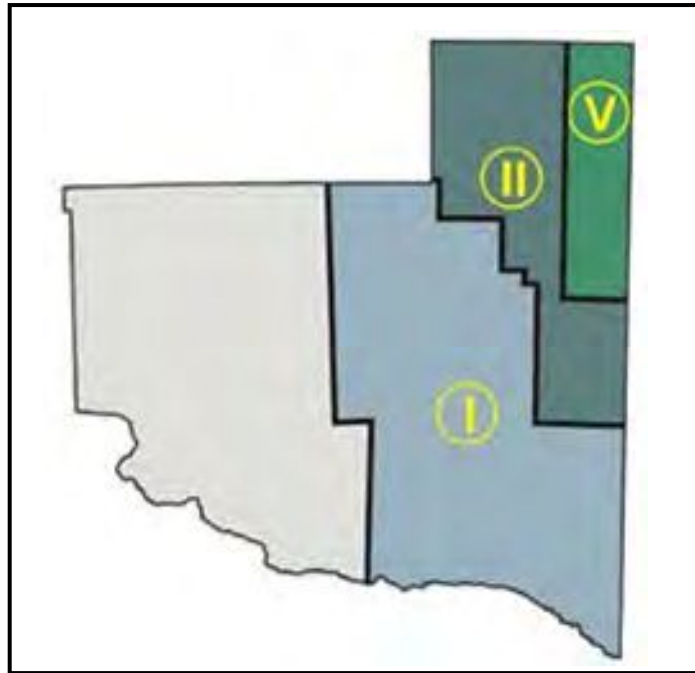


Fig. N°8. Zonas Agroecológicas para la Provincia de La Pampa: I) Caldenal, II) Planicie con tosca y V) Planicie medanosa (RIAP -Red de información Agroeconómica para la región Pampeana-, 2006^a).

2.1.3.a. Zona I: El Caldenal.

Comprende un área de aproximadamente 5.500.000 has (Fig. N°8), situada en la región central de la provincia de La Pampa y sur de San Luis. La especie arbórea dominante es el Caldén (*Prosopis caldenia* Burkart., *Fabaceae*). Esta especie conforma un bosque caducifolio que originalmente era

abierto, con ejemplares de 10 a 12 metros de altura y un estrato gramíneo bajo e intermedio (Llorens & Frank, 1999).

La explotación ganadera comercial se inició hace más de una centuria, primero con el predominio del ovino y actualmente con sistemas de cría y recría de bovinos de carne. La interacción entre la explotación forestal, el sobrepastoreo y la exclusión o mal manejo del fuego han modificado la estructura y composición de las comunidades. En consecuencia, se produjo un incremento en la densidad de caldenes ("renuevos"), aparición de arbustos leñosos, disminución de especies forrajeras valiosas y consecuentemente aumento de otras gramíneas de mayor porte y escaso o nulo valor forrajero (Llorens & Frank, 1999).

2.1.3.b. Zona II: La planicie con tosca.

Esta zona (Fig. N°8) se ubica en el centro-norte de la provincia de La Pampa, limita hacia el norte con Córdoba y al sur con la provincia de Buenos Aires. Presenta una superficie total de 2.398.202 has.

La característica central de esta Zona es la presencia de un manto de tosca sobre el que se produjo un depósito de suelo arenoso determinando, en general, un perfil poco profundo. Sin embargo, al contar con una considerable extensión en sentido N-S pone de manifiesto diferencias climáticas dentro de ella. Por ejemplo, las fechas de primera y última helada sufren atrasos de hasta 15 días, que en la región meridional pueden ocasionar pérdidas de cosechas, principalmente de cultivos estivales.

A diferencia de la zona del Caldenal, los sistemas productivos se basan en cultivos de especies forrajeras perennes y se complementan con una rotación de cultivos de cosecha, cuyos rendimientos presentan una gran variabilidad en función de la profundidad del manto de tosca.

2.1.3.c. Zona V: La planicie medanosa pampeana.

Corresponde a la extensa llanura pampeana (Fig. N°8), que posee continuidad con las provincias de Buenos Aires, Córdoba y Santa Fe. Presenta una superficie de 1.018.835 has. El paisaje característico de esta zona corresponde a planicies extensas y onduladas, donde los suelos son de textura franco o franco-arenoso y la napa freática es de profundidad variable.

Para la provincia de La Pampa representa la zona de mayor potencial productivo, con suelos simples pero con buena disponibilidad de materia orgánica en superficie.

2.2. CARACTERIZACION DE LA ESTACIÓN IVANOWSKY.

2.2.1. Ubicación.

La Estación Ivanowsky (Fig. N°9) se encuentra ubicada en la región centro-este de la provincia de La Pampa, en el departamento Catriló ($36^{\circ} 33' 25,04''$ S - $63^{\circ} 26' 03,44''$ O). Su elección, para llevar adelante este trabajo, se hizo en base a un análisis exploratorio (Fig. N°16) en el que se tuvieron en cuenta dos aspectos: el avance de la maleza a partir de su foco inicial en la provincia de San Luis y los primeros lugares donde se detectó la presencia de la especie.

En dicha área se delimitó una parcela de 150m x 5m ($36^{\circ} 35' 37,4''$ S - $63^{\circ} 25' 13,1''$ O), donde se realizó el seguimiento del ciclo de vida a campo de la especie, así como también la toma de todos los datos (Fig. N°10).



Fig. N°9. Ubicación de La Estación Ivanowsky, Departamento Catriló, al centro-este de La Pampa.



Fig. N°10. Parcela delimitada en cercanías de La Estación Ivanowsky, Catrillo-La Pampa.

2.2.2. Balance hídrico y algunas propiedades del suelo.

Se elaboró el balance hídrico para todos los años de muestreo (Fig. N°11). Este se calculó a través del código BALSHORT (Carrica, 1998), programa que permite obtener la evapotranspiración real y los excedentes hídricos que aparecen cuando la reserva supera la capacidad de campo. La estimación de la evapotranspiración potencial se basó en el método de Thornthwaite & Mather (1955). Los datos de precipitación y temperatura (cedidos por el INTA-Anguil) correspondieron a la localidad de Catrillo, ubicada a unos 15 km de la parcela.

En la Tabla N°1 se muestra la información de precipitación y evapotranspiración real anual, para cada uno de los años durante los cuales se desarrolló el trabajo.

El período de recarga de agua del suelo, en general, se produjo entre los meses de mayo y julio. Hubo un exceso de agua de 173,5 mm solo en el año 2004.

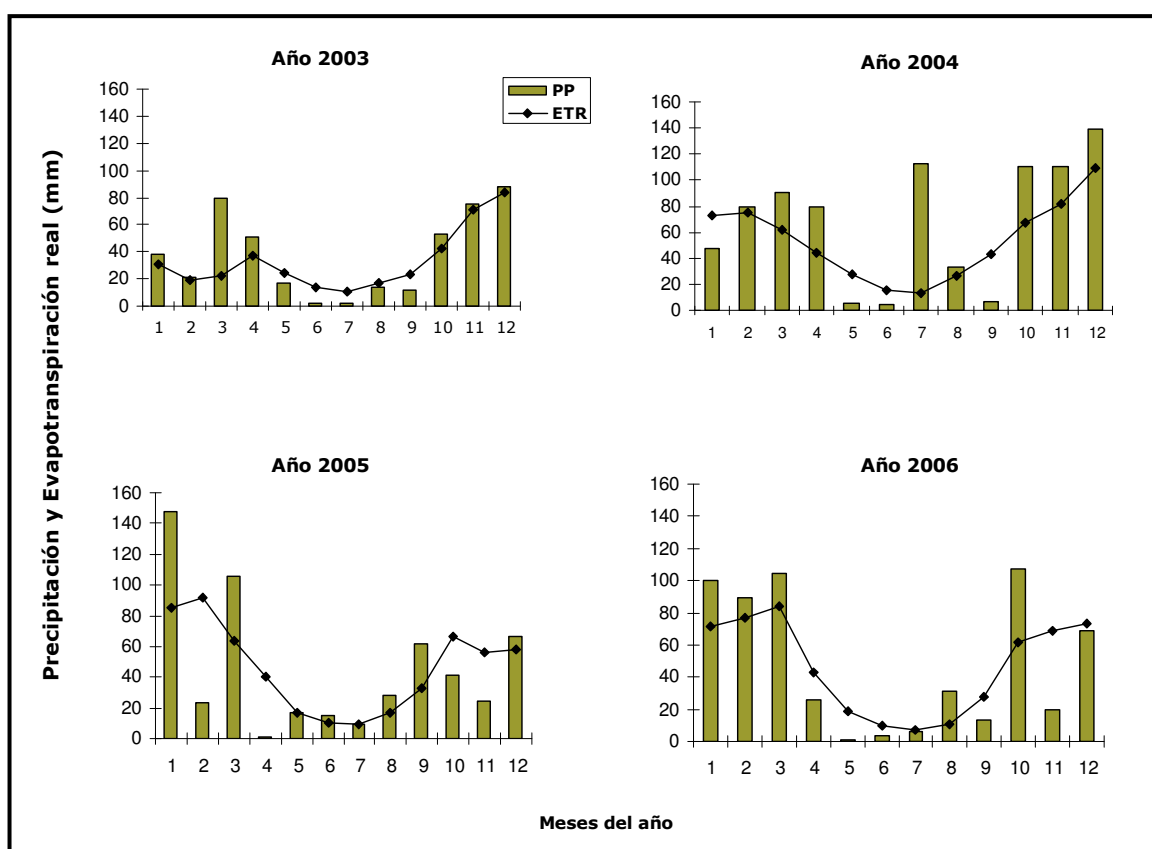


Fig. N°11. Balance Hídrico. Precipitación (PP) y Evapotranspiración real (ETP) durante el desarrollo del trabajo (2003-2006), en el área de estudio.

Tabla N°1. Totales anuales de precipitación y evapotranspiración real.

Años	Precipitación (mm)	Evapotranspiración real (mm)
2003	452	397,3
2004	820	635,1
2005	540	547,7
2006	570	553,6

El análisis de las muestras de suelo del área permitió separar las siguientes fracciones texturales: arena 91%, limo 4% y arcilla 5%, valores que corresponden al orden de los Entisoles. La metodología usada para esta determinación fue el método de la pipeta de Robinson y tamizado estándar (Schlichting *et al.*, 1995).

La capacidad de campo, expresada en humedad equivalente, fue del 6% y el punto de marchitez permanente de 4,8 (Smith & Mullins, 1991; Tan, 1996).

2.2.3. Prácticas agrícolas y Flora acompañante.

En campos aledaños al área de la parcela se observaron prácticas de cultivo de girasol, maíz, pasturas perennes de *Festuca arundinacea* Schreb. y *Agropyron* sp.

Las especies presentes en la parcela, también representativas en los alrededores, se detallan en la Tabla N°2. La composición florística se evaluó a través de la metodología propuesta por Braun-Blanquet (1979).

Los porcentajes de abundancia-cobertura variaron a lo largo del año de acuerdo a la estacionalidad y ciclo fenológico de las distintas especies.

Tabla N°2. Lista Florística de la parcela.

Lista Florística	Abundancia/ cobertura (%)	Estacionalidad	Ciclo de vida
<i>Avena fatua</i> L.	0,5	Invernal	Anual
<i>Bryza subaristata</i> Lam.	0,5	Otoño-inverno- primaveral	Perenne
<i>Bromus brevis</i> Nees ex Steud.	7,5	Otoño-inverno- primaveral	Anual/bianual
<i>Carex</i> sp.	0,5	Primavero- estivo-otoñal	Perenne
<i>Cenchrus pauciflorus</i> Benth.	2,5	Primavero- estivo-otoñal	Anual

Tabla N°2 (continuación). Lista Florística de la parcela.

Lista Florística	Abundancia/ cobertura (%)	Estacionalidad	Ciclo de vida
<i>Chaetotropis elongata</i> (H.B.K.) Bjorkman.	0,5	Primavero- estivo-otoñal	Perenne
<i>Cynodon hirsutus</i> Stent.	27,5	Primavero- estivo-otoñal	Perenne
<i>Euphorbia</i> sp.	0,5	Primavero- estivo-otoñal	Anual
<i>Helianthus petiolaris</i> Nutt.	0,5	Estivo-otoñal	Anual
<i>Heterotheca latifolia</i> Buckley	12,5	Primavero- estivo-otoñal	Anual
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.	2,5	Primavero- estivo-otoñal	Perenne
<i>Lolium multiflorum</i> L.	2,5	Otoño-inverno- primaveral	Anual/bianual
<i>Oenothera mendocinensis</i> Gillies ex Hook & Arn.	0,5	Otoño-inverno- primaveral	Anual
<i>Panicum urvilleanum</i> Kunth.	0,5	Estival	Perenne
<i>Plantago patagonica</i> Jacq.	0,5	Inverno- primaveral	Anual
<i>Poa lanuginosa</i> Poir.	0,5	Otoño-inverno- primaveral	Perenne
<i>Poa ligularis</i> Nees	5	Otoño-inverno- primaveral	Perenne
<i>Senecio pampeanus</i> Cabrera	0,5	Otoño-inverno- primaveral	Perenne
<i>Silene anthirrina</i> L.	2,5	Otoño-inverno- primaveral	Anual
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill.	0,5	Inverno- primaveral	Anual
<i>Stipa tenuis</i> Phil.	0,5	Otoño-inverno- primaveral	Perenne
<i>Thelesperma megapotamica</i> (Spreng.) Kuntze.	0,5	Primavero- estivo-otoñal	Perenne
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	0,5	Inverno- primaveral	Anual/bianual
<i>Verbena intermedia</i> Gillies & Hook.	0,5	Estivo-otoñal	Perenne
Suelo	20		
Vegetación	70		
Broza	10		



**DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE
EN LA PAMPA**

3. DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN LA PAMPA.

3.1. Introducción.

Estudios realizados por diversos autores sobre *Heterotheca latifolia* se han centrado en registrar y actualizar el área de distribución tanto en EE.UU (Wagenknecht, 1960; Wunderlin & Hansen, 2008; USDA- (GRIN) [Online Database], 2009; USDA -NRCS, 2009) como en Argentina (Ariza Espinar, 1977; Anderson, 1981; Cantero & Bianco, 1986; Bartoli & Roitman, 1990; Rosa, 1995; Steibel & Troiani, 2000).

Esta especie fue introducida, según Anderson (Ariza Espinar, 1977), en Villa Mercedes (San Luis) en el año 1972 junto con semillas de *Eragrostis lehmanniana* Nees y *E. chloromelas* Steud. provenientes del estado de Arizona. Desde entonces ha sido motivo de repetidas investigaciones (Anderson, 1981; Echeverría, 1981; Cantero & Bianco, 1986; Bartoli & Roitman, 1990; Rosa, 1995; Ulises *et al.*, 2000) principalmente debido a su rápida invasión.

Considerando las invasiones biológicas en el contexto de sistemas modificados/manejados por el hombre existe relación entre características de especies invasoras y malezas.

Las especies vegetales introducidas que invaden se caracterizan por tener una descendencia que se reproduce en gran número y que tienen el potencial para propagarse sobre un área considerable (Richardson *et al.*, 2000). Los cambios en el uso de la tierra, la degradación de los sistemas y los disturbios producidos por el hombre proveen oportunidades para esta invasión. A su vez, las especies invasoras pueden forzar cambios en el uso de la tierra o modificaciones en su manejo (Mashhadi & Radosevich, 2004).

3.1.1. Mecanismos de invasión.

En el proceso de invasión de las especies vegetales se pueden considerar tres fases (Groves, 1986; Cousens & Mortimer, 1995) las cuales pueden representarse en una curva de crecimiento logístico (Fig. N°12).

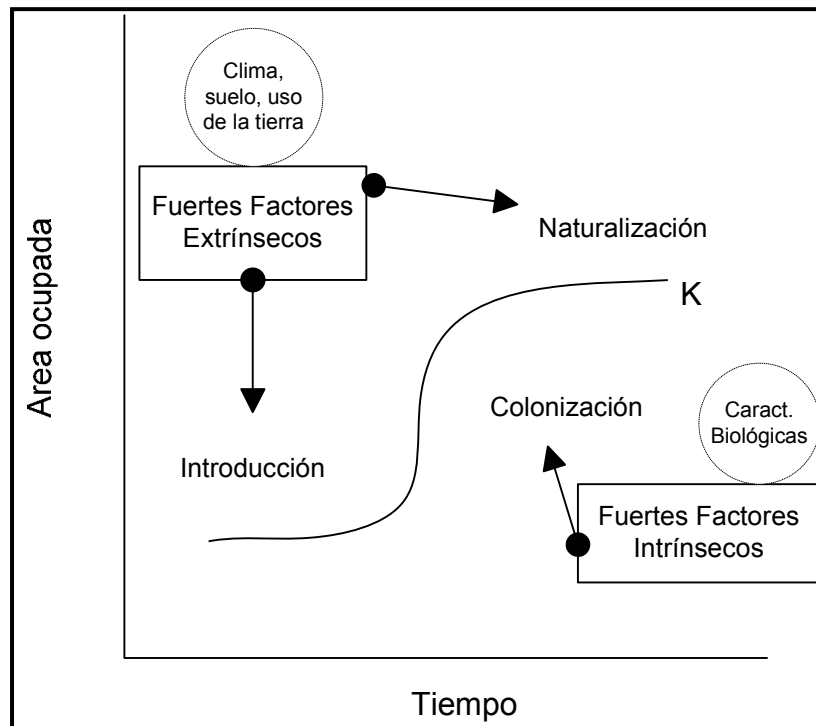


Fig. N°12. Curva de crecimiento que describe las fases de una población que se expande (adaptado de Radosevich *et al.*, 2003).

La introducción es el ingreso exitoso de una planta invasora en una nueva área, generalmente facilitado por un disturbio.

La colonización implica un intervalo de tiempo variable, a partir de la introducción, luego del cual ocurre un período de crecimiento exponencial.

La naturalización de la especie se produce cuando se establecen nuevas poblaciones que se perpetúan, se dispersan en una región y se incorporan a la flora residente.

Los procesos de invasión (Drake *et al.*, 1989; Hengeveld, 1989; MacDonald *et al.*, 1989) de un área, en espacio y tiempo, también pueden ser divididos en dos fases que se encontrarían contempladas dentro de la colonización:

- 1) *Expansión*: dispersión tanto por parches existentes, con un frente que se expande, como por establecimiento de colonias satélite las cuales luego se vuelven parches (Fig. N°13).
- 2) *Densificación*: incremento en la densidad de las poblaciones dentro de los parches colonizados.

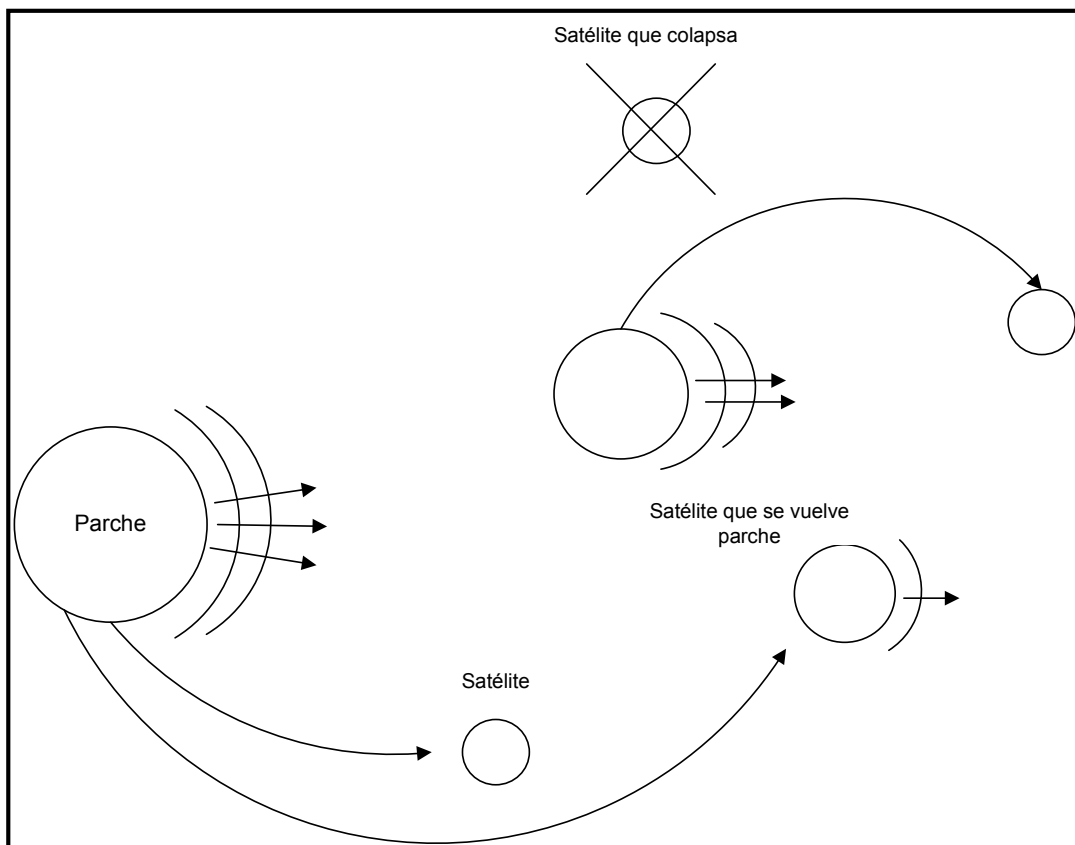


Fig. N°13. Esquema de la expansión. Interpretación gráfica de la dinámica de parches y satélites.

Cousens & Mortimer (1995) describen la expansión radial de tales parches que se perpetúan como un frente que avanza a partir del borde. Sin embargo, para Moody & Mack (1988) no es el único mecanismo ya que algunos individuos pueden dispersarse ampliamente desde una población fuente y producir nuevos "satélites" que se comportan como una nueva introducción (Fig. N°13). Lo más habitual es que irradian desde múltiples focos disyuntos originados tanto de introducciones independientes desde su lugar de origen o a través de la dispersión y repetidos establecimientos a partir de una población fundadora o de ambas (Stuckey & Phillips, 1970; Baker, 1986).

Estos focos, sin importar su procedencia, pueden variar enormemente en tamaño a causa de sus diferentes fechas de establecimiento, de las características de los hábitats adyacentes que pueden ser invadidos y de los factores estocásticos que operan en pequeñas poblaciones (Cavers & Harper, 1967; Mack, 1981).

Los estados tempranos de una invasión, por lo general, están caracterizados por uno o pocos focos que son mucho más grandes y por lo tanto más fáciles de detectar (Tisdale & Zappettini, 1953; Mack, 1981; Money *et al.*, 1986). Generalmente sobre éstos se enfocan los controles. Sin embargo, se debe considerar el rol de los pequeños focos en una invasión ya que podrían llegar a ocupar colectivamente el espacio mucho más rápido que un único gran foco (Auld *et al.*, 1978; Mack, 1985).

3.1.1.a. La importancia de los agentes de dispersión.

Un factor que afecta las tasas de expansión es el modo de dispersión. Los agentes que dispersan las estructuras reproductivas son de importancia central para el proceso de invasión y entender su relevancia es tan importante

como definir las características que puedan permitir la persistencia de las especies (Cousens & Mortimer, 1995).

En este sentido, las malezas de la región central de Argentina son dispersadas en un 77% por animales (zoocoria). La dispersión por el viento (anemocoria) esta restringido al 23% restante y casi exclusivamente a la familia de las compuestas (*Compositae*) (Bianco *et al.*, 2000).

Plummer & Keever (1963) registraron anualmente el límite exterior de *H. latifolia* a lo largo de carreteras de Estados Unidos y concluyeron que el factor eólico fue el más importante en la dispersión, principalmente para los aquenios con papus. Además, indicaron que el borde de la carretera, área de alto impacto antrópico, actuaba como facilitador de la dispersión a través de un gran número de mecanismos. Estudios realizados por Venable & Levin (1985^a) también mencionaron la importancia del viento en relación con la dispersión de los aquenios con papus y las distancias máximas de desplazamiento de los mismos a partir de la planta madre. En cuanto a mecanismos de dispersión se ha señalado que ambos tipos de aquenios, potencialmente, pueden presentar una dispersión hidrócora y endozoocora. A esto se suma la epizoocoria que pueden presentar solo los aquenios con papus (Plummer & Keever, 1963; Cantero & Bianco, 1986).

3.1.2. Reseña sobre la presencia de *H. latifolia* en Argentina.

El falso alcanfor, se encuentra en sistemas inmaduros o muy desestabilizados como pastizales naturales degradados, banquinas de caminos, terraplenes de vías férreas, formaciones leñosas y cultivos de verano (Cantero & Bianco, 1986; Bartoli & Roitman, 1990; Steibel & Troiani, 2000; RIAP, 2006^b).

Hacia el año 1979 se hallaba presente solamente en la zona centro-este de la provincia de San Luis (Anderson, 1981) (Fig. N°14 a). Su presencia en Córdoba habría sido detectada en 1982 y luego corroborada por Cantero & Bianco (1986), en cuyo trabajo presentaron un mapa de distribución para la especie (Fig. N°15) y confirmaron su presencia en Mendoza y en La Pampa. En esta última provincia, Bartoli & Roitman (1990) mencionaron que la aparición del falso alcanfor al borde de caminos y en campos naturales resultaba una alarma.

En estudios posteriores realizados por Rosa (1995), su distribución se había extendido abarcando prácticamente todo San Luis (Fig. N°14 b) y penetrado en la provincia de Córdoba por el departamento de Junín. En el año 2000 fue citada por Steibel & Troiani (2000) como maleza de cultivos en La Pampa.

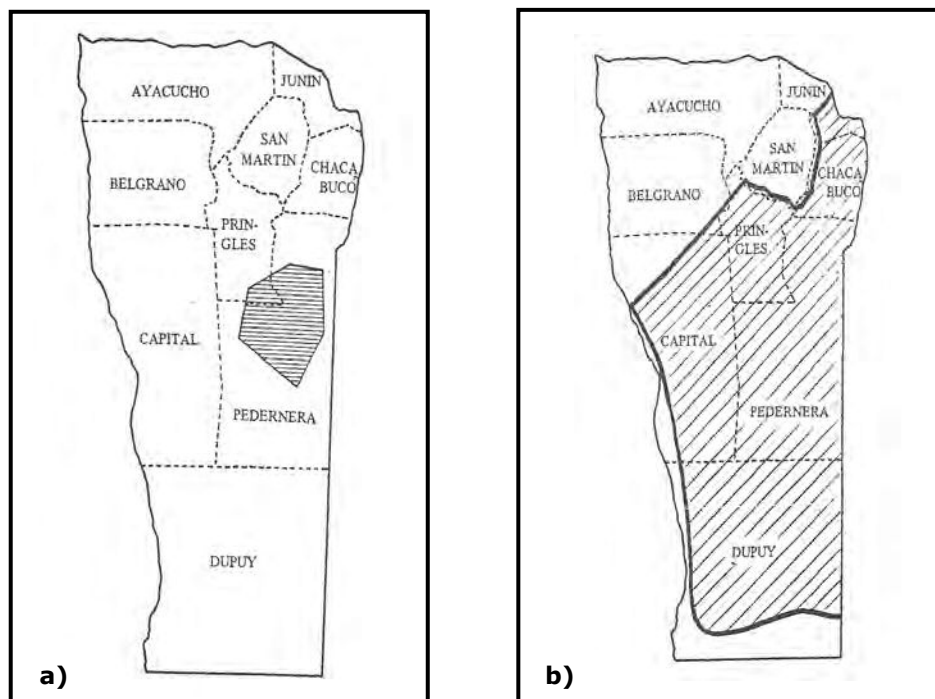


Fig. N°14. Distribución de *H. latifolia* en San Luis, a- por Anderson (1981) y b- por Rosa en 1992 (1995).

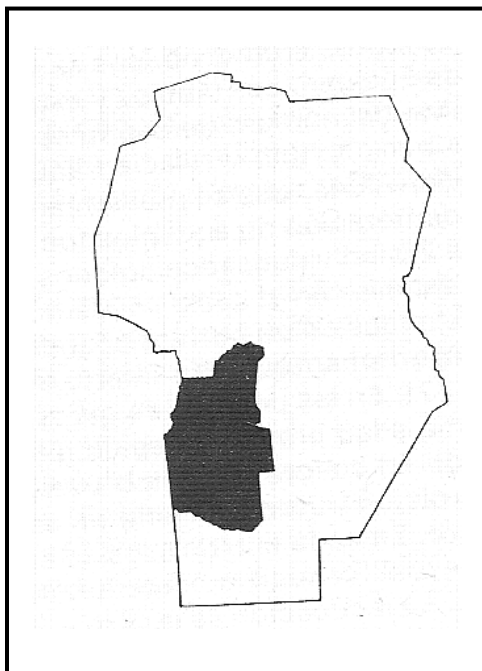


Fig. N°15. Distribución de *H. latifolia* en la prov. de Córdoba (Cantero & Bianco, 1986).

