

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE CIENCIAS

Tesina para la obtención del Título de Licenciada en Ciencias Biológicas

***Efecto del calor y el humo sobre la  
germinación de especies de pastizales de  
Sierras del Este, Uruguay***



*Lucía Farías Moreira*

***Tutores:*** MSc. Luis López-Mársico y Dra. Claudia  
Rodríguez

*Grupo de Ecología de Pastizales/Instituto de Ecología y  
Ciencias Ambientales/ Facultad de Ciencias/ UDELAR*

Montevideo, Uruguay

2019

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible realizarlo gracias al apoyo de los tutores Orientadores Luis y Claudia y las instalaciones del Grupo de Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias.

## Tabla de contenido

Resumen.....	4
Introducción .....	5
El fuego en los ecosistemas .....	5
El fuego en pastizales .....	7
Fuego en pastizales del Río de la Plata .....	8
Fuego y germinación .....	9
Materiales y métodos .....	14
Procesamiento de las unidades de dispersión .....	17
Experimento y prueba de germinación .....	18
Análisis de datos .....	23
Resultados.....	25
Discusión .....	33
Conclusiones.....	40

## Resumen

En diversas comunidades vegetales el fuego actúa como una fuerza selectiva que influye en su estructura. Las plantas presentan diferentes estrategias (germinación o rebrote) en respuesta a los factores directos (calor y humo) e indirectos (luz, fluctuaciones de temperatura, disponibilidad de nutrientes) del fuego. En pastizales de Uruguay dominados por *Erianthus angustifolius* las quemadas de origen antrópico se utilizan con el fin de disminuir la cobertura de esta gramínea, favorecer su rebrote y aumentar el espacio para que crezcan otras especies. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de dos componentes directos del fuego (golpe de calor y humo) sobre la germinación de semillas de especies comunes en pastizales de Sierras del Este, Uruguay. Se trabajó con unidades de dispersión de 6 especies, 4 Asteraceae: *Acanthostyles buniifolius*, *Solidago chiliensis*, *Stenachaenium megapotamicum* y *Pterocaulon balansae* y 2 Poaceae: *Aristida laevis* y *Erianthus angustifolius*. Las unidades de dispersión fueron sometidas a 6 tratamientos en un experimento bifactorial, con tres niveles de temperatura (temperatura ambiente y golpe de calor a 50 °C y 100 °C durante dos minutos) y dos niveles de humo (sin humo y ahumadas durante cinco minutos). Posteriormente fueron colocadas en placas de petri (25 por placa, 4 réplicas y seis tratamientos; total = 600) en una cámara de germinación con temperatura y luz controlada. Para cada especie se calculó el porcentaje de germinación (%G) y el tiempo medio de germinación (TMG) después de un mes de instalado el experimento. Independientemente de los tratamientos, las unidades de dispersión de las distintas especies germinaron entre 18 y 74%. El %G de *E. angustifolius* no fue afectado por el golpe de calor y el humo, aunque el golpe de calor de 100°C retrasó su TMG. Las unidades de dispersión de *A. laevis* fueron afectadas negativamente por las altas temperaturas y no germinaron a 100°C, pero no presentaron diferencias ante el humo. La mayoría de las unidades de dispersión de las Asteraceae fueron afectadas negativamente por los tratamientos: el %G disminuyó con las altas temperaturas y la exposición al humo, mientras que el TMG aumentó cuando fueron ahumadas. La única especie que fue afectada positivamente en uno de los tratamientos fue *P. balansae*, cuyo TMG disminuyó a los 100°C. Este estudio sugiere que el fuego no estimula la germinación de las especies estudiadas y afecta negativamente a la mayoría de ellas.

**Palabras clave:** fuego, semillas, quemadas, especies rebrotadoras, golpe de calor, gramíneas, compuestas.

# Introducción

## El fuego en los ecosistemas

Las perturbaciones naturales son eventos que ocurren de manera relativamente discreta en el tiempo y modifican los componentes de un ecosistema, comunidad o población, reiniciando procesos de regeneración y sucesión (Pickett y White, 1985). Según la teoría sucesional de Clements, que dominó el pensamiento ecológico por mucho tiempo, la comunidad vegetal llega al clímax y las perturbaciones son capaces de apartar a la vegetación de este estado (Oosterheld y Sala, 1994), afectando de alguna manera su dinámica. Actualmente se sabe que las perturbaciones naturales tienen un papel muy importante en el funcionamiento de los ecosistemas (Myers 2006) actuando como fuerza selectiva en procesos evolutivos y ecológicos que promueven y mantienen la diversidad biológica (Manson *et al.*, 2009).

El fuego es una fuerza modeladora de los ecosistemas (van Staden *et al.*, 2000) y afecta a casi todas las regiones del planeta, con diferente intensidad y frecuencia, según el clima, tipo de vegetación y fuentes de ignición (Manson *et al.*, 2009). Hardesty *et al.* (2005) clasificaron a los ecosistemas en base a la respuesta de la vegetación al fuego en: independientes, sensibles, dependientes e influidos. En los ecosistemas independientes, los incendios no se dan naturalmente, debido a la falta de vegetación o alguna fuente de ignición, como por ejemplo en los desiertos o tundras. Los ecosistemas sensibles no se han

desarrollado con el fuego como un proceso importante y recurrente. Las especies de estas áreas carecen de las adaptaciones para responder al fuego y la mortalidad es alta, incluso cuando la intensidad del fuego es baja. Los ecosistemas dependientes, son aquellos donde el fuego es recurrente y las especies han desarrollado adaptaciones para responder positivamente al mismo y facilitar su propagación, es decir la vegetación es inflamable y propensa al fuego. En estas áreas el fuego es un proceso absolutamente esencial, si se altera su régimen más allá de su variabilidad normal, el ecosistema se transforma y se pierden hábitats y especies. Por último, los ecosistemas influidos por el fuego son aquellos cuya vegetación se encuentra en zonas de transición entre los ecosistemas anteriormente citados. La vegetación en estos ecosistemas es muy variada presentando algunas especies adaptaciones al fuego lo que permite que el ecosistema se recupere luego de un incendio (Hardesty *et al.*, 2005).

Frente al fuego, las especies vegetales han desarrollado estrategias para sobrevivir, ya sea por rebrote, reclutamiento de semillas o usando ambas estrategias (Bond y Keeley, 2005). Pausas *et al.* (2004) plantean cuatro estrategias de las plantas en respuesta al fuego, según su capacidad de rebrotar y la resistencia de sus propágulos. Según este autor, existen especies cuya única estrategia luego de un evento de quema es rebrotar (rebrotadoras obligadas), mientras que otras, además de rebrotar, poseen semillas que resisten o están protegidas del fuego (rebrotadoras facultativas). Dentro de las especies que no rebrotan, es posible distinguir las especies que después de un episodio de incendio vuelven a formar parte de la población a través de la

geminación (germinadoras obligadas) de aquellas que ni rebrotan ni germinan ya que sus semillas no resisten a las altas temperaturas y solo vuelven a aparecer en la zona afectada si sus semillas proceden de zonas no quemadas y poseen una elevada capacidad de colonización (germinadoras colonizadoras).

## El fuego en pastizales

En las diferentes regiones del planeta donde encontramos pastizales, éstos sufren eventos de quemadas (Overbeck *et al.* 2006; Fidelis *et al.* 2010; Ruprecht *et al.* 2013; Fidelis *et al.* 2016; Kin *et al.* 2016; Le Stradic *et al.* 2015; Tavşanoglu *et al.* 2017). Para que se produzca un incendio se deben dar tres condiciones: 1) una fuente de ignición, 2) que haya suficiente biomasa con cierta continuidad en el espacio para que pueda propagarse y 3) que la biomasa esté lo suficientemente seca como para que se pueda quemar (Manson *et al.*, 2009). Los pastizales presentan estas características ideales para la propagación del fuego (Zedler, 2007). Entre los componentes que favorecen la propagación se encuentran las gramíneas, familia dominante en este ecosistema, que por su característica de retener las hojas senescentes que se acumulan en pie, actúan como combustible en caso de no ser removidas por los herbívoros (Zedler, 2007). Dado que el material combustible generalmente es fino y pequeño, los fuegos en los pastizales se propagan rápidamente y son de corta duración (Zedler, 2007). Sin embargo, en sitios que presentan una gran cobertura de especies cespitosas (tipo maciegas), así como en sitios con gran acumulación de mantillo, como producto de quemadas poco frecuentes o de bajas cargas ganaderas, el calor alcanza mayores temperaturas y permanece durante más

tiempo (Lunt y Morgan, 2002). Por lo tanto, el fuego, al eliminar la biomasa aérea, puede promover cambios en las comunidades vegetales (Zedler, 2007). Las quemadas también pueden ser utilizadas con diferentes fines y para esto es imprescindible conocer las respuestas de las especies vegetales a los diferentes factores tanto directos como indirectos del fuego (Cox *et al.*, 2017). A modo de ejemplo las quemadas son utilizadas con fines productivos, para disminuir la biomasa seca en pie de ciertas gramíneas cespitosas que son poco apetecibles para el ganado, favorecer el rebrote tierno y por tanto mejorar la calidad nutricional del forraje (Royo Pallarés *et al.*, 2005; Berretta, 2006). También las quemadas pueden ser utilizadas como herramientas de conservación o restauración, por ejemplo para mantener áreas de pastizales o cierta composición de especies (Overbeck y Pfadenhauer, 2007; Borghesio, 2009).

## Fuego en pastizales del Río de la Plata

Uruguay se encuentra dentro de una de las mayores regiones de pastizales templados del mundo, los pastizales del Río de la Plata, junto al sur de Brasil y la región Pampeana de Argentina (Soriano *et al.*, 1991). En ciertas áreas de esta región, algunas zonas de pastizales están sometidas a quemadas antrópicas con fines de manejo. En el Sur de Brasil se quema el pastizal para evitar el avance del bosque (Overbeck *et al.*, 2005) lo cual sería esperable según las condiciones climáticas (Overbeck y Pfadenhauer, 2007). En Argentina y Uruguay se quema para disminuir la cobertura de especies no apetecibles para el ganado que forman pajonales o maciegas (Berretta, 1993; Littera, 1997; Littera *et al.*, 2003). Al evaluar los efectos de la quema sobre los pastizales se ha observado que, en

parcelas recientemente quemadas, la riqueza y diversidad de especies vegetales son mayores que en aquellas parcelas quemadas hace varios años (Overbeck *et al.*, 2005). Esto puede deberse a que luego de la perturbación, disminuyen las interacciones de competencia, principalmente por luz y espacio y se dan condiciones favorables para que determinadas especies pioneras, o no dominantes, puedan desarrollarse (Connell y Slatyer, 1977). A pesar de las diferencias de riqueza y diversidad entre zonas quemadas recientemente y zonas no quemadas, la estructura de la vegetación no necesariamente varía (Overbeck *et al.*, 2005). También se ha observado que la productividad primaria neta aérea puede llegar a aumentar si la quema se realiza a finales de invierno o a principios de primavera, ya que se favorece el crecimiento vegetal y el rápido recubrimiento del suelo (Latterra *et al.*, 2003; Fidelis y Blanco, 2014). Latterra *et al.* (1998) observaron que, además de abrir el espacio para la accesibilidad del ganado, el fuego también mejora la calidad del forraje y aumenta la productividad aérea a corto plazo. Por el contrario, si la quema se realiza en periodos de sequía, la producción de biomasa disminuye, se enlentece el recubrimiento del suelo por parte de la vegetación y se favorece la erosión (Berretta, 1993).

