

Comparación en la germinación de semillas y crecimiento de plántulas entre gramíneas nativas y exóticas del pastizal semiárido

Seed germination and seedling growth in native and exotic grasses in the semiarid grasslands of Northern Mexico

Silvia Margarita Carrillo Saucedo^a, Tulio Arredondo Moreno^a, Elisabeth Huber-Sannwald^a,
Joel Flores Rivas^a

RESUMEN

En los pastizales del norte de México se han introducido gramíneas de origen africano, con el propósito fundamental de controlar la erosión del suelo e incrementar la productividad. Estas especies en lo general exhiben mayor talla y mayor producción de semilla, por lo que existe el riesgo, en caso de su naturalización, de que desplacen a las especies nativas. La invasión de ecosistemas semiáridos por estas especies exóticas ocasiona múltiples problemas, por lo que es fundamental identificar con anticipación los mecanismos que contribuyen a su propagación. En ensayos con condiciones controladas se trabajó con las gramíneas nativas *Bouteloua gracilis* y *B. curtipendula* así como las exóticas africanas *Eragrostis curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba*, *Melinum repens* y *Panicum coloratum*. El estudio examinó la germinación de semillas y la asignación de biomasa en plántulas, en condiciones de esterilización de semilla y suelo (semilla lavada y no lavada más suelo esterilizado y no esterilizado). En el presente estudio solamente *E. superba* superó los porcentajes de germinación ($P < 0.05$) de las especies nativas; sin embargo debido a la mayor producción de semillas por las especies exóticas, al menos dos de éstas superaron la producción potencial de propágulos de las nativas. El lavado de semilla favoreció mayor germinación en las tres especies de *Eragrostis*, mientras que la esterilización de suelo ($P < 0.05$) inhibió germinación de *B. curtipendula* y *E. curvula*. Estos resultados sugieren mecanismos inhibidores y que facilitan la germinación, mediados posiblemente por microorganismos; mismos mecanismos se observaron en el crecimiento de plántulas.

PALABRAS CLAVE: Germinación, Plántulas, Gramíneas exóticas, Gramíneas nativas, Pastizal semiárido.

ABSTRACT

Exotic African grasses have been introduced into deteriorated semiarid grasslands in northern Mexico to stop soil erosion and improve land productivity. These species are characterized by larger size and greater seed productivity than natives, traits which may contribute to eventual displacement of native grasses. Invasion of natural ecosystems alters species composition and ecosystem functioning, making identification of the traits and mechanisms used by successful invaders vital to controlling this problem. A comparison was done of seed germination potential and seedling biomass allocation in two native grasses (*Bouteloua gracilis* and *B. curtipendula*) and five exotic African grasses (*Eragrostis curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba*, *Melinum repens* and *Panicum coloratum*). Treatments consisted of washed and unwashed seeds and sterilized and unsterilized soils. Only *E. superba* exhibited higher ($P < 0.05$) germination rates than the native species. Due to their overall higher seed production, potential propagule production was highest in two of the exotic grasses (*E. superba* and *E. curvula*). Seed washing favored higher germination in the three *Eragrostis* grasses, whereas soil sterilization inhibited germination in *B. curtipendula* and *E. curvula* ($P < 0.05$). Seedling growth variables indicated similar effects in biomass allocation. Propagule production is not necessarily the factor that most facilitates invasive success by an exotic grass species, while the lack of pathogenic microorganisms and/or presence of growth promoting microorganisms may play a vital role.

KEYWORDS: Seed germination, Exotic grasses, Native grasses, Semiarid grassland, Seedlings.

Recibido el 24 de septiembre de 2008. Aceptado para su publicación el 17 de marzo de 2009.

^a División de Ciencias Ambientales. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. Camino Presa San José #2055, Lomas 4ta sección, San Luis Potosí, SLP. 78216. México. tulio@ipicyt.edu.mx. Correspondencia al segundo autor.

Este estudio fue apoyado por los proyectos del fondo sectorial SEMARNAT número -357 otorgado a TAM y número 410 otorgado a EHS. El manuscrito fue preparado gracias a una beca del IPICYT otorgada a SMCS.

En la región de pastizales naturales semiáridos de México, la presencia de gramíneas africanas ha modificado fundamentalmente la composición, dinámica y funcionamiento de los pastizales^(1,2, 3). Una buena parte de estas especies exóticas ha resultado de introducciones premeditadas como parte de programas de restauración de pastizales degradados, control de la erosión, o como alternativas de alimentación del ganado⁽⁴⁾. Entre las gramíneas exóticas de mayor importancia se encuentran: *Eragrostis curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba* y *Panicum coloratum*. A pesar de que la mayoría de estas especies muestran baja o nula capacidad de dispersión natural y por lo tanto, pueden ser recomendables para realizar prácticas de protección al suelo o para recuperar la productividad de terrenos de cultivo abandonados, algunas de ellas, tal como *E. lehmanniana* y *M. repens*, representan un serio problema, en vista de que se han naturalizado y transformado en especies invasoras muy exitosas, desplazando las especies nativas clave (ej. *Bouteloua gracilis* o *B. curtipendula*).

En términos generales las especies exóticas presentan características intrínsecas que se distinguen fundamentalmente de las especies nativas y que posiblemente favorecen su éxito, mencionándose como las principales: el alto número de semillas, las altas tasas de germinación y sobrevivencia, así como las altas tasas relativas de crecimiento^(5,6,7,8). También son importantes las características morfológicas y de asignación de biomasa de raíces y hojas, las cuales les permiten construir hojas y raíces mas eficientemente, en comparación a las especies nativas^(6,9,10), y favorecer así su éxito como invasora. Alternativamente, el éxito de estas especies puede estar dada por la ausencia de enemigos naturales, en especial microorganismos patogénicos, su habilidad para adaptarse a condiciones de disturbio, así como su tendencia para establecer relaciones simbióticas con los microorganismos del suelo, especialmente hongos, durante las primeras etapas de su desarrollo^(11,12).

Aunque varios estudios han comparado diversas características entre gramíneas nativas y exóticas^(4,7,13) existen muy pocos estudios en la

Introducción de Africanas gramíneas ha fundamentalmente modificado la composición, dinámica y funcionamiento de México's natural, semi-arid grasslands^(1,2,3). Most of these exotic species have been introduced as part of degraded grassland restoration, erosion control or alternative cattle feed programs⁽⁴⁾. *Eragrostis curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba* and *Panicum coloratum* are among the most relevant exotic grasses in Mexico. Their almost total inability to disperse naturally makes most of these species apt for soil protection or productivity recovery on abandoned land. Species such as *E. lehmanniana* and *M. repens*, however, now represent a serious problem because they have naturalized and become very successful invasive species, replacing key native species (e.g. *Bouteloua gracilis* and *B. curtipendula*).