Actualmente no se tiene precisión sobre la distribución de la especie en la provincia de La Pampa, a pesar de que su conocimiento resulta imprescindible tanto para consideraciones agronómicas como para la comprensión de la dinámica de las invasiones biológicas en general.

El objetivo de esta parte del trabajo es documentar la distribución del falso alcanfor en la provincia.

3.2. Materiales y Métodos.

A partir de la información consultada sobre la distribución de la especie en San Luis y Córdoba (Fig. N°14 y N°15) más la obtenida durante la actividad exploratoria (Fig. N°16) se definió como transecta norte-sur las Rutas Nacionales N°35 y N°154. El recorrido se efectuó considerando, además rutas provinciales y caminos vecinales transversales a las mismas.

Las estaciones de muestreo se fijaron cada 25 Km. Cada sitio donde se registró la presencia de la especie fue posicionado mediante GPS (Geographic Position System).

Las observaciones se realizaron en el período comprendido entre los años 2001 y 2007, durante primavera y verano debido a que en esa época las plantas son de fácil visualización.

Para la elaboración de los mapas, a partir de las coordenadas de presencia de la especie, se utilizó el software ArcView GIS *Version 3.1* (1992-1998).

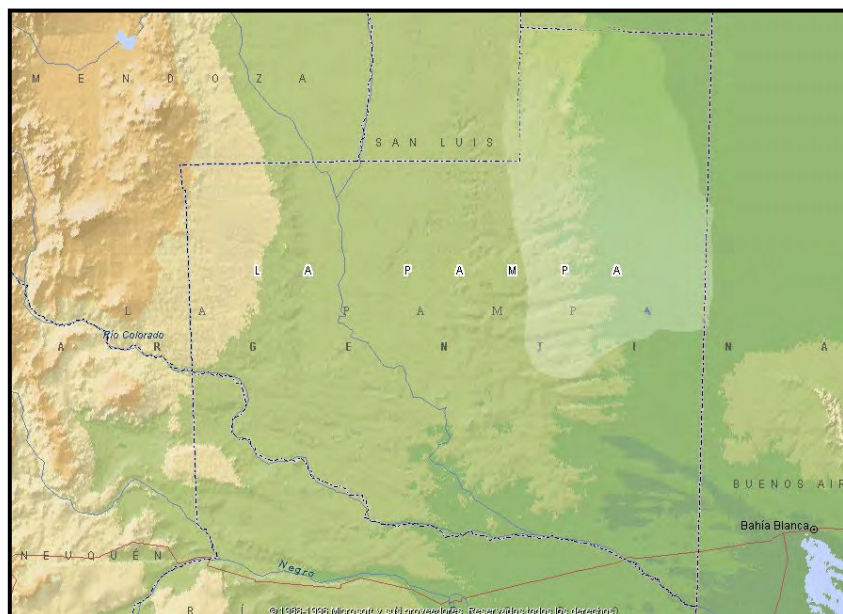


Fig. N°16. Actividad exploratoria en la prov. de La Pampa entre 2001-2002.
(Zona más clara al este de la provincia).

3.3. Resultados.

A partir de las coordenadas obtenidas de presencia de la especie en estudio (Tabla N°3) se elaboraron dos mapas de distribución: uno de ellos en referencia a la división política de la provincia (Fig. N°17) y el restante en relación a la caracterización edáfica (Fig. N°18).

Los registros resultantes del relevamiento efectuado mostraron una amplia distribución. Se encontró su presencia en los departamentos de Rancul, Realicó, Chapaleufú, Trenel, Maracó, Conhelo, Quemú Quemú, al norte; en el centro, Capital, Catriló, Toay, Atreucó, Utracán, Loventué; hacia el oeste, Chalileo, Chicalcó, Limay Mahuida; en el suroeste Curacó, Lihue Calel y hacia el sur Guatraché (Fig. N°17).

En la provincia de Buenos Aires (zonas limítrofes con La Pampa), se la detectó en las cercanías de Rivera, Leubucó, Salliqueló, Tres Lomas, Villa Maza, Quenumá, Carhué y Guaminí (en caminos vecinales, Rutas Prov. N°60 y 85 y Rutas Nac. N°5 y 33).

La especie se encontró asociada principalmente a los siguientes Órdenes de suelos: Molisoles y Entisoles (Fig. N°7 y Fig. N°18).

Tabla N°3. Coordenadas de presencia de la especie obtenidas a partir de los muestreos.

Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
35°00'39.10" S	64°19'37.90" O	36°40'35.70" S	63°23'02.30" O
35°10'23.40" S	63°56'07.00" O	36°40'22.10" S	64°21'52.50" O
35°18'10.00" S	63°56'09.00" O	36°39'01.30" S	63°23'49.80" O
35°21'33.10" S	64°31'56.00" O	36°37'56.00" S	63°24'25.90" O
35°21'38.60" S	64°25'42.10" O	36°37'40.30" S	63°29'51.00" O
35°21'39.10" S	64°24'07.10" O	36°37'39.70" S	63°26'53.20" O
35°21'40.50" S	64°21'52.20" O	35°00'39.10" S	64°19'37.90" O
35°21'40.70" S	64°20'02.70" O	36°24'35.70" S	63°25'42.60" O
35°38'36.00" S	64°46'46.50" O	36°10'36.80" S	63°53'06.70" O
36°15'00.00" S	66°54'59.99" O	36°19'44.30" S	63°56'36.40" O
36°19'44.30" S	63°56'36.40" O	37°22'33.33" S	63°46'36.52" O
36°25'59.99" S	67°08'59.99" O	37°09'59.84" S	63°24'59.92" O
36°26'00.04" S	66°26'59.93" O	36°28'44.20" S	62°51'21.62" O
36°27'57.40" S	63°56'36.30" O	37°26'02.90" S	64°57'56.80" O
36°28'58.50" S	63°56'36.90" O	37°22'02.10" S	64°36'23.10" O
36°30'03.90" S	63°41'37.00" O	37°21'19.20" S	64°33'40.60" O
36°31'42.00" S	63°56'38.90" O	37°16'29.00" S	64°17'13.20" O
36°45'57.88" S	62°57'46.81" O	36°38'36.90" S	63°24'02.40" O
36°52'60.00" S	63°02'00.00" O	36°37'56.00" S	63°24'26.30" O
37°06'45.40" S	65°30'00.00" O	36°06'58.87" S	64°56'58.72" O
37°08'12.07" S	63°14'23.67" O	36°41'10.65" S	66°54'22.22" O
37°08'57.26" S	63°39'34.05" O	37°35'52.25" S	66°11'34.57" O
37°16'29.00" S	64°17'13.20" O	37°10'41.25" S	66°37'28.57" O
36°37'55.20" S	63°24'06.30" O	37°59'30.94" S	65°40'10.30" O
36°37'21.50" S	63°24'41.10" O	37°24'32.03" S	65°23'42.14" O
36°48'30.80" S	63°29'54.00" O	36°42'48.02" S	64°34'48.56" O

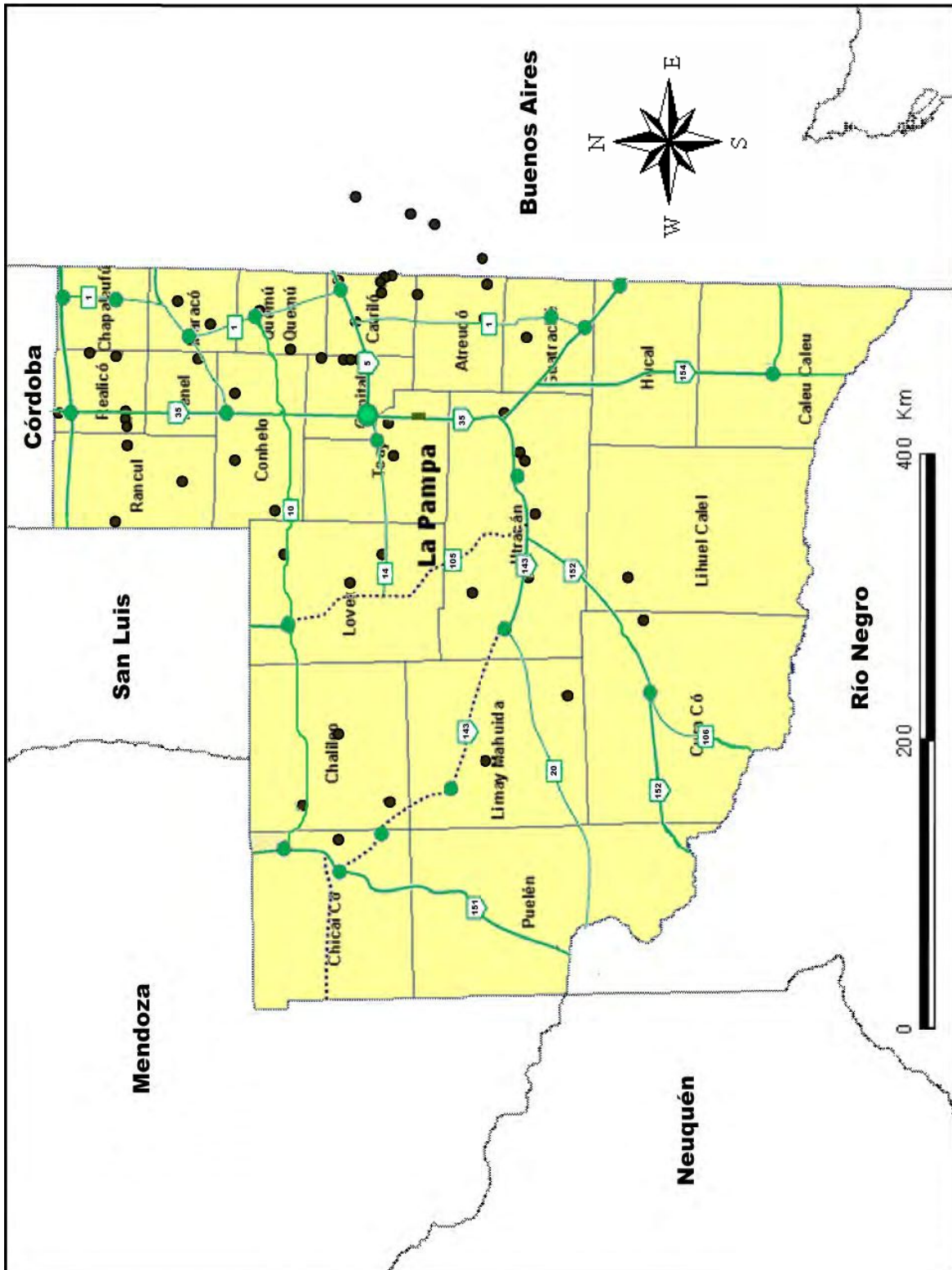


Fig. N°17. Distribución de *Heterotheca latifolia* en La Pampa. Se indican principales rutas nacionales y provinciales transitadas durante los muestreos.

Referencias: ● presencia de la especie; ● localidades; rutas nacionales y provinciales
 — pavimentadas, - - - calzada natural y/o huella.

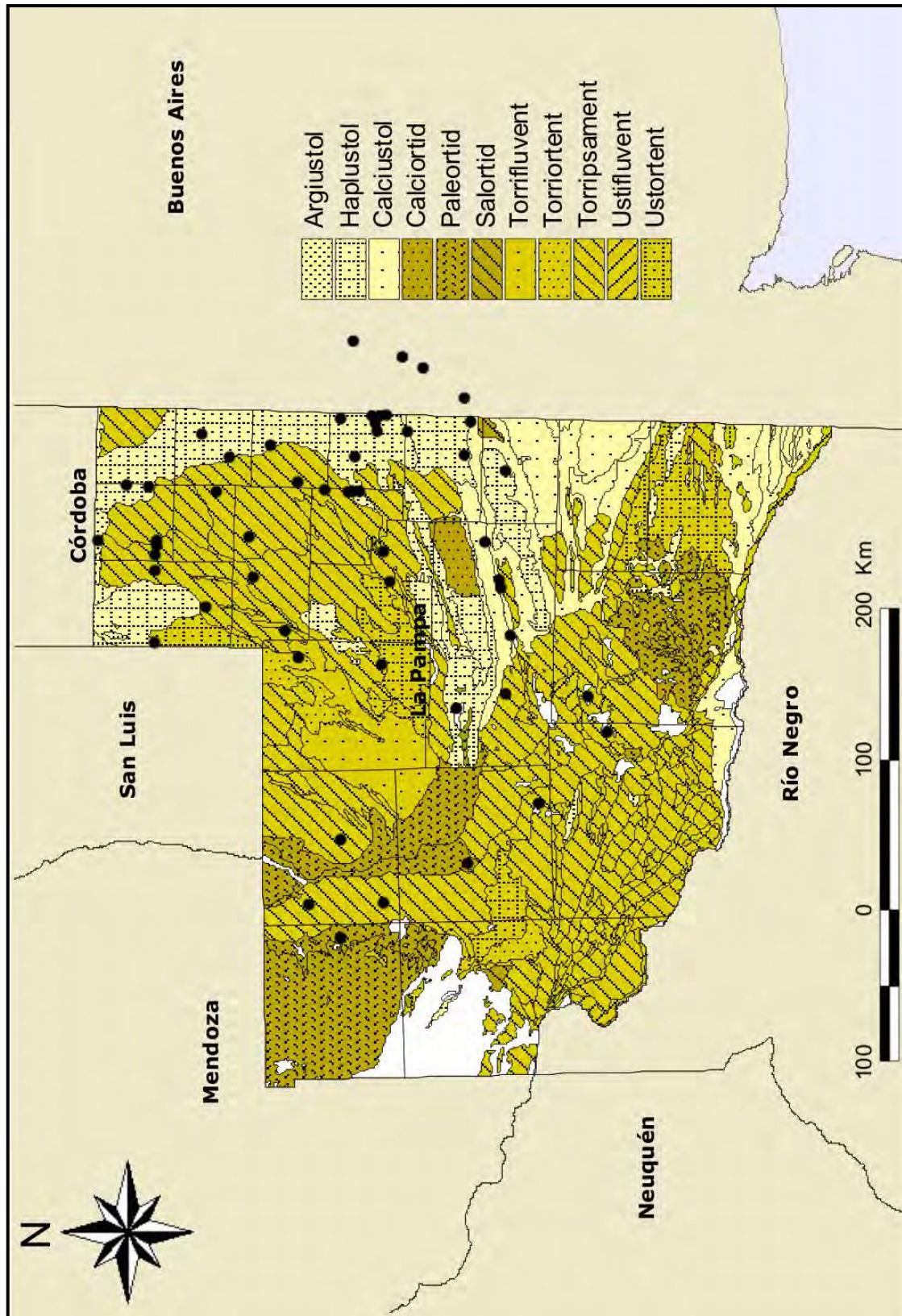


Fig. N°18. Distribución de *Heterotheca latifolia* sobre mapa base de tipos de suelo (INTA, 1995).

Referencias: ● presencia de la especie.

3.4. Discusión.

Los resultados anteriores sugieren que, a partir de la introducción desde provincias vecinas al norte, la maleza ha continuado su avance extendiéndose desde la localidad de Algarrobo del Águila en el oeste hasta el departamento de Lihue Calel en el centro-sur, incluyendo todo el noreste de La Pampa (Fig. N°19).

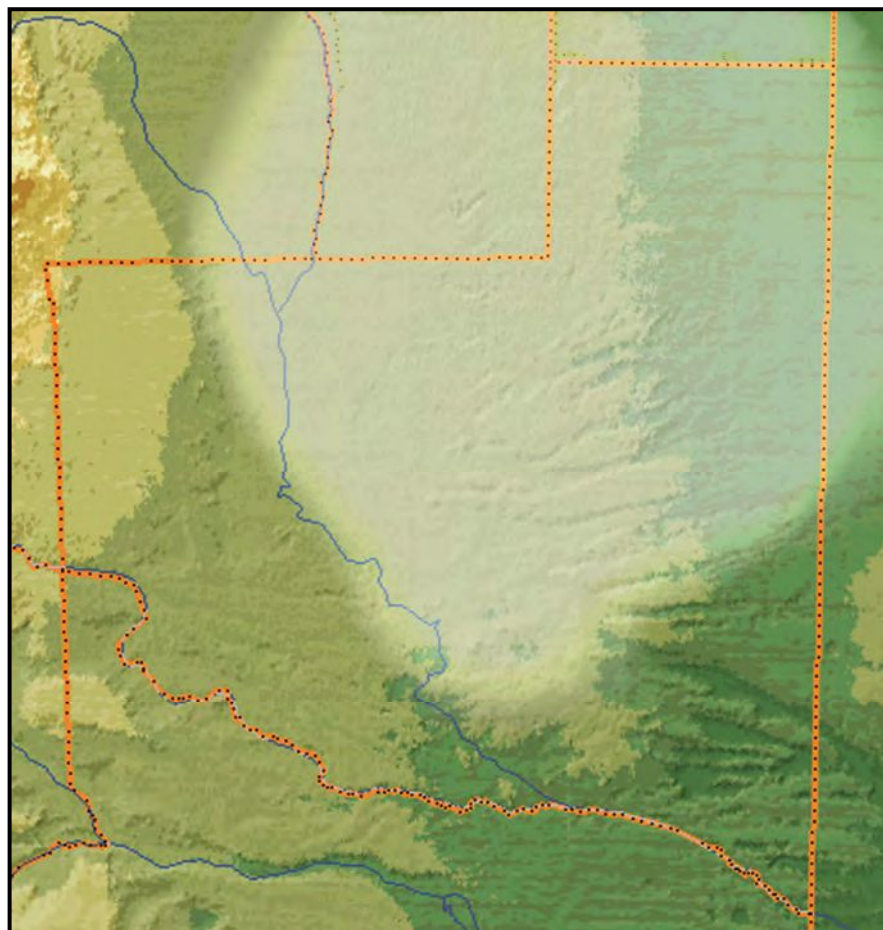


Fig. N°19. Área de distribución de *Heterotheca latifolia* en La Pampa.
(Zona iluminada).

Su amplia distribución permitiría confirmar la fase de colonización que mencionan Cousens & Mortimer (1995) o de expansión que se cita para los patrones de invasión (Drake *et al.*, 1989; Hengeveld, 1989).

El inicio de su dispersión habría sido desde unos pocos focos de irradiación que funcionarían como parches, a partir de los cuales se generarían múltiples colonias satélites. De acuerdo con Moody & Mack (1988), en este proceso tanto parches como colonias funcionarían como frentes en expansión.

Con respecto al tamaño de los focos, muchos pequeños tienen una mayor circunferencia acumulada que un único foco grande con la misma área total. Consecuentemente, más individuos en focos pequeños aparecen sobre o cerca del límite y sus semillas tienen más probabilidad de caer en áreas adyacentes no infestadas (Moody & Mack, 1988). Esto se corresponde con los numerosos focos, de tamaño menor, observados a campo.

Considerando las áreas donde fue detectada primeramente y su rápida llegada a la provincia, se podría afirmar que la dispersión de los aquenios desde San Luis y Córdoba hacia La Pampa se ha visto favorecida por la incidencia de la circulación de los vientos (Fig. N°6 a), coincidente con la época de diseminación de los aquenios (marzo-abril). Ya Plummer & Keever (1963) y Venable & Levin (1985^a) en sus estudios mencionaban la importancia de la velocidad de avance en relación con el viento. Además, la capacidad de adherencia de los aquenios que poseen papus les permiten valerse de los medios de transporte, por lo cual, en las áreas de influencia de caminos, rutas y vías férreas el proceso de invasión se ve acelerado.

Cabe destacar que el tipo de suelo (en términos generales arenoso/franco-arenoso) y las precipitaciones estacionales (primavero-estivales) se corresponden con las características del hábitat originario (Wagenknecht,

1960; Baskin & Baskin, 1976), permitiéndole manifestar su potencial de colonización y una alta capacidad regenerativa (Cousens & Mortimer, 1995).

Su diseminación hacia el oeste y suroeste se haría más dificultosa por el tipo de suelo, aridisoles (Fig. N°7), las bajas precipitaciones y la dirección de los vientos (Fig. N°6 a). La zona sur de La Pampa recibe la influencia de los vientos semipermanentes del oeste y la influencia de la brisa de mar del este, ambas direcciones son desfavorables para su dispersión. Estos fenómenos son consistentes con la importancia del viento en su diseminación (Plummer & Keever, 1963; Venable & Levin, 1985^a).



BIOLOGÍA POBLACIONAL

4. BIOLOGÍA POBLACIONAL.

4.1. Introducción.

Las tasas de nacimiento, crecimiento y mortalidad describen el desarrollo de los individuos a través del ciclo de vida. La respuesta de estas tasas al ambiente determina la dinámica de la población en un tiempo ecológico y la evolución de las historias de vida en un tiempo evolutivo (Caswell, 1989; Silvertown & Doust, 1997).

El estudio de la demografía de las especies vegetales en todos los niveles, desde el banco de semillas, el establecimiento de plántulas, el crecimiento (asignación a estructuras vegetativas y reproductivas), la floración y fructificación (Harper, 1990; Silvertown & Doust, 1997), permite tener una visión y un entendimiento de la complejidad de factores que acompañan los cambios que se presentan en las poblaciones. En este contexto la demografía define tanto la estructura como la dinámica de las mismas y puede ser deducida desde las estrategias adoptadas en los diferentes estados del ciclo de vida de las plantas (Harper, 1990).

En el caso particular de las malezas, la población es el nivel de organización ecológico alrededor del cual se construyen los programas de control y recomendaciones. Si bien uno de los atributos poblacionales que figura como predominante en el desarrollo de esfuerzos de control es la densidad, las malezas poseen otros atributos relevantes que incluyen la distribución de edades o estados, formas de crecimiento, adaptación, persistencia, éxito reproductivo, tasas de nacimiento, muerte y dispersión (Aldrich & Kremer, 1997). En este sentido, numerosas investigaciones sobre biología de las malezas incluyen estudios de fenología y distintos aspectos de

la biología reproductiva y biología de las semillas, debido a que todos ellos afectan la distribución espacial y temporal de las malezas (Leguizamón *et al.*, 1985; Venable & Levin, 1985^a, 1985^b; Cantero & Bianco, 1986; Imbert *et al.*, 1996, 1999; Ruiz de Clavijo, 2001, 2005; Shem-Tov & Fennimore, 2003; Muoghalu & Chuba, 2005).

Dentro de las posibles soluciones a los problemas de malezas, Ghera *et al.* (2000) distinguen: control y manejo. El primero, que está fundado en la eficacia de herramientas químicas y mecánicas para reducir los niveles de infestación, representa el paradigma actual dominante. El segundo, se basa en la ecología de malezas, especialmente en el conocimiento de las estrategias: adaptativas, reproductivas, competitivas y ecofisiológicas, que las hacen exitosas en un agroecosistema. Según Cousens & Mortimer (1995), el grado de crecimiento de la población es un parámetro útil para indicar la variación en la abundancia de las malezas que puede resultar de los cambios en el manejo de las mismas. El manejo incorpora todas las fases del ciclo de vida de una maleza, durante las cuales puede ocurrir la regulación y también la capacidad de ajuste fenotípico o plasticidad, característico de especies indeseables (Altieri & Liebman, 1988; Mortimer, 1996; Aldrich & Kremer, 1997). Esta información ecológica facilita el reconocimiento de aquellos factores clave de manejo que permiten disminuir el efecto negativo ocasionado por las malezas (Cousens & Mortimer, 1995).

El objetivo de esta sección del trabajo es evaluar en condiciones naturales aspectos fenológicos, morfológicos y reproductivos de una población de *H. latifolia* y establecer la estructura demográfica para una cohorte.

Para esto, se plantean los siguientes objetivos particulares:

- ➔ Establecer la fenología de la maleza para esta región.
- ➔ Determinar la densidad según el estado fenológico.
- ➔ Determinar la supervivencia y reproducción de una cohorte natural.
- ➔ Estimar los siguientes parámetros poblacionales:
 - Tasa intrínseca de crecimiento,
 - Tasa reproductiva neta o de reemplazo,
 - Tasa geométrica de incremento,
 - Tiempo generacional.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. La parcela.

Se seleccionó como lugar de trabajo permanente “La Estación Ivanowzky” al centro este de la provincia de La Pampa (Fig. N°9). Allí se parceló una superficie de 150m x 5m (Fig. N°10). En el lugar se realizaron los seguimientos a campo de la especie para el ciclo fenológico, la densidad y los estudios demográficos, durante el periodo 2003-2004.

4.2.2. Fenología.

Se realizaron observaciones fenológicas, mensuales para los estados vegetativos y quincenales para los reproductivos (Ruíz De Clavijo, 2001, 2005).

En cada muestreo se determinó la fenología de los individuos de acuerdo con la siguiente nomenclatura:

1. Plántula: Plta (cotiledón- hasta 5 hojas) (Fig. N°20 a y b).
2. Roseta: Rs (más de 5 hojas, con braquiblastos) (Fig. N°21).
3. Planta: Pl (desarrollo de vástagos, con macroblastos).
 - Floración: Fl (inflorescencias con botón floral, capítulos abiertos).
 - Fructificación: Fr (frutos formados).
 - Diseminación: Dis (dispersión de frutos).



Fig. N° 20. Estadio de plántula considerado para este estudio: a) en cotiledón y b) con las primeras hojas formadas.



Fig. N° 21. Inicio de la transición del estado de roseta al de planta con vástagos.

4.2.3. Densidad.

Se realizaron 9 muestreos (mensuales-quincenales) entre septiembre de 2003 y junio de 2004. Los 4 mensuales fueron coincidentes con los estados de plántula, roseta y planta reproductiva; los restantes, quincenales, con los períodos de transición de roseta-planta y estado vegetativo-reproductivo.

En cada muestreo se delimitaron 6 transectas al azar de 20 m c/u, en ellas cada 4 m se tomó a ambos lados 1 muestra de $\frac{1}{4}$ m² (N:60) (adaptado de Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Esta metodología fue utilizada a partir del estado de roseta. Para el estado de plántula en cada muestra, se tomaron 3 submuestras al azar con aros de 10,5 cm de diámetro (N:180) (Fig. N°22).

El estado de los individuos se determinó de acuerdo con la nomenclatura establecida para la fenología.



Fig. N° 22. Plántulas del falso alcanfor. Metodología de muestreo: una de las 3 submuestras tomadas por $\frac{1}{4} \text{ m}^2$.

Se calculó la densidad por estado para cada uno de los muestreos y se graficó la curva de supervivencia (l_x) para el período total de muestreo.

Además se calcularon los siguientes índices:

Establecimiento (E) de la población.

Se cuantificó la probabilidad de establecimiento (E), para los estados vegetativos (Morales Guillaumin, 1986).

- $E = \text{densidad } (\delta) \text{ de rosetas establecidas} / \text{densidad } (\delta) \text{ de plántulas establecidas}$

Asignación reproductiva (Ar) de la población.

Este índice permitió establecer una relación entre el estado reproductivo y el vegetativo de la población (adaptado a partir de Bazzaz *et al.*, 2000). El estado vegetativo fue considerado en los estados fenológicos de plántulas y rosetas.

- $Ar\bar{\delta}^1 = \bar{\delta}$ de plantas en estado reproductivo/ $\bar{\delta}$ de plántulas
- $Ar\bar{\delta}^2 = \bar{\delta}$ de plantas en estado reproductivo/ $\bar{\delta}$ de rosetas

4.2.4. Demografía.

Para el análisis demográfico de la población, en octubre de 2003, se marcaron en la parcela 217 individuos (cohorte) en estado de roseta (Fig. N°23 y 24), con un número de hojas de 5 a 10 y de arquitectura semejante. (adaptado de Venable & Levin, 1985^b; Morales Guillaumin, 1986; Imbert *et al.*, 1999).

Durante el desarrollo de la cohorte se realizaron 9 muestreos. La frecuencia de éstos fue mensual durante el desarrollo vegetativo y quincenal para el reproductivo. En cada uno se determinó el estado de los individuos de acuerdo con la nomenclatura establecida para la fenología y se registró la mortalidad.

En el estado fenológico reproductivo se prestó especial atención a los componentes del sistema reproductivo. A continuación se detalla este aspecto.



Fig. N° 23. Individuos marcados de la cohorte a campo.



Fig. N° 24. Detalle de roseta marcada.

4.2.4.a. Componentes del sistema reproductivo

Se evaluaron los siguientes componentes de la actividad reproductiva:

Número de capítulos por individuo.

El muestreo se hizo a principios de marzo de 2004. El número de capítulos maduros por planta (en fructificación y diseminación) se determinó a partir del conteo de los mismos sobre individuos seleccionados al azar (N:80). Se tuvo en cuenta la arquitectura (hasta 45 cm y más de 45 cm de altura), con el fin de obtener una muestra representativa de la población.

Este valor fue usado para determinar la fecundidad (m_x) utilizada en la tabla de vida de la cohorte.

Además, se registró la altura de las plantas con el fin de establecer su relación con el número de capítulos.

Número de flores por capítulo (tubulosas y liguladas).