## Fuego y germinación

Existe una amplia bibliografía que analiza los efectos de los factores directos (temperatura y humo) e indirectos (nutrientes, luz y gases) del fuego sobre distintas variables asociadas con la germinación (Keeley y Fotheringham, 2000) y las respuestas de las especies varían entre los diferentes ecosistemas (Anexo

1). Muchas veces, un único factor proveniente del fuego no es suficiente para romper la dormancia de la semilla, por lo que es necesario combinar los diversos factores para estudiar si la interacción podría llegar a estimular la germinación (Zupo *et al.*, 2016; Dayamba *et al.*, 2008; Tieu *et al.*, 2001). Por lo tanto, es difícil encontrar una respuesta generalizada ya que depende de muchas variables (van Staden *et al.*, 2000).

Las altas temperaturas generadas por el fuego pueden desencadenar la germinación de muchas especies rompiendo la dormancia física de las semillas (Keeley *et al.*, 2011). Esta hipótesis ha sido puesta a prueba en semillas con cubierta dura de ecosistemas propensos a incendios (Keeley, 1991). Además, los canales para el ingreso de agua que están relacionados a la pérdida de la dormancia de las semillas pueden abrirse en respuesta a fluctuaciones ambientales (Jaganathan, 2015). En este sentido, las fluctuaciones de temperatura, que se pueden dar por la creación de claros después del pasaje del fuego, favorecen la germinación de algunas especies, ya que las semillas quedan expuestas a mayores fluctuaciones de temperatura diurna (Baskin y Baskin, 2001; Santana *et al.*, 2013; Zupo *et al.*, 2016). En otras especies, la aplicación de un golpe de calor no es suficiente para desencadenar la germinación, pero las semillas continúan viables (Fichino *et al.*, 2016; Fidelis *et al.*, 2016). Estas semillas tolerantes encuentran condiciones favorables para germinar en ambientes post-quema (Paula y Pausas 2008). La germinación también puede ser desencadenada ya sea por cambios en la concentración de nutrientes, como nitrógeno y fosforo, en el suelo (Overbeck *et al.*, 2006; Villalobos *et al.* 2007), por cambios en la calidad de la luz (proporción de rojo/rojo

lejano) (Santana *et al.* 2013), o por el incremento en la incidencia de la luz al nivel del suelo, ya que el fuego remueve la vegetación y la broza a este nivel, promoviendo la germinación en algunas especies (Keeley y Fotheringham, 2000).

Otro factor que estimula la germinación en muchas especies de diferentes familias es el humo derivado de la quema (van Staden *et al.*, 2000; Light *et al.*, 2004). Esta respuesta ha sido observada en muchas especie de ecosistemas de clima mediterráneo que presentan semillas de cubierta permeable, tales como Lamiaceae, Ericaceae, Asteraceae y Poaceae (Paula *et al.*, 2009). No se conoce de manera precisa el mecanismo por el cual el humo desencadena la germinación, pero parece no ser el mismo para todas las especies (Keeley y Fotheringham, 2000). Se han propuesto diferentes compuestos cuya función sería desencadenar la germinación, entre ellos el ion nitrato que se encuentra en abundancia en zonas post-quema, o el dióxido de nitrógeno que cambiaría las características de la membrana subdémica en las semillas permitiendo el pasaje de solutos (Keeley y Fotheringham, 2000). Por otro lado Flematti *et al.* (2004), identificaron un compuesto orgánico que desencadena la germinación (Karrikin), el cual deriva de la combustión de la celulosa. Este compuesto es estable a altas temperaturas, soluble en agua y es activo en un amplio rango de concentraciones (Flematti *et al.*, 2004). Sin embargo, varios autores señalan que desencadenar la germinación es un proceso muy complejo por lo que varios compuestos tanto orgánicos como inorgánicos estarían involucrados (Keeley y Pausas, 2018). Por otro lado, también se ha observado que el humo puede inhibir la capacidad de emerger o prolongar el tiempo de germinación en algunas

especies, principalmente a altas concentraciones (Cox *et al.*, 2017; Burger *et al.*, 2018).

En pastizales de Uruguay no existen estudios que aborden los efectos del fuego sobre la germinación de especies, excepto un artículo reciente que contiene datos de esta tesina (López-Mársico *et al.*, 2019a). En la región geomorfológica Sierras del Este (Panario, 1988), los pastizales son las comunidades vegetales dominantes (aproximadamente un 66%) y la ganadería extensiva de bovinos y ovinos es la actividad preponderante (Ferreira, 2001; Baeza *et al.*, 2019). En la comunidad V de esta región (Lezama *et al.*, 2019), se realizan quemas prescritas con fines productivos con el objetivo de disminuir la cobertura aérea de la gramínea *Erianthus angustifolius* Nees. Esta especie es dominante y forma maciegas de gran tamaño, de 60-70 cm de cobertura, no apetecibles para el ganado. (López-Mársico *et al.*, 2019b). En áreas no tan extensas, se pueden encontrar zonas con distinta antigüedad de quema, lo que genera diferentes parches de vegetación (López-Mársico com. pers.). En estos parches se observa un patrón diferencial en las abundancias de las especies, lo que permitió clasificarlas en favorecidas, tolerantes y sensibles, dependiendo si la abundancia es mayor, similar y menor, respectivamente, en zonas quemadas en comparación con zonas no quemadas (Luis López-Mársico, com. per.).

### Objetivo

Evaluar el efecto del golpe de calor y el humo, dos componentes directos del fuego, sobre la germinación de semillas de especies de pastizales dominados por *Erianthus angustifolius* en Sierras del Este, Uruguay.

## Hipótesis

El golpe de calor y el humo afectan de forma diferencial a la germinación de las semillas, según las especies sean favorecidas (mayor abundancia en parcelas quemadas que en parcelas no quemadas), tolerantes (similar abundancia en parcelas quemadas y no quemadas) o sensibles (menor abundancia en parcelas quemadas que en parcelas no quemadas) al fuego en los pastizales. La división de las especies en estas categorías se basó en datos de abundancia a partir de relevamientos de vegetación en parcelas quemadas y no quemadas de estos pastizales, realizados en el marco de la Tesis de Doctorado de Luis López-Mársico.

Para poner a prueba la hipótesis se plantearon las siguientes predicciones:

- Las semillas de especies favorecidas por el fuego aumentarán el porcentaje de germinación (% G) y/o disminuirán el tiempo medio de germinación (TMG), al ser expuestas al menos a uno de los factores del fuego (golpe de calor y/o humo).
- Las semillas de especies tolerantes al fuego no variarán el % G y/o TMG, al ser expuestas al menos a uno de los factores del fuego.
- Las semillas de especies sensibles al fuego disminuirán el % G y/o aumentarán el TMG al ser expuestas al menos a uno de los factores del fuego.

## Materiales y métodos

### Recolección de semillas de las especies estudiadas

La recolección de las unidades de dispersión se llevó a cabo en una zona de pajonales dominada por *Erianthus angustifolius* del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos (PPQC), Departamento de Treinta y Tres. El promedio anual de precipitaciones en esta zona es de 1318 mm y la temperatura anual media es de 17°C (INIA-GRASS 2018). Se recolectaron infrutescencias de 6 especies: cuatro de la familia Asteraceae (*Acanthostyles buniifolius* Hook. ex Hook y Arn, *Solidago chilensis* Meyen, *Stenachaenium megapotamicum* (Spreng.) Baker y *Pterocaulon balansae* Chodat) y dos de la familia Poaceae (*Aristida laevis* (Nees) Kunth y *E. angustifolius*) (Tabla 1; Figura 1). Todas las infrutescencias se recolectaron en áreas que no habían sido quemadas recientemente, de acuerdo a la información brindada por los productores de la zona. La colecta de *A. laevis* se realizó en enero de 2015 y la del resto de las especies durante los meses de abril y mayo de ese año. Las infrutescencias fueron conservadas en un ambiente seco, sin cambios bruscos de temperatura (15-20°C) y almacenadas en bolsas papel durante ocho meses.

Las especies fueron seleccionadas debido a que son muy comunes en la zona de estudio. A través de relevamientos en el campo, se observó que presentaban diferencias en sus abundancias dependiendo si se encontraban en zonas quemadas recientemente o en zonas no quemada hace varios años (López-

Mársico, datos no publicados). Esto nos permitió clasificar las especies en tolerantes, sensibles y favorecidas. *A. laevis*, *E. angustifolius* y *A. buniifolius* se clasificaron como tolerantes ya que sus abundancias no diferían entre zonas quemadas y no quemadas, *S. chilensis* se clasificó como sensible ya que la abundancia era mayor en zonas no quemadas y *S. megapotamicum* y *P. balansae* se clasificaron como favorecidas ya que había mayor abundancia en zonas recientemente quemadas (Tabla 1). Además, *E. angustifolius* fue seleccionada porque es la especie por la que se quema el campo.



Figura 1. Inflorescencias y/o infrutescencias de las seis especies estudiadas, comunes en los pastizales de la Sierra del Este, Uruguay. a- *Acanthostyles buniifolius*, b- *Solidago chilensis*, c- *Stenachaenium megapotamicum*, d- *Pterocaulon balansae*, e- *Aristida laevis* y f- *Erianthus angustifolius*. Todas las fotografías, excepto la de *A. laevis*, fueron tomadas en el sitio de estudio por Luis López-Mársico en mayo del 2016. La fotografía de *A. laevis* fue tomada por Mauricio Bonifacino.

Tabla 1. Características de las especies estudiadas. En la columna observación a campo se clasificó a las especies según su abundancia en las zonas quemadas y no quemadas: Tolerantes si la abundancia es similar en ambas zonas, sensibles si es mayor en zonas no quemadas y favorecidas si es mayor en zonas quemadas (Luis López-Mársico, com. per.).

Especie	Familia	Forma de Vida	Período de Fructificación	Observación a campo
<i>Acanthostyles buniifolius</i>		Arbusto	Marzo-mayo	Tolerante
<i>Solidago chilensis</i>	Asteraceae	Herbácea geófito	Febrero-mayo	Sensible
<i>Stenachaenium megapotamicum</i>		Herbácea geófito	Marzo-mayo	Favorecida
<i>Pterocaulon balansae</i>		Herbácea hemiptófito	Febrero-mayo	Favorecida
<i>Aristida laevis</i>	Poaceae	Herbácea hemiptófito	Diciembre-Marzo	Tolerante
<i>Erianthus angustifolius</i>		Herbácea hemiptófito	Febrero-Junio	Tolerante

## Procesamiento de las unidades de dispersión

En el laboratorio, a partir de las infrutescencias, se separaron 1000 unidades de dispersión de cada especie, (semilla o cariopse, más las estructuras de dispersión en el caso que las hubiera) descartando aquellas dañadas, vacías o infectadas con hongos. Para esto se empleó una lupa binocular, con una ampliación de 10X. El porcentaje de unidades dañadas determinado a simple vista fue de 28% presentando el mínimo *E. angustifolius* con 18% y el máximo *S. chilensis* con 53% (Tabla 2). Posteriormente, las unidades de dispersión fueron pesadas en una balanza con una precisión mínima igual a 0,01g. Además, se emplearon 100 unidades de dispersión de cada especie para determinar la

longitud y el ancho (Tabla 2, Figura 2a). Para este proceso se utilizó una regla con una escala de 10  $\mu\text{m}$  bajo la lupa binocular, con ampliación de 10X. En todas las Asteraceae se consideró a la semilla, sin tener en cuenta el pappus. En el caso de *E. angustifolius* se consideró al cariopse desnudo, mientras que en *A. laevis* se consideró al cariopse envuelto en las glumas debido a la imposibilidad de obtener de manera fácil al cariopse desnudo.