Exotic grass species have intrinsic traits that fundamentally distinguish them from native species and may favor their success: high seed production; high germination rate; high survival rate; and high relative growth rates^(5,6,7,8). Morphological traits and root and leaf biomass allocation patterns allow exotics to produce roots and leaves more efficiently than natives^(6,9,10) and help them invade more effectively. Their invasive success may also depend on a lack of natural enemies, particularly pathogenic microorganisms; their ability to adapt to disturbed soil conditions; and their tendency to establish symbiotic relationships with soil microorganisms, especially fungi, during early growth stages^(11,12).

Research has been done comparing a number of traits between native and exotic gramíneas^(4,7,13). However, very little work has been done in Mexico's arid zones to identify the mechanisms which explain establishment of invasive exotic gramíneas in semi-arid grassland ecosystems, taking into account fundamental plant life cycle stages (e.g. germination, establishment, seedling growth capacity). The present study aim was to compare germination and seedling growth mechanisms in two native and five exotic gramínea species and identify traits that may be advantageous to the exotics. Three hypotheses were defined to address aspects of the early stages of invasion: 1) exotic species produce a larger number of seeds and have higher germination rates than native species; 2) if

zona seca de México, en los cuales se hayan examinado los mecanismos que expliquen el establecimiento de las gramíneas exóticas “invasoras” en ecosistemas de pastizal semiárido considerando los estados fundamentales del ciclo de vida de las plantas, como son: la germinación, el establecimiento y la capacidad de crecimiento de plántulas.

Para responder a preguntas que tienen que ver con las etapas iniciales de la invasión se definieron tres hipótesis; i) considerando las características de la semilla y su germinación, se propone que las especies exóticas producen un mayor número de semillas y exhiben mayores porcentajes de germinación que las especies nativas, ii) si el éxito se explica con la presencia de microorganismos facilitadores o ausencia de patógenos en el suelo, se propone que el lavado de semilla y esterilizado del suelo reducirán o no afectarán respectivamente, la germinación de gramíneas exóticas comparada con semillas de especies nativas, y iii) si el éxito de establecimiento depende de la velocidad de crecimiento y capacidad de adquisición de recursos por la plántula, las especies exóticas exhibirán mayores superficies de adquisición de recursos, así como mayores tasas de crecimiento comparada con especies nativas. Así, el objetivo de este trabajo fue examinar mecanismos de germinación y crecimiento en plántulas, para ayudarnos a identificar rasgos que confieren el éxito en el establecimiento de las gramíneas exóticas.

En los ensayos se utilizaron *B. gracilis* y *B. curtipendula*, como gramíneas perennes nativas de la zona del desierto Chihuahuense y *E. curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba*, *M. repens* y *P. coloratum*, como gramíneas perennes exóticas. Para todas las especies, se utilizó semilla recolectada en la región de los Llanos de Ojuelos, Jal., durante los meses de julio a noviembre de 2006 y noviembre de 2007, con excepción de *B. curtipendula*, la cual fue obtenida en el estado de Chihuahua en el mes agosto de 2005. La semilla se germinó en una cámara de crecimiento (Lumistell® ICP-19-dc/iv), la cual se mantuvo a una humedad relativa del 60 %, temperatura promedio de 25 a 27 °C, y fotoperiodo de 12 h luz/12 h oscuridad, con una densidad de

invasiva depende de la presencia de organismos que promuevan el crecimiento y/o la falta de patógenos del suelo, el lavado de semillas reducirá la germinación de especies exóticas; 3) si el éxito de establecimiento depende de la tasa de crecimiento y capacidad de adquisición de recursos, las especies exóticas exhibirán mayores superficies de adquisición de recursos y mayores tasas de crecimiento que las nativas.

Las gramíneas utilizadas en los ensayos fueron *Bouteloua gracilis* y *B. curtipendula*, ambas gramíneas perennes nativas de la zona del desierto Chihuahuense, y *Eragrostis curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba*, *M. repens* y *P. coloratum*, todas gramíneas perennes exóticas introducidas al área de estudio. *Bouteloua curtipendula* fue recolectada en el estado de Chihuahua, México, en agosto de 2005. La semilla de las especies restantes fue recolectada en la región de los Llanos de Ojuelos, Jalisco, México, desde julio hasta noviembre de 2006 y noviembre de 2007. La germinación se realizó en una cámara de crecimiento (Lumistell® ICP-19-dc/iv) a 60 % de humedad relativa y 25 a 27 °C, con un fotoperiodo de 12 h: 12 h y una densidad de flujo fotónico de 70 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ proporcionada por lámparas fluorescentes e incandescentes. Los ensayos se realizaron desde julio hasta noviembre de 2006, en mayo de 2007 y desde noviembre de 2007 hasta diciembre de 2007.

Las semillas de todas las especies y sus tasas de germinación fueron analizadas en noviembre de 2007. Para *B. curtipendula*, *B. gracilis* y *M. repens*, la cubierta de la semilla no se removió porque no se observaron diferencias entre semillas con o sin glumas en un ensayo preliminar. Esto no fue un problema para *E. curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba* y *P. coloratum* porque sus semillas no están cubiertas. No se aplicó tratamiento para promover la germinación. La proporción de semilla pura (i.e. número de semillas por peso) se determinó en cinco repeticiones por especie. Para cada ensayo de germinación, se contaron 100 semillas de cada especie, se dividieron en cinco lotes de 20 semillas cada uno, y se colocaron sobre papel filtro estéril en platos de Petri. Los protocolos establecidos para la germinación de semillas⁽¹⁴⁾ se enfocan principalmente en especies agrícolas, por lo que en el presente estudio se utilizaron las recomendaciones de Baskin y Baskin⁽¹⁵⁾, modificadas por Flores⁽¹⁶⁾, para la germinación de semillas

flujo fotónico fotosintético de 70 mmoles/m² aportado con lámparas fluorescentes e incandescentes. Los experimentos se realizaron entre los meses de julio a noviembre del 2006, mayo de 2007 y noviembre a diciembre de 2007.

En noviembre del 2007 se examinaron semillas de todas las especies y sus tasas de germinación. Para este ensayo, no se removió la cubierta de la semilla en *B. curtipendula*, *B. gracilis* y *M. repens*, en vista de que un ensayo preliminar no mostró diferencias en germinación entre semillas con glumas y semillas sin ellas. Para, *E. curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba* y *P. coloratum* no se requirió remover cubiertas, dado que estas especies presentan semilla desnuda. Las semillas no recibieron tratamiento para promover germinación. Se determinó la proporción de semilla pura (el número de semillas por unidad de peso) con cinco repeticiones para cada especie. Para cada ensayo de germinación se utilizaron 100 semillas por especie, las cuales se distribuyeron en cinco lotes de 20 semillas que se colocaron sobre papel filtro estéril dentro de cajas Petri. Aunque existe un protocolo para examinar germinación de semillas sugerido por la AOSA⁽¹⁴⁾ este aplica preferentemente para especies agrícolas. En este trabajo se adaptaron las recomendaciones de Baskin y Baskin⁽¹⁵⁾ con modificaciones de Flores⁽¹⁶⁾ para examinar germinación en especies silvestres y en la que sugieren utilizar al menos cinco repeticiones incluyendo 20 semillas por repetición.