También en marzo y a partir de una submuestra de individuos, se colectaron entre 4 y 8 capítulos al azar por individuo (N:100). Se puso especial atención a todas las partes de la planta y se tuvo en cuenta la arquitectura (hasta 45 cm y más de 45 cm de altura).

Se contó el número de flores tubulosas (del centro del disco) y liguladas (marginales) y se determinó su proporción (Tubulosas/Liguladas).

Número de frutos por capítulo (aquenios con y sin papus).

La metodología utilizada fue la misma que la definida para el número de flores por capítulo. Las muestras se tomaron con una diferencia de 12 días con

respecto a las de floración. Los frutos fueron diferenciados en vanos y potencialmente viables.

Se determinó el número y la proporción de aquenios con y sin papus.

Masa de los frutos.

Se estableció a partir de un pool de 300 aquenios con y sin papus (n:150). Se evaluó la masa total: pericarpio+ embrión+ papus (en caso de poseer). Se utilizó una balanza OHAUS, Modelo EXPLORER E02140.

Además se calculó el siguiente índice:

Éxito reproductivo (Er).

Este índice fue calculado a nivel de capítulo. Se concentró en los últimos componentes de la actividad reproductiva y permitió establecer la relación entre las estructuras reproductivas potenciales y las reales (adaptado a partir de Bazzaz *et al.*, 2000).

- $Er = \frac{\text{n}^\circ \text{ promedio de aquenios por capítulos}}{\text{n}^\circ \text{ promedio de flores por capítulo}}$

Donde: el n° promedio de aquenios fue considerado a partir de los aquenios aparentemente viables.

4.2.4.b. Tabla de vida de la cohorte y parámetros poblacionales.

Con los datos del seguimiento de los individuos en estado vegetativo y reproductivo se construyó la tabla de vida para la cohorte (Sarukhán & Harper, 1973; Pianka, 1982; Morales Guillaumin, 1986; Caswell, 1989, Harper, 1990; González Astorga, 1991).

Para su elaboración se cuantificó la siguiente información:

TABLA DE VIDA.

x = Intervalos de edad en días.

N_x = Número de individuos supervivientes al final del intervalo, llevados a 1000.

$l_x : N_x / N_0$ = Proporción de supervivientes a la edad x , donde N_0 es el número de individuos al inicio de la cohorte.

$d_x : N_{x-1} - N_x$ = Número de individuos que mueren entre los estados $x-1$ y x .

$q_x : d_x / N_{x-1}$ = Probabilidad de morir entre las edades $x-1$ y x .

$e_x : \sum_{y:x}^{\infty} l_y / l_x$ = Expectativa de vida.

Indica cuánto vivirá en promedio un individuo de la edad x , donde l_y es la supervivencia remanente de los individuos que están en cada intervalo de edad.

m_x = Fecundidad. Estimada a partir del número promedio de semillas producidas/ número de individuos del intervalo (para su cálculo se usaron el número promedio de capítulos por planta y el de aquenios por capítulos y se consideró el número de plantas reproductivas –fructificación y diseminación-, en el intervalo).

El valor inicial de plántulas se extrapoló de la relación de δ de rosetas/ δ de plántulas (valor usado como equivalente de las plántulas que se encontraría en junio).

Se graficó la curva de supervivencia (l_x) para el período total de muestreo.

Se calcularon los siguientes índices:

Establecimiento (E) de la población (cohorte).

Se cuantificó la probabilidad de establecimiento (E), para los estados vegetativos (Morales Guillaumin, 1986).

- $E = \text{n}^\circ \text{ de rosetas establecidas} / \text{n}^\circ \text{ de plántulas establecidas}$

Asignación reproductiva (Ar) de la población (cohorte).

Este índice permitió establecer una relación entre el estado reproductivo y el vegetativo de la población (adaptado a partir de Bazzaz *et al.*, 2000). El estado vegetativo fue considerado en los estados fenológicos de plántulas y rosetas.

- $Arc^1 = n^\circ \text{ de plantas en estado reproductivo} / n^\circ \text{ de plántulas}$
- $Arc^2 = n^\circ \text{ de plantas en estado reproductivo} / n^\circ \text{ de rosetas}$

A partir de la información de supervivencia (l_x) y fecundidad (m_x) se estimaron los siguientes parámetros demográficos (Pielou, 1977; Pianka, 1982; Morales Guillaumin, 1986; González Astorga, 1991; Silvertown & Doust, 1997):

PARÁMETROS POBLACIONALES.

$$R_0 : \sum_{x:0}^{\infty} l_x m_x = \text{Tasa reproductiva neta}$$

Esta tasa refleja el n° promedio de progenie que es capaz de producir cada individuo de la población durante toda su vida y que por lo tanto va a dejar en la siguiente generación. El valor de R_0 indica si la población está estable ($R_0=1$), en crecimiento ($R_0>1$) o decrecimiento ($R_0<1$).

Además de ser estimada con los datos promedios, esta tasa se calculó para dos situaciones más: 1- que la cohorte esté integrada sólo por individuos de hasta 45 cm de altura, 2- que esté integrada por individuos de más de 45 cm.

Por otra parte, también fue calculada para la población estructurada a partir de la densidad por estados. En este caso para m_x se usó el valor correspondiente a la cohorte promedio y se consideró la densidad de plantas reproductivas en fructificación y diseminación, en el intervalo.

$$T : (\sum_{x:0}^{\infty} x l_x m_x) / R_0 = \text{Tiempo generacional}$$

Es la duración media del tiempo que transcurre entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de uno de sus descendientes; para este caso en que la reproducción es

sincrónica, sin superposición de clases de edad, representa el tiempo promedio entre generaciones sucesivas.

$r : \ln R_0/T =$ Tasa intrínseca de crecimiento

Es una medida de cambio instantáneo del tamaño de la población y fue definida como la capacidad de multiplicación de una población en el lapso de una generación. El valor de r indica si la población está estable ($r=0$), en crecimiento ($r>0$) o decrecimiento ($r<0$).

Este parámetro también fue calculado para la población estructurada por densidades.

$\lambda : \frac{R_0}{T} =$ Tasa geométrica de incremento

Este parámetro está estrechamente relacionado con R_0 y r . Se puede transformar en r ($r: \ln \lambda$), lo cual es muy útil cuando se quieren comparar poblaciones que se ajustan a distintos modelos de crecimiento poblacional.

En plantas anuales ($T = 1$ año) con reproducción por pulsos R_0 es igual a λ .

4.2.5. Análisis estadísticos.

La densidad por estado fenológico para los diferentes muestreos fueron analizados con la prueba de Kruskal- Wallis (Sokal & Rohlf, 1981). Esta prueba no paramétrica es análoga al ANOVA con los datos reemplazados por categorías o rangos. Para las diferencias entre las medianas se usó el test de Tukey.

Los datos de conteo de número de capítulos por individuo, número de flores y número de aquenios por capítulo fueron transformados (Sokal & Rohlf, 1981) en: $W = \sqrt{P+1}$ para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza (donde P es la variable).

El número de capítulos por individuo en relación al rango de altura fue analizado con ANOVA de un factor.

El efecto de los dos rangos de altura de los individuos de la población sobre algunos de los componentes del sistema reproductivo (número de flores, número de aquenios, masa de los frutos por capítulo y las proporciones de: flores tubulosas/liguladas, aquenios con papus/sin papus) fueron analizados con ANOVA de dos factores.

Se realizó un análisis de regresión para establecer el tipo de relación entre la altura de los individuos en estado reproductivo y el número de capítulos en floración-fructificación.

En todos los ensayos para las diferencias entre las medias se usó el test de Tukey. Todos los análisis fueron realizados a un nivel de confianza de 0,05. Se usó el paquete estadístico *InfoStat versión 2008* (2008).

Para la determinación del intervalo de confianza de un porcentaje se

utilizó la siguiente fórmula (Morales y Pino, 1982): $Sq_0 = \sqrt{\frac{p_0 \cdot q_0}{n}}$

Donde:

p_0 = proporción de aquenios aparentemente viables

q_0 = proporción de aquenios vanos

n = número de aquenios

El cálculo se realizó a un nivel de confianza de 0,05.

4.3. Resultados.

4.3.1. Fenología.

El falso alcanfor es una herbácea de ciclo anual con una estacionalidad primavera-estivo-otoñal (Fig. N°25).

La germinación de aquenios inició a fines de marzo con las primeras lluvias de otoño y se extendió hasta mayo, las heladas detienen esta etapa. Los individuos permanecieron en estado de plántula hasta septiembre-octubre, período en el que se produjo la transición a roseta. Este estado se prolongó hasta fines de noviembre, momento en el cual comenzaron el desarrollo de vástagos.

El pasaje de estado vegetativo a reproductivo se produjo a fines de enero con la aparición de las inflorescencias. La fructificación comenzó a fines de febrero y la diseminación en marzo. Los aquenios con papus fueron los primeros en dispersar. Estos últimos estados se prolongaron hasta abril-mayo, presentándose situaciones donde coexistieron: inflorescencias, capítulos con frutos formados y otros en diseminación (Fig. N°26). En esta época también se pudo observar la aparición de plántulas.

Al finalizar esta etapa se produjo la muerte de todos los individuos. Se observaron situaciones en que potencialmente podrían seguir en floración y fructificación, sin embargo las heladas de abril-mayo determinaron su mortandad.

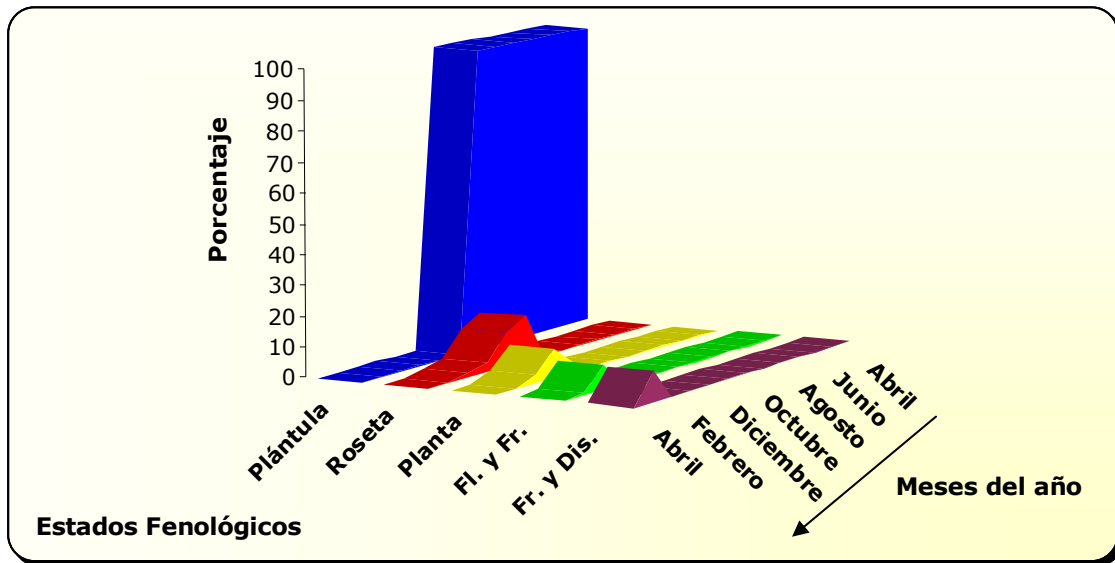


Fig. N° 25. Fenología del falso alcanfor. Contribución de los distintos estados al ciclo de vida, en el tiempo.

Fl. =floración; Fr. =fructificación y Dis. =diseminación.



Fig. N° 26. Coexistencia de capítulos en floración, fructificación y diseminación en los individuos.

4.3.2. Densidad.

Hubo diferencias significativas en cuanto a la densidad para cada fecha de muestreo ($H=354,382$; $p<0,001$) (Tabla N°4).

Las máximas densidades se presentaron en los estados de plántulas tanto para el inicio del periodo de muestreo como para el fin. Fue notoria la pérdida de individuos en el pasaje al estado de roseta (102,8 ind./m² que representaron el 8% del total de plántulas). Con respecto al pasaje del estado vegetativo al reproductivo, la densidad de plantas en este último estadio representó aproximadamente el 25% de las rosetas y el 2% de las plántulas.

Tabla N° 4. Densidad promedio por estado fenológico en los distintos muestreos.

Muestreos	Densidad (ind./m²) por estado fenológico					Densidad Total
	Plántula	Roseta	Planta Vegetativa	Planta Reproductiva	Plántula	
1/9/03	1310	-	-	-	-	1310 ±121,5 ^d
14/11/03	-	102,8	-	-	-	102,8 ±8,43 ^c
5/12/03	-	94,8	-	-	-	94,8 ±7,05 ^c
18/12/03	-	59,32	2,4	-	-	61,72 ±5,77 ^{bc}
8/1/04	-	47,04	1,48	-	-	48,52 ±4,8 ^b
21/1/04	-	36,5	3,6	-	-	40,1 ±4,99 ^{ab}
11/2/04	-	13,32	-	26,3	-	39,65 ±3,70 ^{ab}
9/3/04	-	-	-	18,4	-	18,4 ±1,60 ^a
8/6/04	-	-	-	-	1415	1415 ±114,38 ^d

Medias con distintas letras muestran diferencias significativas a un $p<0,05$.

(media± error estándar para un nivel α del 5%).

La curva de supervivencia (Fig. N°27) mostró una alta mortalidad en el primer estadio (plántula) que se redujo a más de la mitad en la transición al

siguiente estado (roseta). Para los restantes intervalos de tiempo (expresados en días) y a medida que los estadios fenológicos avanzaron en el ciclo de vida, las tasas de mortalidad fueron más bajas. Este tipo de curva de supervivencia se corresponde con la del tipo III de Deevey (1947), en la cual se muestra un pronunciado descenso inicial seguido de una fase más estable.

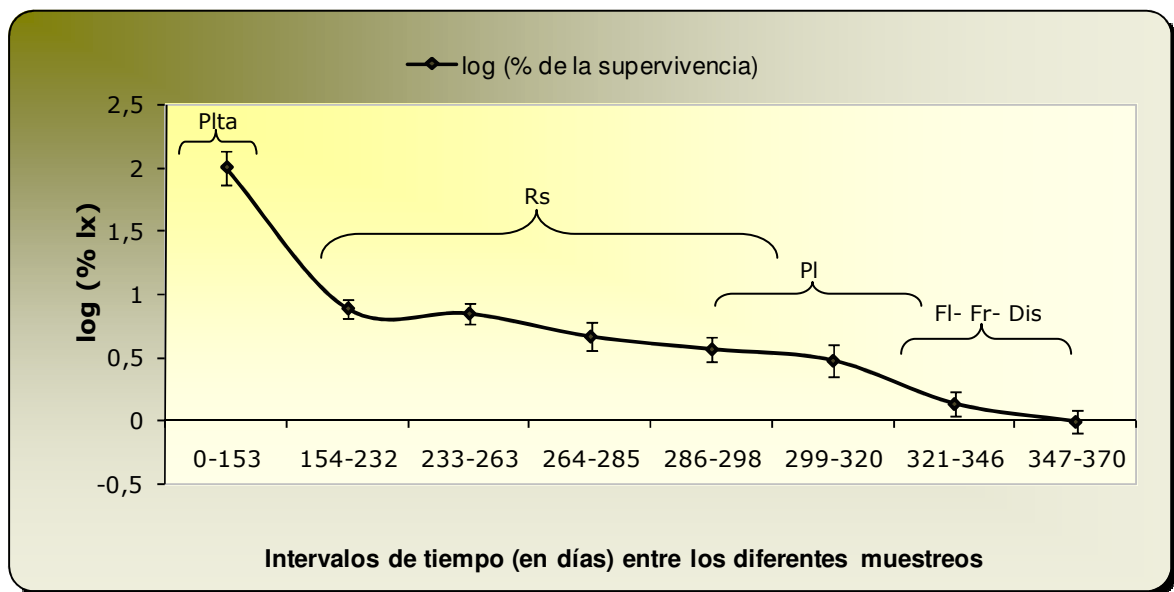


Fig. N° 27. Curva de supervivencia (Ix) a partir de las densidades por estados del falso alcanfor, registrados en la parcela en los distintos muestreos.

Las llaves indican los estados fenológicos predominantes en el/los intervalos.

Plta=plántula; Rs=roseta; PI=planta en estado vegetativo; FI=floración, Fr=fructificación y Dis=diseminación. (media± error estándar).

En cuanto a la probabilidad de establecimiento (E) para las rosetas fue del 7,8%. La asignación reproductiva fue de 1,5% ($Ar\delta^1$) y de 17,9% ($Ar\delta^2$) al considerar el estadio de plántula y de roseta, respectivamente, en la relación estado reproductivo/ estado vegetativo.

4.3.3. Demografía.

4.3.3.a. Componentes del sistema reproductivo.

En cuanto a las dos alturas consideradas de las plantas (hasta 45 cm y más de 45 cm de altura), hubo diferencias para los distintos componentes analizados.

Para el número de capítulos por individuo hubo diferencias entre ambos rangos de altura ($F=53,75$; $p<0,0001$) (Tabla N°5).

Tabla N° 5. Número de capítulos por individuo en estado reproductivo para una población natural del falso alcanfor.

	<i>Componente del sistema reproductivo</i>
Alturas de los individuos	Número de capítulos por individuo
Hasta 45 cm	23,45 ±3,54 ^a
Más de 45 cm	64,86 ±5,45 ^b
Promedio	44,15 ±5,45

Medias con distintas letras muestran diferencias significativas a un $p<0,05$.
(media ± error estándar para un nivel α del 5%).

El número de capítulos en floración y fructificación estuvo explicado en un 67 % por la altura de los individuos. La relación fue altamente significativa y de tipo multiplicativa o potencial (R^2 : 0,67; r : 0,82; $F=151,72$; $p <0,001$) (Fig. N°28).

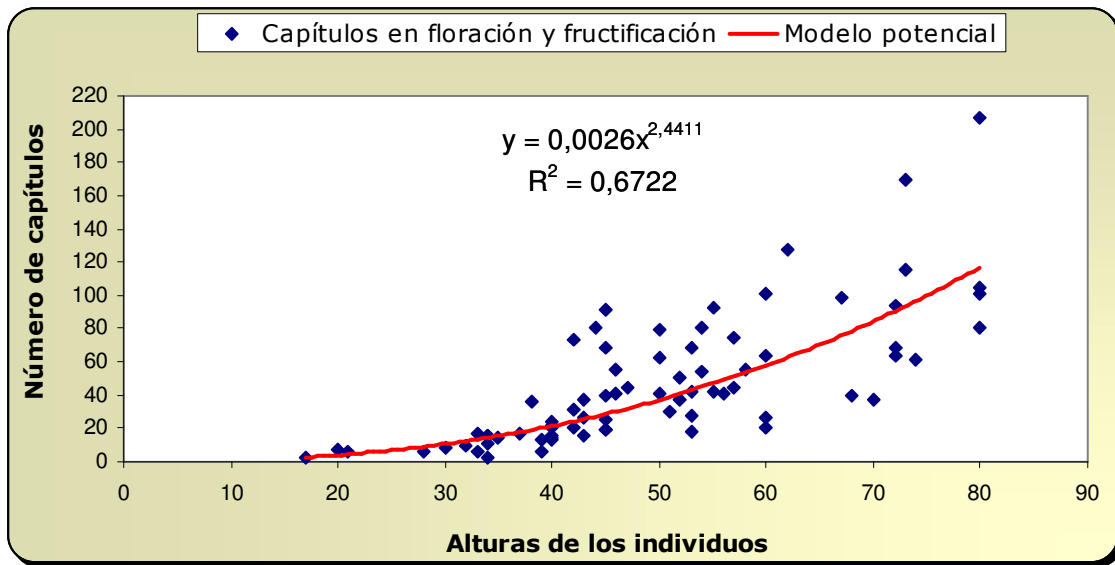


Fig. N° 28. Relación entre el número de capítulos y la altura de los individuos en estado reproductivo.

En cuanto a los restantes componentes del sistema reproductivo, hubo interacción entre la altura de los individuos y el número de flores tubulosas y liguladas ($F=21,32$; $p<0,0001$), el número de aquenios con papus y sin papus ($F=12,33$; $p<0,0001$), la masa total de los mismos ($F=5,27$; $p<0,02$) (Tabla N°6).

Tabla N° 6. ANOVA de dos factores para examinar el efecto de la altura de los individuos sobre algunos de los componentes del sistema reproductivo del falso alcanfor.

Componentes del sistema Reproductivo	Factor	F	p
Flores por capítulo	Rango de altura de los individuos	76,12	0,0001
	Tipo de flores (T-L)	1837,4	0,0001
	Rango altura* Tipo de flor	21,32	0,0001

Tabla N°6 (continuación). ANOVA de dos factores para examinar el efecto de la altura de los individuos sobre algunos de los componentes del sistema reproductivo del falso alcanfor.

Componentes del sistema Reproductivo	Factor	F	p
Frutos por capítulo	Rango de altura de los individuos	50,84	0,0001
	Tipo de aquenios (c/p-s/p)	1763,7	0,0001
	Rango altura* Tipo de aquenio	12,33	0,0006
Proporciones T/L y cpapus/spapus	Rango de altura de los individuos	47,84	0,0001
	Proporción (T/L-cpapus/spapus)	2,07	0,15
	Rango altura* Proporción (T/L-cpapus/spapus)	0,49	0,48
Masa de los frutos por capítulo	Rango de altura de los individuos	27,51	0,0001
	Masa de aquenios (c/p-s/p)	39,82	0,0001
	Rango altura* Masa de aquenios	5,27	0,0225

Rangos de altura de los individuos: hasta 45cm, más de 45 cm; T: flores tubulosas, L: flores liguladas; c/p: aquenios con papus, s/p: aquenios sin papus, cpapus/spapus: con papus/sin papus.

Con respecto a la relación de flores tubulosas/liguladas (T/L) y aquenios con papus/sin papus (cpapus/spapus), no hubo interacción entre estas proporciones y los rangos de altura considerados ($F=0,49$; $p=0,48$) (Tabla N°6). Hubo diferencias significativas para cada una de las proporciones (T/L y cpapus/spapus) entre los dos rangos de altura de los individuos ($F=47,84$; $p<0,0001$). No hubo diferencias significativas entre ambas proporciones ($F=2,07$; $p=0,15$) (Tabla N° 6 y 7).

En cuanto al éxito reproductivo (E_r) su valor fue de 0,84.

Tabla N° 7. Proporción de flores y de achenios para los dos rangos de altura de individuos de la población.

Alturas de los individuos	Componentes del sistema reproductivo	
	Proporción de flores por capítulo T/L	Proporción de frutos por capítulo cpapus/spapus
Hasta 45 cm.	2,46 ±0,05 ^a	2,41 ±0,04 ^a
Más de 45 cm.	2,76 ±0,04 ^b	2,62 ±0,05 ^b

Medias con distintas letras (por fila y columna) muestran diferencias significativas a un $p < 0,05$.
(media ± error estándar para un nivel α del 5%).

T: flores tubulosas, L: flores liguladas; cpapus/spapus: con papus/sin papus.

Se presenta a continuación la información obtenida a partir del análisis de los distintos componentes del sistema reproductivo (Tabla N°8).

Tabla N°8. Síntesis de los componentes del sistema reproductivo para una población natural del falso alcanfor.

Rango de altura	Componentes del sistema reproductivo evaluados												Masa total de los frutos				
	Cap. por planta			Flores por capítulo			Frutos por capítulo			Aqueños aparentemente viables			% Total de frutos			c/p en mg	s/p en mg
	T	L	Total	T/L	T	L	Total	c/p	s/p	Total	cpapus/spapus	Viables en %	Vanos en %	Viables en %	Vanos en %		
≤45 cm.	101,2 ±2,54	41,11 ±0,77	142,31 ±3,41	2,46 ±0,05	87,04 ±2,05	36,06 ±0,46	123,1 ±2,56	2,41 ±0,04	98 ±2,97	2 ±2,97	84 ±10,8	16 ±10,8	0,63 ±0,01	0,70 ±0,01			
>45 cm.	127,86 ±2,50	46,24 ±0,77	174,1 ±3,31	2,76 ±0,04	104,82 ±2,38	39,95 ±0,66	144,77 ±3,64	2,62 ±0,05	98 ±2,71	2 ±2,71	84 ±10,5	16 ±10,5	0,68 ±0,01	0,82 ±0,01			
Prom.	44,15 ±5,45		158,20 ±2,85				133,93 ±2,39						0,65 ±0,01	0,76 ±0,01			

(media ± error estándar para un nivel α del 5%).

Prom.: promedio; Cap.: capítulos; T: tubulosas, L: liguladas; c/p: con papus, s/p: sin papus, cpapus/spapus: con papus/sin papus; viables: aparentemente viables.

4.3.3.b. Tabla de vida de supervivencia y fecundidad.

El seguimiento a campo de la cohorte permitió elaborar una tabla de vida de supervivencia que se completó con la de fecundidad a partir de información de los componentes reproductivos (Tabla N°8).

Tabla N°9. Tabla de vida para una cohorte de *H. latifolia* en el centro-este de la provincia de La Pampa.

X	N_x	l_x	d_x	q_x	e_x	m_x
0-153	1000	1,000	0	0	1,36	-
154-232	72,59	0,072	927,41	0,92	5,01	-
233-263	67,25	0,067	5,34	0,07	4,31	-
264-285	61,56	0,061	5,69	0,08	3,64	-
286-298	56,87	0,056	4,75	0,07	2,87	-
299-320	55,54	0,055	1,33	0,02	1,90	356
321-346	50,18	0,050	5,36	0,09	1	3942
347-370	0	0	50,18	1	0	0

X =intervalo de tiempo en días; N_x =individuos vivos al final del intervalo, llevados a 1000; l_x =proporción de supervivientes en el intervalo x ; d_x =n° de individuos que mueren entre los intervalos $x-1$ y x ; q_x =probabilidad de morir entre los intervalos $x-1$ y x ; e_x =expectativa de vida, en intervalos de tiempo; m_x =fecundidad, n° promedio de achenios por individuos.

La tabla de vida (Tabla N°9) muestra que existe una mortalidad marcada entre el 1° y 2° intervalo (d_x : 927,41), los cuales son coincidentes con el pasaje de plántula a roseta. Los intervalos siguientes tienen una mortalidad constante con valores de q_x próximos a 0,08. La curva de supervivencia (Fig. N°29) presentó una tasa de mortalidad alta en el estadio inicial de desarrollo, disminuyendo y estabilizándose en las últimas etapas pertenecientes a la fase reproductiva. Este tipo de curva se corresponde con la del tipo III de Deevey (1947).

La mayor expectativa de vida (e_x) correspondió al 2º intervalo de tiempo: los individuos al final de este periodo vivieron en promedio hasta el intervalo 5 que fueron aproximadamente 345 días. El resto de las categorías presentaron una disminución relativamente constante.

La fecundidad (m_x) se concentró en los dos intervalos previos a la senescencia de los individuos, entre los 300 y 350 días.

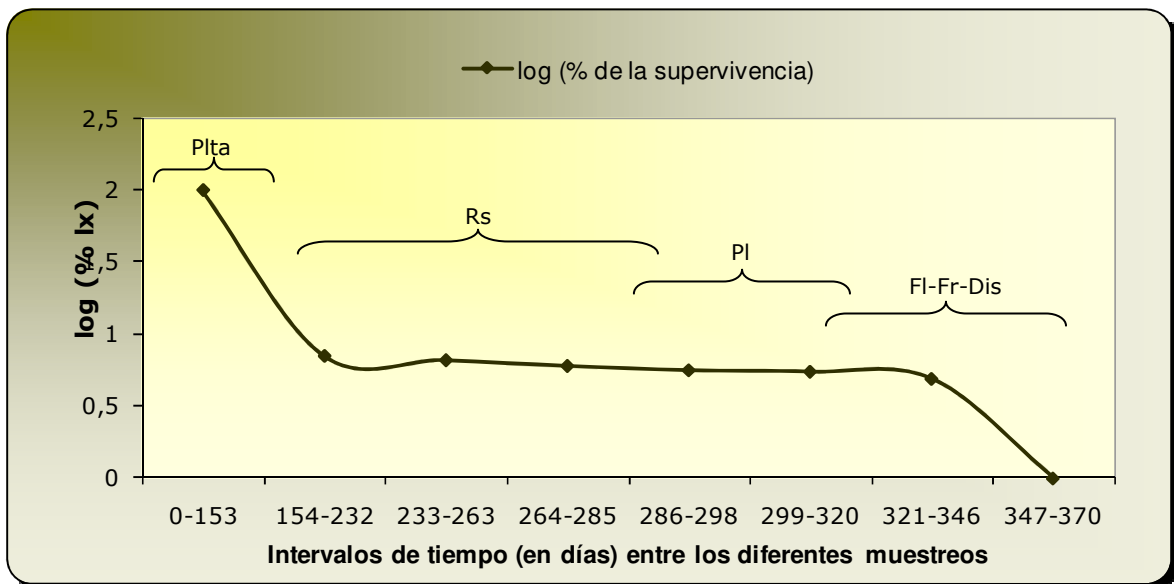


Fig. N° 29. Curva de supervivencia (l_x) para la cohorte en la parcela.