Tabla 2. Características estructurales de las unidades de dispersión de las especies estudiadas (masa, largo y ancho) y el porcentaje de unidades dañadas calculado a partir de separar unidades de dispersión dañadas, con hongos o vacías a simple vista con la ayuda de una lupa binocular (10X), previo a la aplicación de los tratamientos.

Especie	Masa (g) de 1000	Largo (mm)	Ancho (mm)	% de unidades dañadas
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	0,2361	2,30 $\pm$ 0,18	0,37 $\pm$ 0,05	29,2 $\pm$ 6,41
<i>Solidago chilensis</i>	0,1009	1,47 $\pm$ 0,25	0,29 $\pm$ 0,072	52,6 $\pm$ 6,15
<i>Stenachaenium megapotamicum</i>	0,5473	3,60 $\pm$ 0,24	0,87 $\pm$ 0,07	21,2 $\pm$ 5,80
<i>Pterocaulon balansae</i>	0,0265	0,79 $\pm$ 0,05	0,2 $\pm$ 8,41	24,6 $\pm$ 6,54
<i>Aristida laevis</i>	1,3632	9,57 $\pm$ 0,66	0,40 $\pm$ 0,04	21,6 $\pm$ 4,04
<i>Erianthus angustifolius</i>	1,1644	2,31 $\pm$ 0,12	0,69 $\pm$ 0,07	17,8 $\pm$ 0,36

## Experimento y prueba de germinación

Para cada especie se realizó un experimento bifactorial, con tres niveles de temperatura (temperatura ambiente, 50°C y 100°C) y dos niveles de humo (sin humo y con humo) totalizando 6 combinaciones (de aquí en más tratamientos)

(Tabla 3). Previamente a la aplicación de los tratamientos, las unidades de dispersión de cada especie se separaron en grupos de a 100 y se colocaron en pequeños sobres de papel de aluminio rotulados con los distintos códigos. En el caso de las unidades de dispersión de *A. laevis*, se le cortaron las aristas para una mejor manipulación. El primer factor al que se sometieron las unidades de dispersión fue el de golpe de calor. Para esto se utilizó una estufa de secado precalentada, primero a 100°C, donde se colocaron dos sobres de aluminio de cada especie (200 unidades de dispersión) durante dos minutos. Posteriormente se dejó enfriar la estufa hasta alcanzar 50°C, y se colocaron otros dos sobres (200 unidades de dispersión) de cada especie que se dejaron por dos minutos. Las restantes 200 unidades de dispersión de cada especie permanecieron a temperatura ambiente (entre 15°C y 20°C). Las temperaturas de los golpes de calor surgen de un trabajo realizado en la región con especies del mismo tipo de ecosistema (Overbeck *et al.*, 2006). Luego, la mitad de las unidades de dispersión que fueron sometidas a los 3 tratamientos de calor fueron expuestas al segundo factor, el humo. Las unidades de dispersión que correspondía ahumarlas, se retiraron de los sobres, se colocaron en bandejitas de papel aluminio rotuladas con cada código y se ubicaron dentro de una caja plástica transparente (60x40x30 cm). Todas las bandejitas fueron cubiertas por una malla de tela para evitar que las especies que presentan pappus pudieran mezclarse debido a las corrientes de aire (Figura 2b). La caja plástica fue conectada a un ahumador de apicultor, a través de un orificio en una pared lateral. El ahumador consiste en un recipiente en el que se quema la biomasa vegetal, un tubo por el que sale el humo y un fuelle para oxigenar el recipiente y mantener el fuego encendido. Dentro del ahumador se colocó materia seca de *E. angustifolius*

proveniente del sitio de estudio (aproximadamente 50g) que fue prendida fuego. El humo generado fue conducido a la caja plástica y cuando la caja estuvo saturada de humo, las unidades de dispersión permanecieron durante cinco minutos (Figura 2c).

Cada tratamiento presentó cuatro réplicas con 25 unidades de dispersión cada una. Las unidades de dispersión de cada especie (n= 600/especie, Total= 3600) se colocaron a germinar en cajas de Petri rotuladas, con doble papel filtro humedecido con 4 ml de agua destilada y 1 ml de fungicida comercial. A las cajas con las semillas de *P. balansae* se les colocó 1 ml menos de agua para evitar que floten debido a su diminuto tamaño. Las cajas de Petri fueron selladas con papel film para evitar la evaporación del agua y fueron colocadas en una cámara de germinación con temperatura y luz controlada (12 tubos de luz, en total 36 W y 300 luxes) por 12 hs. de luz a 25°C y 12 hs. de oscuridad a 20°C, con 80% de humedad (Figura 2d).

El experimento se controló durante 30 días y la frecuencia de conteo fue diaria hasta que las unidades de dispersión comenzaran a germinar, cuando la frecuencia de aparición de unidades disminuyó, se comenzó a controlar cada 3 días (Figura 3a-c). Se consideró que las unidades de dispersión habían germinado cuando se les observaba la radícula y/o los cotiledones (en asteráceas) o profilos (en gramíneas). Cada plántula recién germinada fue marcada, con un punto en la tapa de la caja de Petri, para hacer un seguimiento y evitar contarla más de una vez. Las unidades de dispersión que tenían hongos fueron retiradas de las cajas de Petri y registradas. Todas estas observaciones fueron realizadas a través de una lupa binocular con un aumentó 10X. Las

unidades de dispersión de *P. balansae* y *S. megapotamicum* permanecieron en la cámara por 10 días más, ya que cerca del 50% germinaron próximo al final del experimento. A las unidades de dispersión que no germinaron al término del experimento se les realizó la prueba de viabilidad con 2,3,5- trifenil-tetrazolio al 1%, embebiéndolas por 24 hs (Figura 3d). Esta prueba tiñe de color rojo o rosado el tejido vivo de la semilla (Ooi *et al.*, 2014).

Tabla 3. Tratamientos resultantes de la interacción entre los dos factores: golpe de calor y humo, con sus respectivas abreviaturas.

	<b>Temperatura ambiente *</b>	<b>Golpe de calor 50°C</b>	<b>Golpe de calor 100°C</b>
<b>Sin humo</b>	TAH-	50°C H-	100°C H-
<b>Con humo</b>	TAH+	50°C H+	100°C H+

\* Temperatura ambiente corresponde a un rango entre (15-20°C)

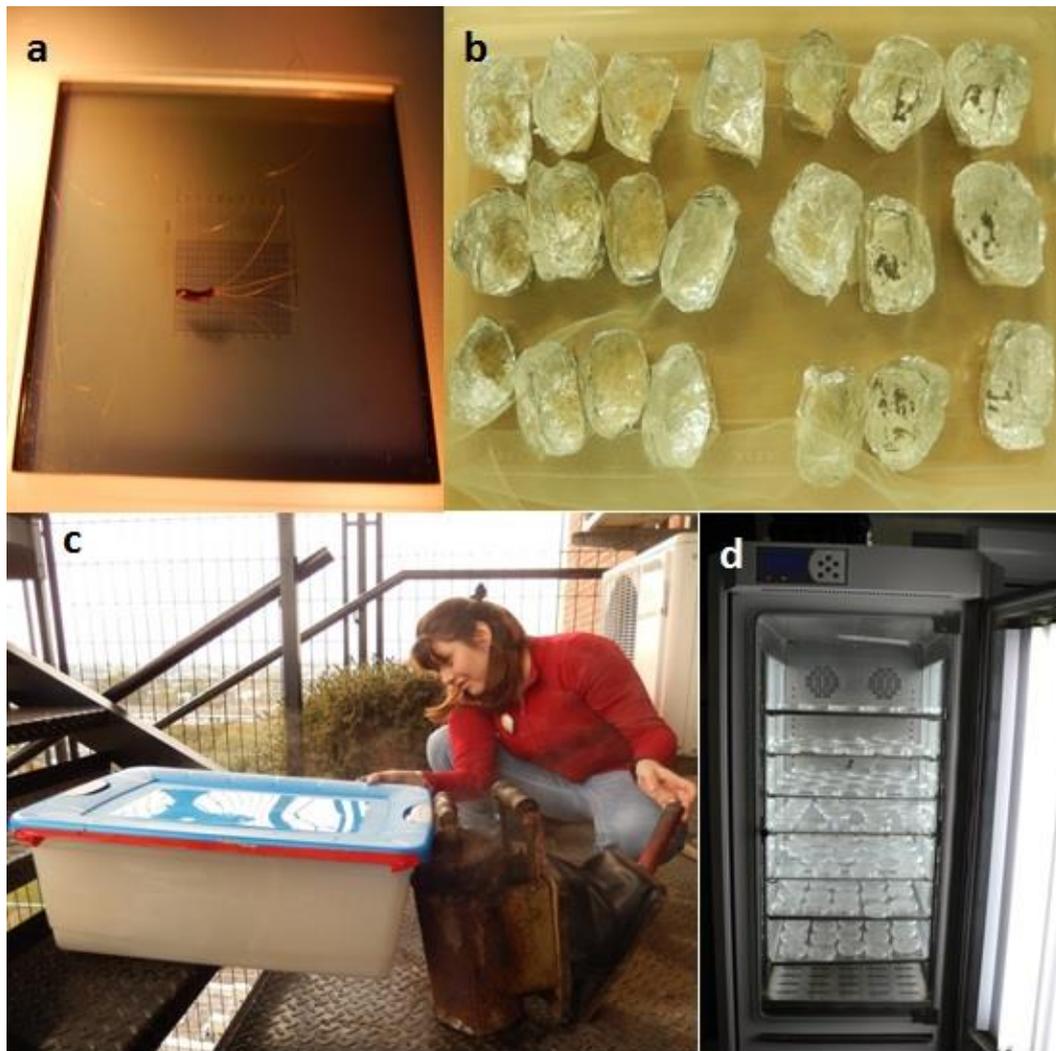


Figura 2. Proceso del experimento. a- Toma de datos de largo y ancho a una semilla de *Stenachaenium megapotamicum*, con regla de escala 10  $\mu$ m bajo la lupa binocular, con ampliación de 10X. b- Unidades de dispersión de las especies estudiadas en bandejas de aluminio dentro de un recipiente cubierto por una malla de tela para evitar que se mezclen, prontas para ser ahumadas. c- Tratamiento de ahumado: recipiente donde se encontraban las unidades de dispersión conectada a un ahumador de apicultor donde se quemó materia seca proveniente de la zona de estudio. d- Cámara de germinación con todas las cajas de Petri pertenecientes al experimento.