Estas semillas se regaron diariamente con agua destilada, para evitar cualquier contaminación o adición de sales, registrándose diariamente el número de semillas germinadas. La duración de los ensayos se definió, como el periodo cuando se alcanzó la máxima tasa de germinación (entre 10 y 20 días dependiendo de la especie basado en un estudio preliminar) continuándose el monitoreo por cinco días más.

Para responder a la segunda hipótesis se establecieron dos ensayos, en el primero; la semilla de las diferentes especies se sometió previamente a un tratamiento de lavado con etanol al 95 % durante un minuto y enjuague dos veces con agua

species were applied; these authors suggest using at least five replicates with twenty seeds per replicate. Seeds were watered daily with distilled water to prevent contamination or salt deposition. The number of germinated seeds was recorded daily, and the trial period was defined based on when the species reached maximum germination rates (10 to 20 d, according to a preliminary study), with an additional 5 d of monitoring after this peak.

Evaluation of the possible effects of seed and soil microorganisms on germination was done by first washing seed lots from each species with 95% ethanol for 1 min and rinsing twice with distilled water. They were then placed in a 2.6% sodium hypochloride solution under agitation for 7 min and rinsed three times with sterile distilled water⁽¹⁷⁾. Washed and unwashed seeds were then planted in natural and sterilized soil and placed under the growing conditions described above. Soils were collected from a natural pasture area at the Vaquerías Experimental Field, National Institute of Forestry, Agriculture and Livestock Research (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias - INIFAP). The soil was sterilized by screening through a 5 mm mesh to remove rocks and roots, and then sterilized in a stove (Binder 1550) at 105 °C for 72 h. The natural soils received no treatment. Germination variables were recorded as described above and emergence for each species recorded daily.

Seedling morphology and growth were compared between the native *B. gracilis*, and the exotics *E. lehmanniana* and *M. repens*. In semi-arid grasslands dominated by *B. gracilis*, *E. lehmanniana* is a more successful invader than *M. repens* in the Llanos de Ojuelas region (pers. obs.). Sterile or natural soil (750 g) was placed in 1 L. pots and sufficient seeds sown in each to ensure the emergence of at least one seedling per pot (4 seeds for *B. gracilis*, 4 for *E. lehmanniana*, and 10 for *M. repens*; based on a previous trial). Pots were kept at field capacity (155 ml water) from time of sowing to 10 d after germination. Each pot was watered and monitored daily and the date of emergence recorded for each seedling. Ten days after emergence, the seedlings were removed from

destilada. Posteriormente, las semillas se colocaron en una solución de hipoclorito de sodio al 2.6 %, agitándolas durante 7 min para finalmente, enjuagarse tres veces en agua destilada estéril⁽¹⁷⁾. El segundo ensayo involucró el uso de los dos tipos de semilla (lavadas y sin lavar), las cuales se colocaron sobre suelo natural y suelo esterilizado. El suelo fue obtenido de una área de pastizal natural del Campo Experimental Vaquerías, del INIFAP, Ojuelos, Jal. Para la esterilización del suelo, primeramente se tamizó (malla 5 mm) removiéndose piedras y raíces. Posteriormente, se introdujo en una estufa modelo Binder 1550 durante 72 h donde se mantuvo a 105 °C. El suelo natural no recibió tratamiento en la estufa. La evaluación del estudio en todos los casos fue similar al experimento 1, cuantificando diariamente la emergencia de cada especie.

Para examinar las características morfológicas y de crecimiento se compararon únicamente la especie nativa *Bouteloua gracilis*, y las introducidas *Eragrostis lehmanniana* y *Melinis repens*. Interesantemente, en pastizales semiáridos donde predomina *B. gracilis*; especies como *E. lehmanniana* y *M. repens* manifiestan niveles de invasión de éxito contrastante en la región de los Llanos de Ojuelos (alto y bajo, respectivamente, observación personal de los autores). En macetas de 1 litro se colocaron 750 g de suelo, estéril y natural, en donde se plantaron 4, 10 y 4 semillas de *B. gracilis*, *M. repens* y *E. lehmanniana* respectivamente, para asegurar al menos una plántula por maceta. El número de semillas necesarias se derivó de un ensayo previo. Las macetas se mantuvieron a capacidad de campo (155 ml de agua) desde el momento de la siembra hasta 10 días después de la germinación. Cada maceta se regó y se revisó diariamente, anotándose la fecha de emergencia de cada plántula. Al décimo día después de emergencia, las plántulas se extrajeron y las raíces se limpiaron cuidadosamente con agua a presión, para posteriormente disectar las plántulas, separando su parte aérea y subterránea. Las fracciones fueron almacenadas herméticamente en bolsas de plástico manteniendo la humedad interna de la bolsa a saturación a 4 °C. Para el procesamiento, se secaron las hojas y raíces en estufa (Modelo

the pots, and their roots carefully cleaned with a stream of water. They were divided into shoot and root fractions and leaf area determined for all the leaves of each plant with a leaf area meter (LICOR LI-3000). The fractions were stored in hermetically sealed plastic bags at saturated internal humidity and 4 °C. Dry weight was measured by first drying the leaf and root fractions in an oven (Binder 1550) at 70 °C for 48 h and then weighing. Using the primary variables of root and shoot dry weight, the root-shoot ratio and specific leaf area (fresh leaf area/leaf dry mass, m²/g; SLA) were calculated.

Statistical analysis of germination was done with a completely random analysis of variance with species as the only classification factor and germination rate and emergence as response variables. The interactive effects of seed and soil microorganisms on germination were analyzed with a factorial arrangement of three factors: species, seed condition (i.e. washed, unwashed) and soil condition (i.e. sterilized, natural). Morphology and growth were analyzed with a factorial arrangement of two factors: species, and soil condition (i.e. sterilized, natural). A Tukey test was applied to compare means between treatments. Before running the ANOVA, a Shapiro-Wilks test was applied to determine the normal distribution of the response variables⁽¹⁸⁾. Variables that did not meet normality (i.e. total, leaf and root biomass) were base-10 logarithm transformed. Specific leaf area was transformed to a square root, and leaf area with a natural logarithm. All statistical analyses were done using the GLM procedure in the SAS program⁽¹⁹⁾.

Seed count per weight differed significantly ($P < 0.05$) between species, with *E. lehmanniana* having the highest count (14,720/g) (Table 1). The exotic species had higher seed counts ($>$ ca. 2,200) than the native species (*B. curtipendula* = 956; *B. gracilis* = 1,345).