Las llaves indican los estados fenológicos predominantes en el/los intervalos.

Plta=plántula; Rs=roseta; PI=planta en estado vegetativo; FI=floración, Fr=fructificación y Dis=diseminación.

Con respecto a la probabilidad de establecimiento (E) para las rosetas fue del 7,25%. La asignación reproductiva fue de 3,34% (Arc^1) y de 46% (Arc^2) al considerar en la relación estado reproductivo/ estado vegetativo el estadio de plántula y de roseta, respectivamente.

Parámetros poblacionales.

La tasa reproductiva neta (R_0) y la tasa geométrica de incremento (λ) presentaron un valor de 216 (cada individuo se reemplaza por 216 en la siguiente generación). La tasa intrínseca de crecimiento (r) fue positiva con un valor de 5,37. El tiempo generacional (T) fue de 344 días.

En la Tabla N°10 se presentan los valores de R_0 (λ) y r para las cuatro situaciones planteadas: cohorte promedio de individuos de hasta 45 cm y más de 45 cm de altura, la formada solo por individuos de hasta 45 cm, la formada solo por individuos de más de 45 cm y la población estructurada a partir de las densidades por estado. En cualquiera de las situaciones consideradas la población está en crecimiento de acuerdo a los altos valores de R_0 (λ) y a los valores positivos de r .

Tabla N° 10. Valores de algunos parámetros poblacionales para 2 situaciones promedio y 2 extremas, posibles de presentarse en el área de estudio.

	R_0 (λ)	r
Cohorte promedio	216	5,37
Cohorte formada por individuos de hasta 45 cm	105	4,65
Cohorte formada por individuos de más de 45 cm	343	5,83
Población estructurada a partir de las densidades	176	5,17

R_0 = tasa reproductiva neta; λ =tasa geométrica de incremento; r =tasa intrínseca de crecimiento.

4.4. Discusión.

El falso alcanfor es una maleza anual cuyo ciclo de vida se desarrolla aproximadamente en 344 días (T). El estado fenológico de mayor duración es el de plántula, desarrollándose los posteriores estados con rapidez. En su lugar de origen puede comportarse como anual y bianual facultativa si los inviernos son benignos (Keever, 1955; Wagenknecht, 1960; Plummer & Keever, 1963).

Harper (1990) establece dos categorías de ciclos de vida dentro de las especies vegetales anuales: los que finalizan más o menos abruptamente con la floración-fructificación (formas con un hábito determinado) y los que tienen una longitud potencial de vida indefinida que por lo general es terminada dentro de un año por un acontecimiento climático (formas con hábitos de crecimiento indeterminados). Dentro de la primera categoría es característico que las especies vegetales presenten una fase de crecimiento seguida de un episodio de floración y que los meristemas principales se destinen a la formación de las inflorescencias, terminando con toda posibilidad de inversión en el crecimiento vegetativo. Así, el ciclo fenológico del falso alcanfor se corresponde con esta categoría, sin embargo cabe mencionar que la llegada de las primeras heladas de otoño indica el fin del ciclo de vida, aún cuando se presenten individuos en plena etapa reproductiva. Estas observaciones también fueron indicadas por Echeverría (1981) para la provincia de San Luis y por Cantero & Bianco (1986) para Córdoba.

Una diferencia notoria con la fenología de la especie en esas provincias se presenta en la duración y sucesión de los distintos estados fenológicos. En ambas provincias la germinación continúa hasta julio pasando por un breve periodo de plántula, luego los individuos permanecen en estado de roseta

durante agosto-septiembre y la floración comienza en diciembre con picos máximos en enero y febrero (Cantero & Bianco, 1986). Para La Pampa se produce un desfase producto de una germinación que termina antes (mayo) y se acentúa principalmente entre el estado de plántula y roseta. Al respecto, la permanencia en cada estado y la transición al siguiente están influidos por las condiciones ambientales como precipitación, temperatura y fotoperíodo (Harper, 1990), la variabilidad de estas condiciones determinan este retraso para los estados fenológicos del área de estudio en cuestión con respecto a los de San Luis y Córdoba.

Una característica de muchas plantas, pero especialmente de las especies indeseables, es la capacidad para el ajuste fenotípico en los caracteres morfológicos y las respuestas fisiológicas bajo diferentes condiciones del medio (Altieri & Liebman, 1988; Mortimer, 1996; Aldrich & Kremer, 1997). Según Baker (1974), las malezas exhiben esta plasticidad para tener un genotipo de uso múltiple o general, lo que implica que un amplio rango de caracteres es exhibido dentro de un número limitado de genotipos. Las consecuencias de esta plasticidad en las especies vegetales se hace evidente en la variación del tamaño del individuo, el tiempo que transcurre entre diversas etapas del ciclo, la producción de semillas, la densidad y la cantidad, el tamaño relativo y distribución de raíces y hojas (Harper, 1990; Mortimer, 1996).

En cuanto a la densidad del falso alcanfor, a medida que los individuos fueron creciendo y atravesando los diferentes estados fenológicos, la mortalidad densodependiente produjo que unos pocos llegaran a la etapa reproductiva: sólo el 2% en relación a la densidad de plántulas o el 25% al considerar la de rosetas. Al respecto, los valores de la asignación reproductiva

(Ar) fueron la mitad de los calculados para la cohorte ($Ar\delta_1=1,5\%$ y $Ar\delta_2=17,9\%$ contra $Arc_1=3,34\%$ y $Arc_2=46\%$), lo que indicaría un efecto de la densidad. Venable & Levin (1985^b) indicaron en su trabajo un R^2 : 0,62 para la relación entre el número de capítulos por planta y la densidad. Por cierto, es de conocimiento para la mayoría de las especies vegetales que la fecundidad (producción de semillas) es un proceso influenciado por la densidad (Silvertown & Doust, 1997). Los valores mayores alcanzados para la cohorte se deben a que si bien el seguimiento también fue realizado en condiciones naturales, los individuos que la integraron fueron seleccionados por su arquitectura semejante lo cual podría haberles representado un cierto grado de ventaja, permitiendo que en mayor número llegaran al estado reproductivo.

Las curvas de supervivencia tanto para la población estructurada por densidades como para la cohorte presentaron la misma tendencia y coincidieron con la Tipo III de Deevey (1947). Estas curvas indicaron claramente que la fase más sensible y por ende que evidenció mayor mortalidad fue la de transición de plántula a roseta; además, la probabilidad de establecimiento (E) también reflejó esta característica: 7,8% y 7,25% para la población estructurada por densidades y para la cohorte, respectivamente. Con respecto a los resultados obtenidos por Venable & Levin (1985^b) para su lugar de origen, los valores de mortalidad tanto para los individuos provenientes de los aquenios con papus como los sin papus, son coincidentes con el patrón de comportamiento antes mencionado.

En cuanto a los componentes del sistema reproductivo del falso alcanfor, son destacables varios aspectos. Según Silvertown & Doust (1997), el tamaño de las plantas es particularmente sensible a las condiciones

ambientales locales, por ello es frecuente encontrar situaciones donde se presenten muchos individuos pero pequeños o bien pocos pero de mayor tamaño. La consecuencia de esta plasticidad es notablemente evidente en la producción de semillas. De esta forma, las plantas, que se desarrollan en condiciones adversas o emergen dentro de coberturas de follaje densos de plantas cultivables competitivas, pueden dar lugar a progenies de futuras poblaciones. Así, la cantidad de semillas está en relación al tamaño de la planta y es común que plantas más grandes o de más biomasa presenten un mayor número de las mismas (Harper, 1990; Mortimer, 1996). En este sentido para el falso alcanfor, la regresión entre tamaño (altura de los individuos) y número de capítulos fue altamente significativa (R^2 : 0,67; r : 0,82). No obstante, individuos de 10-15 cm de altura fructificaron y diseminaron (observación personal). Esto es consistente con lo indicado por Harper (1990) y Mortimer (1996), quienes mencionan que individuos con una biomasa muy reducida pueden reproducirse igual exitosamente.

Una de las características de las malezas es el éxito reproductivo y la alta producción de semillas. Al respecto, *H. latifolia* presentó un alto valor de éxito reproductivo del 84%, comparable con el registrado por Venable & Levin (1985^b) de 71%. En cuanto al número de aquenios también fue elevado: entre 2887 y 9390 por individuo para plantas de hasta 45 cm de altura y más de 45 cm, respectivamente (calculado a partir de la información de la Tabla N°8). Resultados más bajos, aproximadamente 3400 aquenios por individuo, fueron obtenidos por Venable & Levin (1985^b) para la especie en su lugar de origen. Para las provincias de Córdoba y San Luis el número de aquenios fue mucho mayor: un promedio de 20600 por individuo para Cantero & Bianco (1986) y entre 10000-20000 por individuo según Ulises *et al.* (2000).

En muchas de las especies dimórficas, los aquenios que predominan numéricamente son los con papus, provenientes de flores tubulosas del centro del disco y la mayor biomasa se registra en los aquenios sin papus, provenientes de flores liguladas marginales. El falso alcanfor obedece a esta generalidad tanto para los resultados de este trabajo como para los obtenidos en su lugar de origen (Venable & Levin, 1985^a) y en San Luis y Córdoba (Cantero & Bianco, 1986). Otras especies que comparten estas características son: *Crepis sancta* (L.) Bornm. (Imbert *et al.*, 1996; Imbert, 1999) y *Leontodon longirrostris* (Finch & PD Sell) Talavera (Ruiz de Clavijo, 2001).

Es de destacar el mantenimiento de las proporciones tanto de flores tubulosas/liguladas como las de aquenios con papus/sin papus, para los individuos de distintos tamaños del falso alcanfor. La relación de aquenios con papus/sin papus fue semejante a la encontrada por Venable & Levin (1985^a) en sus trabajos con *H. latifolia*, en promedio 2,6. El heteromorfismo somático permite un grado de sensibilidad en el ajuste de la proporción de formas que no se presenta en los polimorfismos genéticos. La proporción de formas puede ser cambiada directamente por influencia ambiental sobre los individuos parentales, también, la asignación de los recursos a los dos tipos de semilla puede ser sensible al cambio ambiental. Además, es posible algún control genético, de hecho la proporción flores tubulosas y liguladas en las compuestas puede ser cambiada por la selección. Sin embargo, en un heteromorfismo somático la proporción de, por ejemplo, flores liguladas y tubulosas producidos por un individuo proveniente de un aquenio con papus es la misma que las obtenidas por un individuo proveniente de un aquenio sin papus. Esto provee al heteromorfismo de un grado de protección contra

fuerzas repentinas selectivas que pueden temporalmente favorecer a una u otra forma (Harper, 1990).

En cuanto a la tabla de vida, se debe considerar que aunque no se partió del estadio de semilla (aquenio) la elevada producción de aquenios totales para la cohorte y la densidad de plántulas encontradas a campo, indican una alta pérdida de un estado a otro (ya sea por dormición y/o mortalidad, ver sección sobre germinación de aquenios).

Los parámetros de la población para la cohorte, derivados tanto de esta tabla como de valores de la estructura de la población a partir de la densidad por estado, indicaron una población en crecimiento. Las diferentes situaciones evaluadas presentaron valores altos para R_0 (λ) y r (216 y 5,37, respectivamente, Tabla N°10). Es interesante cómo al considerar individuos de mayor o menor tamaño, con sus implicancias (mayor-menor número de capítulos por planta y de aquenios por capítulo) y también la densidad, se obtienen resultados semejantes. Venable & Levin (1985^b) indicaron también que la especie en su trabajo se encontraba en crecimiento, sin embargo ellos distinguieron entre una cohorte proveniente de aquenios con papus ($\lambda=232$) y otra proveniente de aquenios sin papus ($\lambda=17-31$).

Los diferentes valores que podría tomar R_0 (λ) y las implicancias en la dinámica poblacional, se discuten en la sección sobre ciclo de vida, teniendo en consideración la información de las secciones sobre germinación y dinámica del banco de aquenios, con el fin de lograr una aproximación al comportamiento en condiciones naturales.



GERMINACIÓN DE AQUENIOS

5. GERMINACIÓN DE AQUENIOS.

5.1. Introducción.

El heteromorfismo de frutos parece estar limitado a especies exóticas-invasoras de vida relativamente corta, particularmente malezas (Harper, 1990). Esta producción de dos o más tipos de semillas o frutos es una estrategia reproductiva múltiple, típica de especies que crecen en hábitats cambiantes e impredecibles (Venable & Lawlor, 1980; Ruiz De Clavijo, 1995; Rocha, 1996).

Muchos de los ejemplos sobre este fenómeno se han encontrado en distintos grupos taxonómicos como las Compuestas, Chenopodiáceas, Crucíferas y Gramíneas (Koller & Roth, 1964; McDonough, 1975; Flint & Palmblad, 1978; McEvoy, 1984; Tanowitz *et al.*, 1987).

Un caso particular, dentro de la familia de las Compuestas, es el dimorfismo que es la producción de dos tipos de aquenios en el mismo individuo (Harper, 1990). Una tendencia observable es que los aquenios periféricos sean más grandes que los centrales y no tengan estructuras de dispersión tales como el pappus (Venable & Lawlor, 1980; McEvoy, 1984; Venable, 1985^a).

Estas diferenciaciones morfológicas están generalmente asociadas con diferencias en la habilidad de dispersión y en la dormición de la semilla. Algunos estudios fisiológicos han demostrado que los aquenios periféricos usualmente están asociados a una alta dormición y baja dispersión, mientras que los centrales muestran características inversas (Badcock, 1947; Baskin & Baskin, 1976; Venable & Lawlor, 1980; Olivieri & Berger, 1985; Venable, 1985^b; Rocha, 1996).

Esta división del esfuerzo reproductivo tiene implicancias ecológicas ya que los distintos descendientes pueden desarrollarse sobre un amplio rango de condiciones, lo que influye en la biología de la población (Imbert *et al.*, 1996; Imbert, 1999; Ruiz De Clavijo, 2005).

Estudios realizados por Venable & Levin (1985^a) acerca del dimorfismo en *H. latifolia* han indicado que los aquenios sin papus retardan la germinación debido a la presencia de dormición física impuesta por la resistencia del pericarpio. En estos aquenios la germinación es inhibida por la oscuridad y la profundidad. Por otra parte, Cantero & Bianco (1986) indican en su trabajo que una gran proporción de aquenios con papus germinó en los tratamientos con distintos tiempos de almacenaje y que los aquenios sin papus prácticamente no lo hicieron.

Por todo lo expuesto es de gran interés, para el conocimiento de la biología del falso alcanfor, estudiar algunas de las condiciones ambientales que controlan a cada tipo de aquenio. En base a ello, determinar la existencia de una doble estrategia permitiría dilucidar la forma en que el dimorfismo de aquenios contribuiría al éxito de la especie en un área.

El objetivo de esta sección del trabajo es estudiar experimentalmente los factores ambientales y fisiológicos que afectan la germinación de los aquenios con y sin papus.

Para ello, se plantea:

- ➔ Determinar el efecto de la edad de los aquenios sobre la germinación, a partir de distintos tiempos de almacenaje bajo condiciones controladas.

- Establecer el efecto de la sequía por medio de una simulación con polietilenglicol.
- Establecer el efecto de la profundidad de siembra sobre la germinación a campo.

5.2. Materiales y Métodos.

5.2.1. Obtención y procesamiento de muestras.

Los aquenios con y sin papus (Fig. N°30 y 31), utilizados para los ensayos que se detallan a continuación, fueron recolectados de plantas de los alrededores de la parcela ubicada en La Estación Ivanowsky (Fig. N°10).

Con el fin de obtener una muestra representativa de la población, los aquenios se recolectaron de diferentes partes de las plantas y de individuos de de distintas alturas (hasta 45 cm y más de 45 cm).

Los ensayos de laboratorio se realizaron con aquenios cosechados en el 2004 y la germinación a campo con los pertenecientes al 2006.

Todos los aquenios fueron almacenados en bolsas de papel, en condiciones de baja humedad y a una temperatura de aproximadamente 20°C, hasta el comienzo de los experimentos.

Previo a cada ensayo se determinó la viabilidad del pool de aquenios sobre el 10% de la muestra, con una solución de Cloruro de 2-3-5 trifeniltetrazolio (TTC) al 1% durante 2 horas a 28 °C (Standar procedure for Tetrazolium Testing, 2007).



Fig. N°30. Achenio con papus.



Fig. N°31. Achenio sin papus.

5.2.2. Germinación en laboratorio.

Para los diferentes ensayos que se plantean a continuación, los aquenios fueron previamente desinfectados con una solución de cloro comercial al 10% durante 3' y posteriormente enjuagados 3 veces con agua destilada esterilizada para eliminar el exceso de cloro.

Todo el material utilizado fue previamente esterilizado.

Los distintos ensayos concluyeron a los 60 días.

5.2.2.a. Efecto de las distintas edades de los aquenios.

Se realizaron 4 tratamientos considerando las distintas edades de los aquenios a partir de su recolección a campo:

- ⇒ Recién cosechados (0 día)
- ⇒ 60 días de cosechados
- ⇒ 120 días de cosechados
- ⇒ 180 días de cosechados

Estos tratamientos fueron realizados por separado para cada tipo de aquenio e incluyeron 6 réplicas.

Para cada tratamiento, se colocaron 25 aquenios por caja de Petri de 9 cm de diámetro, preparadas con papel de filtro sobre algodón humedecido con 5 ml de agua destilada esterilizada.

Los tratamientos se llevaron a cabo bajo condiciones semicontroladas de temperatura y humedad (24/26 °C de día y 14 /16 °C de noche; longitud del día 13,5 hs).

La germinación se consideró exitosa cuando se observó la presencia de una radícula de al menos 3 mm de longitud. Los conteos se hicieron día por medio.

Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje total de germinación, el porcentaje de germinación ponderado –PGP– (Reddy *et al.*, 1985) y el tiempo medio de germinación –TMG– (Reyes & Casal, 2002).

El PGP es un índice que otorga un peso máximo a los aquenios que germinan primero, disminuyendo la ponderación con el tiempo de germinación.

$$PGP = \frac{(t_{final} * n_1 + t_{final} - 1 * n_2 + t_{final} - 2 * n_3 + \dots + 1 * n_{final}) 100}{t_{final} * N}$$

Donde:

$n_1, n_2 \dots n_{final}$ = número de aquenios germinados el primero, segundo y días siguientes hasta el final del tratamiento.

$t_{final}, t_{final} - 1, \dots, 1$ = son los pesos (expresados como números de días) dados a los aquenios que germinan en diferentes momentos.

N = número total de aquenios puestos a germinar en cada caja de Petri.

Este índice se usó para expresar el grado de dormición de las semillas (Reddy *et al.*, 1985). Los mayores valores de PGP indican el menor grado de dormición.

El TMG fue calculado de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$TMG = \frac{N_1 T_1 + N_2 \dots + N_n T_n}{N_1 + N_2 \dots + N_n}$$

Donde:

N_1 es el número de aquenios que han germinado durante el tiempo T_1 ,

N_2 es el número que emergió entre el T_1 y el T_2 , etc.

5.2.2.b. Efecto de la sequía por medio de una simulación.

Para este ensayo, se consideró trabajar con diferentes potenciales osmóticos (Ψ_{os}) ya que afectan la humedad disponible para las semillas y pueden ser usados para simular gradientes de humedad (Kaye, 1999). Se utilizó polietilenglicol (PEG) con el fin de lograr soluciones de distinto Ψ_{os} .

Se llevaron a cabo 4 tratamientos de germinación en los siguientes niveles de Ψ_{os} :

- ⇒ Control: $\Psi_{os} = 0,00$ MPa (agua destilada)
- ⇒ PEG 1: $\Psi_{os} = - 0,08$ MPa
- ⇒ PEG 2: $\Psi_{os} = - 0,4$ MPa
- ⇒ PEG 3: $\Psi_{os} = - 0,8$ MPa

Para el cálculo de las cantidades de PEG 6000 utilizadas en cada tratamiento se utilizó la ecuación propuesta por Michel & Kaufmann (1973):

$$\Psi_{os} = - (1,18 \times 10^{-2}) C - (1,18 \times 10^{-4}) C^2 + (2,67 \times 10^{-4}) CT + (8,39 \times 10^{-7}) C^2 T$$

En la cual:

Ψ_{os} = potencial osmótico (MPa)

C = concentración (gramos de PEG 6000/litros de agua)

T = temperatura

En cada tratamiento se colocaron 25 achenios recién cosechados, por caja de Petri de 9 cm de diámetro sobre 3 hojas de papel de filtro humedecido con 5 ml de las distintas soluciones. Todas las soluciones se prepararon con agua destilada y esterilizada. Se realizaron 6 réplicas para cada tipo de achenio.

Las cajas de Petri fueron selladas con parafilm para evitar la evaporación del agua y de este modo no modificar los potenciales de las soluciones.

Los tratamientos se llevaron a cabo en cámara de cultivo (Bio-control, Modelo Ax-PAR) a $22^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ constante. Día por medio se contó el número de aquenios germinados.

Una vez por semana se cambiaron los papeles de filtro de todas las cajas y se eliminaron los aquenios germinados. Luego de agregarse nuevamente los 5 ml de cada solución se volvieron a sellar las cajas.

Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje total de germinación.

5.2.3. Germinación a campo.

El ensayo consistió en la siembra de envases con 25 aquenios cada uno, a distintos niveles de profundidad (**z**):

- ⇒ Subsuperficial
- ⇒ A 1 cm de profundidad
- ⇒ A 2 cm de profundidad

Los tratamientos se realizaron por separado para cada tipo de aquenio e incluyeron 40 réplicas.

Para cada tratamiento, los aquenios recién cosechados fueron mezclados con tierra homogeneizada y esterilizada proveniente del lugar de estudio y colocados en los envases.

Se utilizaron envases especialmente diseñados, los cuales consistieron en sobres de tela de nylon de 5 x 5 cm cuya malla tenía una abertura promedio de 1mm para impedir la pérdida de aquenios y la acción de algún depredador.

Los sobres con los aquenios fueron sembrados en bandejas de siembra (speedling), con celdas de 140 cm³ (Fig. N°32 y 33). Para su llenado se empleó tierra previamente esterilizada.

Para el registro de la germinación se efectuó un muestreo que consistió en la extracción de dos envases en forma aleatoria de cada uno de los tratamientos y para cada tipo de aquenio. Las extracciones se iniciaron 7 días después de la siembra y se repitieron cada tres días hasta el décimo muestreo, a partir del cual la frecuencia pasó a ser semanal.

La germinación se consideró exitosa cuando se observó la presencia de una radícula de al menos 3 mm de longitud. Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje total de germinación. El ensayo duró tres meses.

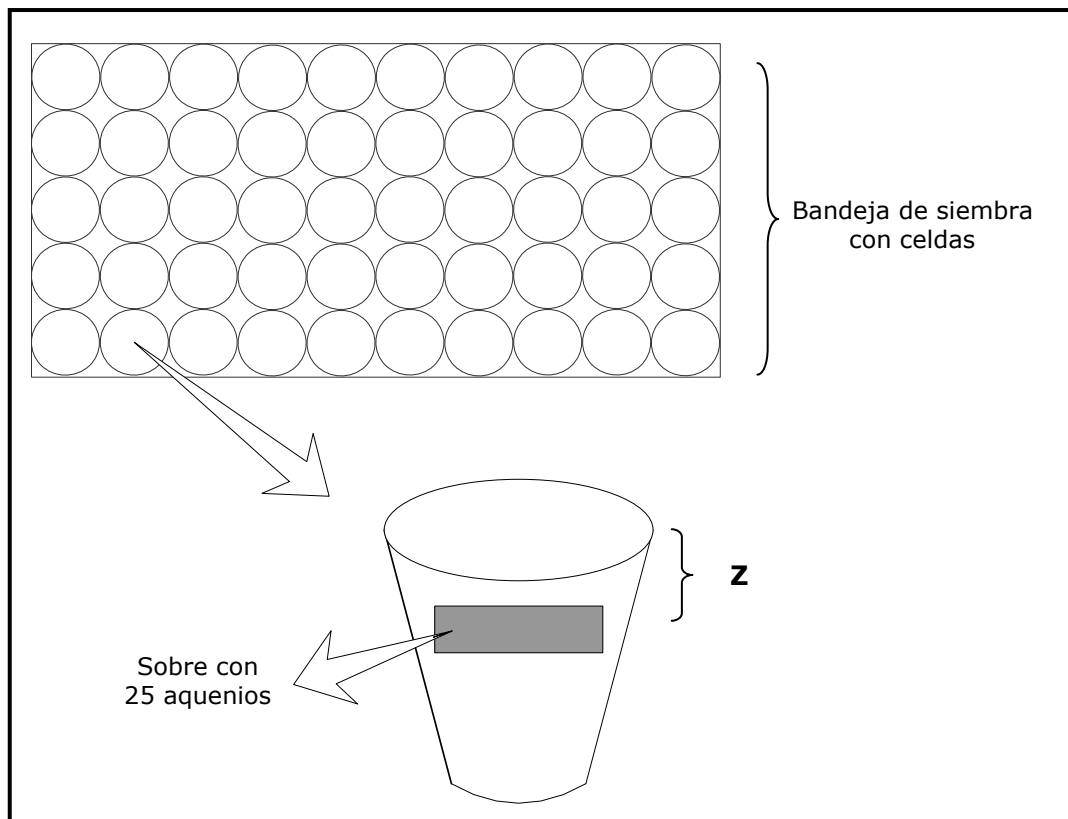


Fig. N°32. Disposición de los sobres con los aquenios a la profundidad del tratamiento (z), en cada celda de la bandeja.



Fig. N°33. Ensayo de germinación a campo.

Los aquenios sin papus no germinados se volvieron a sembrar y se dejaron hasta el año siguiente, momento en el cual fueron todos extraídos y se les determinó la viabilidad (al 10% del pool) con TTC (Standar procedure for Tetrazolium Testing, 2007).

El ensayo se realizó en el predio de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam).

5.2.4. Análisis estadísticos.

Los datos de porcentaje de germinación fueron transformados (Sokal & Rohlf, 1981) en: $W = \arcsen \sqrt{\frac{P}{100}}$ para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza (donde P es la variable).

La influencia del tiempo de almacenaje sobre la germinación fue analizada con ANOVA de dos factores. Se excluyó el tratamiento sin papus a 180 días de cosechados/ almacenados, debido a que no permitía cumplir con los supuestos, aún con los datos transformados.

Los valores promedios del porcentaje de germinación ponderado (PGP) y del tiempo medio de germinación (TMG) fueron usados para comparar las tasas de germinación y el grado de dormición de cada tipo de aquenio en los distintos tratamiento con un ANOVA de un factor.

El efecto de los diferentes potenciales osmóticos sobre la germinación de ambos tipos de aquenios fue analizado con ANOVA de un factor.

Los resultados de la influencia de la profundidad de entierro sobre la germinación a campo fueron analizados con ANOVA de un factor, sólo para los aquenios con papus, debido a que la germinación de los aquenios sin papus fue prácticamente nula.

En todos los ensayos para las diferencias entre las medias se usó el test de Tukey. Todos los análisis fueron realizados a un nivel de confianza de 0,05. Se usó el paquete estadístico *InfoStat versión 2008* (2008).

Para la determinación del intervalo de confianza de un porcentaje se utilizó la siguiente fórmula (Morales y Pino, 1982): $Sq_0 = \sqrt{\frac{p_0 q_0}{n}}$

Donde:

p_0 = proporción de aquenios que germinan

q_0 = proporción de aquenios que no germinan

n = número de aquenios

El cálculo se realizó a un nivel de confianza de 0,05.

5.3. Resultados.

5.3.1. Germinación en laboratorio.

5.3.1.a. Efecto de las distintas edades de los aquenios.

Ambos tipos de aquenios tuvieron viabilidad del 100% en todos los tratamientos.

No hubo interacción significativa entre tipos de aquenios y tiempos de almacenaje (0, 60 y 120 días) ($F=1,28$; $p=0,29$).

En cuanto a la germinación de los aquenios con papus y sin papus hubo diferencias significativas ($F=83,34$; $p<0,01$) (Tabla N°11).

Tabla N°11. Porcentaje final de germinación para cada tratamiento y ambos tipos de aquenios.

	<i>Tratamientos (días de almacenaje)</i>			
	0 días	60 días	120 días	180 días
Aquenios con papus	98 ±2,3 ^c	97 ±2,7 ^c	100 ^c	100 ^c
Aquenios sin papus	80 ±6,5 ^b	83 ±6,0 ^b	78 ±6,6 ^b	23 ±6,7 ^a

Medias con distintas letras (por fila y entre filas) muestran diferencias significativas a un $p<0,05$. (media± error estándar para un nivel α del 5%).

Los aquenios con papus germinaron más rápido en todos los tratamientos sin diferenciar las distintas edades, con un porcentaje final promedio del 98,5 % alcanzado en 11 días (Fig. N°34).

