

## ***Nota de Investigación***

### ***FLUCTUACIONES TEMPORALES DE LA BIOMASA Y CONTENIDO DE ALMIDÓN DE PASPALUM FASCICULATUM<sup>1,2</sup>***

*María Y. Berrios-Rivera<sup>3</sup>, Wilfredo Robles<sup>4\*</sup>, Julia M. O'Hallorans-Castillo<sup>5</sup>  
y Guillermo Ortiz-Colón<sup>6</sup>*

**J. Agric. Univ. P.R. 106(2):283-290 (2022)**

La yerba Venezolana (*Paspalum fasciculatum* Willdenow ex Flügge) es una gramínea perenne neotropical nativa del sur de México hasta el Ecuador (Urbani, 1996). Su reproducción es viable por semilla aunque se reproduce eficientemente de manera asexual mediante la producción de tallos que crecen horizontalmente sobre la superficie del suelo (Más y García-Molinari, 2006). Cada tallo puede medir hasta 5 m de largo y formar cubiertas vegetativas monotípicas de hasta 2 m de alto, lo que impide el crecimiento de otras plantas. Su etapa de florecida se observa durante los meses de julio hasta octubre cuando produce su inflorescencia tipo panoja de color marrón que contiene espiguillas elípticas con márgenes ciliados cedosos de 3.5 mm de largo (Más y García-Molinari, 2006). Sus tallos y semillas pueden ser transportados con facilidad por el movimiento de animales, equipo agrícola y eventos de inundación especialmente en aquellos suelos con alta retención de agua.

En Puerto Rico, la yerba Venezolana fue introducida en la década del 40' para ser evaluada y utilizada como forraje debido a su crecimiento agresivo y tolerancia a períodos de sequía (García-Molinari, 1946). Sin embargo, su poca palatabilidad (Rivera-Brenes et al., 1959), bajo contenido de proteína (6.65%) (Cardoso et al., 2001) y baja energía digerible no justifican a la yerba Venezolana como una gramínea deseable (Arroyo y Rivera-Brenes, 1960; Más y García-Molinari, 2006). Actualmente se reconoce que la yerba Venezolana puede disminuir la erosión del suelo en las riberas de cuerpos de agua (Conserva y Piedade, 2001; Más y García-Molinari, 2006). Sin embargo, su alta capacidad reproductiva ha resultado en una amplia distribución en Puerto Rico (Rodríguez-Domínguez, 2006) lo que invita a considerarla como una maleza (Más y Lugo-Torres, 2013) o especie invasora en zonas agrícolas, especialmente porque degrada las pasturas utilizadas para pastoreo de ganado lechero y producción de forraje (Más y García-Molinari, 2006).

<sup>1</sup>Manuscrito resometido a la Junta Editorial el 24 de noviembre de 2021.

<sup>2</sup>Este trabajo fue financiado por el Programa para el Financiamiento de la Investigación y el Desarrollo de Tecnología Agrícola y de Alimentos (FIDTA) del Departamento de Agricultura de Puerto Rico, proyecto no. Z-FIDA-21 de la Estación Experimental Agrícola de la Universidad de Puerto Rico-Mayagüez.

<sup>3</sup>Exestudiante Graduada, Departamento de Ciencias Agroambientales, Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez.

<sup>4</sup>Catedrático, Departamento de Ciencias Agroambientales, Universidad de Puerto Rico, Estación Experimental Agrícola, Recinto de Mayagüez. e-mail: wilfredo.robles2@upr.edu. \*Autor para correspondencia.

<sup>5</sup>Catedrática Asociada, Departamento de Ciencias Agroambientales, Universidad de Puerto Rico, Estación Experimental Agrícola, Recinto de Mayagüez.

<sup>6</sup>Catedrático Asociado, Departamento de Ciencia Animal, Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez.