Germination differed significantly ($P < 0.01$) between the seven studied species, with *E. superba* exhibiting the highest overall germination rate (90 %) (Table 1). Germination did not differ ($P > 0.05$) between *B. gracilis*, *B. curtipendula*, *E. curvula* and *P. coloratum*, although these four species had higher

Cuadro 1. Número de semillas contenido en un gramo (n=5), porcentaje de germinación en 100 semillas (n=5) y estimación del número de semillas germinadas en gramíneas nativas y exóticas del pastizal semiárido

Table 1. Seed number per gram (n=5), germination rate in 100 seeds (n=5) and estimated number of germinated seeds for native and exotic grasses from a semi-arid grassland

Species	Seed number (g)	Germination rate (%)	Seeds germinated (n)
Natives:			
<i>Bouteloua curtipendula</i>	956	60 ± 5.08 b	573.6
<i>Bouteloua gracilis</i>	1345	68 ± 5.08 b	914.16
Exotics:			
<i>Eragrostis curvula</i>	2165	67 ± 5.08 b	1405.55
<i>Eragrostis lehmanniana</i>	14720	3 ± 5.08 d	441.6
<i>Eragrostis superba</i>	2578	89 ± 5.08 a	2294.42
<i>Melinis repens</i>	1306	31 ± 5.08 c	404.86
<i>Panicum coloratum</i>	549	61 ± 5.08 b	334.89

abcd Different letter suffixes in the same column indicate significant difference ($P < 0.01$).

Binder 1550) a 70 °C durante 48 h para obtener su peso seco. Al momento de la disección y antes de secar las hojas, se determinó el área foliar de todas las hojas por planta utilizando un integrador de área foliar (Modelo LI-3000, LICOR Inc.). Con las variables primarias de peso seco de raíces y tallo se estimaron los índices de la proporción raíz-tallo (hojas) y área foliar específica (área foliar de láminas foliares frescas/peso seco de láminas, m^2/g).

Para el experimento uno, se implementó un análisis de varianza circunscrito a un diseño completamente al azar, teniendo como factor de clasificación único las especies y como variables de respuesta el porcentaje de germinación y emergencia. El ensayo sobre efectos interactivos entre microorganismos de semilla y de suelo en la germinación se analizó de acuerdo a un arreglo factorial el cual incluyó tres factores, especies, condición de la semilla (lavada y sin lavar) y condición del suelo (esterilizado y sin esterilizar). Finalmente en el experimento de morfología y crecimiento, se empleó un arreglo factorial con dos factores que incluyeron especies y condición de suelo (natural y esterilizado). Se utilizó la prueba de Tukey para hacer comparaciones múltiples entre las medias de los tratamientos. Previo al análisis de varianza se

germination rates than *M. repens* (31 %) and *E. lehmanniana* (< 5 %).

Washing of the seeds apparently aided germination in the three *Eragrostis* species, which experienced decreases ($P = 0.02$) in germination when not washed (Figure 1a); for instance, germination decreased by 49 % in *E. superba* and by 84 % in *E. lehmanniana*. Washing had no effect on germination in the native seeds, and *M. repens* did not germinate in either of the treatments.

Soil sterilization produced significant reductions ($P = 0.05$) in germination rate in *B. curtipendula* and *E. curvula* (Figure 1b), but had no effect in the remaining species. *Eragrostis lehmanniana* and *P. coloratum* exhibited the lowest overall germination rates in both soil conditions.

Soil sterilization led to differences (species x soil condition interaction; $P < 0.01$) in biomass accumulation patterns between the three tested species (Figure 2a and b). In *M. repens*, both leaf and root biomass experienced an average 70 % reduction in natural soil conditions, while for *E. lehmanniana* these same conditions produced greater leaf and root biomass accumulation. Neither soil condition treatment affected biomass accumulation in *B. gracilis*.

examinó si las observaciones mostraban una distribución normal para lo cual se empleó la prueba de Shapiro-Wilks⁽¹⁸⁾. Las variables de respuesta que no cumplieron con la distribución normal se transformaron utilizando logaritmo base 10, lo cual ocurrió en el caso de biomasa total, aérea y de raíces. En el caso del área foliar específica se manejó la raíz cuadrada y para el caso de área foliar, se empleó el logaritmo natural. Todos los análisis fueron realizados con el procedimiento GLM del programa SAS⁽¹⁹⁾.

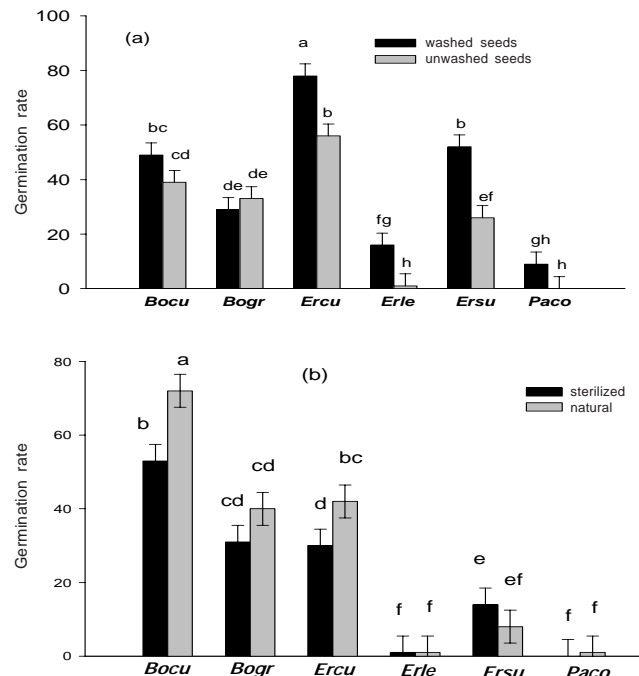
Se observaron diferencias significativas en el número de semillas por unidad de peso entre especies ($P < 0.05$, Cuadro 1), destacando *E. lehmanniana* como la especie que presentó el mayor número de semillas/g (14,720). En general, las especies exóticas del género *Eragrostis* mostraron el mayor número de semillas (ca 2,200) en comparación con las especies nativas (entre 956 a 1,345). Entre las especies nativas examinadas, *B. gracilis* fue la especie que produjo el mayor número de semillas.

El porcentaje de germinación difirió significativamente ($P < 0.01$; Cuadro 1) entre las siete especies que se compararon. *Eragrostis superba*, mostró el mayor porcentaje de germinación con alrededor de 90 % de germinación. No se observaron diferencias ($P > 0.05$) en germinación entre las especies nativas, *B. gracilis* y *B. curtipendula* y las especies exóticas, *E. curvula* y *P. coloratum*. Este grupo de especies exóticas, sin embargo, mostró mayor germinación que *M. repens* y *E. lehmanniana*, la cual fue la especie con el menor porcentaje de germinación (< 5 %).

En las tres gramíneas exóticas del género *Eragrostis* se observó un decremento en la germinación ($P = 0.02$) de las semillas que no se sometieron a tratamiento de lavado (Figura 1a). *Eragrostis superba* registró una disminución del 49 % en germinación, mientras *E. lehmanniana* disminuyó hasta un 84 %. En el caso de las especies nativas no se apreciaron cambios significativos en la germinación con el tratamiento de lavado. La especie *M. repens* no presentó germinación en ninguna de los dos tratamientos de la semilla.