Por otra parte, los aquenios sin papus germinaron más lentamente. La germinación final promedio para los tres primeros tiempos de almacenaje fue de 80% a los 60 días a partir de la siembra (Fig. N°35).

El tratamiento de 180 días de almacenaje presentó un porcentaje de germinación mucho menor (Fig. N°35).

En la Fig. N°35 se indica la baja germinación (en promedio 8,2%) alcanzada por los aquenios sin papus a los 11 días.

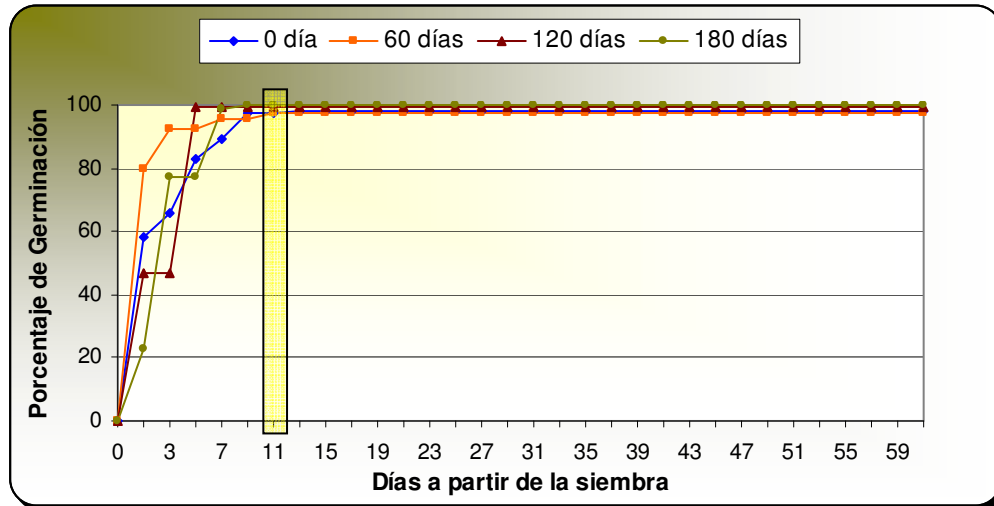


Fig. N°34. Aquenios con papus. Porcentaje de germinación acumulado para los distintos tiempos de almacenaje desde su cosecha.

La barra en amarillo indica el porcentaje de germinación alcanzado a los 11 días de iniciado el ensayo: 98,5% en promedio para todos los tratamientos.

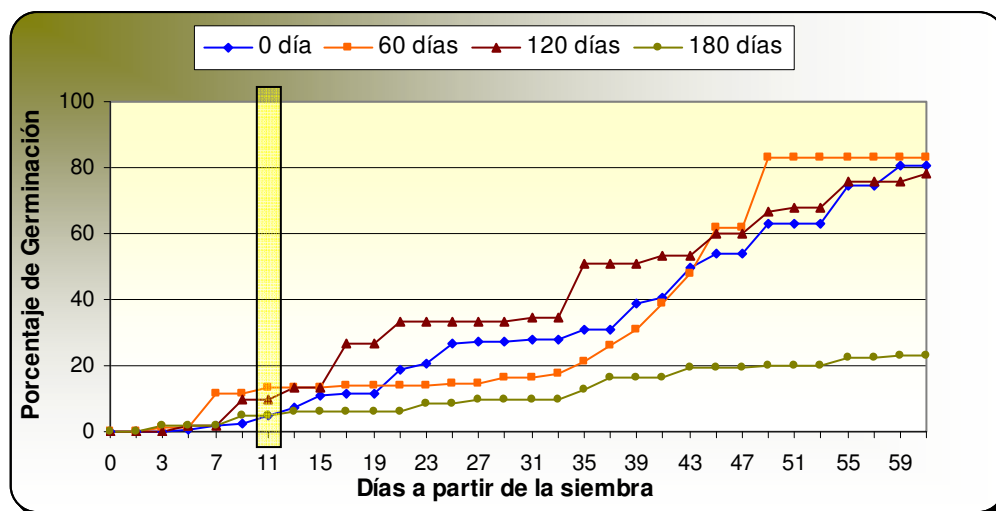


Fig. N°35. Aquenios sin papus. Porcentaje de germinación acumulado para los distintos tiempos de almacenaje desde su cosecha.

La barra en amarillo indica el porcentaje de germinación alcanzado a los 11 días de iniciado el ensayo: 5% (0 día), 13% (60 días), 10% (120 días) y 4,5% (180 días).

En cuanto al índice de porcentaje de germinación ponderado (PGP) y al tiempo medio de germinación (TMG), ambos tuvieron un comportamiento diferente para cada tipo de aquenio.

El PGP en los aquenios con papus presentó diferencias significativas ($F=16,32$; $p<0,001$) entre los distintos tratamientos, siendo el mayor valor para el de 180 días con un 90% (Tabla N°12). Sin embargo, en promedio los 4 tratamientos presentaron un valor de PGP de 82%.

El tiempo medio de germinación (TMG) también presentó diferencias significativas ($F=20,18$; $p<0,001$), fluctuando entre 1,2 días para el tratamiento a 180 días y 3,1 días para el de 120 días (Tabla N°12).

Para los aquenios sin papus, el PGP presentó diferencias significativas ($F=23,51$; $p<0,001$) entre los tratamientos y fue mucho menor, con un porcentaje promedio de 28% (Tabla N°12). El mayor porcentaje correspondió al tratamiento de 120 días y fue de 40,5%.

El TMG también presentó diferencias significativas ($F=38,21$; $p<0,001$). Sus valores fueron mayores que en los aquenios con papus, 29 días en promedio y presentaron un descenso en la cantidad de días a medida que aumentó el tiempo de almacenaje (Tabla N°12).

Para el caso particular del tratamiento de 180 días de almacenaje, el bajo porcentaje de germinación presentado en los aquenios de este ensayo hizo que el PGP alcanzara el menor valor que fue de 7,8%. El TMG alcanzó también un valor menor que fue de 18 días, debido a que los pocos aquenios germinados lo hicieron relativamente rápido (Tabla N°12).

Tabla N°12. Porcentaje de germinación ponderado -PGP- y Tiempo medio de germinación -TMG- para cada tratamiento y ambos tipos de aquenios.

	<i>Tratamientos (días de almacenaje)</i>			
	0 días	60 días	120 días	180 días
PGP c/p	77,38±2,3 ^a	85,07±1,5 ^b	75,49±1,8 ^a	90,10±0,7 ^c
PGP s/p	28,21±2,1 ^b	35,41±3,7 ^{bc}	40,49±3,2 ^c	7,8±2,44 ^a
TMG c/p	2,80±0,3 ^b	1,63±0,22 ^a	3,12±0,13 ^b	1,21±0,05 ^a
TMG s/p	38,90±0,95 ^d	34,16±2,07 ^c	27,72±1,38 ^b	18±1,2 ^a

Medias con distintas letras (por fila) muestran diferencias significativas a un $p < 0,05$.

(media ± error estándar para un nivel α del 5%).

c/p: con papus – s/p: sin papus

En la Fig. N°36 se muestra la tendencia del PGP y del TMG a lo largo del tiempo para cada tipo de aquenio.

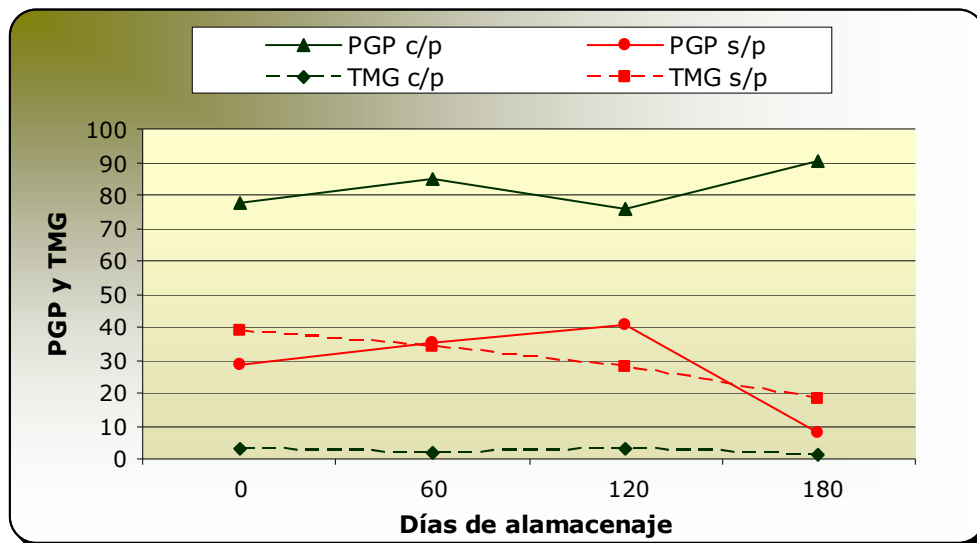


Fig. N°36. Porcentaje de germinación ponderado -PGP- y Tiempo medio de germinación -TMG- para cada tratamiento y ambos tipos de aquenios.

c/p: con papus – s/p: sin papus

En el caso de los aquenios con papus, los altos valores de PGP en todos los casos y los bajos de TMG, indican un grado limitado o nulo de dormición y una germinación casi inmediata.

Por otra parte, los aquenios sin papus presentan un aumento del PGP y una disminución del TMG lo que indica una disminución de la dormición y una menor cantidad de días para alcanzar la germinación media con el paso del tiempo. A los 180 días de almacenaje hay un aumento de la dormición.

En las Fig. N°37 y 38 se muestran aquenios con y sin papus en distintos momentos de germinación.

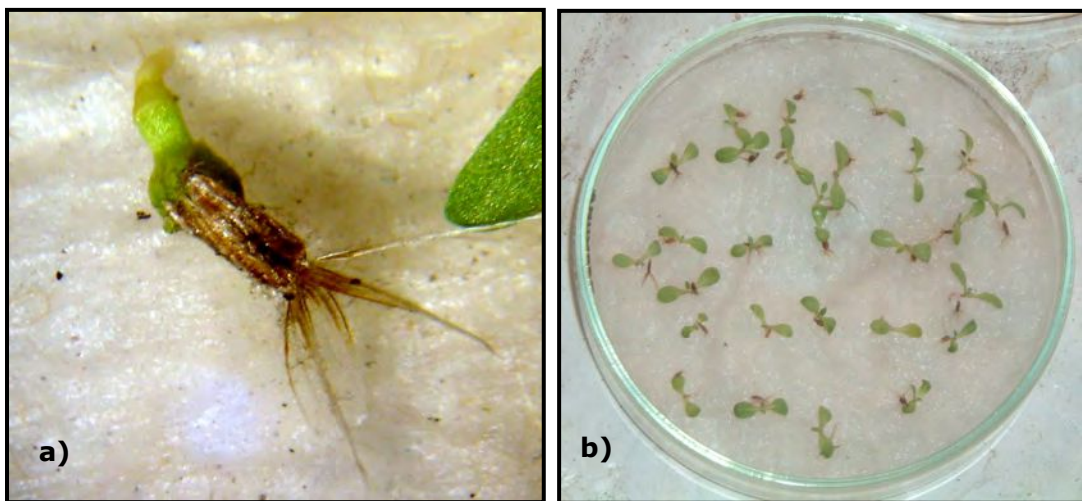


Fig. N°37. Germinación de aquenios con papus, a) aquenio germinado y b) aquenios en cotiledón.

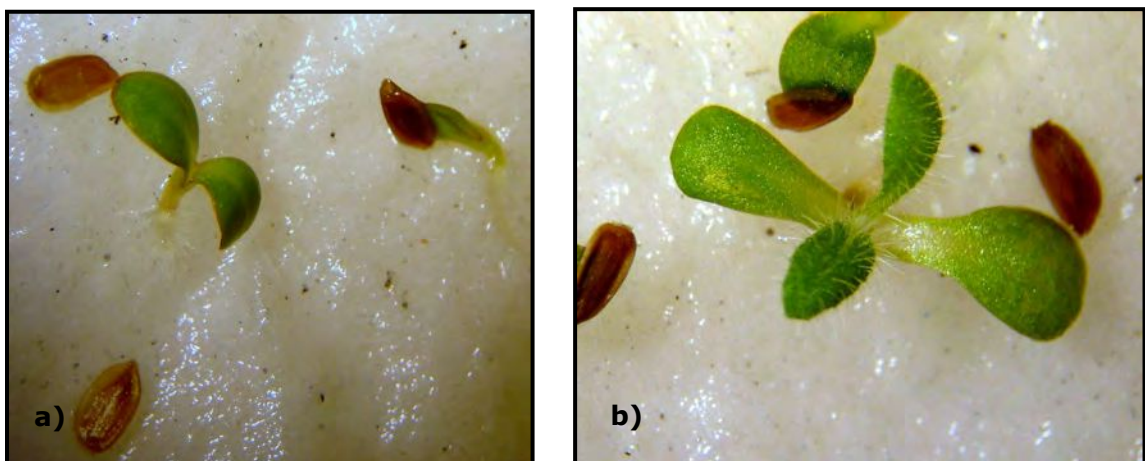


Fig. N°38. Germinación de aquenios sin papus, a) aquenio germinado y b) aquenios en cotiledón y dos primeras hojas con sus pelos.

5.3.1.b. Efecto de la sequía por medio de una simulación.

La viabilidad para ambos tipos de achenios fue del 100%.

Hubo diferencias significativas entre tratamientos con distintos Ψ_{os} para la germinación de achenios con y sin papus ($F=140,27$; $p<0,001$ y $F=57,61$; $p<0,001$, respectivamente) (Tabla N°13).

Tabla N°13. Porcentaje final de germinación para cada tratamiento y ambos tipos de achenios.

	<i>Tratamientos (Ψ_{os})</i>			
	0 MPa	-0,08 MPa	-0,4 MPa	-0,8 MPa
Achenios con papus	99 \pm 1,6 ^c	82 \pm 6,1 ^b	19,5 \pm 6,2 ^a	0
Achenios sin papus	85 \pm 5,8 ^b	24 \pm 6,8 ^a	0	0

Medias con distintas letras (por fila) muestran diferencias significativas a un $p<0,05$.
(media \pm error estándar para un nivel α del 5%).

A medida que el Ψ_{os} se hizo más negativo, el porcentaje de germinación para ambos tipos de achenios disminuyó y se retrasó en el tiempo.

Los achenios con papus germinaron con valores de Ψ_{os} de 0, -0,08 y -0,4 MPa, mientras que los achenios sin papus germinaron con Ψ_{os} de 0 y -0,08 MPa.

Para los achenios con papus, si bien los porcentajes finales de germinación para 0MPa y -0,08MPa fueron mayores al 80%, hubo diferencias en el tiempo en que se alcanzaron dichos valores. Se observó que el 80% de la germinación se alcanzó alrededor de los 5 días para un Ψ_{os} de 0 MPa y a los 21 días con -0,08 MPa (Fig. N°39).

En la Fig. N°39, se observan los valores de germinación de los achenios con papus a los 11 días en los distintos tratamientos: 98, 70, 9 y 0% a 0, -0,08, -0,4 y -0,8MPa, respectivamente.

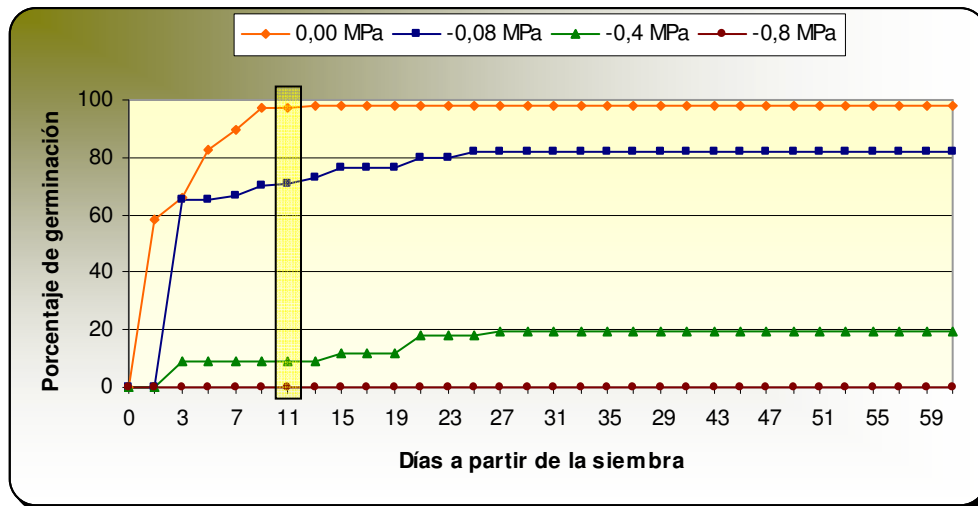


Fig. N°39. Aquenios con papus. Porcentaje de germinación acumulado a distintos potenciales osmóticos.

La barra en amarillo indica el porcentaje de germinación alcanzado a los 11 días de iniciado el ensayo.

Los distintos Ψ_{os} afectaron la germinación de los aquenios sin papus, germinando al final del ensayo solo un 24% a -0,08 MPa, mientras que el control (0Mpa) llegó a un 82% de germinación a los 60 días. Los Ψ_{os} de -0,4 MPa y -0,8 MPa inhibieron totalmente la germinación de los aquenios sin papus (Fig. N°40).

El inicio de la germinación de los aquenios sin papus con respecto a los con papus se retrasó 30 días.

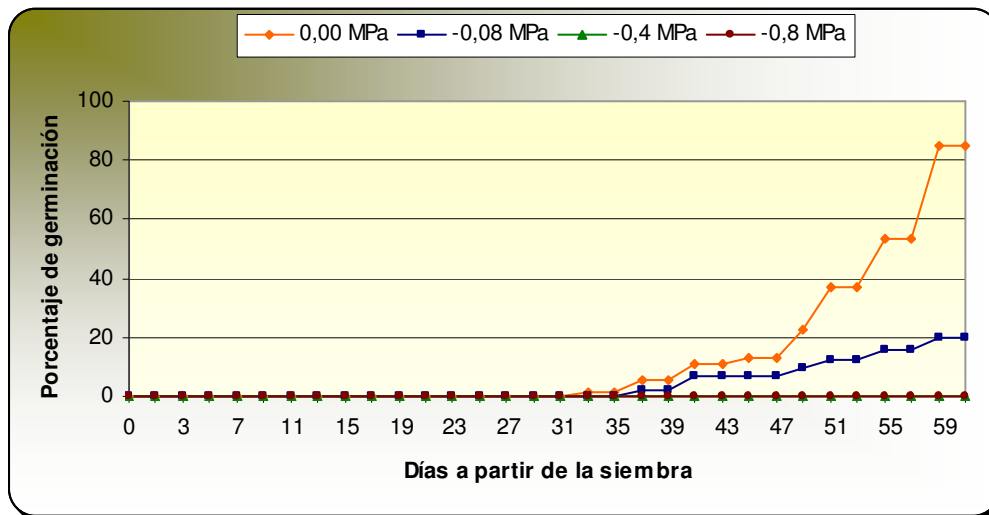


Fig. N°40. Aquenios sin papus. Porcentaje de germinación acumulado a distintos potenciales osmóticos.

5.3.2. Germinación a campo.

La viabilidad para ambos tipos de aquenios fue del 100%.

Hubo diferencias altamente significativas ($F=140,78$; $p<0,001$) en el porcentaje de germinación de los aquenios con papus para las diferentes profundidades de siembra. Los aquenios sembrados subsuperficialmente fueron los que presentaron el mayor porcentaje de germinación (Tabla N°14), dicho valor fue alcanzado a los 37 días de iniciado el ensayo.

Tabla N°14. Porcentaje final de germinación alcanzado por los aquenios con papus de *H. latifolia* a tres profundidades diferentes de siembra.

	<i>Tratamientos</i>		
	Subsuperficial	a 1 cm	a 2 cm
Aquenios con papus	67 ± 2,9 ^c	11 ± 1,9 ^b	2 ± 0,9 ^a
Aquenios sin papus	----	<1 %	

Medias con distintas letras muestran diferencias significativas a un $p<0,05$.
(media ± error estándar para un nivel α del 5%).

A los 11 días los aquenios del tratamiento subsuperficial alcanzaron un 12,5% de germinación (Fig. N°41). Los valores para los restantes tratamientos fueron 3% y 0,6%, a 1 y 2 cm de profundidad, respectivamente.

La germinación total de los aquenios sin papus fue menor del 1% (porcentaje en su mayor parte representado por los aquenios sembrados a 1 y 2 cm de profundidad).

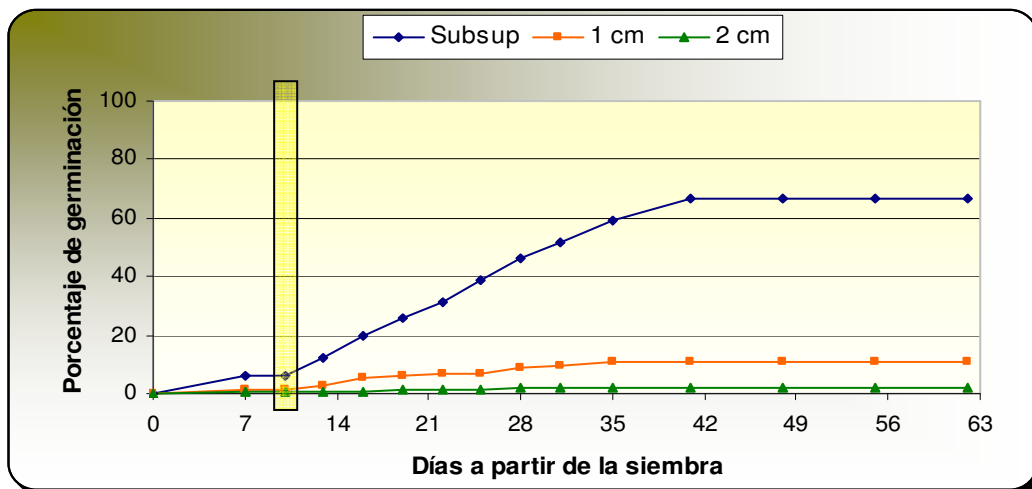


Fig. N°41. Aquenios con papus. Porcentaje de germinación acumulado a tres profundidades de siembra.

La barra en amarillo indica el porcentaje de germinación alcanzado a los 11 días de iniciado el ensayo.

Los aquenios sin papus que fueron extraídos al año siguiente estaban sin germinar y mantuvieron la viabilidad.

5.4. Discusión.

El patrón de germinación de *H. latifolia* es similar al de otras especies de compuestas con heteromorfismo. En general, el modelo está determinado por aquenios centrales que se dispersan y germinan inmediatamente bajo condiciones favorables y aquenios periféricos con escasa dispersión que germinan bajo condiciones más restringidas (Baskin & Baskin, 1976; Flint & Palmblad, 1978; Venable & Lawlor, 1980; Tanowitz *et al.*, 1987; Ruiz De Clavijo, 2001).

Además, este patrón también se corresponde con el presentado por la especie en trabajos previos, tanto en Texas (EEUU) como en Córdoba (Argentina) (Venable & Levin, 1985^a; Cantero & Bianco, 1986).

Las diferencias en cuanto al comportamiento de la germinación entre ambos tipos de aquenios conducen a una división del esfuerzo reproductivo entre dos estrategias (Harper, 1990).

De acuerdo con Venable (1985^a) y Venable & Levin (1985^a), los aquenios centrales, con papus, presentan una estrategia de *alto riesgo* ya que poseen una gran capacidad para germinar en un amplio rango de condiciones mientras que los aquenios periféricos, sin papus, conforman la estrategia de *bajo riesgo*, maximizando la probabilidad de establecimiento de las plántulas en detrimento del número de aquenios germinados.

Si bien es bastante discutida la relación entre la biomasa o tamaño de la semilla y la tasa de germinación, hay trabajos que mencionan la mayor velocidad de germinación o la formación de plántulas más vigorosas por parte de semillas con embriones de mayor masa (Weiss, 1980; Beneke *et al.*, 1993; Imbert *et al.*, 1996).

En el caso del falso alcanfor los aquenios con papus poseen menor biomasa total que los sin papus, 0,65 mg y 0,76 mg respectivamente.

Sin embargo, el embrión de los aquenios con papus representa el 58% de la masa, el pericarpio el 28% y el papus el 14% restante (Venable & Levin, 1985^a). Así, la importancia del embrión y el delgado pericarpio serían consistentes con los altos valores indicados para el porcentaje de germinación ponderado -PGP- (de 75,5% a 90,1%) para todas las edades y los bajos valores de tiempo medio de germinación -TMG- (entre 1,21 y 3,12 días). Esto explicaría el grado limitado o nulo de dormición y la germinación casi inmediata ante condiciones favorables.

Venable & Levin (1985^a y 1985^b) indican en sus trabajos que la germinación de los aquenios sin papus con pericarpio removido es más rápida y con un porcentaje mucho mayor (93,3% contra 46,7% sin remover). En éstos el embrión representa un 35% de la masa y el pericarpio el 65% restante. Así, ellos atribuyen esta diferencia a la dormición física debido al pericarpio más engrosado.

Los bajos valores de PGP y altos de TMG explican el elevado grado de dormición en estos aquenios. Además, es importante resaltar que los valores de PGP fueron aumentando con el tiempo de almacenamiento (de 28,21% a 40,5%) y los de TMG disminuyendo (de 38,9 a 27,7 días). Ambos índices dan cuenta de una pérdida gradual de la dormición con el paso del tiempo, durante los 4 meses posteriores a la cosecha.

En el caso particular del tratamiento a 180 días (6 meses de almacenaje), el bajo porcentaje de germinación alcanzado (23%) por los aquenios sin papus podría estar indicando un flujo entre distintos estados de dormición (dormición- no dormición). Además, se debe considerar que en el

ensayo a campo estos aquenios mantuvieron un 100% de viabilidad, al menos por un año.

Dentro de los trabajos sobre *H. latifolia* no existen aquellos que profundicen sobre este aspecto.

Al respecto, Baskin & Baskin (2004) indican que muchas de las semillas con dormición fisiológica no profunda, pasan a través de ciclos anuales de dormición- no dormición, exhibiendo una serie de cambios continuos en sus respuestas fisiológicas. Estas transiciones graduales podrían estar relacionadas a cambios en las propiedades de la membrana (Baskin & Baskin, 1985).

Estos autores definen este tipo de dormición a través de una serie de características que deben presentar las semillas. Uno de los rasgos importantes es que la germinación se vea favorecida por escarificación, que las semillas maduren después de almacenamiento en seco, que la estratificación a bajas o altas temperaturas pueda romper la dormición y que el embrión removido produzca plántulas normales. Algunas de estas características son también compartidas por las semillas que presentan dormición física.

Es interesante cómo a partir de su trabajo surgen algunas hipótesis que podrían explicar los resultados obtenidos en los aquenios sin papus. Por un lado sería posible que posean una combinación de dormición física (coberturas de la semilla impermeables al agua) y fisiológica; por otro, que sólo presenten dormición fisiológica, confundida o enmascarada con la física debido a que tienen algunas características en común.

Sería de interés realizar algunos ensayos para determinar si existe o no una combinación de ambas y de ser así, cuáles serían los factores que regulan los distintos estados del ciclo.

La respuesta diferente al "estrés hídrico", simulado con polietilenglicol (PEG), presentada en los aquenios sin papus se debería al grosor del pericarpio (Venable & Levin, 1985^a). Su impermeabilidad al agua dificulta la imbibición (Baskin & Baskin, 2004), situación que se agrava a potenciales más negativos. Estos resultados son semejantes a los obtenidos por Venable (1985^b) en aquenios de *H. latifolia* puestos a germinar en macetas, bajo diferentes condiciones de riego (riego regular y riego intercalado con diferentes períodos de sequía, seguido de riego regular). Si bien, se desconocen los potenciales osmóticos alcanzados en cada maceta, sus resultados han indicado que para los aquenios con papus, condiciones suficientes de humedad durante un corto período (2 días) alcanzan para iniciar su germinación. En cambio, los aquenios sin papus germinan en menor porcentaje sólo después de haber perdido su dormición y de haber pasado el período de sequía.

El ensayo de siembra a campo mostró que los aquenios con papus germinaron mejor a escasa profundidad. Resultados similares fueron encontrados por Venable & Levin (1985^a) para la especie en su lugar de origen, por Cantero & Bianco (1986) en Córdoba y por Ruiz De Clavijo (2001) para *Leontodon longirrostris* (Finch & P.D. Sell) Talavera, maleza anual con dimorfismo de aquenios. Por otra parte, la disminución de la germinación con la profundidad de siembra y el alto porcentaje de germinación en condiciones de laboratorio (98% de germinación con 13,5 hs de luz) permitiría inferir un comportamiento fotoblástico.