Aunque se reconoce su impacto como una especie invasora, poco se conoce sobre la biología y fisiología de la yerba Venezolana en Puerto Rico para lograr un manejo efectivo conducente a reducir su impacto en zonas agrícolas. Naturalmente, durante el proceso de fotosíntesis las plantas sintetizan carbohidratos como el almidón y otros azúcares solubles conocidos como carbohidratos no estructurales (CNE) (Du et al., 2020; Martínez-Vilalta et al., 2016). Aunque es sintetizado en el cloroplasto durante la fotosíntesis, el almidón puede ser almacenado en estructuras vegetativas como la base del tallo, rizomas y estolones (White, 1973). Según Smith (1975), el almidón es la fracción principal de los CNE presentes en gramíneas como *Paspalum virgatum* L. Cuando el proceso de fotosíntesis es limitado a causa de condiciones ambientales adversas como la sequía y ocurre una disminución del área foliar, las plantas pueden utilizar el almidón como reserva de energía para sobrevivir (Du et al., 2020; Martínez-Vilalta, 2016). Más aún, el contenido de CNE presente en las estructuras vegetativas como estolones, rizomas y base del tallo varían según la etapa de crecimiento de la planta y época del año (Madsen et al., 1993; Martínez-Vilalta, 2016; Wersal et al., 2011, 2013; White, 1973; Woolf y Madsen, 2003). Específicamente, en gramíneas como *Paspalum dilatatum* Poir., *Lolium perenne* L. y *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, el contenido de CNE en la biomasa aérea o estructuras vegetativas puede ser alto o bajo durante los meses de invierno o verano (Trom et al., 1989; Wersal et al., 2013). Por consiguiente, se espera que la planta sea más vulnerable a métodos de control en aquella época del año donde la concentración de CNE sea baja, pues sus reservas de energía son limitadas (Madsen et al., 1993; Wersal et al., 2013). En zonas templadas la producción de almidón y biomasa responde al ciclo de vida de las plantas y a condiciones atmosféricas que varían según la estación del año (Du et al., 2020; Martínez-Vilalta, 2016). En zonas tropicales como Puerto Rico se desconoce si existe un patrón en la fluctuación temporal del almidón almacenado en estructuras vegetativas y si este va de acuerdo al ciclo de vida y producción de la biomasa de la yerba Venezolana. Más aún, se desconoce cómo se podría utilizar esta información para implementar métodos de control que mejoren la efectividad de planes de manejo de poblaciones de la yerba Venezolana. Por lo tanto, este estudio intenta documentar las fluctuaciones temporales del almidón según la producción de biomasa y ciclo de vida de la yerba Venezolana.

#### Área de estudio

Se estableció un experimento de campo en la Subestación Experimental Agrícola de Gurabo (EEA-Gurabo; Latitud 18.252874 N y Longitud 65.991107 W) y de Corozal (EEA-Corozal; Latitud 18.328270N y Longitud 66.358431W) para monitorear la biomasa de la yerba Venezolana durante el período de julio 2013 a julio 2015. Cada predio experimental consistió de un área de aproximadamente 0.4 ha (1 a) colonizado naturalmente con yerba Venezolana. Al inicio del estudio, la yerba Venezolana formaba una cubierta vegetativa monotípica (> 90% cobertura) y el predio se encontraba en desuso, aunque había sido previamente utilizado para pastoreo de ganado vacuno o producción de forraje. Ambos predios reciben aproximadamente entre 1,625 mm y 1,955 mm de precipitación pluvial anual. La EEA-Gurabo y EEA-Corozal se encuentran localizadas a 122 m y 229 m sobre el nivel del mar, respectivamente. Las propiedades fisicoquímicas del suelo en cada predio experimental son descritas en el Cuadro 1.

#### Colección de muestras y análisis del contenido de almidón

Mensualmente se recolectaron 10 muestras del material vegetativo de yerba Venezolana en cada localidad. Para cada muestra, se utilizó un cuadrante de 0.25 m<sup>2</sup> que se colocó sobre la yerba Venezolana para recolectar todo el material vegetativo. Cada muestra se dividió entre tejido aéreo y tejido subterráneo. Para recolectar el tejido aéreo de cada cuadrante, se utilizó una motosierra para extraer las hojas, tallos y estolones de la yerba

CUADRO 1.—*Propiedades fisicoquímicas del suelo en cada predio experimental de la EEA-Corozal y EEA-Gurabo con yerba Venezolana. Datos obtenidos según el catastro de suelos de Puerto Rico (NRCS, 2021).*