Figura 1. Promedios (\pm error estándar) del porcentaje de germinación en semillas lavadas y sin lavar (a) y en condiciones de suelo esterilizado y sin esterilizar (b) observado en especies nativas y exóticas

Figure 1. Average (\pm standard error) germination rate of native and exotic grasses species using washed and unwashed seeds (a) and grown in sterilized and natural soil conditions (b)



Species codes: *Bouteloua gracilis* (Bogr), *B. curtipendula* (Bocu), *Eragrostis curvula* (Ercu), *E. lehmanniana* (Erle), *E. superba* (Ersu), *M. repens* (Mere) and *Panicum coloratum* (Paco). Different letters on top the columns indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

The behavior of leaf area was similar to that of biomass (species x soil condition interaction; $P < 0.01$) (Figure 3a). *Melinis repens* produced five times more leaf area in the sterile soil treatment than in the natural soil treatment, while *E. lehmanniana* developed more leaf area in the natural soil treatment. Neither soil treatment affected leaf area in *B. gracilis*.

The soil treatments only affected the proportion of leaf area per leaf weight unit (i.e. specific leaf area, SLA) in *E. lehmanniana*, which had an SLA

Por otra parte, la esterilización del suelo indujo reducciones significativas ($P=0.05$) en el porcentaje de germinación en *B. curtipendula* y en *E. curvula* (Figura 1b) mientras que en las otras especies la germinación no fue afectada. En todos los casos, *E. lehmanniana* y *P. coloratum* mostraron los menores porcentajes de germinación.

Para las tres especies examinadas, se registraron diferencias significativas (interacción especies x condición de suelo; $P<0.01$) en los patrones de acumulación de biomasa causadas por el tratamiento de esterilización de suelo (Figura 2 a y b). En el caso de *M. repens*, tanto la biomasa aérea como la radical, mostraron una reducción promedio del 70 % en condiciones de suelo natural. En contraste, *E. lehmanniana* tanto en biomasa aérea como radical, exhibió una mayor acumulación de biomasa bajo condiciones de suelo natural. En el caso de la gramínea nativa *B. gracilis* no se observaron diferencias entre condiciones de suelo.

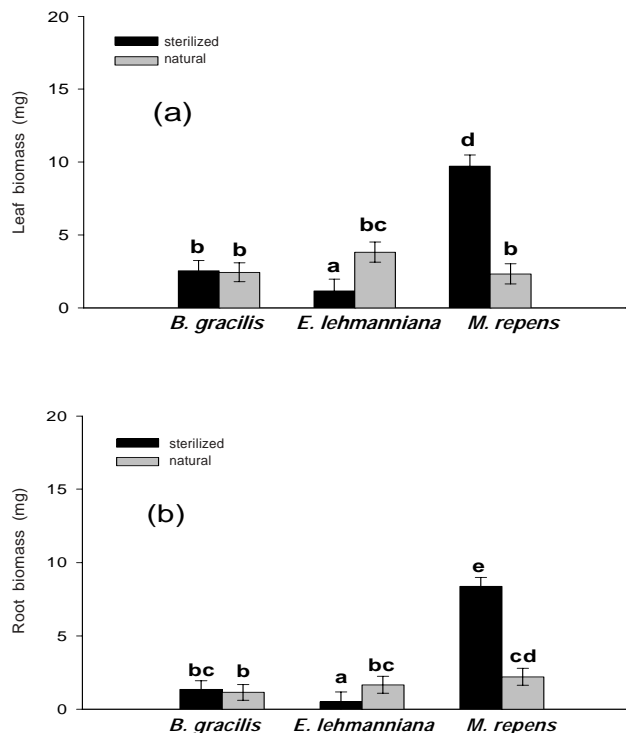
El área foliar mostró tendencias similares a las de biomasa en la interacción de especies y condición de suelo ($P<0.01$, Figura 3a). Así, *M. repens* desarrolló un área foliar cinco veces mayor en el tratamiento de suelo estéril, comparado con el área foliar desarrollada en suelo natural. *Eragrostis lehmanniana* en cambio, desarrolló la mayor área foliar en el tratamiento de suelo natural, mientras *B. gracilis* no mostró diferencias entre tratamientos.

La proporción de área foliar por unidad de peso de la hoja (área foliar específica, AFE) mostró un patrón similar al del área foliar con valores de AFE en *E. lehmanniana*, duplicando el AFE de la especie nativa en condiciones de suelo natural (Figura 3b, $P<0.05$). Solamente *E. lehmanniana* mostró valores de AFE estadísticamente diferentes entre las condiciones de suelo, con un incremento del 100 % en comparación al suelo natural.

Una alta producción de semillas, acompañado de un alto porcentaje de germinación y el aprovechamiento eficiente de los recursos en el suelo por las plántulas, otorgan altas probabilidades de establecimiento exitoso. Las especies exóticas frecuentemente exhiben todas estas características

Figura 2. Promedios (\pm error estándar) de la biomasa aérea (a) y biomasa de raíces (b) para la especie nativa *B. gracilis* (Bogr) y las especies exóticas *E. lehmanniana* (Erle) y *Melinis repens* (Mere), en condiciones de suelo esterilizado y natural

Figure 2. Average (\pm standard error) leaf biomass (a) and root biomass (b) of the native grass *B. gracilis* (Bogr) and the exotics *E. lehmanniana* (Erle) and *Melinis repens* (Mere) grown under natural and sterilized soil conditions



Different letters on top the columns indicate significant difference between treatments ($P<0.01$).

100 % higher in the sterilized soil than in the natural soil. Even so, this species' SLA under natural soil conditions was still twice that of *B. gracilis* ($P<0.05$, Figure 3b).

A combination of high seed production, high germination rate and efficient use of soil resources by seedlings provides excellent possibilities of successful plant establishment. Exotic species often exhibit exactly these traits, and are also frequently resistant to the direct and indirect effects of native soil pathogens. Seed production among the five

y adicionalmente son resistentes a los efectos directos e indirectos de los patógenos nativos del suelo. La producción de semillas de las gramíneas exóticas observadas en el pastizal semiárido de México varió enormemente en el presente estudio, con rangos en comparación a las especies nativas, que oscilan entre la mitad y hasta diez veces más. En concordancia con la primera hipótesis, los resultados de este estudio señalan una mayor tendencia en la producción de semilla por parte de las especies exóticas (Cuadro 1). Otro análisis similar⁽²⁰⁾ realizado con *B. curtipendula*, *B. gracilis*, *E. curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba* y *P. coloratum* reportó que las especies del género *Eragrostis* producen de 7 a 33 veces más semilla que las especies del género *Bouteloua*. Al igual que en el presente estudio, este reporte mencionó a *E. lehmanniana* como la especie con una producción excepcional de semilla por unidad de peso. Además, otras características como la tasa de dispersión de la semilla y el vigor de las plántulas en especies exóticas tiende a ser mayor, comparada con las especies nativas.