El bajo porcentaje de germinación alcanzado por estos aquenios a los 11 días (12,5%) sólo se aproximó al obtenido para potenciales osmóticos de -0,4 MPa (9%). Estos potenciales negativos son muy factibles de alcanzar en los

suelos arenosos del área de estudio y además, son consistentes con la información del balance hídrico (Fig. N°11, abril-mayo de 2006) para los meses del ensayo. La falta de humedad también se manifestó en el retraso de la germinación (37 días) y en el bajo porcentaje final alcanzado (67%) con respecto a los obtenidos bajo condiciones controladas (98,5% en 11 días). Asimismo, las primeras heladas de abril-mayo inhibieron la germinación (bajas temperaturas inhiben la germinación en ambos tipos de aquenios; Suárez, datos no publicados). A pesar de estas condiciones poco favorables, las escasas precipitaciones otoñales fueron suficientes para iniciar la germinación de los aquenios con papus (germinaron el 80% del total del ensayo, es decir considerando las 3 profundidades de siembra).

En cuanto a los aquenios sin papus, prácticamente no germinaron debido a la alta dormición, a la insuficiencia de agua como para iniciar la imbibición, a la mayor sensibilidad a potenciales osmóticos negativos y a la aparición de las primeras heladas. Venable & Levin (1985^a) y Cantero & Bianco (1986) encontraron una disminución en la germinación a mayor profundidad de siembra.

Por otra parte, Baskin & Baskin (1976) indicaron que los aquenios sin papus de *H. subaxillaris* (Lam.) Britt. & Rugby *var. subaxillaris*, retrasaron su germinación al menos hasta un año después de su dispersión. Esto es consistente con los resultados de este trabajo que muestran que los aquenios sin papus mantuvieron al 100% su viabilidad en condiciones de entierro luego de 1 año.

Es importante mencionar que en todos los ensayos, la germinación de los aquenios con papus de *H. latifolia* fue mayor y altamente sincronizada, resultados que tendrían implicancias en la fenología (Ruíz De Clavijo, 2001).

Los datos de seguimiento de la cohorte a campo mostraron que los individuos exhibieron un grado similar de desarrollo, floreciendo y fructificando casi en forma conjunta. Así, se asumiría que la población estaría conformada principalmente por plantas provenientes de estos aquenios. Por otro lado, en caso de condiciones adversas posteriores a la germinación, esta sincronización aumentaría el riesgo de mortandad de las plántulas. Frente a estas condiciones (sequías pronunciadas, aradas, pastoreo, herbicidas) la reserva de aquenios sin papus en el suelo debería incrementar la probabilidad de persistencia de la población (Lavorel *et al.*, 1994).

Cabe al menos considerar, si estas diferencias ecofisiológicas entre ambos aquenios se corresponden con diferencias genéticas. Al respecto, Gibson & Tomlinson (2002) no encontraron diferencias significativas en los niveles de diversidad genética entre ambos tipos de aquenios de *H. subaxillaris* (Lam.) Britt. & Rusby. Además, detectaron niveles importantes de endogamia y no se identificó ninguna relación entre el sistema de cruzamiento (fecundación) de las flores y la dispersión de los aquenios que producen, ni entre estos aquenios y el genotipo de las semillas que contienen.

Los resultados obtenidos, finalmente indican que ambas estrategias, *bajo-alto riego*, reducirían el efecto de la variabilidad espacio-temporal del ambiente sobre el éxito reproductivo y permitirían que esta especie colonice ambientes inestables y cambiantes, como las zonas agrícolas-ganaderas.



**DINÁMICA DEL BANCO
DE AQUENIOS**

6. DINÁMICA DEL BANCO DE AQUENIOS.

6.1. Introducción.

El comportamiento del banco de semilla y la dormición son ecológica y evolutivamente importantes en la dinámica poblacional de muchas especies (Fenner, 1985), ya que permiten explorar la complejidad del ambiente en un eje temporal (Venable & Lawlor, 1980; Schmidt & Lawlor, 1983).

En este sentido, permiten a las poblaciones mantener su variabilidad, resistir los períodos adversos y permanecer a través del tiempo (Baskin & Baskin, 1978; Templeton & Levin, 1979; Harper, 1990), de ahí su importancia en hábitats en donde los cambios de las condiciones físicas y ambientales son impredecibles (Venable & Brown, 1988; Bonis *et al.*, 1995).

Debido a la relevancia que han adquirido los estudios de banco de semillas, tanto a nivel poblacional como de comunidad, algunas revisiones actuales se han concentrado en los esquemas de clasificación de los tipos de bancos (Walck *et al.*, 2005; De Souza Maia *et al.*, 2006).

Thompson & Grime (1979) los clasificaron en transitorios y persistentes de acuerdo a si la semilla permanecía viable o no por más de un año.

Una versión modificada de esta clasificación (Bakker *et al.*, 1996; Thompson, 2000) dividió al banco en: transitorio -menos de un año de persistencia de las semillas-, persistente a corto plazo -de 1 hasta 5 años- y persistente a largo plazo -5 años o más-.

Poschlod & Jackel (1993) consideraron la dinámica estacional de la dispersión de semillas, su distribución en las capas del suelo y la persistencia a corto y largo plazo (Fig. N°42).

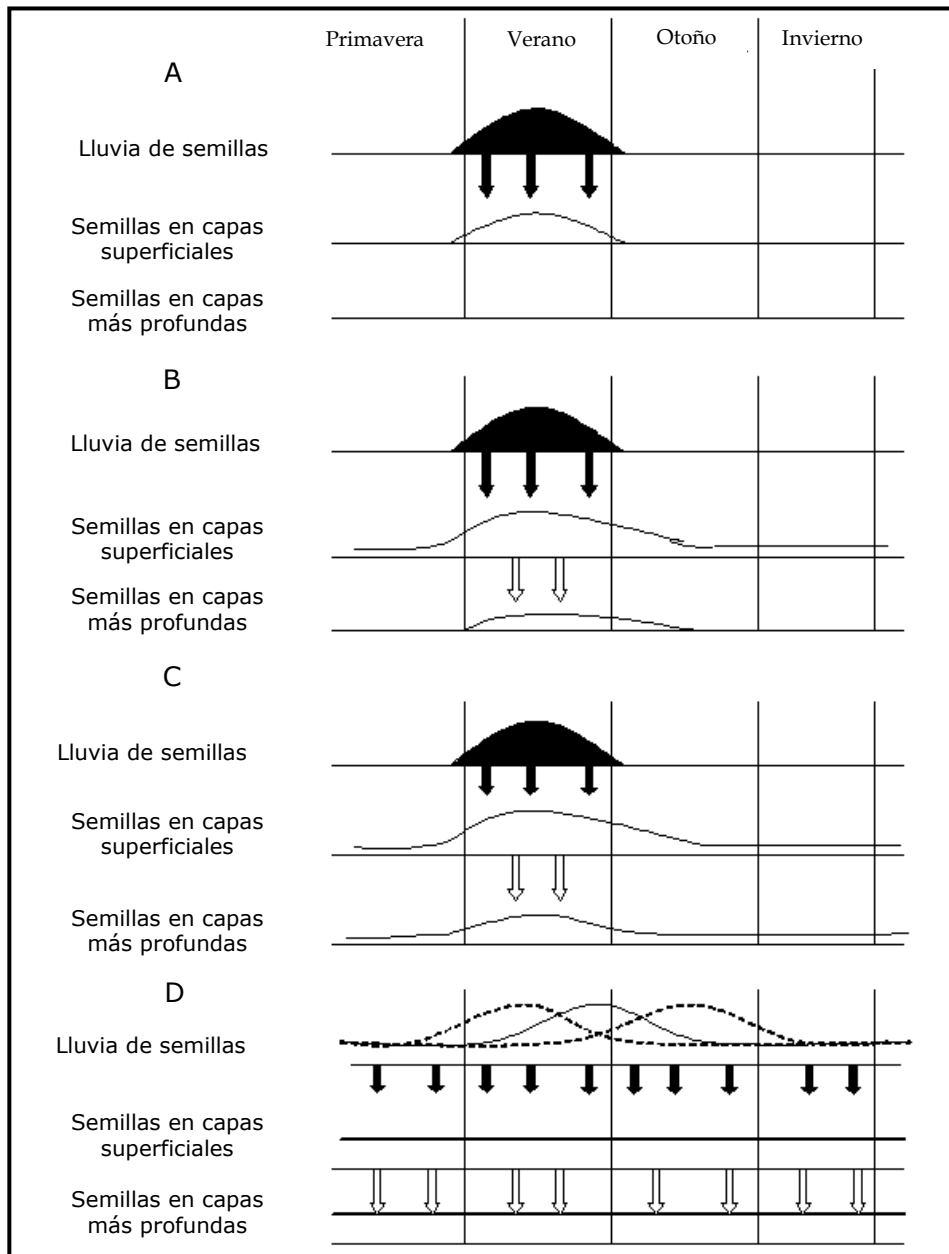


Fig. N°42. Esquema del banco de semillas (Transitorio: A y B, Persistente: C y D) de acuerdo a Poschlod & Jackel (1993).

Así, subdividieron la categoría de transitorio y persistente en 2 subtipos cada una:

Transitorio tipo A: semillas que se encuentran en la parte superficial del suelo durante un corto periodo después de la lluvia de semillas (persisten menos de 1 año).

Transitorio tipo B: semillas que se encuentran en las capas superficiales del suelo todo el año y algunas a mayor profundidad, con un pico después de la lluvia de semillas (persisten por 1 o 2 años).

Persistente tipo C: muchas semillas en la superficie del suelo y algunas en las capas más profundas todo el año, con un pico después de la lluvia de semillas en la capa superficial y uno mucho menor en las capas inferiores (persisten por algunos años a décadas).

Persistente tipo D: semillas tanto en las capas superiores e inferiores del suelo todo el año y sin picos marcados después de la lluvia de semillas (persisten varias décadas).

En relación a los sistemas agrícolas-ganaderos, el banco de semillas de las malezas tiene implicancias ecológicas determinantes tanto para su renovación en áreas cultivables como para su restablecimiento post-disturbio en sistemas naturales y seminaturales (Cavers & Benoit, 1989; Bianco *et al.*, 2000).

De acuerdo a Bianco *et al.* (2000) el 95% de las semillas enterradas en áreas cultivadas del centro de la Argentina provienen de malezas anuales, solamente un 4% corresponden a perennes y el resto a bianuales.

En esta sección del trabajo se pretende establecer el "tipo de banco" de *H. latifolia* y explicar su dinámica temporal, teniendo en consideración la fenología de la especie y la ecología de la germinación.

Para ello, se plantean los siguientes objetivos:

- ➔ Cuantificar el tamaño o densidad del banco.

- Determinar la viabilidad y el potencial de regeneración, o sea, la capacidad de germinar.

6.2. Materiales y Métodos.

6.2.1. Obtención y procesamiento de muestras.

Las muestras de suelo fueron tomadas de la parcela ubicada en La Estación Ivanowsky (Fig. N°10).

Se realizaron 7 muestreos desde noviembre de 2003 hasta septiembre de 2005 que correspondieron a los siguientes momentos:

- ⇒ Antes de la incorporación de nuevos achenios (noviembre)
- ⇒ Diseminación de achenios (marzo-abril)
- ⇒ Pos-incorporación de achenios al suelo (mayo-julio-septiembre)

En cada uno de ellos se tomaron 24 muestras de suelo al azar con un cilindro de 6 cm de diámetro x 6 cm de profundidad, incluida la broza (Morici *et al.*, 2000).

Cada una de estas muestras fue secada al aire, tratada con 500 ml de una solución de hexametáfosfato de sodio al 2,5% (Malone, 1967), separadas mediante tamiz de malla N° 20 (0,991 mm) y 60 (0,246 mm) y secadas en estufa a 35 °C.

6.2.2. Determinación del tamaño – densidad del banco.

Los achenios de cada muestra fueron reconocidos con lupa binocular (Olimpus SZ30), extraídos con pinza histológica y diferenciados en: sanos (con posibilidades de germinar) y dañados (sin posibilidades de germinar). Se consideraron achenios dañados a todos aquellos rotos, anteriormente germinados, vacíos o muertos (achenios enteros que al ejercer presión se notaron blandos) (Ball & Miller, 1990).

Los datos (número de aqenios/muestra) se expresaron como número de aqenios/m², en 6 cm de suelo.

Los aqenios se colocaron en sobres de papel y se almacenaron en condiciones de baja humedad y a una temperatura de aproximadamente 20°C, para realizar el test de viabilidad y evaluar el banco germinable.

6.2.3. Banco germinable y viabilidad.

Del total de aqenios identificados en cada muestreo se utilizó el 90% para germinación y el porcentaje restante para viabilidad.

6.2.3.a. Banco germinable.

Los aqenios de cada muestreo fueron desinfectados con una solución de cloro comercial al 10% durante 3' y posteriormente enjuagados 3 veces con agua destilada esterilizada para eliminar el exceso de cloro. Luego se colocaron a germinar en cajas de Petri de 9 cm de diámetro, preparadas con papel de filtro sobre algodón humedecido con 5 ml de agua destilada y esterilizada. Todo el material utilizado fue previamente esterilizado.

Los ensayos se llevaron a cabo bajo condiciones semicontroladas de temperatura y humedad (24/26 °C de día y 14/16 °C de noche; longitud del día 13,5 hs).

La germinación se consideró exitosa cuando se observó la presencia de una radícula de al menos 3 mm de longitud. Los conteos se hicieron día por medio. Los distintos ensayos concluyeron a los 60 días.

Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje total de germinación.

6.2.3.b. Viabilidad de los aqenios.

La viabilidad fue determinada con una solución de Cloruro de 2-3-5 trifeniltetrazolio (TTC) al 1% durante 2 horas a 28 °C (Standar procedure for Tetrazolium Testing, 2007).

El embrión se consideró viable cuando presentó una tinción fucsia prácticamente en su totalidad (Mennan & Zandstra, 2006). Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje total de viabilidad.

6.2.4. Análisis estadísticos.

Los datos de densidad del banco de aqenios fueron transformados (Sokal & Rohlf, 1981) en: $W = \sqrt{P+1}$ para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza (donde P es la variable). Luego fueron analizados con ANOVA de un factor y para las diferencias entre las medias se usó el test de Tukey.

Para los datos de banco germinable y viabilidad se usó la prueba de Kruskal- Wallis (Sokal & Rohlf, 1981). Esta prueba no paramétrica es análoga al ANOVA con los datos reemplazados por categorías o rangos. Para las diferencias entre las medianas se usó el test de Dunn debido a que permite realizar comparaciones múltiples cuando los tamaños de las muestras de los distintos tratamientos son diferentes.

Todos los análisis fueron realizados a un nivel de confianza de 0,05. Se usó el paquete estadístico *InfoStat versión 2008* (2008).

Para la determinación del intervalo de confianza de un porcentaje se

utilizó la siguiente fórmula (Morales y Pino, 1982): $Sq_0 = \sqrt{\frac{p^0 \cdot q^0}{n}}$

Donde:

p_0 = proporción de achenios que germinan o viables

q_0 = proporción de achenios que no germinan o no viables

n = número de achenios

El cálculo se realizó a un nivel de confianza de 0,05.

6.3. Resultados.

6.3.1. Densidad del banco.

El banco estuvo representado casi en su totalidad por aquenios sin papus. Sólo en los dos muestreos correspondientes al período de diseminación y post-diseminación (marzo-abril 2004-2005) se encontró un bajo porcentaje (14% del total) de aquenios con papus.

Con respecto a las densidades de aquenios sin papus hubo diferencias significativas entre los distintos muestreos ($F=5,62$; $p<0,001$) (Fig. N°43).

La menor densidad de aquenios en el banco se registró en noviembre de 2004 (427 ± 148 aquenios/m²) y la mayor en marzo de 2005 (2431 ± 428 aquenios/m²).

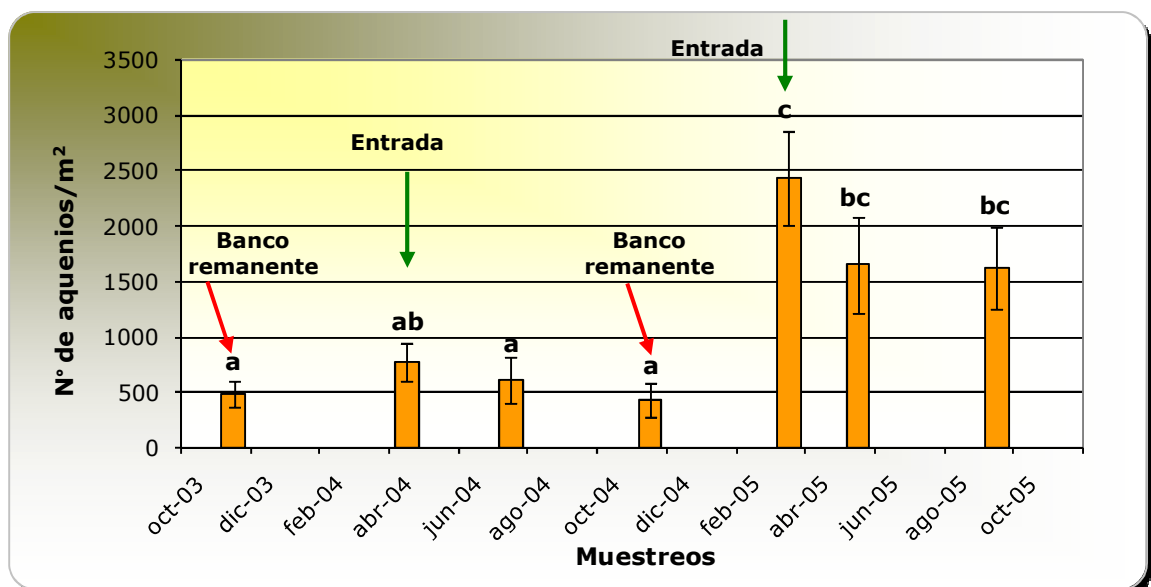


Fig. N°43. Densidad promedio de aquenios sin papus para cada uno de los muestreos.

Medias (\pm error estándar) con distintas letras muestran diferencias significativas a un $p<0,05$.

Entrada de aquenios \rightarrow ; Banco remanente \rightarrow

Los aquenios presentes en el banco en los meses de noviembre de 2003 y 2004 correspondieron a los incorporados en marzo-abril de esos mismos años y/o pertenecientes a años anteriores (remanentes) (Fig. N°43, flechas rojas). Los muestreos realizados en abril de 2004 y marzo de 2005 representaron la entrada a partir de la lluvia de aquenios (Fig. N°43, flechas verdes).

En cuanto a los aquenios con/sin papus dañados, sus densidades variaron entre 4600 aquenios/m² para los meses de noviembre y 8961 aquenios/m² para los meses de marzo-abril.

En promedio, en cada muestreo el 78% \pm 3,9 del total correspondió a los aquenios con papus (Fig. N°44). En los muestreos próximos a la diseminación/post-diseminación estos aquenios se encontraron ya germinados y a medida que los muestreos se distanciaron de estas fechas, rotos o muertos (muy blandos).

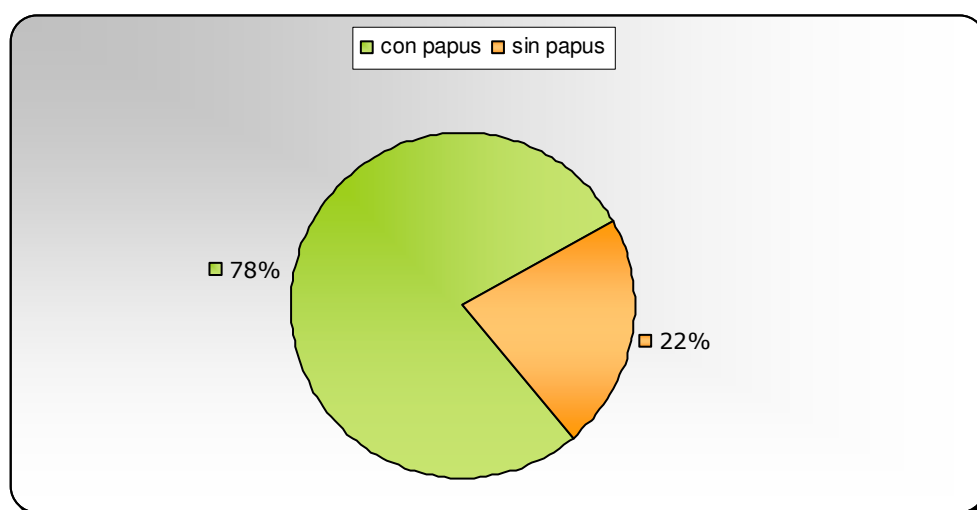


Fig. N°44. Contribución porcentual aproximada de cada tipo de aquenio al total de dañados (rotos, anteriormente germinados, vacíos-muertos) en los distintos muestreos.

Los aquenios sin papus dañados (el restante $22\% \pm 3,9$) (Fig. N°44) se encontraron muertos (muy blandos) o rotos y en menor cantidad presentaron signos de depredación.

Al considerar el total de aquenios sin papus (sanos-dañados) de los distintos muestreos, los aquenios dañados representaron en promedio el $66\% \pm 7,9$ (Fig.N°45). Para el banco remanente (noviembre), la entrada de aquenios (marzo-abril) y la post-diseminación (julio), el porcentaje de aquenios dañados sin papus fue $72 \pm 8,1$, $54 \pm 9,1$ y $76\% \pm 6,4$, respectivamente.

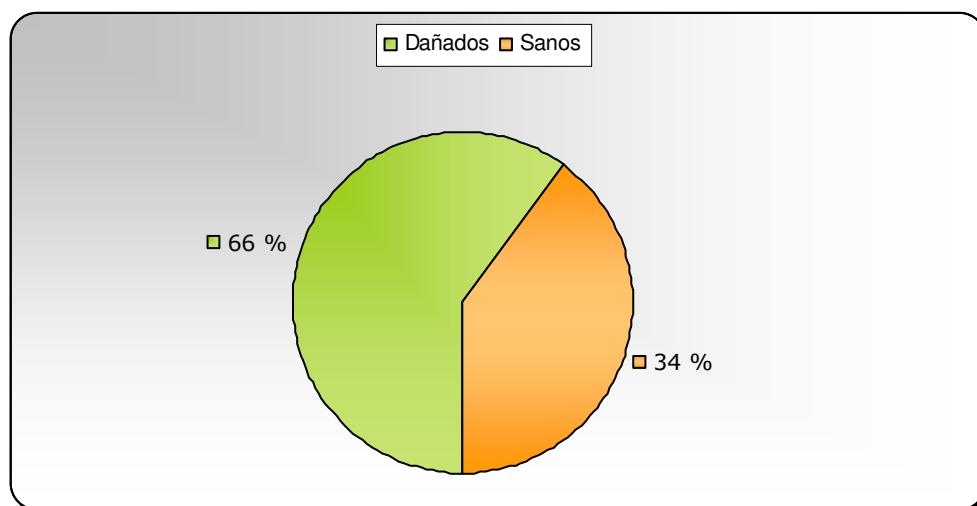


Fig. N°45. Contribución porcentual aproximada de aquenios sanos y dañados al total de aquenios sin papus, en los distintos muestreos.

6.3.2. Banco germinable y viabilidad.

El análisis del banco germinable mostró diferencias significativas ($H=14,462$; $p<0,05$) entre los porcentajes de germinación (Tabla N°15). Se debe remarcar que el análisis estadístico fue realizado con un test no paramétrico que reemplaza datos por categorías o rangos, siendo el rango

intermedio de una gran amplitud (32%-70%). Si bien estadísticamente no tiene significancia, los diferentes porcentajes presentados principalmente en el momento de entrada al banco se discuten posteriormente desde la significancia biológica.

El menor porcentaje de germinación correspondió al banco muestreado en julio de 2004 (23%) y el mayor, al registrado a partir de las muestras de septiembre de 2005 (84%).

Los aquenios con papus encontrados en los muestreos de marzo-abril de ambos años presentaron un 100% de germinación.

Tabla N°15. Porcentaje final de germinación y viabilidad de los aquenios sin papus para cada fecha de muestreo.

	<i>Fechas de muestreo</i>						
	Nov. 2003	Abril 2004	Julio 2004	Nov. 2004	Marzo 2005	Mayo 2005	Sep. 2005
Germinación	70	64	23	59	32	54	84
	±21,5 ^{ab}	±13,1 ^{ab}	±13,4 ^a	±19,2 ^{ab}	±7,1 ^{ab}	±9,5 ^{ab}	±7,1 ^b
Viabilidad	79	80	80	69	80	78	83
	±19,3 ^a	±29,6 ^a	±35 ^a	±37 ^a	±20,2 ^a	±27 ^a	±23,2 ^a

Medias con distintas letras (por fila) muestran diferencias significativas a un $p < 0,05$.
(media ± error estándar para un nivel α del 5%).

En cuanto al porcentaje de viabilidad no hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($H=2,633$; $p=0,853$) y fue en promedio del 78% (Tabla N°15).

6.4. Discusión.

La dinámica del banco está determinada por los ingresos a partir de la lluvia de semillas, provenientes de la dispersión local o de fuentes distantes y los egresos que se producen por la germinación, la depredación y la muerte fisiológica por senescencia natural (Simpson *et al.*, 1989; Harper, 1990). El heteromorfismo de frutos influye también en el tamaño del banco, tanto dentro del mismo año como entre años (Venable & Levin, 1985^a y 1985^b; Venable *et al.*, 1987; Venable *et al.*, 1995; Mandák & Pysek, 2001).

En el falso alcanfor la dinámica del banco puede explicarse a partir de las estrategias contrastantes y complementarias que exhiben sus frutos en cuanto a dispersión y germinación.

Ambos tipos de aquenios maduran a fines de verano- principios de otoño. Los primeros en dispersar son los que poseen papus y germinan tan pronto como las condiciones ambientales son las apropiadas. Los sin papus caen cerca de la planta madre y su pericarpio engrosado y dormición restringen la germinación. Resultados semejantes se han encontrado para esta especie en su lugar de origen (Venable & Levin, 1985^a y 1985^b) y en otras compuestas como *Senecio jacobaea* L. (McEvoy, 1984), *Tragopogon dubius* Scop. (Maxwell *et al.*, 1994), *Catananche lutea* L. (Ruiz de Clavijo, 1995) y *Leontodon longirrostris* (Finch & P.D. Sell) Talavera (Ruiz De Clavijo, 2001).

En cuanto a la entrada al banco a partir de la lluvia de aquenios la mayor densidad, para cada año, fue coincidente con este momento. Sin embargo, es de destacar que las densidades registradas durante el segundo año fueron mayores (766 aquenios/m² para 2004 y 2431 aquenios/m² para 2005). Al respecto, existen trabajos que indican que las semillas de malezas

en el suelo pueden incrementar muy rápidamente de un año a otro (Edwards, 1980; Menges, 1987). Además, las condiciones ambientales que acompañaron los estados de floración-fructificación del 2005 fueron más favorables que las del año anterior (Fig. N°11). Diversos estudios en especies anuales parecen indicar que la variación en la fecundidad (número de semillas) está estrechamente correlacionada con la variación en el tamaño de las plantas (Solbrig & Solbrig, 1984; Harper, 1990; Mortimer, 1996; Bazzaz *et al.*, 2000). Por otra parte, la heterogeneidad ambiental a una escala fina, dentro de la población y las interacciones competitivas conducen a desigualdades en la distribución de recursos causando jerarquías demográficas (Edwards, 1980; Weiner & Solbrig, 1984; Venable & Brown, 1988; Venable, 1989). En consecuencia, las condiciones ambientales que acompañaron el estado fenológico reproductivo influyeron en la producción de semillas, incrementando la lluvia de aquenios en el año 2005.

Cantero & Bianco (1986) cuantificaron el banco para esta especie en un potrero abandonado en provincia de Córdoba y encontraron muy altas densidades, aproximadamente $3,27 \times 10^8$ /ha, en los primeros 20 cm de suelo, principalmente de aquenios sin papus. Las densidades encontradas para esta especie en el área de estudio fueron menores, sin embargo existen dificultades al hacer comparaciones debido a que tanto los ambientes muestreados (pastizal degradado vs. parcela ubicada en un camino vecinal, altamente disturbado) como la metodología considerada (20 muestras en un solo momento desconocido y a 20 cm de profundidad vs. 24 muestras en distintos momentos y a 6 cm) fueron diferentes.

En cuanto a la presencia de ambos tipos de aquenios en el banco, los aquenios con papus se registraron únicamente en el momento de la

diseminación y post-diseminación de los frutos. Su alta germinación (100%) y las elevadas densidades de plántulas (1415 plántulas/m², 2004) observadas en el campo en ese periodo (abril-mayo) se corresponden con la rápida germinación presentada por este tipo de aquenio, bajo cualquiera de las condiciones analizadas en los ensayos de germinación. Por otro lado, los aquenios sin papus estuvieron presentes a lo largo de todos los muestreos. Estos resultados coinciden con los encontrados por Venable & Levin (1985^b) en un ensayo a campo en el cual la densidad de aquenios con papus decayó mucho más rápido luego de la entrada, durante el periodo de mayor germinación.