Propiedades	Localidad	
	EEA-Corozal	EEA-Gurabo
Orden/Serie	Ultisol/Corozal	Vertisol/Mabí
CIC (meq/100g)	6.1 a 12	25 a 35
pH	4.5 a 5.5	4.5 a 6.5
Arena-Limo-Arcilla %	22-32-46	16-26-58
Conductividad hidráulica (micro m/sec)	7.0	0.9

Venezolana. Una vez procesado el tejido aéreo, se extrajo del suelo el tejido subterráneo compuesto por raíces y coronas o bases de los tallos de la yerba Venezolana utilizando una pala de corte colocada hasta 15 cm de profundidad. Las muestras se colocaron en bolsas de papel previamente identificadas y se transportaron al laboratorio donde todo el tejido vegetativo muerto o que no pertenecía a la yerba Venezolana se descartó. Además, cada muestra se lavó con agua para remover el suelo adherido a la muestra. Las muestras se colocaron en un horno de convección forzada para ser secadas por un período de 72 horas a una temperatura constante de 70° C. Luego de completar el tiempo de secado, cada muestra se pesó en una balanza para determinar su biomasa (g MS/m<sup>2</sup>). Cada muestra se trituroó en un molinillo y luego se pasó por un cedazo (tamiz #40) para obtener un tamaño de partícula de 0.42 mm. Con el propósito de reducir la cantidad de muestras a ser analizadas, se prepararon cinco muestras compuestas de cada fecha de muestreo según su localidad y tejido vegetativo. Luego cada muestra se analizó para determinar el porcentaje de almidón en cada tejido vegetativo.

El método que se utilizó para el análisis del contenido de almidón es conocido como *Starch Assay Kit (STA20)*<sup>7</sup> (*Amylase/Amyloglucosidase Method*) (Sigma-Aldrich, 2019). Este método ha sido utilizado previamente en plantas como *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. y *Phragmites australis* para determinar el contenido de almidón en tejido vegetativo (Wersal et al., 2011, 2013). Los resultados de este método se expresan como porcentaje de almidón por cantidad de materia seca (MS).

#### *Análisis estadístico*

Los datos obtenidos de las variables de biomasa y contenido de almidón se analizaron con el paquete estadístico *InfoStat*® (DiRienzo et al., 2009). Se utilizó una prueba de T para determinar las diferencias entre biomasa aérea y subterránea así como su contenido de almidón. Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar diferencias entre localidad y tejido vegetativo mediante prueba LSD al nivel  $p < 0.05$ . También se realizó una prueba de correlación utilizando el coeficiente Pearson para determinar la relación entre la producción de biomasa y el contenido de almidón.

Durante el estudio se observó que la biomasa aérea de la yerba Venezolana crece horizontalmente sobre la superficie del suelo por medio de estolones que producen tallos verticales con inflorescencia terminal. Sus raíces crecen a poca profundidad del

<sup>7</sup>Los nombres de compañías y de marcas registradas solo se utilizan para proveer información específica y su uso no constituye garantía por parte de la Estación Experimental Agrícola de la Universidad de Puerto Rico, ni endoso sobre otros productos o equipo que no se mencionan y puedan estar disponibles.

suelo (< 10 cm) y están atadas a una corona localizada en la base del tallo. El período de producción de inflorescencia comenzó durante el mes de julio y se extendió hasta octubre.

La biomasa aérea de la yerba Venezolana (*media* = 1,138 g MS/m<sup>2</sup>) fue significativamente mayor ( $t = 34.02$ ,  $p < 0.0001$ ) que su biomasa subterránea (*media* = 235 g MS/m<sup>2</sup>) en ambas localidades. Aunque se detectó un aumento de la biomasa aérea al finalizar cada año en cada localidad (Figura 1), su producción fue significativamente mayor ( $p < 0.05$ ) en la EEA-Gurabo (Cuadro 2). En esta localidad la biomasa aérea alcanzó su producción máxima durante el mes de febrero 2014 con 2,158 g MS/m<sup>2</sup> y consistentemente se mantuvo sobre 1,200 g MS/m<sup>2</sup> hasta el mes de agosto (Figura 1). Sin embargo, la biomasa aérea en la EEA-Corozal siempre se mantuvo por debajo de su producción máxima de 1,464 g MS/m<sup>2</sup>, la cual se alcanzó el mes de junio 2014. Ambas localidades reportaron una disminución de biomasa aérea durante los meses de septiembre y octubre cuando solo alcanzó 600 g MS/m<sup>2</sup>. Fue durante estos meses cuando se observó ampliamente la producción de inflorescencia de la yerba Venezolana. De otra parte, con excepción de la biomasa subterránea máxima alcanzada durante el mes de febrero de 2014 en ambas localidades, la producción de este tejido vegetativo se mantuvo por debajo de 800 g MS/m<sup>2</sup> durante el período del estudio.