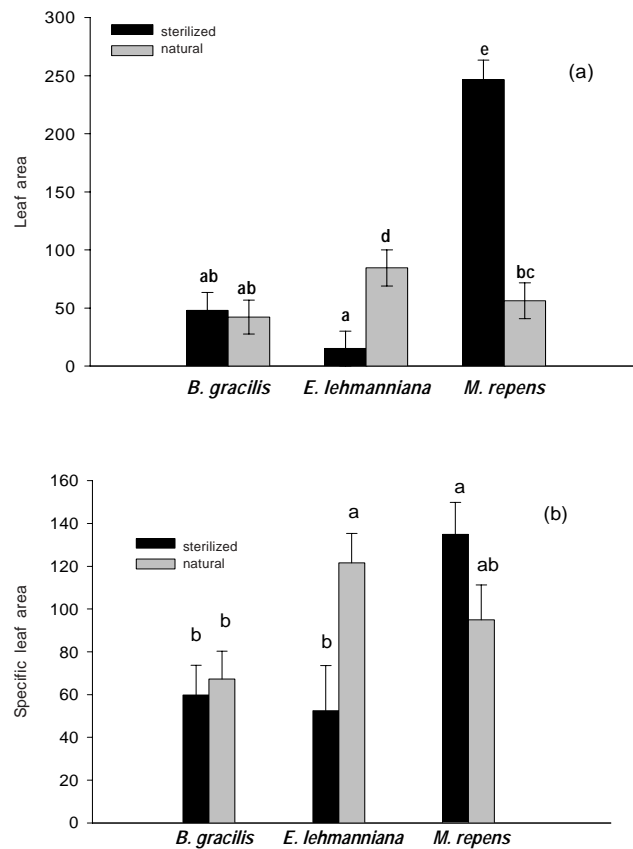
Aparte del número de semillas, el éxito de establecimiento de una especie lo define tanto la disponibilidad de propágulos (considerando solamente aquellas plántulas que emergen de una semilla) como su potencial de germinación. Los resultados del presente estudio, mostraron tasas de germinación de entre 3 y 89 % para todas las especies exóticas (Cuadro 1). Así, con estos porcentajes de germinación solamente *E. superba* y *E. curvula* podrían producir un mayor número de propágulos que las especies nativas, aunque estas especies no han sido reportadas como invasoras de los pastizales semiáridos del centro de México. Estos resultados no confirman que las especies exóticas invasoras basen su éxito de establecimiento en el número de semilla producida ni en la capacidad de germinación.

Sin embargo, en vista de que se utilizó semilla producida en la última estación de crecimiento, no se descarta que se hayan presentado mecanismos de latencia que inhibieron la germinación. Por ejemplo, en el ensayo de crecimiento y morfología que se realizó posteriormente, *E. lehmanniana*

exotic gramineas studied here varied widely, with levels ranging from half that of the native species to ten times as high. Overall, however, they tended to produce more seeds than their native counterparts (Table 1). This coincides with a comparison of *B. curtipendula*, *B. gracilis*, *E. curvula*, *E. lehmanniana*, *E. superba* and *P. coloratum* in which the *Eragrostis* species produced 7 to 33 times more seed than the *Bouteloua* species. As was observed

Figura 3. Promedios (\pm error estándar) del área foliar y el área foliar específica para la especie nativa *B. gracilis* (Bogr) y las especies exóticas *E. lehmanniana* (Erle) y *Melinis repens* (Mere)

Figure 3. Average (\pm standard error) leaf area and specific leaf area of the native grass *B. gracilis* (Bogr) and the exotics *E. lehmanniana* (Erle) and *Melinis repens* (Mere) grown under natural and sterilized soil conditions



Different letters on top the columns indicate significant difference between treatments ($P < 0.01$).

mostró porcentajes de germinación del 30 % lo cual contrasta con el 3 % obtenido en el primer ensayo. Se conoce que la especie exótica invasora *E. lehmanniana* requiere entre 6 y 48 meses para romper su latencia⁽²¹⁾. Esto habla a favor de mecanismos de latencia que posiblemente inhibieron la germinación de *E. lehmanniana* en el presente ensayo. Así, a pesar de los resultados aquí reportados se considera que la producción de propágulos, particularmente en *E. lehmanniana*, debe jugar un papel importante en el éxito de invasión, aunque se requieren estudios adicionales para validarlo. Sobre esto, diversos estudios^(22,23,24) han mostrado a escalas pequeñas y medianas, la importancia que tiene el número de propágulos para determinar los patrones de invasión. También el análisis de Rejmanek⁽²⁵⁾, concluyó que la aportación de propágulos es el principal control en la tasa y área que alcanza una invasión. Otros trabajos, han señalado como características ventajosas de las especies exóticas la germinación en condiciones de baja humedad⁽⁷⁾, lo cual es una condición frecuente de los pastizales semiáridos⁽²⁶⁾. Además, la fenología de las especies exóticas, con periodos de floración más amplios y precoces, podría permitirles más de una generación de semillas⁽²⁰⁾. Finalmente las diferencias en crecimiento y eficiencia de producción de órganos son rasgos que favorecen la competencia con las especies nativas⁽⁶⁾.

En cuanto a los mecanismos de facilitación o inhibición que afectan la germinación, los resultados de este estudio sugieren la presencia y acción de microorganismos patógenos y facilitadores asociados con la semilla y el suelo actuando posiblemente en la germinación y crecimiento. Así, se observó inhibición de la germinación en *E. curvula*, *E. superba*, *E. lehmanniana*, lo cual parece atribuirse a microorganismos patógenos en semilla (hasta 100 %, Figura 1a). En este mismo ensayo, también se notó que las semillas que no fueron lavadas presentaron contaminación por hongos, contribuyendo aparentemente con la reducción de la germinación. La esterilización del suelo parece haber removido microorganismos que facilitan la germinación, de tal suerte que *B. curtipendula* y *E. curvula* mostraron inhibición en condiciones de

in the present study, *E. lehmanniana* had exceptionally high seed production per weight unit. In addition, seed dispersion rates and seedling vigor observed in this study tended to be greater in the exotics than in the natives.

Success of establishment is also defined by propagule availability (considering only those seedlings that emerge from the seed) and germination potential. Germination rates in the present study ranged from 3 to 89 % among the exotic species (Table 1). Based on the germination rate results, only *E. superba* and *E. curvula* produce more propagules than the studied native species, although neither species has been reported as invasive in the semiarid grasslands of central Mexico. The present results do not confirm the hypothesis that invasive exotics base the success of their establishment primarily on seed production and germination rate.