La supervivencia de las semillas en el suelo no depende simplemente de evitar la germinación por dormición o quiescencia sino que depende de la preservación de la viabilidad (Murdoch & Ellis, 2000; Mandák & Pysek, 2001). Previo a la muerte se produce una disminución en muchos aspectos del funcionamiento potencial de las semillas, siendo uno de los primeros la tasa de germinación (Murdoch & Ellis, 2000). En el falso alcanfor la viabilidad de los aquenios no disminuyó (78% en promedio) durante las épocas de muestreo. Esta característica también se ha indicado para *Atriplex sagittata* Borkh. y otras especies heteromórficas de la familia Chenopodiaceae (Philipupillai & Ungar, 1984; Wertis & Ungar, 1986; Mandák & Pysek, 2001), permitiéndoles responder rápidamente ante disturbios frecuentes.

De acuerdo con los datos obtenidos en el ensayo de germinación a campo, los aquenios sin papus tienen una viabilidad del 100% durante al menos 1 año. En ensayos complementarios de ambos tipos de aquenios almacenados durante 4 y 6 años la viabilidad fue nula en todos los casos (Suárez, datos no publicados). De acuerdo con Thompson (2000), la

longevidad bajo condiciones de almacenamiento en laboratorio puede resultar limitante para predecir la persistencia en el suelo. Sin embargo, este autor también hace referencia a que los embriones de semillas más duras pueden mantener su viabilidad tanto en condiciones de laboratorio como en el suelo. Debido a que el principal interés radica en establecer la persistencia de los aquenios sin papus (con pericarpio engrosado), a partir de la información se puede afirmar que la longevidad de éstos en el banco es de más de 1 año y menos de 4 años. Consistente con estos resultados, Ulises *et al.* (2000) mencionan en su trabajo que los aquenios pueden permanecer viables durante 2 o 3 años.

El mantenimiento de la viabilidad y la baja persistencia, durante las épocas muestreadas, revelan que la dinámica del banco está condicionada por el ingreso de aquenios a partir de la lluvia de semillas y que además está constituido por aquenios recientes.

Con respecto al mayor porcentaje de germinación detectado en abril de 2004 (64%) en relación al de marzo de 2005 (32%), se puede indicar que las condiciones ambientales que acompañaron las últimas etapas del ciclo de la especie para el primer año fueron menos favorables con déficit hídrico debido a la evapotranspiración (Fig. N°11). En consecuencia, en abril de 2004 muchos más aquenios provenientes de años anteriores serían los que habrían germinado. En el 2005 las condiciones ambientales más favorables permitieron que una mayor cantidad de semillas ingresaran al banco y la germinación se diluyera en los primeros muestreos por los aquenios nuevos con elevada dormición.

En general, la variabilidad en los porcentajes de germinación estaría evidenciando los diferentes grados de dormición presentes en el banco (Baskin

& Baskin, 1985). Venable & Levin, (1985^b) registraron en un experimento con una población natural que el 66% de los aquenios sin papus que sobrevivieron 1 año enterrados, germinaron en condiciones experimentales bajo un ambiente favorable.

Las pérdidas o egresos de semillas desde el banco pueden ser por decaimiento (muerte), depredación o descomposición por hongos y germinación (Simpson *et al.*, 1989; Harper, 1990; Acosta & Agüero, 2001; Mandák & Pysek, 2001). La depredación puede constituir uno de los factores más importantes, en especial sobre semillas más grandes, presumiblemente a causa de su fuente rica en energía o porque éstas son más visibles para los depredadores (Louda, 1989; Simpson *et al.*, 1989). Sin embargo, algunos estudios sugieren que la germinación es la causa primaria de pérdidas en el banco (Zorner *et al.*, 1984; Fenner, 1985). En este aspecto, para el falso alcanfor las pérdidas mayores fueron para los aquenios con papus (78%) y el principal factor la germinación. En el caso de los aquenios sin papus (22% del total y 66% de los aquenios sin papus), los principales factores fueron la muerte natural, los patógenos y la depredación.

En cuanto al tipo de banco y el ciclo de vida, las plantas anuales frecuentemente presentan un banco de semillas persistente debido a que su supervivencia depende del éxito a partir de su regeneración (Harper, 1990). Este tipo de banco es dinámico y contiene semillas de varios niveles o grados de dormición (Baskin & Baskin, 1985). Para especies heteromórficas la clasificación puede ser bastante más compleja ya que entran en juego las características de los distintos tipos de frutos (Philipupillai & Ungar, 1984; Wertis & Ungar, 1986; Mandák & Pysek, 2001).

El falso alcanfor presenta, de acuerdo a todo lo expuesto, dos tipos de estrategias en el banco de semilla. Los aquenios con papus se encuentran en la parte superficial del suelo durante un corto periodo después de la lluvia de semillas, germinando rápidamente (persisten menos de 1 año). Estos forman un banco *transitorio* (Bakker *et al.*, 1996; Thompson, 2000) o *transitorio tipo A* (Poschlod & Jacke, 1993). Por otra parte, los aquenios sin papus presentan un banco de tipo *persistente a corto plazo* (Bakker *et al.*, 1996; Thompson, 2000) o *transitorio tipo B* (Poschlod & Jacke, 1993). La mayoría de sus aquenios se encuentran en las capas superficiales del suelo todo el año, con un pico después de la lluvia de semillas y con una persistencia de más de 1 año y menos de 4.

Este tipo de banco representa dos ventajas a nivel poblacional: por un lado puede jugar un rol importante en el mantenimiento de poblaciones de plantas en años secos con una pobre producción de semillas (Bakker *et al.*, 1996), por el otro, un sitio previamente ocupado por un individuo de esta especie puede ser recolonizado en la siguiente generación por la descendencia. Esta estrategia llamada "*de auto-reemplazo*" (McEvoy, 1984) disminuye el impacto de eventos estocásticos durante la dispersión de los aquenios con papus.

En síntesis, a partir de la lluvia de semillas, ambos aquenios siguen caminos diferentes (Fig. N°46):

⇒ Los aquenios con papus germinan en un breve período a partir de la caída. El bajo porcentaje que no lo hace muere por descomposición natural o rotura en los meses siguientes.

⇒ Los aquenios sin papus son los que principalmente determinan la dinámica del banco. Un 66% se pierde por muerte o depredación. El restante

34% (aquenios aparentemente sanos), mantiene una viabilidad durante el año que oscila entre el 69 y 83%. El banco activo está representado por aquellos aquenios con capacidad de germinar si se presentan las condiciones adecuadas. La activación dependerá de la ruptura de la dormición. Así, el banco activo oscilaría entre un 23 y 84% dependiendo de la edad de los aquenios y las posibilidades de encontrar un *sitio seguro* (micrositio en el que la semilla encuentra condiciones apropiadas y seguras para la germinación; Harper, 1990).

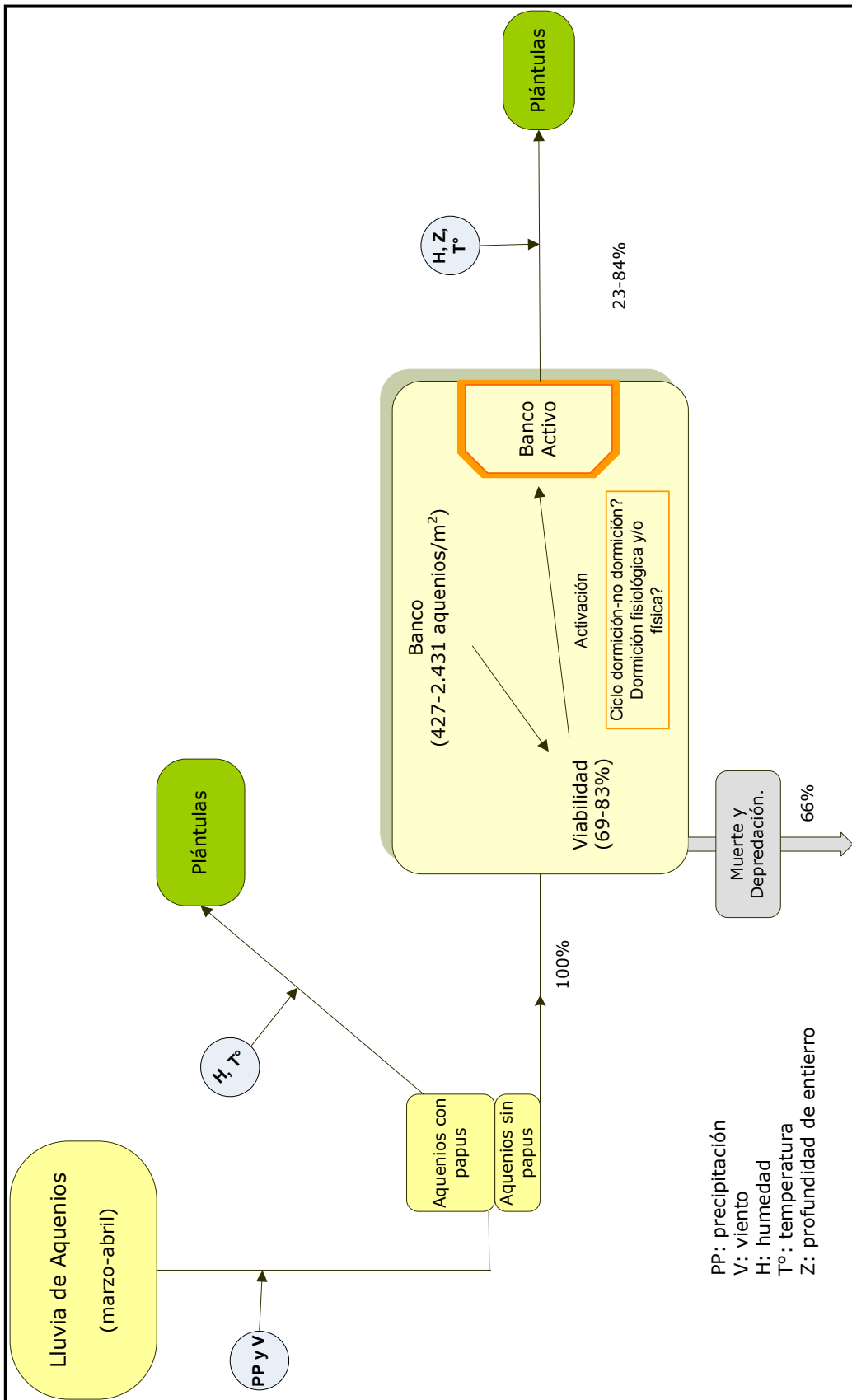


Fig. N°46. Modelo de la dinámica del banco de achenios del falso alcanfor.



MODELO DE CICLO DE VIDA

7. MODELO DE CICLO DE VIDA.

La biología poblacional responde a cuestiones sobre las diferencias en número de individuos, en el espacio y en el tiempo. Esto es relativo tanto al ciclo de vida, ya que una población no puede ser descrita sin considerar los diferentes estados o edades por los cuales atraviesa, como a factores físicos del ambiente que influyen en el crecimiento y supervivencia. Además, existen procesos selectivos que conducen a cambios ecológicos y evolutivos (Harper, 1990).

En esta sección del trabajo se presentan dos variantes de modelo demográfico del ciclo de vida para esta maleza. Son propuestos a partir de los resultados obtenidos y discusiones planteadas sobre aspectos de la biología poblacional, reproductiva y de la ecología de la germinación, incluyendo el banco de achenios. El primer modelo se corresponde con el gráfico o *grafo* de ciclo de vida y el segundo es una adaptación a partir del anterior.

7.1. El gráfico o *grafo* de ciclo de vida.

El gráfico o *grafo* de ciclo de vida permite realizar una clasificación de los individuos de la población, a partir de la edad o el estado de la planta (Werner, 1975; Hubbell & Werner, 1979; Caswell, 1989).

Para elaborarlo, cada etapa en el ciclo de vida del falso alcanfor se representó por un nodo que fue coincidente con cada estado determinado para la fenología.

Cada nodo estuvo unido por flechas que indicaron las transiciones entre uno y otro. Estas transiciones fueron definidas por la probabilidad de supervivencia (P_x).

$$P_x = \text{n}^\circ \text{ de individuos al estado } x / \text{n}^\circ \text{ de individuos al estado } x-1.$$

Además, se indicó para el estado reproductivo la fecundidad a través de la contribución por individuo a la siguiente generación (de acuerdo con la metodología de la fecundidad para la tabla de vida de la cohorte).

La información sobre las transiciones entre estados y producción de achenios correspondieron a los datos promedios obtenidos en la evaluación a campo de la cohorte y a la estructura de la población por estados fenológicos. Se complementó la información con los resultados de la germinación y el banco de achenios.

7.1.1. Primer modelo.

El grafo de ciclo de vida en el falso alcanfor (Fig. N°47) mostró a nivel de achenio, un comportamiento diferencial: una proporción que germina el mismo año de su producción y pasa al siguiente estado y otra, menor que germinará a partir del año siguiente si las condiciones son las apropiadas.

La transición entre los estados de plántula a roseta es la más crítica en el ciclo de vida de esta especie, lo cual quedó evidenciado por la baja probabilidad de pasar de uno a otro.

Una vez alcanzada la etapa fenológica de planta, el pasaje al estado reproductivo estuvo prácticamente asegurado ($P_x=0,88$).

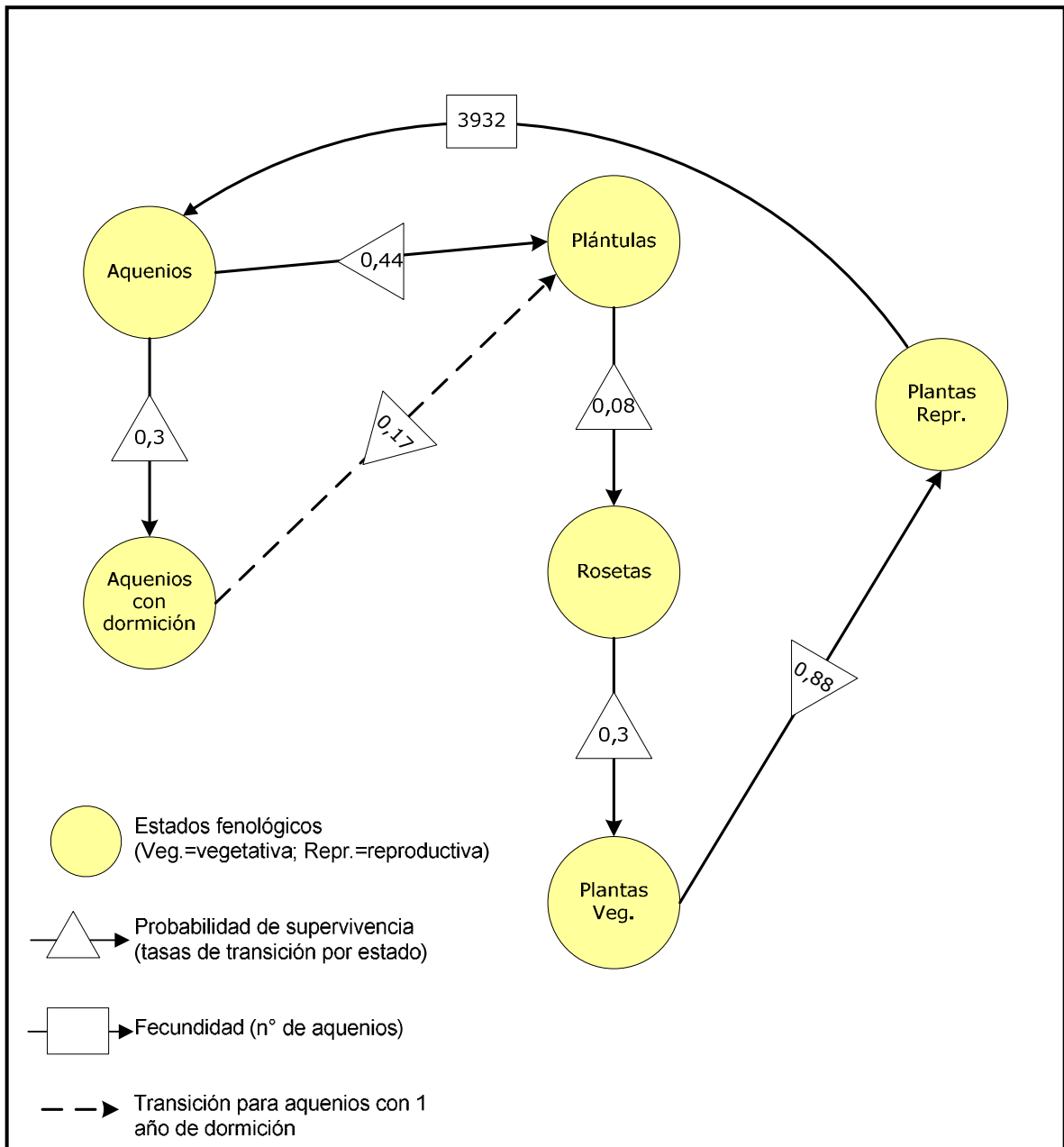


Fig. N° 47. Grafo del ciclo de vida para una población de *H. latifolia*, (clasificado por estados).

Este grafo divide a la población del falso alcanfor por estados y asume una colección homogénea de individuos con respecto a las propiedades ecológicas de supervivencia, crecimiento y fecundidad. Sin embargo, muchas

de las poblaciones naturales tienen historias de vida heterogéneas en el sentido que individuos del mismo estado o edad difieren en sus características (Werner, 1975; Hubbell & Werner, 1979; Morales Guillaumin, 1986; Sebert-Cuvillier *et al.*, 2007).

Esta heterogeneidad puede producirse a partir de factores ambientales, por la variabilidad dentro de la misma población o por combinación de ambas (Lefkovich, 1965; Werner, 1975; Fréville, *et al.*, 2004). En cualquier caso, la plasticidad fenotípica representa una característica de relevancia en el falso alcanfor.

A continuación se propone un modelo que tiene en cuenta esta heterogeneidad.

7.2. Modelo adaptado.

Para este modelo se consideraron los diversos escenarios planteados en la sección sobre biología poblacional (densidad, cohorte, variación en altura y producción de los distintos componentes reproductivos), con el fin de lograr una aproximación al comportamiento en condiciones naturales.

Se incluyeron, además, los diferentes valores que podrían tomar la tasa reproductiva neta, tasa geométrica de incremento y tasa intrínseca de crecimiento (R_0 , λ y r , respectivamente), que finalmente son una medida de cómo esta heterogeneidad influye en la dinámica de la población.

7.2.1. Segundo modelo.

Para interpretar este modelo alternativo (Fig. N°48), adaptado a partir del anterior, se deben tener en cuenta las siguientes consideraciones:

→ Del 100% de achenios disponibles a partir de la lluvia de semillas un porcentaje se pierde como vanos (2% para los achenios con papus y 16% para los sin papus). Dado que las proporciones en los componentes reproductivos se mantienen relativamente constantes, se pudo considerar que del pool de achenios aparentemente viables un 72% correspondió a los achenios con papus y el restante 28% a los sin papus.

→ En cuanto a la germinación, un porcentaje elevado de los achenios con papus (80%) germina ese mismo año, el restante porcentaje ya no lo hará por muerte fisiológica y/o depredación. Los achenios sin papus podrían germinar recién a partir del siguiente ciclo si es que las condiciones se lo permiten.

→ Profundizando un poco más sobre los achenios sin papus, su aporte posterior dependerá de: escapar a la muerte (fisiológica o por rotura), depredación y/o superar la dormición. La posibilidad de contribuir a la población estará limitada por la viabilidad (hasta 4 años).

→ Las fecundidades fueron establecidas para el momento de máxima producción.

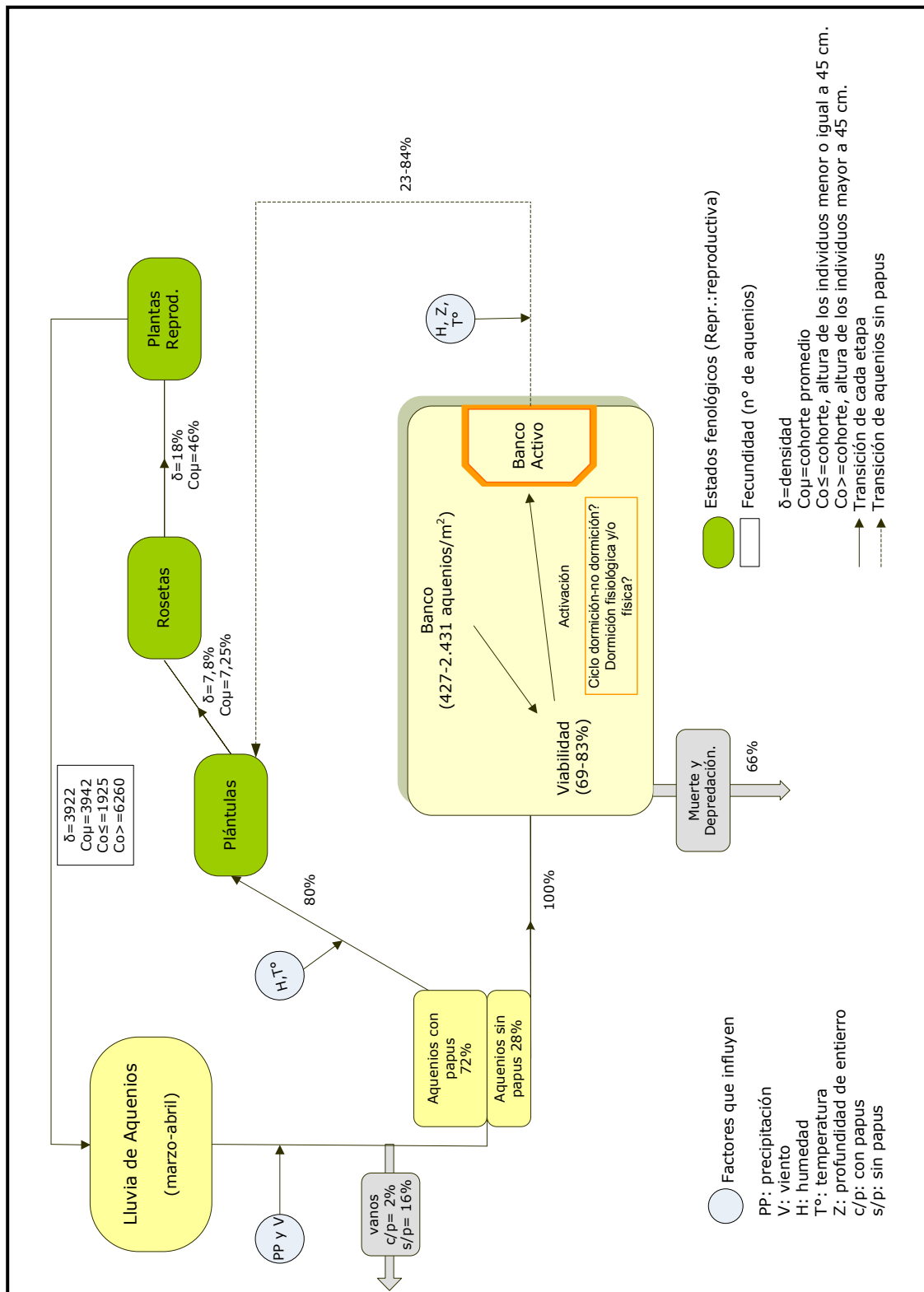


Fig. N° 48. Modelo adaptado del ciclo de vida para una población de *H. latifolia*.

Los parámetros poblacionales, recalculados a partir de toda la información para cualquiera de los escenarios planteados (Tabla N°16), indicaron que la población está en estado de crecimiento. Estos parámetros se calcularon a partir de los aquenios con papus ya que son los que representan la contribución real a la siguiente generación. Los aportes que realizan los aquenios sin papus pueden ser importantes en años en que las condiciones ambientales no favorecen las estrategias de *alto riesgo* que presentan los aquenios con papus.

Los parámetros calculados a partir de los aquenios sin papus (Tabla N°17) indicaron también que la población esta en estado de crecimiento. La variación de los valores depende del porcentaje de germinación que está condicionado, entre otras cosas, por la edad que presenten los aquenios. Su contribución es indefinida en el tiempo porque ese valor puede diluirse en diferentes años. El cálculo de los parámetros fue hecho en base a 1 año, pero su germinación es dependiente de factores fisiológicos y ambientales. Esto finalmente indicó que, al menos, pueden mantener la población.

Tabla N° 16. Valores de los parámetros poblacionales para 2 situaciones promedio y 2 extremas, posibles de presentarse en el área de estudio.

	<i>R_o</i> (λ)	<i>r</i>
Cohorte promedio	125	4,8
Cohorte formada por individuos de hasta 45 cm	60	4,1
Cohorte formada por individuos de más de 45 cm	198	5,3
Población estructurada a partir de las densidades	108	4,7

R_o = tasa reproductiva neta; λ =tasa geométrica de incremento; r =tasa intrínseca de crecimiento.

Tabla N° 17. Valores de los parámetros poblacionales recalculados para los achenios sin papus, para 2 situaciones promedio y 2 extremas.

	<i>R_o</i> (λ)	<i>r</i>
Cohorte promedio	e/9 y 33	e/2,2 y 3,5
Cohorte formada por individuos de hasta 45 cm	e/4 y 17	e/1,4 y 2,8
Cohorte formada por individuos de más de 45 cm	e/15 y 53	e/2,7 y 4
Población estructurada a partir de las densidades	e/7 y 27	e/1,9 y 3,3

R_o = tasa reproductiva neta; λ =tasa geométrica de incremento; r =tasa intrínseca de crecimiento.



CONSIDERACIONES FINALES

CONSIDERACIONES FINALES.

→ El área ocupada por el falso alcanfor en La Pampa se extiende desde la localidad de Algarrobo del Águila en el oeste hasta el departamento de Lihue Calel en el centro-sur, incluyendo todo el noreste de la provincia.

La dinámica de parches y colonias satélites define la etapa de colonización (expansión-densificación) en la que se encuentra actualmente la especie. En esta etapa del proceso de invasión, el modo de dispersión anemocórico es el más importante debido a su relevancia en los aquenios con papus.

Los factores edáficos, eólicos y antrópicos son consistentes, con el grado de avance de la invasión y eventualmente con la distribución observada.

→ El falso alcanfor es una maleza anual cuyo ciclo de vida se desarrolla aproximadamente en 344 días (T). El estado fenológico de mayor duración es el de plántula, desarrollándose los posteriores estados con rapidez y finalizando más o menos abruptamente con la floración-fructificación (formas con un hábito de crecimiento determinado). La llegada de las primeras heladas de otoño indica el fin del ciclo de vida, aún cuando se presenten individuos en plena etapa reproductiva.

La presencia de plasticidad fenotípica en cuanto a tamaño del individuo, el tiempo que transcurre entre diversas etapas del ciclo, la producción de aquenios y la densidad, le confieren al falso alcanfor la capacidad de respuesta ante cambios bruscos en la distribución de recursos del hábitat.

Las curvas de supervivencia y la probabilidad de establecimiento (E) indican que la fase más sensible y por ende que evidencia mayor mortalidad, es la de transición de plántula a roseta.

El mantenimiento de las proporciones tanto de flores tubulosas/liguladas como las de aquenios con papus/sin papus, es producto del heteromorfismo somático y provee un grado de protección contra fuerzas de selección que pueden temporalmente favorecer a una u otra forma.

Los parámetros poblacionales (R_0 , λ y r) indican un estado de crecimiento tanto para la población estructurada a partir de la densidad por estados como para la cohorte. El mismo será mayor o menor de acuerdo a la densidad y tamaño de los individuos.

➔ La influencia de las distintas variables analizadas sobre la germinación fue claramente diferente para cada tipo de aquenio. En términos generales y comparando ambos tipos de aquenios se puede indicar que:

⊗ Los aquenios centrales, con papus, germinaron más rápido (11 días) y en un alto porcentaje (casi 100%) bajo condiciones favorables de temperatura y humedad. Presentaron escasa o nula dormición (altos valores de PGP y bajos de TMG). Toleraron potenciales osmóticos más negativos (hasta -0,4 MPa) y presentaron una mayor germinación a campo bajo condiciones de siembra subsuperficial.

⊗ Los aquenios periféricos, sin papus, necesitaron más tiempo para germinar (60 días) y alcanzaron un porcentaje más bajo (80%) bajo condiciones favorables de temperatura y humedad. Presentaron alta dormición, la cual fue disminuyendo con el tiempo (valores de PGP fueron aumentando y de TMG disminuyendo). A los 180 días de almacenaje

presentaron un cierto grado de dormición nuevamente. Con un potencial osmótico de $-0,08$ Mpa, la germinación decayó notablemente y a potenciales más negativos fue nula. No germinaron a campo pero mantuvieron su viabilidad al 100% bajo esas mismas condiciones por al menos un año, comportamiento importante para la formación de un banco de semillas.

Los aquenios con papus presentan una estrategia de *alto riesgo* poblacional debido a su gran capacidad para germinar en un amplio rango de condiciones, por otra parte, los aquenios sin papus conforman la estrategia de *bajo riesgo* poblacional al maximizar la persistencia en detrimento de la cantidad (número). Ambas estrategias protegen a la población de la variabilidad ambiental.