El porcentaje de almidón fue significativamente mayor ( $t = 1.99$ ,  $p < 0.0481$ ) en el tejido aéreo, alcanzando una media de 8.5% entre ambas localidades en comparación con lo detectado en el tejido subterráneo, de solo 7.4%. Se reconoce que la diferencia porcentual en el contenido de almidón detectado en ambos tejidos es mínima. Sin embargo, solo

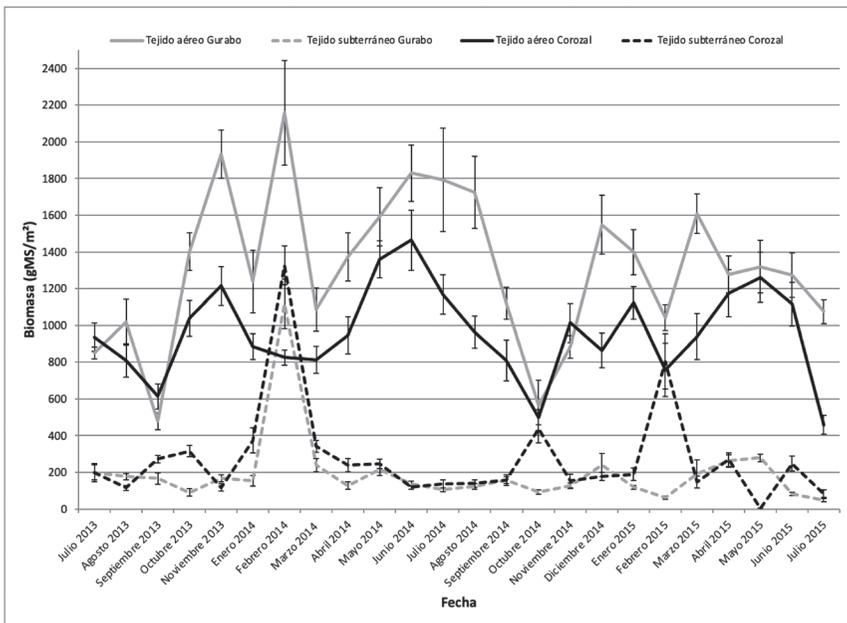


FIGURA 1. Biomasa temporal de tejido aéreo y subterráneo de la yerba Venezolana en la EEA-Gurabo y EEA-Corozal. Cada fecha está representada por sus medias ( $\pm$  EE) durante el período del estudio.

CUADRO 2.—*Biomasa y contenido de almidón en tejido vegetativo de la yerba Venezolana para cada localidad.*

Localidad	Variable			
	Biomasa gMS/m <sup>2</sup>		Almidón %	
	Aéreo	Subterráneo	Aéreo	Subterráneo
EEA-Gurabo	1,316 a <sup>1</sup>	195 b	7.6 b	7.9 a
EEA-Corozal	961 b	276 a	9.3 a	6.8 a

<sup>1</sup>Medias con la misma letra dentro de cada columna no son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ) según prueba estadística LSD.

se detectó una correlación significativa ( $r = -0.49, p < 0.05$ ) entre el contenido de almidón y la biomasa aérea. La correlación entre ambas variables es negativa lo que implica que mientras la biomasa aérea aumenta, su contenido de almidón disminuye. Específicamente, se observó que luego de alcanzar el porcentaje máximo de almidón en el tejido aéreo (17 a 21%) durante los meses de septiembre y octubre, los valores disminuyeron gradualmente luego de la etapa de florecida. Esta disminución del contenido de almidón se extendió hasta el mes de mayo, mientras aumentaba la biomasa aérea de la yerba Venezolana (Figuras 1 y 2).