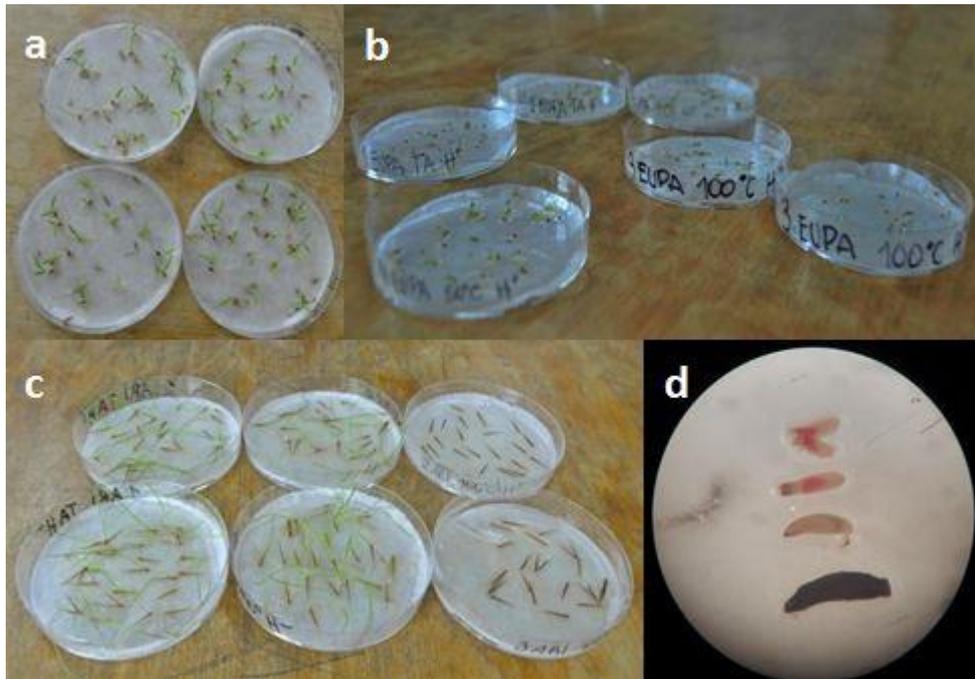


Figura 3. a- Fotografía de las cuatro réplicas del tratamiento TAH- (Temperatura ambiente- sin humo) para *Erianthus angustifolius* luego de germinadas. b y c- los seis tratamientos para dos de las especies estudiadas, *Acanthostyles buniifolius* y *Aristida laevis* respectivamente. d- unidades de dispersión de *Stenachaenium megapotamicum* luego de la prueba de viabilidad con tetrazólio, observadas bajo lupa binocular 10X. De abajo hacia arriba: unidad de dispersión con cubierta, desnuda no viable, desnuda viable y desnuda con los cotiledones separados donde se puede observar claramente el embrión teñido de rojo.

## Análisis de datos

Se calculó el porcentaje de germinación (% G) y el tiempo medio de germinación (TMG) para cada especie.

$$\%G = \frac{\text{Semillas germinadas al final del experimento}}{\text{Número total de semillas}} \times 100$$

$$TMG = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i}$$

donde  $n_i$ : número de semillas que germinaron en el día  $i$ ;  $t_i$ : tiempo en días desde que comenzó el experimento hasta el día  $i_{th}$  y  $k$ : último día de germinación.

Para comparar el %G y el TMG entre los distintos tratamientos, para cada especie se realizó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) con el golpe de calor (3 niveles) y el Humo (2 niveles) como factores. Las diferencias significativas fueron analizadas mediante el test post-hoc de Tukey. Todos los análisis se realizaron con el software libre InfoStat versión 2016 (Di Rienzo *et al.*, 2016). Previamente, a los datos de porcentaje de germinación se le aplicó la transformación  $\arcsen\sqrt{x}$  (Zar *et al.*, 1996) y al TMG la transformación  $\log_{10}(x)$  y se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza de los datos mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene respectivamente.

## Resultados

### Efectos del humo y el golpe de calor sobre el porcentaje de germinación (%G)

El %G disminuyó en la mayoría de las especies (*A. buniifolius*, *S. chilensis*, *S. megapotamicum*, *P. balansae* y *A. laevis*) cuando éstas fueron expuestas al humo y/o al golpe de calor. *A. buniifolius* y *S. chilensis* fueron afectadas tanto por el humo como por el calor. Para la primera, las unidades de dispersión ahumadas germinaron menos que las no ahumadas ( $p=0,0001$ ; Figura 4a; Tabla 4) y el %G disminuyó con el aumento de la temperatura, presentado diferencias significativas entre los tratamientos ( $p<0,0001$ ; Figura 4a; Tabla 4). Para *S. chilensis* el %G fue menor cuando las unidades fueron ahumadas ( $p<0,0001$ ; Figura 4b; Tabla 4) y disminuyó a medida que la temperatura aumentó, presentado diferencias significativas entre los tratamientos a 100°C con respecto a los de 50°C y TA ( $p<0,0001$ ; Figura 4b; Tabla 4). *S. megapotamicum* y *P. balansae* fueron afectadas por la interacción del golpe de calor y el humo. Las unidades de dispersión de *S. megapotamicum* que fueron ahumadas germinaron menos que las no ahumadas a TA y 50°C, mientras que las expuestas a 100°C no germinaron, independientemente del tratamiento de humo (interacción significativa  $p<0,0001$ ; Figura 4c; Tabla 4). Las unidades de dispersión de *P. balansae* que fueron ahumadas disminuyeron el %G cuando fueron expuestas a 100°C, mientras que las no ahumadas no fueron afectadas por la temperatura (interacción significativa  $p=0,0001$ ; Figura 4d; Tabla 4). Las unidades de

dispersión de *A. laevis* sólo fueron afectadas por el golpe de calor, no germinando cuando fueron expuestas a 100°C ( $p < 0,0001$ ; Figura 4e; Tabla 4). Por último, *E. angustifolius* fue la única especie cuyo %G no se vio modificado al ser expuesto a alguno de los tratamientos ( $p = 0,1811$ ; Figura 4f; Tabla 4).

## Efectos del humo y el golpe de calor sobre el tiempo medio de germinación (TMG)

Todas las especies vieron afectado su TMG, ya sea aumentando o disminuyendo los días de germinación cuando fueron expuestas a algún tratamiento. *A. buniifolius* y *S. chilensis* fueron afectados por el golpe de calor y el humo. Las unidades de dispersión de *A. buniifolius* que fueron expuestas al humo tardaron más en germinar ( $p < 0,0001$ ; Figura 5a; Tabla 5) y a medida que aumentó la temperatura, el TMG también aumentó ( $p = 0,0107$ ; Figura 5a; Tabla 5). Se observa algo similar en *S. chilensis*, las semillas ahumadas tardaron más días en germinar que los no ahumadas ( $p < 0,0001$ ; Figura 5b; Tabla 5) y las expuestas a 100°C tardaron en germinar 1 día más que las expuestas a TA y 50°C ( $p = 0,015$ ; Figura 5b; Tabla 5). Por otro lado, tres especies fueron afectadas solamente por el humo. En *S. megapotamicum* se observó un aumento del TMG cuando las semillas fueron ahumadas ( $p < 0,0001$ ; Figura 5c; Tabla 5). El humo también afectó a *P. balansae*, pero solamente en aquellas semillas expuestas a 100°C. Las unidades de dispersión ahumadas aumentaron el TMG, mientras que las no ahumadas disminuyeron el TMG (interacción significativa  $p = 0,0164$ ; Figura 5d; Tabla 5). El humo disminuyó el TMG en *A. laevis*, las unidades de dispersión ahumadas germinaron en promedio un día

antes que las no ahumadas, ( $p=0,0117$ ; Figura 5e; Tabla 5). El TMG de *E. angustifolius* fue afectado por el calor, las unidades de dispersión expuestas a  $100^{\circ}\text{C}$  tardaron en germinar 7 días más con respecto a TA y  $50^{\circ}\text{C}$  ( $p<0,0001$ ; Figura 5f; Tabla 5).

Con respecto a la viabilidad se observó que la mayoría de las unidades de dispersión que no habían germinado durante el experimento estaban muertas, principalmente aquellas de los tratamientos a  $100^{\circ}\text{C}$  y humo (Tabla 6). Se destaca que las unidades de dispersión de *A. buniifolius* fueron las que más presentaron hongos durante el experimento, principalmente las que no habían sido ahumadas.

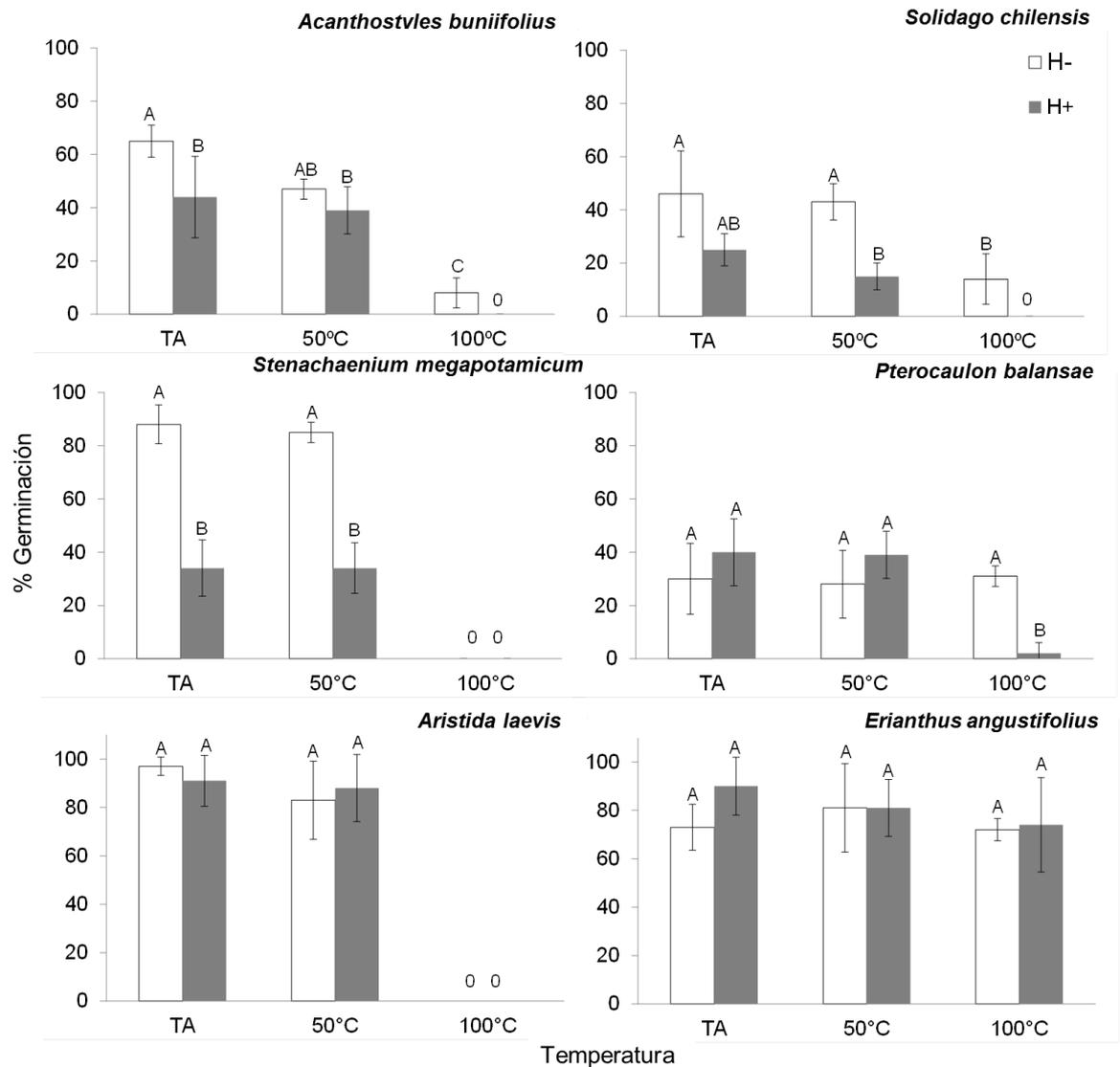


Figura 4. Porcentaje de germinación  $\pm$  DE de las especies estudiadas en función de la temperatura. Las barras blancas corresponden a los tratamientos sin humo y las barras grises a los tratamientos con humo. Las letras mayúsculas corresponden a diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA, Tukey, p-valor =0,05). Los "0" significan que para ese tratamiento no germinó ninguna unidad de dispersión. El porcentaje de germinación de la mayoría de las especies equivale a 30 días, excepto para *S. megapotamicum* y *P. balansae* que equivale a 45 y 46 días respectivamente.