➔ Las diferencias morfológicas y fisiológicas de ambos tipos de aquenios, resultan determinantes en la formación del banco y revelan porqué su dinámica se establece prácticamente a partir de los aquenios sin papus (pericarpio engrosado, mayor dormición, requerimientos diferentes).

El falso alcanfor presenta dos tipos de estrategias de banco de semilla:

✎ Los aquenios con papus forman un banco *transitorio* o *transitorio tipo A*: se encuentran en la parte superficial del suelo durante un corto periodo después de la lluvia de semillas (marzo-abril-mayo), persisten menos de 1 año y germinan rápidamente.

✎ Los aquenios sin papus presentan un banco de tipo *persistente a corto plazo* o *transitorio tipo B*: los aquenios se encuentran en las capas superficiales del suelo todo el año, con un pico después de la lluvia de

semillas (abril-mayo), y algunos a mayor profundidad, su persistencia es de más de 1 año y menos de 4.

La persistencia del banco está condicionada por el ingreso de aquenios a partir de la lluvia de semillas.

La estrategia "de auto-reemplazo" disminuye el impacto de eventos estocásticos durante la dispersión de los aquenios con papus.

→ El dimorfismo de aquenios le brinda a *H. latifolia* una doble estrategia reproductiva. La gran dispersión de los aquenios centrales, con papus, le facilita encontrar nuevos sitios para colonizar. Por el contrario, los aquenios periféricos, sin papus, amortiguan la declinación de la población y aseguran la persistencia en ambientes inestables y con disturbios permanentes como zonas agrícola-ganaderas.

La dinámica del banco es consistente con la estrategia reproductiva de *bajo riesgo* que presentan los aquenios sin papus y explica como éstos aseguran la persistencia de la población, a partir de la habilidad de resistir condiciones adversas y la sincronización de estadios resistentes y no-resistentes con apropiadas condiciones ambientales para maximizar la probabilidad de establecimiento de las plántulas.

Los efectos sobre la población son importantes ya que si las condiciones ambientales son las apropiadas, el crecimiento de la misma, dependerá principalmente de los aquenios con papus. Sin embargo, frente a condiciones menos favorables o de estrés una mayor proporción de las plantas germinadas provendrán de los aquenios sin papus de años previos. Ambas situaciones están fuertemente influenciadas por: factores ambientales, la variabilidad dentro de la misma población o por combinación de ambas.



BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA.

- Acosta, L. & Agüero, R. 2001. El banco de propágulos de malezas en el agroecosistema: conocimiento actual y propuesta metodológica para su estudio. *Agronomía Mesoamericana* 12:141-151.
- Aimar, S.B. & Buschiazzo, D.E. 2003. Erosión eólica. Cuantificación de material erosionado. *En: Viento, suelo y plantas*. Golberg, A. & Kin, A. (Eds). INTA. Pp. 35-44.
- Aldrich, R.J & Kremer, R.J. 1997. Principles in weed management. Iowa State University Press.
- Altieri, M.A. & Liebman, M. 1988. Weed management in agroecosystems: Ecological Approaches. Boca Raton: CRC Press.
- Anderson, D.L. 1981. La Distribución del "alcanfor" (*Heterotheca latifolia* Buckley) en San Luis. Informativo Rural de la Estación Experimental Agropecuaria (San Luis) INTA. Año VII- N°15, 5.
- ArcView GIS *Version 3.1*. 1992-1998. Environmental Systems Research Institute, Inc.
- Ariza Espinar, L.A. 1977. Nota sobre dos compuestas adventicias en Argentina. *Kurtziana* 10:73-76.
- Auld, B.A.; Menz, K.M. & Monaghan, N.M. 1978. Dynamics of weed spread: Implications for policies of public control. *Protection Ecology* 1:141-148.
- Babcock, E.B. 1947. The genus *Crepis*. University of California. Press, Berkeley, Calif.
- Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 51:1-24.

- Baker, H.G. 1986. Patterns of plant invasion in North America. *In: Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Mooney, H.A & Drake, J.A. (Eds). Springer. Pp. 44-57.
- Bakker, J.P.; Poschlod, P.; Strykstra, R.J.; Bekker, R.M. & Thompson, K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. Review. *Acta Botanica Neerlandica* 45:461-490.
- Ball, D.A. & Miller, S.D. 1990. Weed seed population response to tillage and herbicide use in three irrigated cropping sequences. *Weed Science* 38:511-517.
- Bandoni, A.L.; Grassetti, C. & Perina, R. 1986. Essential oil of *Heterotheca latifolia*. *Perfumer & flavorist* 11:67-68.
- Bartoli, A. & Roitman, G.G. 1990. Novedades sobre compuestas Argentinas II. *Darwiniana* 30:281-282.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 1976. Germination dimorphism in *Heterotheca subaxillaris* var. *subaxillaris*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 103:201-206.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 1978. The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biological Conservation* 14:125-130.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: A continuum. *BioScience* 35:492-498.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. Research opinion. *Seed Science Research* 14: 1-16.
- Bazzaz, F.A.; Ackerly, D.D. & Reekie, E.G. 2000. Reproductive allocation in plants. *In: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Fenner, M. (Ed.). CAB International, 2nd edition. Pp. 1-29.

- Beneke, K.; Van Rooyen, M.W. & Theron, G.K. 1993. Fruit polymorphism in ephemeral species of Naquamaland. IV. Growth analyses of plants cultivated from the dimorphic diasporas. *Journal of Arid Environments* 24:345-360.
- Bianco, C.A.; Nuñez, C.O. & Kraus, T.A. 2000. Identificación de frutos y semillas de las principales malezas del centro de la Argentina. Fundación Universidad Nacional de Río Cuarto. Río Cuarto.
- Bonis, A.; Lepart, J. & Grillas, P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74:81-92.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología - Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. Blume.
- Buhler, D.D.; Hartzler, R.G & Forcella, F. 1997. Implications of weed seedbank dynamics to weed management. *Weed Science* 45:329-336.
- Buschiazzo, D.E. & Taylor, V. 1993. Efectos de la erosión eólica sobre algunas propiedades de suelos de la Región Semiárida Central. *Ciencia del Suelo* 10/11:46-53.
- Buschiazzo, D.E.; Abascal, S. & Zobeck, T. 2007. Wind erosion in tillage systems in the semiarid Pampa of Argentina. *Journal of Arid Environments* 69:29-39.
- Cantero, J.J & Bianco, C.A. 1986. Antecedentes botánicos y biología de *Heterotheca latifolia* Buckley (Compositae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias INTA, Bs. As. R.A.* XXI:19-43.
- Carrica, J.C. 1998. Hidrogeología de la cuenca del arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional del Sur, Tesis Doctoral, Bahía Blanca (Inédito). 215 p.

- Casagrande, G.A; Vergara, G.T & Bellini, Y. 2006. Cartas Agroclimáticas actuales de temperaturas, heladas y lluvias de la provincia de La Pampa (Argentina). *Revista de la Facultad de Agronomía-UNLPam.* 17:15-22.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Populations Models.* Sinauer Associates Inc.
- Cavers, P.B. & Benoit, D.L. 1989. Seed banks in arable land. *In: Ecology of soil seed banks.* Leck, M.A.; Parker, V.T & Simpson, R.L. (Eds). Academic Press, INC. Pp. 309-328.
- Cavers, P.B. & Harper, J.L. 1967. Studies in the dynamics of plant populations. I. The fate of seed and transplants introduced into various habitats. *Journal of Ecology* 55:59-71.
- Cavers, P.B.; Qaderi, MM.; Manku, B. & Downs, M.P. 2000. Intermittent Germination: Causes and Ecological Implications. *In: Seed biology: Advances and applications.* Black, M.; Bradford, K.J. & Vásquez-Ramos, J. (Eds). CAB International. Pp. 363-374.
- Chaneton, E.J.; Omacini, M.; Trebino, H.J. & León. R.J.C. 2001. Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 53:121-140.
- Cousens, R. & Mortimer, M. 1995. *Dynamics of weed populations.* Cambridge University Press.
- De Souza Maia, M.; Maia, F.C. & Pérez, M.A. 2006. Bancos de semillas en el suelo. Revisión. *Agriscientia XXIII.* 1:33-44.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology* 22:283-314.

- Dellacasa, A.; Bailac, P.; Duschatzky, C.; Carrascull, A. & Ponzi, M.I. 1999. Antimicrobial activity of the essential oil of *Heterotheca latifolia* Buck. (Compositae). *Journal of Essential Oil Research* 11:262-263.
- Demaría, M.R.; Aguado Suárez, I. & Steimaker, D.F. 2008. Reemplazo y fragmentación de pastizales pampeanos semiáridos en San Luis, Argentina. *Ecología Austral* 18:55-70.
- Dirzo, R. & Sarukhán, J. 1984. *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer.
- Drake, J.A.; Mooney, H.A.; di Casteri, F.; Groves, R.H.; Kruger, F.J.; Rejmánek, M. & Williamson, M. (Eds). 1989. *Biological invasion: a global perspective*. John Wiley & Sons, New York.
- Duschatzky, C.; Carrascull, A.; Bailac, P.; Ponzi, M.; Van Baren, C.; Muschietti, L. & Coussio, J. 1998. Composition of the essential oil from flowers and leaves of *Heterotheca latifolia* Buckley (Compositae). *Journal of Essential Oil Research* 10:101-103.
- Echeverría, J.C., 1981. Nueva maleza en la región. Informativo Rural N° 15 INTA, San Luis.
- Edwards, M. 1980. Aspects of the population ecology of charlock. *Journal of Applied Ecology* 17:151-171.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. Londres. 149p.
- Flint, S.D. & Palmblad, I.G. 1978. Germination dimorphism and developmental flexibility in the ruderal weed *Heterotheca grandiflora*. *Oecologia* 36:33-43.
- Fréville, H.; Colas, B.; Riba, M.; Caswell, H.; Mignot, A.; Imbert, E. & Olivieri, I. 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85:694-703.

- Galmarini, A.G. 1961. Caracterización climática de la provincia de La Pampa. CAFADE. Publicación Técnica N° 13. Bs. As.
- Ghersa, C.M.; Benech-Arnold, R.L.; Satorre, E.H. & Martínez-Ghersa, M.A. 2000. Advances in weed management strategies. *Field Crops Research* 67:95-104.
- Gibson, J.P. & Tomlinson, A.D. 2002. Genetic diversity and mating system comparisons between ray and disc achene seed pools of the heterocarpic species *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *International Journal of Plant Science* 163:1025-1034.
- González Astorga, J.A. 1991. Selección natural en el tiempo de germinación en una población natural de *Tagetes micrantha* Cav. (Asteracea) en el Pedregal de San Angel. Tesis para el título de Biólogo. UNAM. Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Grime, J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. *In: Ecology of Soil Seed Banks*. Leck, M. A.; Parker, V. T. & Simpson, R. L. (Eds.). Academic Press. Pp. xv-xxii.
- Groves, R.H. 1986. Invasion of Mediterranean ecosystems by weeds. *In: Resilience in Mediterranean-type ecosystems*. Dell, B.; Hopkins, A.J. & Lamont, B.B. (Eds). Dordrecht: Junk. Pp. 129-45.
- Harms, V.L. 1970. *Heterotheca*. *In: Manual of the vascular plants of Texas*. Correll, D.S. & Johnston, M.C. (Eds). Renner, Texas. Pp. 1563-1569.
- Harper, J.L. 1990. Population biology of plants. Eighth impression. Academic Press. London. 892 p.
- Harper, J.L.; Lovell, P.H. & Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 1:327-356.
- Hengeveld, R. 1989. Dynamics of biological invasions. Springer. 160 p.

- Holzner, W. & Numata, M. 1982. Biology and ecology of weeds. Series Geobotany, Junk Publ., Amsterdam.
- Hubbell, S.P. & Werner, P.A. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *The American Naturalist* 113:277-293.
- Imbert, E. 1999. The effects of achene dimorphism on the dispersal in time and space in *Crepis sancta* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany* 77:508-513.
- Imbert, E.; Escarré, J. & Lepart, J. 1996. Achene dimorphism and among-population variation in *Crepis sancta* (Asteraceae). *International Journal of Plant Science* 157:309-315.
- Imbert, E.; Escarré, J. & Lepart, J. 1999. Differentiation among populations for life history, morphology, head traits, and achene morph proportions in the heterocarpic species *Crepis sancta* (L.) Bornm. (Asteraceae). *International Journal of Plant Science* 160:543-552.
- InfoStat. 2008. *InfoStat versión 2008*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- INTA. 1995. Atlas de Suelos de la República Argentina (escala 1:500.000). ISBN: 987-95542-0-5.
- INTA; Provincia de La Pampa & Facultad de Agronomía-UNLPam. 1980. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la provincia de La Pampa. Clima, Geomorfología, Suelo y Vegetación. Bs.As. 493 p.
- Kaye, T.N. 1999. From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant, *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 86:1248-1256.

- Keever, C. 1955. *Heterotheca latifolia*, a new and aggressive exotic dominant in Piedmont old-field succession. *Ecology* 36:732-739.
- Koller, D. & Roth, N. 1964. Studies of the ecological and physiological significance of amphicarpy in *Gimnarrhena micrantha* (Compositae). *American Journal of Botany* 51:26-35.
- Lavorel, S.; Lepart, J.; Debussche, M.; Lebreton, J.D. & Beffy, J.L. 1994. Smallscale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old-fields. *Oikos* 70:455-473.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18.
- Leguizamón, E.S.; Brovelli, E.; Allieri, L. & Giuggia, E. 1985. Dinámica poblacional de sorgo de alepo (*Sorghum halepense* L. Pers) en la secuencia trigo/soja. *IDIA-INTA 437-440:44-48*.
- Llorens, E.M. & Frank, E.O. 1999. Aspectos ecológicos del estrato herbáceo del caldenal y estrategias para su Manejo. INTA y AACREA. Talleres Gráficos de la EEA INTA Anguil. 81 p.
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. *In: Ecology of soil seed banks*. Leck, M.A.; Parker, V.T & Simpson, R.L. (Eds). Academic Press, INC. Pp. 25-51.
- MacDonald, I.A.W.; Loope, L.L.; Usher, M.B. & Hamann, O. 1989. Wildlife conservation and the invasion of nature Reserves by introduced species: a global perspective. *In: Biological invasion: a global perspective*. Drake, J.A.; Mooney, H.A.; di Casteri, F.; Groves, R.H.; Kruger, F.J.; Rejmánek, M. & Williamson, M. (Eds). Chichester, UK: John Wiley. Pp 215-255.

- Mack, R.N. 1981. Invasion of *Bromus tectorum* L. into western North America: an ecological chronicle. *Agroecosystems* 7:145-165.
- Mack, R.N. 1985. Invading plants: their potential contribution to population biology. *In: Studies on plant demography: A Festschrift for John L. Harper*. White, J. (Ed). Academic Press, New York. Pp. 127-142.
- Malone, C. 1967. A rapid method for enumeration of viable seeds in soil. *Weeds* 15:381-382.
- Mandák, B. & Pysek, P. 2001. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology* 89:159-165.
- Mashhadi, H.R. & Radosevich, S.R. 2004. Invasive plants. *In: Weed biology and management*. Inderjit (ed.). Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands. Pp: 1-28.
- Maxwell, C.D.; Zobel, A. & Woodfine, D. 1994. Somatic polymorphism in the achenes of *Tragopogon dubius*. *Canadian Journal of Botany* 72:1282-1288.
- McDonough, W.T. 1975. Germination polymorphism in *Grindelia squarrosa*. *Northwest Science* 49:190-200.
- McEvoy, P.B. 1984. Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea*. *Oecologia* 61:160-168.
- Menges, R.M. 1987. Weed seed population dynamics during six years of weed management systems in crop rotations on irrigated soil. *Weed Science* 35:328-332.
- Mennan, H. & Zandstra, B.H. 2006. The effects of depth and duration of seed burial on viability, dormancy, germination, and emergence of ivyleaf speedwell (*Veronica hederifolia*). *Weed Technology* 20:438-444.

- Michel, B.E. & Kaufmann, M.R. 1973. Potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology* 51:914-916.
- Money, H.A.; Hamburg, S.P. & Drake, J.A. 1986. The invasions of plants and animals into California. *In: Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Mooney, H.A. & Drake, J.A. (Eds). Springer. Pp. 250-272.
- Moody, M.E & Mack, R.N. 1988. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology* 25:1009-1021.
- Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- Morales Guillaumin, E. 1986. Variación intraespecífica en la demografía de *Heterosperma pinnatum* Cav. (Compositae), una especie con aquenios polimórficos. Tesis para el título de Biólogo. UNAM. Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Morales, G. & Pino, L.A. 1987. *Parasitología Cuantitativa*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas, Venezuela. 132 p.
- Morici, E.F.A.; Kin, A.; Ernst, R.; Mazzola, M.B; Fernández, B.; Berrueta, M.A.; Estelrich, D. & Poey, S. 2000. Banco de Semilla de *Piptochaetium napostaense* y *Poa ligularis* al incrementarse la distancia a la aguada en el bosque de *Prosopis caldenia*. XXIII Reunión Argentina de Fisiología. Pp. 102-103.
- Mortimer, A.M. 1990. The biology of weeds. *In: The weed control handbook – Principles*. Holly, K. & Hance, R. (Eds). Blackwell Scientific Publications. Pp. 1 -42.
- Mortimer, A.M. 1996. Capítulo 2. La clasificación y ecología de las malezas. *En: Manejo de malezas para países en desarrollo*. Estudio FAO

- Producción y Protección Vegetal. Labrada, R.; Caseley, J.C & Parker, C. (Eds). En la web: <http://www.fao.org/>
- Mueller-Dombois, D. & Elleberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley International Ed.
- Muoghalu, J.I. & Chuba, D.K. 2005. Seed germination and reproductive strategies of *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) Gray and *Tithonia rotundifolia* (P.M) Blake. Applied Ecology and Environmental Research 3:39-46.
- Murdoch, A.J. & Ellis, R.H. 2000. Dormancy, viability and longevity. In: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. Fenner, M. (Ed.). CAB International, 2nd edition. Pp. 183-214.
- Oliván, A.L. & Volponi, C.R. 2007. Introducción inadvertida de especies vegetales exóticas. INTA, Argentina. RIA 36:63-74.
- Olivieri, I. & Berger, A. 1985. Seed dimorphism for dispersal: physiological, genetic and demographic aspects. In: Genetic differentiation and dispersal in plants. Jacquard, P.; Heim, G. & Antonovics, J. (Eds). Springer-Verlag, Berlin, Germany. Pp. 413-429.
- Philipupillai, J. & Ungar, I.A. 1984. The effect of seed dimorphism on the germination and survival of *Salicornia europaea* L. populations. American Journal of Botany 71:542-549.
- Pianka, E.R. 1982. Ecología evolutiva. Ed. Omega. 365 p.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical ecology. John Wilwy & Sons. New York.
- Plummer, G.L. & Keever, C. 1963. Autumnal daylight weather and camphorweed dispersal in the Georgia piedmont region. Botanical Gazette 124:283-289.
- Poschlod, P. & Jackel, A.K. 1993. The dynamics of the generative diaspore bank of calcareous grassland plants. I. Seasonal dynamics of diaspore

- rain and diaspore bank in two calcareous grassland sites of the Suebian. *Alb Flora* 188:49–71.
- Radosevich, S.R.; Stubbs, M.M. & Ghera, C.M. 2003. Plant invasions-processes and patterns. *Weed Science* 51:254-259.
- Ramakrishnan, P.S. & Vitousek, P.M. 1989. Ecosystem-level Processes and the Consequences of Biological Invasions. *In: Biological invasions: a global perspective*. Drake, J.A.; Mooney, H.A.; di Castneri, F.; Groves, R.H.; Kruger, F.J.; Rejmánek, M. & Williamson, M. (Eds). Pp. 281-300.
- Red de información Agroeconómica para la región Pampeana (RIAP). 2006 ^a. Zonas Agroecológicas de La Pampa (EEA Anguil). INTA. Año I – Nº 3. Boletín editado en EEA Anguil "Ing. Agr. Guillermo Covas". Anguil - La Pampa.
- Red de información Agroeconómica para la región Pampeana (RIAP). 2006 ^b. Cosecha Gruesa. Soja. Maíz. Girasol. Manual de Campo. Ediciones INTA. 105 p.
- Reddy, L.V.; Metzger, R.J. & Ching, T.M. 1985. Effect of temperature on dormancy of wheat. *Crop Science* 25:455-458.
- Rejmánek, M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25:497-506.
- Reyes, O. & Casal, M. 2002. Experimental field emergence and early survival of six tree species in relation to forest fires. *Fire Biological Processes*. Pp. 277-290.
- Richardson, D.M.; Pysek, P.; Rejmánek, M.J.; Barbour, M.G.; Panetta, F.D. & West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* 6:93-107.

- Rocha, O.J. 1996. The effects of achene heteromorphism on the dispersal capacity of *Bidens pilosa* L. International Journal of Plant Science 157:316-322.
- Rodríguez, T.E. 1988. Inventario de malezas y su problemática en siembras de maíz (*Zea mays* L.) en seis localidades del estado Aragua. Trabajo, de Ascenso. Facultad de Agronomía, UCV. Maracay, Venezuela. 101 p.
- Rojo, A.L.; Palacios, P.S.; Acevedo, C.; Spegazzini, E.D. & Debenedetti, S.L. 2004. 6-Methoxyflavonoids from *Heterotheca latifolia* (Asteraceae). Biochemical Systematics and Ecology 32:351-353.
- Rosa, E.B. 1995. Distribución actual de *Heterotheca latifolia* Buck. en la provincia de San Luis (R.A.). Comunicación. Revista de la Facultad de Agronomía-UNLPam 8:41-46.
- Ruffinengo, S.; Eguaras, M.; Cora, D.; Rodriguez, E.; Bedascarrasbure, E.; Bailac, P. & Ponzi, M.I. 2002. Biological activity of *Heterotheca latifolia* essential oil against *Varroa jacobsoni*. Journal of Essential Oil Research 14:462-464.
- Ruiz De Clavijo, E. 1995. The ecological significance of fruit heteromorphism in the amphicarpic species *Catananche lutea* (Asteraceae). International Journal of Plant Sciences 156:824-833.
- Ruiz De Clavijo, E. 2001. The role of dimorphic achenes in the biology of the annual weed *Leontodon longirrostris*. Weed Research 41:275-286.
- Ruiz De Clavijo, E. 2005. The reproductive strategies of the heterocarpic annual *Calendula arvensis* (Asteraceae). Acta Oecologica 28:119-126.
- Sancho, G & Ariza Espinar, L. 2003. *Heterotheca* Cass. En: Flora Fanerogámica Argentina. Antón, A. & Zuloaga, F. (Dir.). ProFlora CONICET. ISSN 0328-3453. Fasc. 81. Asteraceae, parte 16. Pp. 64.

- Sarukhán, J. & Harper, J.L. 1973. Studies on plant demography *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology* 61:675-716.
- Schlichting, E., Blume, H.P. & Stahr, K. 1995. *Bodenkundliches Praktikum*. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlín.
- Schmidt, K.P. & Lawlor, L.R. 1983. Growth rate projection and life history sensitivity for annual plants with a seed bank. *American Naturalist* 121:525-539.
- Sebert-Cuvillier, E.; Paccaut, F.; Chabrierie, O.; Endels, P.; Goubet, O. & Decocq, G. 2007. Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: a stochastic matrix model. *Ecological Modelling* 210:127-143.
- Sheley, R.L.; Jacobs, J.S. & Carpinelli, M.F. 1998. Distribution, biology and management of diffuseknapeed (*Centaurea diffusa*) and spotted knapeed (*Centaurea maculosa*). *Weed Technology* 12:353-362.
- Shem-Tov, S. & Fennimore, S.A. 2003. Seasonal changes in annual bluegrass (*Poa annua*) germinability and emergente. *Weed Science* 51:690-695.
- Silvertown, J.W & Doust, J.L. 1997. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science.
- Simpson, R.L.; Leck, M.A & Parker, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. *In: Ecology of soil seed banks*. Leck, M.A.; Parker, V.T.; Simpson, R.L. (Eds.). New York:Academic Press. Pp. 3-8.
- Smith, K.A. & Mullins, C.E. 1991. *Soil Analysis*. Marcel Dekker INC. 620 p.
- Soil Survey Staff. 1999. *Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys*. Agriculture Handbook N° 436. Second Edition. U.S. Department of Agriculture, Washington D.C.

- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman & company. New York. 859 p.
- Solbrig, O.T. & Solbrig, D.J. 1984. Size inequalities and fitness in plant populations. *Oxford Survey. Evolutionary Biology* 1:141-159.
- Standar procedure for Tetrazolium Testing. 2007. Cap. 6 Seed Science and Technology. Rules.
- Steibel, P.E. & Troiani, H.O. 2000. Principales malezas de la Región Pampeana semiárida. *Botánica. Facultad de Agronomía. UNLPam*.
- Steyermark, J.A. 1963. *Flora of Missouri*. Iowa State University Press, Ames. 1725 p.
- Stuckey, R.L. & Phillips, W.L. 1970. Distributional history of *Lycopus europaeus* (European waterhorehound) in North America. *Rhodora* 72:351-369.
- Tan, K. H. 1996. *Soil Sampling, preparation and analysis*. Marcel Dekker INC. 408 p.
- Tanowitz, B.D; Salopek, P.F & Mahall, B.E. 1987. Differential germination of ray and disc achenes in *Hemizonia increscens* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 74:303-312.
- Templeton, A.R. & Levin, D.A. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist* 114:232-249.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.

- Thompson, K. 2000. The functional ecology of seed banks. *In*: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. Fenner, M. (Ed.). CAB International, 2nd edition. Pp. 215-235.
- Thorntwaite, C.W. & Mather, J.R. 1955. The water balance. Drexel Institute of Technology. Publications in Climatology, VIII(1):104. New Jersey.
- Tisdale, E.W. & Zappettini, G. 1953. Halogeton studies on Idaho rangers. *Journal of Range Management* 6:225-236.
- Ulises, G.; Lanzarini, J. & Peñafort, C. 2000. Evaluación del control de *Heterotheca latifolia* (falso alcanfor) en pasturas base alfalfa tratadas con flumetsulan preside. Sitio Argentino de Producción Animal. URL: www.produccion-animal.com.ar.
- USDA, ARS, National Genetic Resources Program. *Germplasm Resources Information Network - (GRIN)* [Online Database] 2009. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. URL: <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl?423722>
- USDA, NRCS. 2009. The PLANTS Database (<http://plants.usda.gov>, 26 January 2009). National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA.
- Venable, D.L. & Lawlor, L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46:272-282.
- Venable, D.L. & Levin, D.A. 1985^a. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology* 73:133-145.
- Venable, D.L. & Levin, D.A. 1985^b. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. II. Demographic variation within populations. *Journal of Ecology* 73:743-755.

- Venable, D.L. & Brown, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy y seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131:360–384.
- Venable, D.L. 1985^a. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *American Naturalist* 126:577-595.
- Venable, D.L. 1985^b. Ecology of achene's dimorphism in *Heterotheca latifolia*. III. Consequences of varied water availability. *Journal of Ecology* 73:757-763.
- Venable, D.L. 1989. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. *In*: Ecology of soil seed banks. Leck, M.A.; Parker, V.T & Simpson, R.L. (Eds). Academic Press, INC. Pp. 67-86.
- Venable, D.L.; Búrquez, A.; Corral, G.; Morales, E. & Espinosa, F. 1987. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in Central Mexico. *Ecology* 68:65–76.
- Venable, D.L.; Dyreson, E. & Morales, E. 1995. Population dynamics consequences and evolution of seed traits of *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82:410–420.
- Wagenknecht, B.L. 1960. Revision of *Heterotheca*, section *Heterotheca* (compositae). *Rhodora* 62:61-107.
- Walck, J.L.; Baskin, J.M.; Baskin, C.C. & Hidayati, S.N. 2005. Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. *Research Opinion. Seed Science Research* 15:189–196.
- Weiner, J. & Solbrig, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies. *Oecologia* 61:334-336.

- Weiss, P.W. 1980. Germination, reproduction and interference in the amphicarpic annual *Emex spinosa* (L.) Campd. *Oecologia* 45:244-251.
- Werner, P. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia* 20:197-201.
- Wertis, B.A. & Ungar, I.A. 1986. Seed demography and seedling survival in a population of *Atriplex triangularis* Willd. *American Midland Naturalist* 116:152-162.
- Wunderlin, R.P. & Hansen, B.F. 2008. Atlas of Florida Vascular Plants (<http://www.plantatlas.usf.edu/>).[S. M. Landry and K. N. Campbell (application development), Florida Center for Community Design and Research.] Institute for Systematic Botany, University of South Florida, Tampa.
- Zorner, P.S.; Zimdahl, R.L. & Schweizer, E.E. 1984. Sources of viable seed loss in buried dormant and non-dormant populations of wild oat (*Avena fatua* L.) seed in Colorado. *Weed Research* 24:143-150.