It should be taken into account, however, that the seed used in these trials was collected during the final annual growth season, meaning that latency mechanisms may have played a role in inhibiting germination. For example, in the morphology and growth trial done after the germination trial, *E. lehmanniana* exhibited germination rates of 30 % (much higher than the 3 % recorded in the first trial). This grass species is known to require from 6 to 48 mo before ending latency⁽²¹⁾, meaning that its latency mechanisms may have affected germination in *E. lehmanniana* in the present trial. Given this latency, and despite the present results, propagule production most probably plays a vital role in invasion success, although further research is needed to confirm this. Previous studies at small and medium scales have demonstrated the importance of propagule production in determining invasion patterns^(22,23,24), and Rejmanek⁽²⁵⁾ states that propagules are the main controlling mechanism of invasion rate and extent. Exotic grasses have other traits that favor invasion, such as germination in low moisture conditions⁽⁷⁾, a frequent condition in semi-arid grasslands⁽²⁶⁾. The phenology of exotics, such as longer and more precocious flowering, can aid in seed production⁽²⁰⁾, and higher

suelo esterilizado. De igual forma *E. lehmanniana* mostró una reducción en crecimiento (Figuras 2 y 3) en condiciones de suelo esterilizado mientras en *M. repens* las mismas condiciones favorecieron su crecimiento, sugiriendo la preponderancia de mecanismos de control patogénicos. Así, aunque nuestros resultados sugieren predominantemente un efecto inhibitorio en germinación y crecimiento posiblemente relacionado con la presencia de microorganismos patógenos, es de resaltar el efecto aparente de facilitación del crecimiento mostrado por la especie invasora exitosa de los pastizales de navajita, *E. lehmanniana* (Figuras 2 y 3) en condiciones naturales de suelo. En un estudio⁽²⁷⁾ realizado en la gramínea *Xyris complanata* del sureste de Asia, se estableció que la semilla de esta especie requiere la colonización de micelia del hongo *Rhizopogon* spp para poder germinar y crecer. Así, los resultados del presente estudio sugieren que la combinación de microorganismos nativos tanto en semilla como en suelo, pueden favorecer la germinación y actuar como organismos simbióticos mutualistas que se establecen en estadios tempranos en la radícula de la plántula⁽²⁸⁾, promoviendo la resistencia contra patógenos y el acceso a nutrientes de suelo o ambos⁽²⁹⁾. La respuesta de la especie nativa, *B. gracilis*, la cual no mostró efectos en germinación y crecimiento con el lavado de semilla y esterilización, habla de su adaptación a los patógenos locales y quizás también de su capacidad para establecer asociaciones con hongos endófitos benéficos, como los reportados en *B. eriopoda* y *B. curtipendula*⁽¹⁷⁾. De tal forma que los resultados de este estudio coinciden más con la hipótesis de “ausencia de enemigos naturales” para todas las especies, excepto en *E. curvula*, como un mecanismo que favorece el establecimiento de las exóticas invasoras.

Por otro lado, algunas evidencias empíricas apuntan a explicar que el éxito de establecimiento de especies invasoras en pastizales se relaciona con su mayor eficiencia para producir órganos de adquisición de recursos. En dos estudios^(6,30) en los cuales se comparó el crecimiento y sus componentes entre especies nativas e invasoras, se concluyó que las especies invasoras pueden producir mayor área foliar y longitud de raíces por unidad de materia seca.

growth rates and organ production efficiency can make them more competitive than natives⁽⁶⁾.

The presence and action of microorganism pathogens and growth promoters apparently effected germination and seedling growth in the studied gramínea species. Germination was inhibited (up to 100 %) in *E. curvula*, *E. superba* and *E. lehmanniana* in the unwashed seed treatments (Figure 1a), probably due to pathogenic microorganisms in the seeds. In this same trial, the unwashed seed treatments also had fungal contamination, another factor that may have contributed to reducing germination rates. Soil sterilization seemingly removed microorganisms that promote germination, such that germination was inhibited in *B. curtipendula* and *E. curvula* in this treatment. Growth in *E. lehmanniana* was also reduced in the sterilized soil treatment although the same conditions favored growth in *M. repens*, suggesting the preponderance of pathogenic control mechanisms. The present results largely suggest an inhibitory effect of pathogenic microorganisms on germination and growth, *E. lehmanniana* being the exception in that natural soil conditions apparently promoted growth in this species (Figures 2 and 3). This is similar to the southeast Asian gramínea *Xyris complanata*, which requires colonization by mycelia of *Rhizopogon* spp. fungi to successfully germinate and grow⁽²⁷⁾. The present results therefore suggest that for some of the studied grass species native microorganisms in seeds and soil can promote germination and act as symbiotic mutualist organisms that establish themselves in the seedling radicle in early stages⁽²⁸⁾, thus promoting pathogen resistance and providing nutrient access to both parties⁽²⁹⁾. The lack of positive or negative effects of seed washing and soil sterilization on germination and growth in the native *B. gracilis*, indicate that it is well adapted to local pathogens and may also have the ability to form associations with beneficial endophytic fungi, as is the case with *B. eriopoda* and *B. curtipendula*⁽¹⁷⁾. Overall, these results suggest that, with the exception of *E. curvula*, the absence of natural enemies for exotic invasive species favors their establishment.

Empirical evidence also indicates that the success of invasive grass species is linked to their greater

En el presente trabajo, en condiciones de suelo natural no se observó mucha discrepancia en la biomasa aérea y radical y la cantidad de área foliar entre *B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*. Sin embargo, se observó un 90 % superior en la eficiencia de producción de hojas entre la exótica *E. lehmanniana* y la nativa *B. gracilis* (Figura 3b). La especie exótica invasora menos exitosa *M. repens* mostró niveles de AFE similares a la nativa, lo que en parte explica su menor capacidad para competir, además de un claro efecto inhibitorio cuando crece en suelos dominados por *B. gracilis*. Estas respuestas coinciden con su comportamiento como especies exóticas invasoras en pastizales semiáridos de *B. gracilis* en donde *E. lehmanniana* tiene reportes de ser una invasora exitosa⁽²¹⁾, mientras que *M. repens* usualmente no se establece en este tipo de pastizal. La importancia de la estrategia de crecimiento de las especies invasoras es aun tema de debate, ya que por un lado existen evidencias mostrando que las especies invasoras maximizan crecimiento en ambientes abiertos⁽³¹⁾, mientras que en otros estudios se ha reportado que la tasa de crecimiento en plántulas no permite predecir la invasibilidad de las especies exóticas⁽³²⁾.

Aunque la producción de semilla en términos generales fue mayor en las gramíneas exóticas comparadas a las especies nativas, cuando se consideró su porcentaje de germinación, no existieron evidencias claras de que la producción potencial de propágulos sea el único mecanismo por el cual una gramínea exótica invasora pueda desplazar a las especies nativas. Las dos especies exóticas reportadas como invasoras *E. lehmanniana* y *M. repens* en este estudio, no parecieron capaces de producir mayor número de propágulos y por este mecanismo desplazar a *B. gracilis*. Este aspecto aun requiere investigarse en mayor profundidad. Por otro lado, *E. lehmanniana*, la invasora más exitosa de los pastizales de *B. gracilis* aparentemente se ve favorecida en su crecimiento por la presencia de microorganismos de suelo, además de mostrar inherentemente una mayor eficiencia en la producción de lamina foliar y así mayor crecimiento que la especie nativa. En síntesis, el éxito de gramíneas exóticas para convertirse en especies invasoras, depende de varios factores interrelacionados;

efficiency in producing organs and acquiring resources. In comparisons of growth, leaf area and specific root length (root length/root dry mass) between native and invasive species, the most successful invasive grasses were found to produce greater leaf area and longer roots^(6,30). Under the natural soil treatments used in the present study, leaf and root biomass, and leaf area did not differ substantially between *B. gracilis*, *E. lehmanniana* and *M. repens*. In contrast, leaf production efficiency in the exotic *E. lehmanniana* was 90 % higher than in the native *B. gracilis* (Figure 3b). The exotic *M. repens* had SLA levels similar to *B. gracilis*, partially explaining its lower competitiveness, and suffered a clear inhibitory effect when grown in soils dominated by *B. gracilis*. These results agree with the observed behavior of these exotics in semi-arid *B. gracilis* grasslands, where *E. lehmanniana* becomes a successful invader while *M. repens* is usually unable to effectively establish itself⁽²¹⁾. The importance of growth strategy in invasive species to their success is still unclear. Evidence exists of invasive species maximizing growth in open environments⁽³¹⁾, whereas other reports indicate that seedling growth rate cannot be used to predict exotic species invasion success⁽³²⁾.