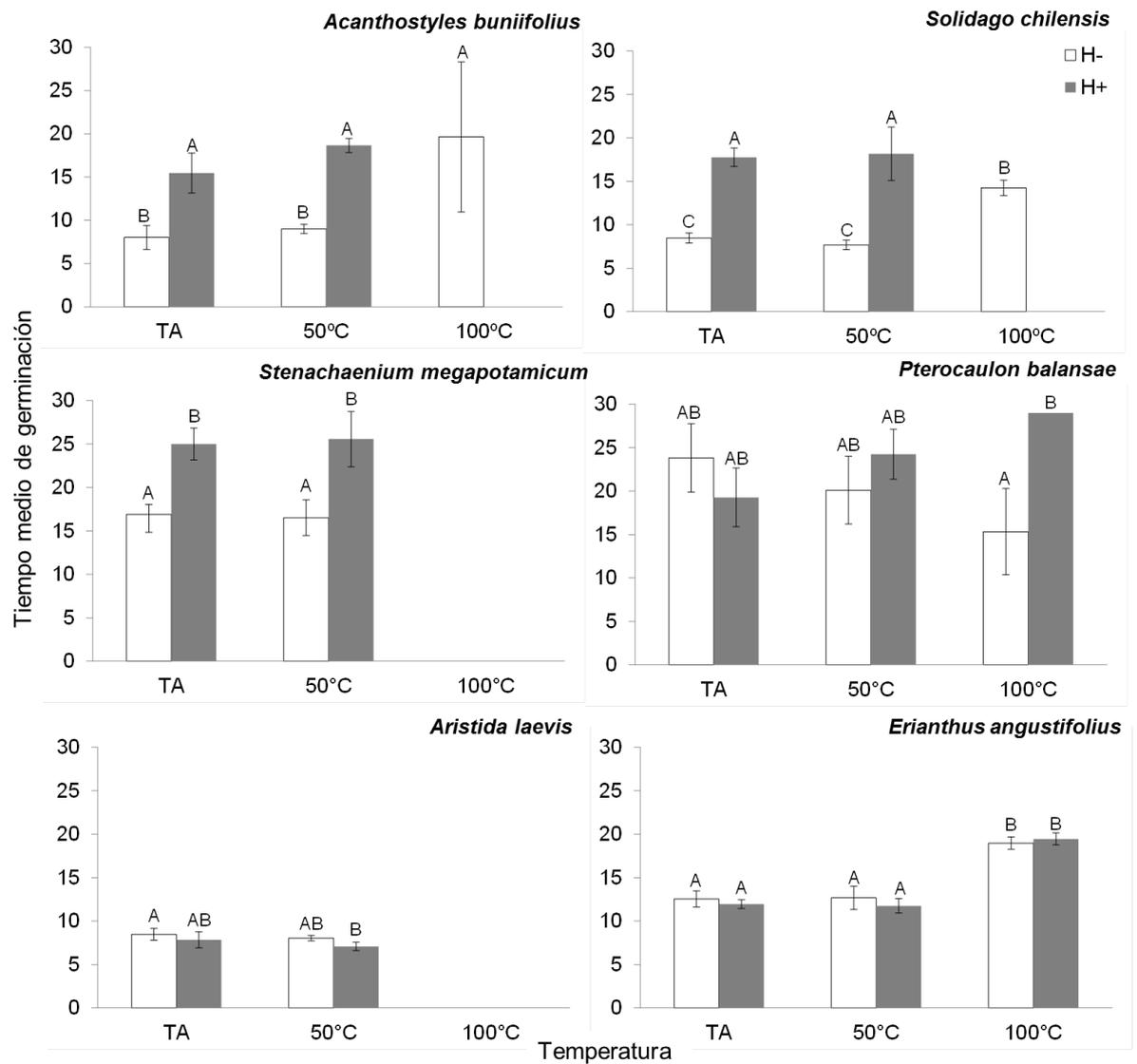


Figura 5. Tiempo medio de germinación  $\pm$  DE de las especies estudiadas en función de la temperatura. Las barras blancas corresponden a los tratamientos sin humo y las barras grises a los tratamientos con humo. Las letras mayúsculas corresponden a diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA, Tukey,  $p$ -valor = 0,05).

Tabla 4. Resultados del ANOVA para el efecto de la temperatura y el humo en el porcentaje de germinación (%G) de las seis especies estudiadas. En negrita, se resaltan los efectos significativos de los tratamientos y su interacción ( $p < 0,05$ ).

	<i>Acanthostyles buniifolius</i>			<i>Solidago chilensis</i>			<i>Stenachaenium megapotamicum</i>		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Modelo	5	61,29	<b>&lt;0,0001</b>	5	30	<b>&lt;0,0001</b>	5	171,3	<b>&lt;0,0001</b>
Temperatura	2	137,2	<b>&lt;0,0001</b>	2	46	<b>&lt;0,0001</b>	2	327,4	<b>&lt;0,0001</b>
Humo	1	27,19	<b>0,0001</b>	1	56	<b>&lt;0,0001</b>	1	134,14	<b>&lt;0,0001</b>
Temperatura*Humo	2	2,42	0,1171	2	1,2	0,3303	2	33,77	<b>&lt;0,0001</b>
Error	18			18			18		
Total	23			23			23		
	<i>Pterocaulon balansae</i>			<i>Aristida laevis</i>			<i>Erianthus angustifolius</i>		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Modelo	5	13,9	<b>&lt;0,0001</b>	5	56	<b>&lt;0,0001</b>	5	1,72	0,1811
Temperatura	2	14,94	<b>0,0002</b>	2	138	<b>&lt;0,0001</b>	2	1,6	0,2287
Humo	1	3,69	0,0707	1	0,2	0,6737	1	1,31	0,2668
Temperatura*Humo	2	17,97	<b>0,0001</b>	2	2	0,1714	2	2,04	0,1591
Error	18			18			18		
Total	23			23			23		

Tabla 5. Resultados del ANOVA para el efecto de la temperatura y el humo en el Tiempo Medio de Germinación (TMG) de las seis especies estudiadas. En negrita, se resaltan los efectos significativos de los tratamientos y su interacción ( $p < 0,05$ ).

	<i>Acanthostyles buniifolius</i>			<i>Solidago chilensis</i>			<i>Stenachaenium megapotamicum</i>		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Modelo	4	12,22	<b>0,0001</b>	4	74,47	<b>&lt;0,0001</b>	3	21,03	<b>&lt;0,0001</b>
Temperatura	2	6,24	<b>0,0107</b>	2	5,63	<b>0,015</b>	1	0,02	0,902
Humo	1	36,3	<b>&lt;0,0001</b>	1	85,2	<b>&lt;0,0001</b>	1	62,86	<b>&lt;0,0001</b>
Temperatura*Humo	1	0,09	0,7666	1	1,41	0,254	1	0,23	0,6413
Error	15			15			12		
Total	19			19			15		
	<i>Pterocaulon balansae</i>			<i>Aristida laevis</i>			<i>Erianthus angustifolius</i>		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Modelo	5	3,48	<b>0,0276</b>	3	3,87	<b>0,0379</b>	5	45,85	<b>&lt;0,0001</b>
Temperatura	2	0,09	0,915	1	1,67	0,2205	2	112,96	<b>&lt;0,0001</b>
Humo	1	4,44	0,0525	1	8,83	<b>0,0117</b>	1	1,22	0,283
Temperatura*Humo	2	5,47	<b>0,0164</b>	1	1,12	0,3107	2	1,05	0,3707
Error	15			12			18		
Total	20			15			23		

Tabla 6. Porcentaje ( $\pm$  DE) de las unidades de dispersión germinadas (G), viables por tetrazolio (V) y muertas luego de los tratamientos, dañadas por manipulación o contaminadas por hongos durante el experimento (M) de las seis especies estudiadas. Las abreviaciones corresponden a los tratamientos (TAH- =temperatura ambiente sin humo; TAH+ =temperatura ambiente con humo; 50°H- = golpe de calor de 50°C sin humo; 50°H+= golpe de calor de 50°C con humo; 100°H- = golpe de calor de 100°C sin humo y 100°H+= golpe de calor de 100°C con humo).

	<i>Acanthostyles buniifolius</i>			<i>Solidago chilensis</i>			<i>Stenachaenium megapotamicum</i>		
	%G	%V	%M	%G	%V	%M	%G	%V	%M
TAH-	65 $\pm$ 6	0	35 $\pm$ 6	46 $\pm$ 16,5	0,06 $\pm$ 0,12	53 $\pm$ 17,4	88 $\pm$ 7,30	3 $\pm$ 3,83	9 $\pm$ 6,83
TAH+	44 $\pm$ 15,3	0	56 $\pm$ 15,3	25 $\pm$ 6	1,25 $\pm$ 1,89	70 $\pm$ 10,6	34 $\pm$ 10,6	14 $\pm$ 2,30	52 $\pm$ 10,3
50°H-	47 $\pm$ 3,83	0	53 $\pm$ 3,83	43 $\pm$ 6,83	0	57 $\pm$ 6,83	85 $\pm$ 3,83	0	15 $\pm$ 3,83
50°H+	39 $\pm$ 8,87	0	61 $\pm$ 8,87	15 $\pm$ 5,03	0	85 $\pm$ 5,03	34 $\pm$ 9,52	14 $\pm$ 5,16	52 $\pm$ 4,62
100°H-	8 $\pm$ 5,66	0	92 $\pm$ 5,66	14 $\pm$ 9,52	0	84 $\pm$ 9,52	0	1 $\pm$ 2	98 $\pm$ 4
100°H+	0	0	100	0	0	100	0	1 $\pm$ 2	99 $\pm$ 2
	<i>Pterocaulon balansae</i>			<i>Aristida laevis</i>			<i>Erianthus angustifolius</i>		
	%G	%V	%M	%G	%V	%M	%G	%V	%M
TAH-	30 $\pm$ 13,3	2 $\pm$ 2,31	68 $\pm$ 13,1	97 $\pm$ 3,83	2 $\pm$ 2,31	1 $\pm$ 2	73 $\pm$ 9,45	7 $\pm$ 6,83	20 $\pm$ 15,7
TAH+	40 $\pm$ 12,6	1 $\pm$ 2	59 $\pm$ 14	91 $\pm$ 10,5	4,08 $\pm$ 3,40	5 $\pm$ 10	90 $\pm$ 12,4	3, $\pm$ 3,83	7 $\pm$ 8,86
50°H-	28 $\pm$ 12,7	3 $\pm$ 2	69 $\pm$ 13,6	73 $\pm$ 20,5	0	27 $\pm$ 20,5	81 $\pm$ 18,3	7 $\pm$ 6,83	12 $\pm$ 14,1
50°H+	39 $\pm$ 8,87	1 $\pm$ 2	60 $\pm$ 9,79	88 $\pm$ 13,8	0	12 $\pm$ 13,8	81 $\pm$ 9,45	9 $\pm$ 8,87	10 $\pm$ 8,30
100°H-	31 $\pm$ 3,83	0	69 $\pm$ 3,83	0	9 $\pm$ 12,8	91 $\pm$ 12,8	72 $\pm$ 4,62	3 $\pm$ 6	25 $\pm$ 4,71
100°H+	2 $\pm$ 4	1 $\pm$ 2	97 $\pm$ 3,83	0	3 $\pm$ 6	97 $\pm$ 6	74 $\pm$ 9,52	1 $\pm$ 2	25 $\pm$ 14,2