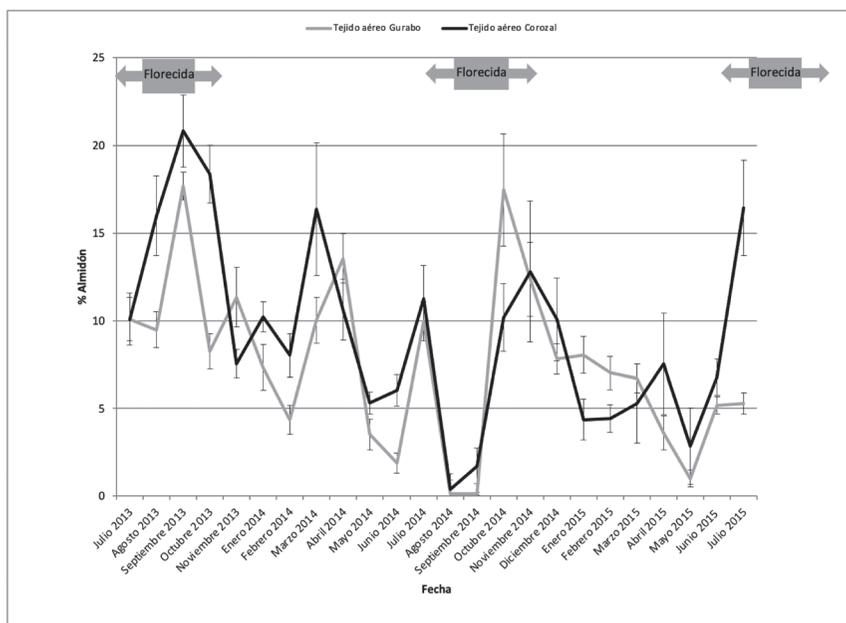


FIGURA 2. Contenido de almidón en el tejido aéreo de la yerba Venezolana en la EEA-Gurabo y EEA-Corozal. Cada fecha está representada por sus medias ( $\pm$  EE) durante el período del estudio. El período de julio a octubre es señalado para identificar la etapa de florecida de la planta.

La producción alta de biomasa aérea observada en la EEA-Gurabo parece estar relacionada con el tipo de suelo y sus propiedades fisicoquímicas y condiciones geográficas. El suelo de la EEA-Gurabo es de la serie Mabí del orden Vertisol (very-fine, mixed, active, isohyperthermic Aquic Hapluderts) el cual tiene alta capacidad de retención de humedad y pobre drenaje con baja conductividad hidráulica de 0.9 micro m/sec (Cuadro 1). Por lo tanto, su permeabilidad es lenta y por consiguiente pueden inundarse con facilidad (Muñoz et al., 2018). Esta característica pudo haber favorecido el crecimiento y desarrollo de la yerba Venezolana al preferir suelos húmedos y de aluvión (García-Molinari, 1945; Más y García-Molinari, 2006). Además, el predio experimental en la EEA-Gurabo tiene poca pendiente (< 5%) y se encuentra cerca de una quebrada de flujo de agua intermitente. En cambio, el predio en la EEA-Corozal es de la serie Corozal del orden Ultisol (very-fine, parasesquic, isohyperthermic Typic Haplohumults) el cual posee buen drenaje y pudiera provocar escasez de agua, lo cual limita el desarrollo de la yerba Venezolana. Según White (1973), el estrés hídrico a causa de baja disponibilidad de agua reduce la reserva de carbohidratos y por consiguiente limita el crecimiento y desarrollo de la planta.

Aunque las medias del contenido de almidón de la yerba Venezolana fluctuaron entre 6.8% y 9.3% (Cuadro 2) en ambos tejidos vegetativos y localidades, su correlación con la biomasa aérea es un hallazgo importante para lograr identificar la etapa de crecimiento ideal para implementar un programa de manejo. Esto considerando que la mayor producción de biomasa fue observada en el tejido aéreo y a su vez que el contenido de almidón disminuye luego de la etapa de floración. En otras especies gramíneas (White, 1973) y malezas como *Euphorbia esula* L. (Gesch et al., 2007), el contenido de CNE disminuye luego de la etapa de florecida. El contenido alto de almidón detectado en la biomasa aérea de la yerba Venezolana durante los meses de septiembre y octubre es similar al reportado para *Phragmites australis* en la región sur de Estados Unidos (Wersal et al., 2013). En el caso de *Paspalum virgatum*, el contenido de almidón disminuye en los primeros meses del año y coincide con su crecimiento de tejido nuevo (Smith, 1975).