Seed production was generally higher in the studied exotic grasses than in the native species, but when germination rate is considered, it becomes unclear if potential propagule production is the sole mechanism by which invasive exotic grasses displace native species. The two invasive species (*E. lehmanniana* and *M. repens*) were apparently unable to produce more propagules than *B. gracilis*, and thus displace this native species, although this factor deserves further research. However, growth in *E. lehmanniana*, the most successful invader of *B. gracilis* grasslands, was apparently favored by the presence of microorganisms in the soil, and it exhibited an inherently greater efficiency in leaf layer production and consequent higher growth than the native species. In summary, the ability of exotic grasses to become successful invasive species depends on a number of interrelated factors, some inherent to the species (e.g. growth) and others external to it (pathogens and growth promoters).

algunos que son inherentes a las especies (crecimiento) y otros aparentemente de control externo (patógenos y promotores de crecimiento).

AGRADECIMIENTOS

A Angélica Jiménez Aguilar y Rebeca Pérez Rodríguez, por su apoyo técnico durante la realización de los experimentos. EHS agradece el apoyo del proyecto SEMARNAT 410 y TAM el apoyo del proyecto SEMARNAT 357.

LITERATURA CITADA

- Palacio-Prieto JL, Bocco G, Velásquez A, Mas JF, Takaki F, Victoria A, et al. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. Bol Inst Geog. UNAM 2000;(43):83-203.
- Vitouseck PM, D'Antonio CM, Loope L, Rejmanek M, Westbrooks R. Introduced species: A significant component of human-caused global change. NZ J Ecol 1997;21(1):1-16.
- Melgoza A, Royo MH, Baez AD, Reyes G. Situación actual de predios ganaderos después de cuatro años de sequía en las zonas áridas y semiáridas de Chihuahua. Folleto Técnico No. 4. Campo Exp. La Campana. CIRNOC-INIFAP-SAGAR. 1998.
- Williams DG, Baruch Z. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. Biol Inv 2000;(2):123-140.
- Mack R, Pyke DA. The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space. J Ecol 1983;(71):69-93.
- Arredondo JT, Jones TA, Johnson DA. Seedling growth of intermountain perennial and weedy annual grasses. J Range Manage 1998;(51):584-589.
- Esqueda MH, Melgoza A, Sosa M, Carrillo R, Castro J. Emergencia y sobrevivencia de gramíneas con diferentes secuencias de humedad/sequía en tres tipos de suelo. Tec Pec Mex 2005;43(1):101-115.
- James JJ, Drenovsky RE. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forbs. Range Ecol Manage 2007;60(4):1-7.
- Reich PB, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker MG, Knops J, et al. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. New Phytol 2001;150(2):435-448.
- McKing W, Wilson BJ. Differentiation between native and exotic plant species from a dry grassland: fundamental responses to resource availability, and growth rates. Austral Ecol 2006;(31):996-1004.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. J Ecol 2005;(93):5-15.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Angélica Jiménez Aguilar and Rebeca Pérez Rodríguez for their technical assistance. EHS received financial support via project SEMARNAT 410 and TAM via project SEMARNAT 357.

End of english version

- Van der Heijden M. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. Ecol Lett 2004;(7):293-303.
- Esqueda MH, Carrillo R. Producción de forraje y carne en pastizales resembrados con gramíneas introducidas. Tec Pec Mex 2001;39(2):139-152.
- Association of Official seed Analysts. <http://www.aosaseed.com/> 2008.
- Baskin CC, Baskin JM. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, USA: Academic Press; 2001.
- Flores J, Jurado E, Arredondo A. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. Seed Sci Res 2006;(16):149-155.
- Barrow JR, Osuna-Avila P, Reyes-Vera I. Fungal endophytes intrinsically associated with micropropagated plants regenerated from native *Bouteloua eriopoda* Torr. and *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. In vitro cellular development biology. Plant 2004;(40):608-612.
- Zar JH. Biostatistical análisis. 2nd ed. New Jersey, USA: Prentice-Hall; 1984.
- SAS Institute Inc. SAS/STAT user's guide, Release 6.03 edition, Cary, NC; 1992.
- USDA. National plant data center [on line]. http://npdc.usda.gov/technical/plantid_wetland_mono.html; Accessed Nov 15, 2008.
- Esqueda-Coronado MH. Notas sobre el zacate africano (*Eragrostis lehmanniana*) en Chihuahua. Campo experimental La Campana. INIFAP, Chihuahua, Chih.; 2004.
- Bergelson J, Newman JA, Flores EM. Rates of weed spread in spatially heterogeneous environments. Ecology 1993;(74):999-1011.
- Burke MJW, Grime JP. An experimental study of plant community invisibility. Ecology 1996;(77):776-790.
- Tilman D. Community invisibility, recruitment limitation and grassland biodiversity. Ecology 1997;(78):81-92.
- Rejmanek M. Invasibility of plant communities. In: Drake JA et al. Biological invasions: a global perspective. John Wiley and Sons LTD; 1989.
- Aguado-Santacruz, GA, Garcia-Moya E. Environmental factors and community dynamics at the Southernmost part of the North American Graminetum. I. On the contribution of climatic factors to temporal variation in species composition. Plant Ecol 1998;(135):13-29.

27. Ryosuke T, Hashidoko Y. Requirement for particular seed-borne fungi for seed germination and seedling growth of *Xyris complanata*, a pioneer monocot in topsoil-lost tropical peatland in Central Kalimantan, Indonesia. *Ecol Res* 2008;(23):573-579.
28. Eppinga MB, Rietkerk M, Dekker SC, De Ruiter PC. Accumulation of local pathogens: A new hypothesis to explain exotic invasions. *Oikos* 2006;(114):168-176.
29. Van Der Heiden MGA. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecol Let* 2004;(7):293-303.
30. James JJ, Drenovsky RE. A basis for relative growth rate: differences between native and invasive forb seedlings. *Range Ecol Manage* 2007;(60):395-400.
31. Leger EA, Rice KJ. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* 2003;(6):257-264.
32. Bellingham PJ, Duncan RP, Lee WG, Buxton RP. Seedling growth rate and survival do not predict invasiveness in naturalized woody plants in New Zealand. *Oikos* 2004;(106):308-316.