## Discusión

Contrariamente a lo esperado, la mayoría de los resultados de este trabajo no son consistentes con las observaciones hechas a campo (Anexo 2). Solamente para *E. angustifolius* y *S. chilensis* los resultados ayudan a explicar por qué la primera se encuentra indistintamente entre zonas quemadas y no quemadas y la segunda se observa con mayor frecuencia en zonas no quemadas. El calor y el humo disminuyeron el porcentaje de germinación de la mayoría de las especies estudiadas y en ningún caso lo promovieron (ver Anexo 3). Solamente la germinación de *E. angustifolius* no fue afectada por los tratamientos. Por otro lado, 5 de las 6 especies sufrieron un retraso en la germinación al ser expuestas a alguno de los tratamientos (ver Anexo 3). La falta de coincidencia de los resultados de este trabajo con las observaciones a campo puede deberse a que la germinación no es la única estrategia que presentan las plantas para emerger después de un evento de quema. Luego de éste, se libera espacio que da la posibilidad para que las especies lo colonicen a través del rebrote o de la dispersión de las semillas de zonas vecinas (Pausas *et al.* 2004).

En pastizales Neotropicales la mayoría de las especies son perennes y rebrotadoras (Overbeck y Pfadenhauer, 2007; Le Stradic *et al.*, 2015). En los pastizales de Uruguay las especies que predominan son gramíneas perennes de crecimiento postrado, seguidas por gramíneas erectas e hierbas nativas (Rodríguez *et al.*, 2003; Altesor *et al.*, 2005). Las especies estudiadas podrían considerarse rebrotadoras, ya que las gramíneas presentan meristemas sobre la superficie del suelo, protegidos por un conjunto de vainas foliares compactas

(Gibson, 2009) y las compuestas tienen órganos subterráneos que poseen yemas de crecimiento como rizomas y xilopodios. Los resultados de este trabajo coinciden en gran medida con estudios realizados en pastizales subtropicales de Brasil, en donde proponen que la germinación tiene un rol limitado en la regeneración del pastizal luego de una quema (Overbeck *et al.*, 2006) y que la regeneración vegetativa es la estrategia predominante (Fidelis *et al.*, 2010). Sin embargo Pausas (2004), señala que el hecho de que las especies sean rebrotadoras no implica que el fuego no afecte su biomasa y producción, y frente a perturbaciones frecuentes su capacidad de respuesta puede llegar a ser afectada negativamente ya que se pierden nutrientes y reservas que se utilizan para rebrotar.

## Efectos del golpe de calor y del humo sobre el porcentaje de germinación

La especie *E. angustifolius* fue la única especie cuya germinación no fue afectada por ninguno de los tratamientos y es la gramínea que predomina en la comunidad de estudio. La quema se lleva a cabo con el objetivo de disminuir su cobertura aérea y generar rebrotes tiernos para el ganado (López-Mársico *et al.*, 2019b). En el campo se puede observar tanto en zonas recientemente quemadas como no quemadas. Nuestros resultados ayudarían a explicar estas observaciones. Esta característica de tolerar las altas temperaturas se ha observado para otras especies, en donde la germinación no es estimulada, pero la semilla sigue viable luego de un golpe de calor (Overbeck *et al.*, 2006). Esto podría verse como una ventaja sobre las otras especies de la comunidad ya que

las unidades de dispersión podrían persistir luego de una quema (Overbeck *et al.*, 2006; Paula y Pausas, 2008; Fichino *et al.*, 2016), al encontrar condiciones favorables para germinar debido a los cambios microambientales, como por ejemplo el incremento de nutrientes en el suelo, como el nitrógeno y el fósforo (Overbeck *et al.*, 2006; Villalobos *et al.*, 2007) y el aumento en la incidencia de la luz, que podría desencadenar la germinación (Keeley, 1987; Keeley y Fotheringham, 2000).

El resto de las especies vieron su germinación afectada negativamente, ya que el %G disminuyó cuando fueron expuestas a alguno de los tratamientos. La germinación del arbusto *A. buniifolius* fue afectado tanto por el humo como por el calor. En el campo, esta especie se observa tanto en parcelas quemadas como no quemadas. Su presencia en las zonas quemadas podría deberse a que esta especie presenta xilopodios, un órgano subterráneo lignificado que tiene muchas yemas, donde una de sus funciones es la regeneración de las partes aéreas de la planta (Apezato-da-Glória, 2015). Fidelis *et al.* (2010) observaron en un arbusto de la misma familia que presentaba xilopodio, que luego de la quema la parte aérea era totalmente destruida, pero después de dos meses ya se podían observar alrededor de 45 tallos que salían de una base única. En otros trabajos realizados en zonas quemadas de pastizales subtropicales, también se ha reportado una alta cobertura de arbustos (Overbeck y Pfadenhauer, 2007).

La especie *S. chilensis* también fue afectada por el humo y el calor. Los resultados obtenidos contribuyen a explicar la abundancia de esta especie en zonas no quemadas por varios años. La baja germinación de las unidades de

dispersión expuestas a altas temperaturas y/o ahumadas y la alta mortalidad de las semillas luego de los tratamientos, sugiere una baja resistencia al pasaje del fuego. Nuestros resultados difieren con los de Arcamone y Jaureguiberry, (2018), quienes trabajaron con esta misma especie y encontraron que la germinación se incrementó cuando sus semillas fueron expuestas a 70° y 110°C y con la combinación de estas temperaturas con humo líquido. Cabe destacar que estos autores trabajaron con especies del Chaco occidental, cuyo promedio anual de precipitaciones (450 mm), es muy distinto al de los pastizales de Uruguay. Por lo tanto, las especies que crecen bajo distintas condiciones climáticas podrían responder de forma diferente a los factores relacionados con el fuego.

La germinación de las especies *S. megapotamicum* y *P. balansae* fue afectada negativamente por la interacción del humo y el golpe de calor. Sin embargo, en el campo ambas especies se observaron en gran abundancia en parcelas recientemente quemadas. Posiblemente su presencia en estas condiciones podría deberse a que tienen la capacidad de rebrotar. La primera es un especie geófito, por lo que su banco de yemas quedaría protegido por el suelo, permitiéndole soportar el pasaje del fuego y rebrotar posteriormente en la época favorable (Benson *et al.*, 2004). La segunda es un herbácea hemicriptófito cuyos órganos de reserva o meristemas de crecimiento se encuentran sobre la superficie del suelo, confiriéndole resistencia al fuego (Overbeck y Pfadenhauer, 2007).

La gramínea *A. laevis* fue afectada negativamente por el golpe de calor, no germinando en absoluto a 100°C. Overbeck *et al.* (2006) observaron el mismo comportamiento en esta especie: la germinación disminuyó a altas temperaturas

y las que no germinaron presentaron baja viabilidad. Por otro lado, Le Stradic *et al.* (2015) trabajaron con otra especie del mismo género y observaron que la germinación de semillas expuestas a 100°C por 5 minutos disminuía al 1%, aunque eran estimuladas por el humo. La abundancia de esta especie en el campo es similar entre las zonas quemadas recientemente y las no quemadas. Una posible explicación podría deberse a que es una especie perenne hemicriptófito y por lo tanto puede rebrotar de estructuras de reserva sobre el suelo. Cabe destacar que a temperatura ambiente y con golpe de calor de 50°C esta especie presentó valores de germinación cercanos al 90%, coincidente con lo observado a temperatura ambiente por Guido *et al.* (2017).

## Efectos del golpe de calor y del humo sobre el tiempo medio de germinación

La mayoría de las especies sufrieron un retraso en la germinación cuando fueron expuestas a alguno de los tratamientos. La especie *S. megapotamicum* fue afectada por el humo, *E. angustifolius* fue afectada por el calor, mientras que *A. buniifolius* y *S. chilensis* fueron afectadas por el humo y el calor. Este retraso en la recolonización post-quemas puede ser considerado como una desventaja para especies de pastizales donde la competencia por espacio y luz modelan el ensamblaje de la comunidad (Le Stradic *et al.*, 2015). Por otro lado el TMG de *P. balansae* disminuyó con el golpe de calor de 100°C en ausencia de humo. Esta disminución sería una ventaja para colonizar rápidamente ambientes post-quema. Sin embargo esta situación no se da en la naturaleza, ya que las altas temperaturas van acompañadas de humo, y esta combinación afectó

negativamente a la especie. Este efecto opuesto de la interacción de humo y altas temperaturas se ha observado también para otras especies de la misma familia (Arcamone y Jauguerriberry, 2018). No se conoce bien el mecanismo que subyace este patrón, pero una posible explicación sería que las altas temperaturas actúan sobre los compuestos químicos del humo, produciéndole cambios que podrían alterar las condiciones de incubación de la semilla, como el pH, repercutiendo así sobre la germinación (van Staden *et al.*, 2000). Por otro lado, las semillas ahumadas de *A. laevis* germinaron un día más rápido que las no ahumadas. Esta diferencia no sería suficiente para generar cambios en la abundancia de esta especie en la comunidad ni entre sitios quemados y no quemados.

## Consideraciones finales

Para nuestra zona de estudio, no hemos encontrado información que señale cuánto tiempo hace que se lleva a cabo la práctica de quema. Es posible que sea similar al de los pastizales de Brasil, que gracias a estudios palinológicos, se ha llegado a saber que hubo quemadas hace aproximadamente 7400 años, siendo usada como herramienta para cazar por los humanos (Behling *et al.*, 2004). Sin embargo no es claro si este período de tiempo y la frecuencia e intensidad de las quemadas son suficientes para generar adaptaciones para responder al fuego, o si por el contrario, estos pastizales son un ecosistema influido por el fuego. Como se ha observado en este trabajo, las especies de esta comunidad vegetal no son estimuladas a germinar con las señales directas del fuego empleadas. Sin embargo, muchas especies que componen esta comunidad presentan la

capacidad de rebrotar (López-Mársico *et al.*, 2019b), lo cual constituye un atributo extendido en las angiospermas (Bond y Keeley, 2005) que ha sido también asociado a la tolerancia a la herbivoría y a la aridez (Coughenour, 1985).

## Conclusiones

La germinación de la mayoría de las especies estudiadas en este trabajo presentó una reducción o un retraso frente al golpe de calor o al humo, excepto *E. angustifolius*, la cual no sufrió una reducción en la germinación bajo ningún tratamiento. Si bien existen regiones en las que el fuego estimula la germinación, los resultados de este trabajo estarían de acuerdo con los registrados en pastizales de la región, donde la reproducción vegetativa es la estrategia que predomina. En pastizales de Sierras del Este el rebrote explicaría la presencia de varias especies en zonas post-quema, aunque las seis especies estudiadas también podrían establecerse a partir de las semillas, bajo quemas prescritas que no superen los 100°C. También está la posibilidad de que otros factores directos o indirectos de la quema, además del golpe de calor y el humo, puedan desencadenar el proceso de germinación.