Es evidente que la yerba Venezolana dedica sus recursos disponibles como almidón para la producción de biomasa aérea y que el suelo de la serie Mabí (Vertisol) de la EEA-Gurabo pudiera favorecer su crecimiento y desarrollo. Su biomasa aérea aumenta durante los primeros meses del año cuando su crecimiento es inversamente proporcional a su contenido de almidón. Ya cerca al período de florecida luego del mes de julio, su contenido de almidón aumenta hasta alcanzar su máximo durante los meses de septiembre y octubre. Por lo tanto, los cambios en el ciclo de vida de la yerba Venezolana están relacionados con su biomasa y capacidad de almacenaje de almidón en tallos y estolones. Aunque el contenido de almidón de la yerba Venezolana es significativamente mayor en el tejido aéreo y sus fluctuaciones temporales están directamente relacionadas con la biomasa (Cuadro 3), la capacidad de almacenaje en el tejido subterráneo no debe ser ignorada. Se sugiere que el contenido de almidón detectado en el tejido subterráneo de la yerba Venezolana pudiera estar concentrado en la corona de las raíces y/o base del tallo

CUADRO 3.—Correlación entre el contenido de almidón y la biomasa de la yerba Venezolana. Valores son presentados como coeficientes de correlación Pearson ( $r$ ) para cada variable relacionada.

VARIABLES	Almidón	Biomasa Aérea	Biomasa Subterránea
Almidón	1.00	-0.49*	-0.08
Biomasa Aérea		1.00	0.02
Biomasa Subterránea			1.00

\* = correlación significativa a  $p < 0.05$

(White, 1973). Aunque no se detectaron cambios temporales significativos en el contenido de almidón en tejido subterráneo, se sugiere evaluar la implementación de métodos de control de la yerba Venezolana en ambos tejidos. Específicamente, la biomasa aérea pudiera ser manejada durante los primeros meses del año (e.g., enero-mayo) y previo a su etapa de florecida, ya que su contenido de almidón disminuye y, por lo tanto, carece de energía para recuperarse. Al igual que con la yerba Venezolana, los métodos de control son recomendados cuando los niveles de CNE son bajos (Madsen et al., 1993; Wersal et al., 2013; Woolf y Madsen, 2003). Precisamente, la implementación de métodos de control previo a la etapa de florecida podría prevenir la producción de semilla, por lo tanto, disminuiría su capacidad de reproducción y por consiguiente su dispersión.

#### LITERATURA CITADA

- Arroyo, J.A. y L. Rivera-Brenes, 1960. Digestibility studies on Venezuela grass (*Paspalum fasciculatum*) and plantain pseudostalks (*Musa paradisiaca*). *J. Agric. Univ. P. R.* 44(3): 103-106.
- Cardoso, E.C., E. Braga, A.P. Camarão, W.C. Moreno, J. Moutinho, S.S. Souza, A.H. Minervino y G.D.G. Ferreira, 2001. Teores de proteína bruta, extrato etéreo e minerais de gramíneas nativas *Paspalum repens* e *Paspalum fasciculatum* de ecossistemas de Várzea do Baixo Amazonas, Pará, Brasil. *Pasturas Tropicales* 28(1): 67-71.
- Conserva, A.dS. y M.T.F. Piedade, 2001. Ciclo de vida e ecologia de *Paspalum fasciculatum* Willd. Ex. Fluegge (Poaceae), na várzea da amazônia central. *Acta Amazonica* 31(2): 205-220.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M. Balzanari, L. González, M. Tablada y C.W. Robledo, 2009. INFOSTAT, Software Estadístico. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.
- Du, Y., R. Lu, y J. Xia, 2020. Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants. *Funct. Ecol.* 34(8): 1-12.
- García-Molinari, O., 1946. Annual report of the agrostologist. Annual report of the director of the Institute of Tropical Agriculture for the fiscal year 1944-45. Service Office of the Government of Puerto Rico.
- Gesch, R.W., D. Palmquist y J.V. Anderson, 2007. Seasonal photosynthesis and partitioning of nonstructural carbohydrates in leafy spurge (*Euphorbia esula*). *Weed Sci.* 55: 346-351.
- Madsen, J.D., K.T. Luu y K.D. Getsinger, 1993. Allocation of biomass and carbohydrates in waterhyacinth (*Eichhornia crassipes*): Pond-scale verification. Technical Report A-93. US Army Corps of Engineers, 33 pp.
- Martínez-Vilalta, J., A. Sala, D. Asensio, L. Galiano, G. Hoch, S. Palacio, F.I. Piper y F. Lloret, 2016. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis. *Ecol. Monogr.* 86(4): 495-516.
- Más, E. y O. García-Molinari, 2006. Guía ilustrada de yerbas comunes en Puerto Rico. 2<sup>da</sup> edición revisada. Servicio de Extensión Agrícola, UPR Mayagüez. 313 pp.
- Más, E.G. y M. de L. Lugo-Torres, 2013. Malezas Comunes en Puerto Rico e Islas Vírgenes Americanas. Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez. USDA Servicio de Conservación de Recursos Naturales. Área del Caribe.
- Muñoz, M.A., W.I. Lugo, C. Santiago, M. Matos, S. Ríos y J. Lugo, 2018. Taxonomic classification of the soil of Puerto Rico. Boletín 313. Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez, Estación Experimental Agrícola, San Juan, PR. 73pp.
- NRCS, 2021. National Resource Conservation Service. Web Soil Survey. <http://websoil-survey.sc.egov.usda.gov/App/WebSoilSurvey.aspx>. Accesado en Noviembre 2021.
- Rivera-Brenes, L., J. Herencia, J.A. Arroyo y J.I. Cabrera, 1959. Palatability trials on Merker grass (*Pennisetum purpureum*), Venezuela grass (*Paspalum fasciculatum*), and Plantain pseudo-stalks (*Musa paradisiaca*). *J. Agric. Univ. P. R.* 43(4): 249-254.

- Rodríguez-Domínguez, P., 2006. Situación actual de la yerba Venezolana en Puerto Rico. Presentación del Servicio de Extensión Agrícola, UPR Mayagüez. <http://academic.uprm.edu/rodriguezp/>. Accesado en Noviembre 2013.
- Smith, D., 1975. Trends of nonstructural carbohydrates in the stem bases of switchgrass. *J. Range Manage.* 28(5): 389-391.
- Sigma-Aldrich, 2019. Starch Assay Kit (STA20) (*Amylase/Amyloglucosidase Method*) <https://www.sigmaaldrich.com/deepweb/assets/sigmaaldrich/product/documents/355/711/sta20bul.pdf>. Boletín técnico. Accesado en Octubre 2021.
- Trom, E.R., G.W. Sheath y A.M. Bryant, 1989. Seasonal variations in total nonstructural carbohydrate and major element levels in perennial ryegrass and paspalum in a mixed pasture. *New Zeal. J. Agr. Res.* 32: 157-165.
- Urbani, M.H., 1996. Estudio sobre citología, sistema reproductivo y compatibilidad polen-pistilo de *Panicum dichotomiflorum* y *Paspalum fasciculatum* (Gramineae, Paniceae). *Darwiniana* 34:193-198.
- Wersal, R.M., J.C. Cheshier, J.D. Madsen y P.D. Gerard, 2011. Phenology, starch allocation, and environmental effects on *Myriophyllum aquaticum*. *Aquat Bot* 95: 194-199.
- Wersal, R.M., J.D. Madsen y J.C. Cheshier, 2013. Seasonal biomass and starch allocation of common reed (*Phragmites australis*) (Haplotype I) in southern Alabama, USA. *Invas. Plant Sci. Manage.* 6: 140-146.
- White, L., 1973. Carbohydrate reserves of grasses: a review. *J. Range Manage.* 26(1): 13-18.
- Wolf, T.E. y J.D. Madsen, 2003. Seasonal biomass and carbohydrates allocation patterns in Southern Minnesota curlyleaf pondweed populations. *J. Aquat. Plant Manage.* 41: 113-118.