Este trabajo aporta información acerca de la germinación de especies nativas de pastizales en Uruguay. Además, es una de las primeras aproximaciones que busca evaluar los efectos del calor y el humo sobre la germinación a través de un diseño experimental. Esta información, aunque muy preliminar, podría contribuir a mejorar la práctica de quema, y junto a los datos obtenidos en otros trabajos que están siendo llevados a cabo en la zona, entender mejor el ensamblaje de la comunidad en paisajes post-quema.

## Bibliografía

**Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodriguez C** (2005) Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.

**Appezato-da-Glória B** (2015). *Morfología de sistemas subterráneos de plantas*. 3i Editora, 150 pp.

**Arcamone JR y Jaureguiberry P** (2018) Germination response of common annual and perennial forbs to heat shock and smoke treatments in the Chaco Serrano, Central Argentina. *Austral Ecology*. doi:10.1111/aec.12593

**Baeza S, Rama G, Lezama F** (2019) Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. En: Altesor A, López-Mársico L, Paruelo JM (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II*. Serie FPTA-INIA N°69, INIA, Montevideo. pp: 27-47.

**Baskin CC y JM Baskin** (2001) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier Academic Press: San Diego, USA (2nd edn), 1586 pp.

**Behling H, Pillar VD, Orlóci L, Bauermann SG** (2004) Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203(3-4): 277-297.

**Benson EJ, Hartnett DC, Mann KH** (2004) Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations. *American Journal of Botany*, 91: 416-421.

**Berretta E** (1993) La quema como herramienta para el manejo del campo natural. INIA, Montevideo, Uruguay. *Hoja de Divulgación* 32 (p.3).

**Berretta EJ** (2006) *Country Pasture/Forage Resource Profiles*. Rome. FAO 30p.

**Bond WJ y JE Keeley** (2005) Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology y Evolution*, 20: 387-394.

**Borghesio L** (2009) Effects of fire on the vegetation of a lowland heathland in North-western Italy. *Plant ecology*, 201: 723-731.

**Burger BV, Pošta M, Light ME, Kulkarni MG, Viviers MZ, Van Staden J** (2018) Morebutenolides from plant-derived smoke with germination inhibitory activity against karrikinolide. *South African Journal of Botany* 115: 256-263.

**Çatav ŞS, Bekar I, Ateş BS, Ergan G, Oymak, F, Ülker ED, Tavşanoğlu Ç** (2012) Germination response of five eastern Mediterranean woody species to smoke solutions derived from various plants. *Turkish Journal of Botany*, 36(5): 480-487.

**Connell JH y RO Slatyer** (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their rol in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982):1119-1144.

- Coughenour MB** (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Ann Missouri Bot Gard* 72: 852-863.
- Cox RD, Chao Y, Wester DB** (2017) Smoke water and heat influence emergence of shortgrass prairie species. *Fire Ecology*, 13(1): 138-148.
- Dayamba SD, Tigabu M, Sawadogo L, Oden PC** (2008) Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecology and Management*, 256(3):462-470.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW** (2011) Grupo InfoStat, FCA programa de cómputo .Universidad Nacional de Córdoba. Versión 24-03-2011 Córdoba, Argentina. InfoStat <http://www.infostat.com.ar/217>.
- Dixon KW, Roche S, Pate JS** (1995). The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia*, 101(2), 185-192.
- Ferreira G** (2001) Caracterización de los Sistemas de Producción Ganadera de Basalto, Sierras del Este, Cristalino del Centro y Este, Areniscas y Brunosoles del Noreste. pp. 149-160 en Risso, D. y Berretta, E. editores. *Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay*. Boletín de Divulgación N° 76. INIA Tacuarembó. Editora INIA, Montevideo, Uruguay.
- Fichino BS, Dombroski JRG, Pivello VRA, Fidelis A** (2016) Does Fire Trigger Seed Germination in the Neotropical Savannas? Experimental Tests with Six Cerrado Species. *Biotropica*, 48(2):181-187.
- Fidelis A, Müller S, Pillar VD, Pfadenhauer J** (2010) Population biology and regeneration of forbs and shrubs after fire in Brazilian Campos grasslands. *Plant Ecology*, 211(1): 107-116.
- Fidelis A y Blanco C** (2014) Does fire induce flowering in Brazilian subtropical grasslands?. *Applied vegetation science*, 17(4): 690-699.
- Fidelis A, Daibes LF, Martins AR** (2016) To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *ActaBotanicaBrasilica*, 30(1):147-151.
- Flematti GR, Ghisalberti E L, Dixon KW, Trengove RD** (2004) Molecular weight of a germination-enhancing compound in smoke. *Plant and soil*, 263(1): 1-4.
- Gibson D J** (2009). *Grasses and Grassland Ecology*. OUP Oxford. 323p.
- Guido A, Hoss D, Pillar VD** (2017) Exploring seed to seed effects for understanding invasive species success. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(3): 234-238.
- Gómez-González S, Sierra-Almeida A, Cavieres LA** (2008) Does plant-derived smoke affect seed germination in dominant woody species of the Mediterranean matorral of central Chile?. *Forest Ecology and Management* 255(5-6): 1510-1515.
- Gómez-González SU, Torres-Díaz C, Gianoli E** (2011). The effects of fire-related cues on seed germination and viability of *Helenium aromaticum* (Hook.) HL Bailey (Asteraceae). *Gayana Bot*, 68, 86-88.

**Hardesty J, Myers RL, Fulks W** (2005) Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. *The George Wright Forum*, 22(4):78-87.

**INIA-GRASS**, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (2018) Banco de dato agroclimáticos 2007-2017. Estación experimental Treinta y Tres, Uruguay. <http://www.inia.org.uy/online/site/gras.php>

**Jaganathan GK** (2015) Are wildfires an adapted ecological cue breaking physical dormancy in the Mediterranean basin?. *Seed Science Research*, 25(2): 120-126.

**Keeley JE** (1987). Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology*, 68(2): 434-443.

**Keeley JE** (1991) Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *The Botanical Review*, 57(2): 81-116.

**Keeley JE y CJ Fotheringham** (1998) Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology*, 79(7): 2320-2336.

**Keeley JE y CJ Fotheringham** (2000) Role of fire in regeneration from seed. En Fenner M. (ed). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. CAB International. 311–330 pp.

**Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, Bond WJ, Bradstock RA** (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8):406-411.

**Keeley JE y JG Pausas** (2018) Evolution of 'smoke' induced seed germination in pyroendemic plants. *South African Journal of Botany*, 115: 251-255.

**Kin AG, Suárez CE, Chirino CC, Ávila PL** (2016) Impact of heat on seed germination of three perennial grasses in semiarid region in Central Argentina. *Australian Journal of Botany*, 64(5): 451-455.

**Laterra P** (1997) Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management*, 50: 274-277.

**Laterra P, Vignolio OR, Hidalgo L G, Fernández ON, Cauhépé MA, Maceira NO** (1998) Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa Deprimida Argentina. *Ecotrópicos*, 11(2):141-149.

**Laterra P, Vignolio OR, Linares MP, Giaquinta A, Maceira N** (2003) Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14(1): 43-54.

**Light ME, Van Staden J, Bornman CH** (2004) The potential of smoke in seed technology. *South African Journal of Botany*, 70(1): 97-101.

**Le Stradic S, Silveira FAO, Buisson E, Cazelles K, Carvalho V, Fernandes W** (2015) Diversity of germination strategies and seed dormancy in herbaceous species of campo rupestre grassland. *Austral Ecology*, 40(5): 537- 546.

**Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM** (2019) Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, DOI: 10.1127/phyto/2019/0215.

**López-Mársico L, Farías-Moreira L, Lezama F, Altesor A, Rodríguez C** (2019a) Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, DOI: 10.1007/s12224-019-09336-5.

**López-Mársico L, Lezama F, Altesor A** (2019b) ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? Ampliación y actualización. En: Altesor A, López-Mársico L, Paruelo JM (eds.) Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II. Serie FPTA-INIA N° 69, INIA, Montevideo. pp: 97-107.

**Lunt I, Morgan JW** (2002) The role of fire regimes in temperate lowland grasslands of southern Australia. En: *Flammable Australia: The Fire Regimes and Biodiversity of a Continent*. Cambridge University Press, Cambridge, 177-196 pp.

**Manson RH, Jardel Peláez EJ et al.** (2009) Perturbaciones y desastres naturales: impactos sobre las ecorregiones, la biodiversidad y el bienestar socioeconómico, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, 131-184 pp.

**Moreira B, Tormo J, Estrelles E, Pausas JG** (2010) Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany*, 105: 627–35

**Myers RL** (2006) *Convivir con el fuego*. The Nature Conservancy. Tallahassee, Florida, 3-7 pp.

**Ne'eman G, Ne'eman R, Keith DA, y RJ Whelan** (2009). Does post-fire plant regeneration mode affect the germination response to fire-related cues?. *Oecologia*, 159(3):483-492.

**Ooi MK, Denham AJ, Santana VM, Auld TD** (2014) Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecology and evolution*, 4(5):656-671.

**Oesterheld M y OE Sala** (1994) Modelos ecológicos tradicionales y actuales para interpretar la dinámica de la vegetación: El caso del pastizal de la Pampa Deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal*, 14: 9-14.

**Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfoadenhauer J** (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6):655-664.

**Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfoadenhauer J** (2006) No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecology* 184(2):237-243.

**Overbeck GE y J Pfoadenhauer** (2007) Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1): 27-49.

- Panario D.** (1988) Geomorfología del Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.
- Pausas JG** (2004) La recurrencia de incendios en el monte mediterráneo. En: Vallejo V.R., Alloza J.A. (eds.) Avances en el estudio de la gestión del monte Mediterráneo. Fundación CEAM, Valencia, España, 47-64 pp.
- Pausas JG, Bradstock RA, Keith DA, Keeley JE** (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4):1085-1100.
- Paula S y JG Pausas** (2008) Burning seed: Germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology* 96(3):543-552.
- Paula S, Arianoutsou M, Kazanis D, et al.** (2009) Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90(5):1420.
- Pickett STA, White PS (ed.)** (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando.
- Ramos DM, Liaffa AB, Diniz P, Munhoz CB, Ooi, MK, Borghetti F y Valls JF** (2017). Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire*, 25(12): 1273-1280
- Reyes O y L Trabaud** (2009). Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: smoke and heat. *Plant Ecology*, 202(1):113-121.
- Ribeiro LC, Pedrosa M y F Borghetti** (2013) Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant biology*, 15(1):152-157.
- Rodríguez C, Leoni E, Lezama F y A Altesor** (2003) Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal Vegetation Science* 14: 433–440.
- Royo Pallarés O, Berretta EJ, Maraschin GE** (2005) The South American Campos ecosystem. En: Suttie J, Reynolds SG, Batello C (Eds). *Grasslands of the world*. Rome: FAO, 171-219 pp.
- Ruprecht E, Fenesi A, Fodor I, Kuhn T** (2013) Prescribed burning as an alternative management in grasslands of temperate Europe: the impact on seeds. *Basic and applied ecology*, 14(8):642-650.
- Santana VM, Baeza MJ, Blanes MC** (2013) Clarifying the role of fire heat and daily temperature fluctuations as germination cues for Mediterranean Basin obligate seeders. *Annals of Botany* 111(1):127-134.
- Soriano A** (1991) Rio de la Plata Grasslands. En: Coupland, RT (ed.). *Ecosystems of the World. Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, New York, 367–407 pp..
- Tavşanoğlu Ç, Çatav ŞS y Özüdoğru B** (2017) Fire-related germination and early seedling growth in 21 herbaceous species in Central Anatolian steppe. *Journal of Arid Environments*, 122: 109-116.

**Tieu A, Dixon KW, Meney KA, Sivasithamparam K** (2001) The interaction of heat and smoke in the release of seed dormancy in seven species from southwestern Western Australia. *Annals of Botany* 88(2):259–265.

**van Staden JV, Brown NA, Jäger AK, Johnson TA** (2000) Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology* 15(2): 167-178.

**Villalobos AE, Pelaez DV, Bóo RM, Mayor MD, Délia ER** (2007) Effect of a postfire environment on the establishment of *Prosopiscaldenia* seedlings in central semiarid Argentina. *Austral Ecology* 32(5):581–591.

**Zar J.** (1996) *Bioestatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

**Zedler PH** (2007) Fire effects on grasslands. En: *Plant Disturbance Ecology: the Process and the Response*. California, Academic Press pp. 397-439.

**Zupo T, Baeza MJ, Fidelis A** (2016) The effect of simulated heat-shock and daily temperature fluctuations on seed germination of four species from fire-prone ecosystems. *Acta Botanica Brasilica*, 30(3): 514-519.

Anexo 1: Resumen de algunos trabajos realizados en distintos tipos de vegetación que evaluaron el efecto de tratamientos relacionados al fuego (calor, humo, madera carbonizada, luz, ceniza y pH) sobre la germinación de especies. En la columna “Variables de respuesta” las abreviaturas significan: porcentaje de germinación (%G); tiempo que demora en germinar el 50% de las semillas ( $T_{50}$ ); tiempo medio de germinación (TMG); porcentaje de viabilidad (%V); sincronización (E); tamaño de plántula (TP) y vigor de la plántula (VP). En la columna “Efecto del tratamiento sobre el %G” se considera que el tratamiento tiene efecto positivo (+) cuando la mitad o más de las especies incrementaron su %G al ser expuesta al tratamiento, efecto negativo (-) cuando la mitad de las especies o más disminuyeron su %G al ser expuesta a algún tratamiento o que no tuvo efecto (0) cuando el %G no varió al ser expuesto a alguno de los tratamientos. En esta columna, las barras separan el efecto de los diferentes tratamientos.

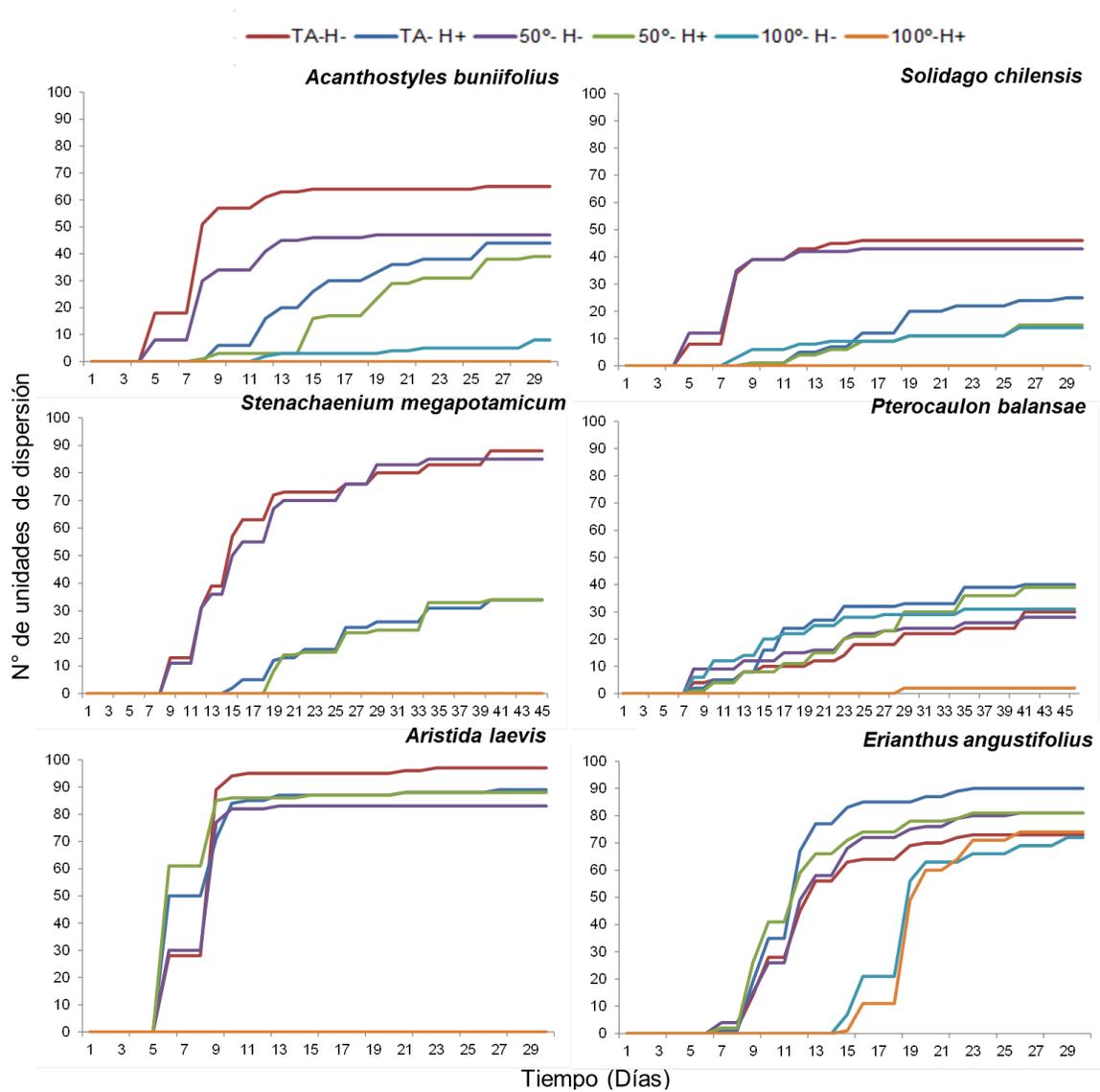
Tipo de vegetación	País	Tratamientos	Nº y tipo de especies	Variables de respuesta	Efecto del Tratamiento sobre el % G	Referencia
<b>Bosques y arbustales</b>						
<i>Clima Mediterráneo</i>						
Arbustal (brezal)	Australia (Sur-oeste)	Humo	94 (leñosas, herbáceas)	%G	+ ,0	Dixon <i>et al.</i> 1995
Chaparral y Matorrales Costeros	Estados Unidos	Calor/madera carbonizada/ luz	45 (leñosas)	%G	+,-/+ /+	Keeley 1987
Chaparral	Estados Unidos	Calor/humo/madera carbonizada	34 (leñosas, herbáceas)	%G	0/+ /+	Keeley & Fotheringham 1998
Matorral, Bosque	Francia	Calor/humo	14 (leñosas, herbáceas)	%G, $T_{50}$	+,-/0	Reyes & Trabaud 2009
Matorral	España	Calor/humo	30 (leñosas)	%G, $T_{50}$	+ /0	Moreira <i>et al.</i> 2010
Matorral	Turquía	Humo	5 (leñosas)	%G, TMG	+ ,0	Catav <i>et al.</i> 2012
Matorral	Chile	Calor/humo	1 (herbácea)	%G	- /0	Gómez-González <i>et al.</i> 2011
Matorral	Chile	Humo	18 (leñosas)	%G	-	Gómez-González <i>et al.</i> 2008
Matorral	España/Brasil	Calor	4 (leñosas)	%G, TMG	+ ,0	Zupo <i>et al.</i> 2016
<i>Otros</i>						
Arbustal	Australia (Sur-este)	Calor/humo/ceniza/pH	27 (leñosas)	%G	- /- /0 /0	Ne'eman <i>et al.</i> 2009
Bosques/Arbustal	Argentina	Calor/humo	10 (leñosas)	%G	0 /0 ,+	Arcamone & Jaureguiberry 2018

**Pastizal, Sabana**

Cerrado	Brasil	Calor/humo	6 (leñosas, herbáceas)	%G	0, -/0	Fichino <i>et al.</i> 2016
Cerrado	Brasil	Calor	5 (leñosas, liana)	%G, T <sub>50</sub>	0,-	Ribeiro <i>et al.</i> 2013
Cerrado	Brasil	Calor	14 (herbáceas)	%V	+,-	Ramos <i>et al.</i> 2016
Sabana	Burkina Faso	Calor/humo	13 (leñosas, herbáceas)	%G, TMG	0/0	Dayamba <i>et al.</i> 2008
Pastizal	Argentina	Calor	3 (herbáceas)	%G	0	Kin <i>et al.</i> 2016
Pastizal	Brasil	Calor	6 ( leñosa, herbáceas)	%G	0	Fidelis <i>et al.</i> 2016
Pastizal	Brasil	Calor	2 (leñosa, herbácea)	%G	0	Fidelis <i>et al.</i> 2010
Pastizal	Brasil	Calor	9 (herbáceas)	%G	0	Overbeck <i>et al.</i> 2006
Pastizal	Brasil	Calor/humo/madera carbonizada	15 (herbáceas)	%G, TMG, E	0/0/0,-	Le Stradic <i>et al.</i> 2015
Pastizal	Turquía	Calor/humo	21 (herbácea)	%G, TP, VP, TMG	0,-/0	Tavşanoğlu <i>et al.</i> 2017
Pastizal	Rumania	Calor	16 (herbáceas)	%G	-	Ruprecht <i>et al.</i> 2013

Anexo 2: Comparación entre las respuestas observadas a campo y en laboratorio sobre la germinación de las especies estudiadas. En el campo: tolerante implica que se encontraba tanto en parcelas quemada como no quemadas, sensibles que se encontraba con mayor abundancia en parcelas no quemadas y favorecidas que se encontraba en mayor abundancia en parcelas quemadas. (%G: porcentaje de germinación, TMG: tiempo medio de germinación, H: humo y GC: golpe de calor)

Especies	Observaciones a campo	Observaciones experimentales
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	Tolerante	- H y GC/100°C afectaron negativamente % G y TMG
<i>Solidago chilensis</i>	Sensible	- H y GC/100°C afectaron negativamente % G y TMG
<i>Stenachaenium megapotamicum</i>	Favorecida	- H y GC/100°C afectaron negativamente % G - H afectó negativamente TMG
<i>Pterocaulon balansae</i>	Favorecida	- Interacción 100°C x H afectó negativamente %G y TMG - GC/100°C afectó positivamente el TMG
<i>Aristida laevis</i>	Tolerante	- GC/100°C afectó negativamente %G - H afectó positivamente TMG
<i>Erianthus angustifolius</i>	Tolerante	- GC/100°C afectó negativamente TMG



Anexo 3. Número de unidades de dispersión germinadas durante los días de experimento. El número inicial de semillas fue constante en las cajas de Petri (25 semillas; 4 réplicas).