

**Ruderales exóticas *versus* ruderales nativas: respuesta a disturbios,
retroalimentaciones planta-suelo y rasgos de historia de vida**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área
Ciencias Agropecuarias*

Mariana C. Chiuffo

Ingeniera en Recursos Naturales y Medio Ambiente - Universidad Nacional de La Pampa -
2009

Instituto de Ciencias de la Tierra y Ambientales de La Pampa



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

José L. Hierro

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de La Pampa)

MSc. (University of Florida)

PhD (The University of Montana)

Consejero de Estudios

Enrique Chaneton

Lic. Ciencias Biológicas (Universidad CAECE)

Ph.D. Biología (Imperial College London)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

José L. Hierro

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de La Pampa)

MSc. (University of Florida)

PhD University of Montana

JURADO

Anibal Pauchard

Ingeniero Forestal (Universidad de Concepción)

Philosophy Doctor in Forestry (The University of Montana)

JURADO

Eduardo Pucheta

Biólogo (Universidad)

Título de posgrado (Universidad)

JURADO

Paula A. Tecco

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Fecha de defensa de la tesis: 29 de Marzo de 2016

Agradecimientos

A todos quienes directa e indirectamente ayudaron a que concluyese este doctorado:

A Pepe por su ayuda, correcciones, paciencia y enseñanzas. A Enrique Chaneton por su guía y buena predisposición. A Diego Villarreal por su ayuda en el campo, charlas y consejos. A Andrew MacDougall por brindarme la oportunidad de formar parte de su laboratorio y por la entusiasta predisposición que siempre manifestó.

Agradezco también a Aníbal Prina por las numerosas especies herbáceas identificadas. A Marina Cock, Nadia Icasatti, Natalie Jones, Ashley Leifso y Florencia Miguel por su ayuda en las no siempre gratas jornadas en el campo e invernáculo. A Hafiz Maherali, Laura Johnson, Michael Mucci y Tannis Slimmon. Al jurado: Anibal Pauchard, Eduardo Pucheta y Paula Tecco.

A los propietarios de los campos que me permitieron su ingreso, a CONICET, a la Dirección de Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa, Foreign Affairs and International Trade Canada y la University of Guelph.

A la compañía sonora en las largas horas de carga y análisis de datos: Caetano Veloso, Design Matters, Gustavo Santaolalla, Hindi Zahra, La Venganza Será Terrible, Radiolab, Mercedes Sosa, Tonolec, Ted Talks, entre muchos otros.

A quienes me inspiran en la búsqueda de conocimiento.

A quienes me incentivaron a seguir. A mis amistades: Ani, Ceci, Flor, Gloria, Gri, James, Kary, P. Al grupo de apoyo “La tesis de Chiuffo”. A Ashley por estar siempre cerca estando lejos.

A mi familia por su apoyo incondicional de siempre.

“Estudia la ciencia del arte. Estudia el arte de la ciencia. Desarrolla tus sentidos: especialmente, aprende a ver. Date cuenta de que todo se conecta a todo lo demás.”

Leonardo da Vinci, Principios para el desarrollo de una mente completa.

Declaración



Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Mariana C. Chiuffo

Publicaciones



Capítulo III

Chiuffo, M. C., A. S. MacDougall y J. L. Hierro. 2015. Native and non-native ruderals experience similar plant-soil feedbacks and neighbor effects in a system where they coexist. *Oecologia* 179: 843-852.

Índice General

Publicaciones	vi
Índice de Cuadros	xi
Índice de Figuras	xii
Abreviaturas	xv
Resumen	xvi
Abstract	xvii
Capítulo I	1
Introducción General	1
1.1. Terminología.....	1
1.2. Marco Conceptual.....	1
1.3. Disturbio.....	3
1.4. Retroalimentaciones Planta Suelo.....	6
1.5. Rasgos de Historia de Vida.....	7
1.6. Sistema de Estudio: Caldenal Pampeano.....	8
1.7. Objetivos.....	12
1.8. Hipótesis y Predicciones.....	12
Capítulo II	14
La dominancia de exóticas y nativas en comunidades ruderales depende del tipo de disturbio	14
2.1. Introducción.....	14
2.2. Metodología.....	15

2.2.1. Muestreo Descriptivo.....	15
2.2.4. Análisis de los Datos.....	18
2.3. Resultados.....	19
2.4. Discusión.....	25
2.5. Conclusión.....	28
Capítulo III.....	29
Ruderales nativas y exóticas exhiben retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos similares en un sistema en el cual coexisten.....	29
3.1. Introducción.....	29
3.2. Metodología.....	32
3.2.1. Colecta de suelo y semillas.....	34
3.2.2. Experimento de invernáculo.....	34
3.2.3. Abundancia de plantas.....	36
3.2.4. Análisis de los Datos.....	37
3.3 Resultados.....	39
3.4 Discusión.....	43
3.5 Conclusión.....	45
Capítulo IV.....	47
Ruderales exóticas y nativas exhiben rasgos de historia de vida similares.....	47
4.1. Introducción.....	47
4.2. Metodología.....	49
4.2.1. Experimento de Invernáculo.....	50

4.2.2. Análisis de los Datos.....	51
4.3 Resultados.....	52
4.4 Discusión.....	52
4.5 Conclusión.....	61
Capítulo V.....	62
Discusión General.....	62
Referencias.....	67
Apéndices.....	79
Apéndice 2.1: Coordenadas geográficas, elevación y tipo de disturbio de los 79 sitios muestreados.....	79
Apéndice 2.2: Listado de las 124 especies presentes en los muestreos, su origen biogeográfico, ciclo de vida y pertenencia a la estrategia ruderal (R= ruderal). Subrayado indica que la especie es exótica en el sistema.....	82
Apéndice 2.3: Cobertura media y desvío estándar de las especies ruderales presentes en los distintos tipos de disturbio y pertenencia a la estrategia ruderal (R=ruderal).....	86
Apéndice 3.1: Coordenadas geográficas y elevación de los sitios de los que se obtuvieron los datos de cobertura.....	90
Apéndice 3.2: Resultados de los análisis t-test para evaluar diferencias entre retroalimentaciones planta-suelo de las 18 especies y cero (no retroalimentación).....	92
Apéndice 3.3: Resultados de los análisis t-test realizados para evaluar diferencias en los valores de RII para todas las especies objetivo cuando crecen en suelo conspecifico vs suelo heterospecifico.....	94
Apéndice 3.4: Resultados de los análisis t-test realizados para evaluar diferencias en valores del índice RII en suelos conespecificos y suelos heteroespecificos de las especies ruderales objetivo con 0.....	96

Apéndice 4.1: Tamaño muestral para las variables tiempo a la floración, fecundidad y
estación de crecimiento.....98

Índice de Cuadros



Capítulo II

Cuadro 2.1: Valores de recambio espacial de especies y riqueza de ruderales según tipo de disturbio.....	23
--	----

Capítulo III

Cuadro 3.1: Origen, forma de vida y porcentaje de cobertura de las 18 especies utilizadas en este trabajo.....	37
--	----

Capítulo IV

Cuadro 4.1: Listado de las especies utilizadas en este estudio, su origen, hábito de crecimiento y ciclo de vida.....	49
Cuadro 4.2: Resultados de los análisis de modelos lineales mixtos realizados para comparar diferencias en peso de semillas, tiempo de emergencia, porcentaje de emergencia, altura, tiempo a la floración, fecundidad, estación de crecimiento, tasa de crecimiento relativa y biomasa aérea en ruderales exóticas y nativas.....	52

Índice de Figuras

Capítulo I

- Figura 1.1: Teoría de estrategias de vida. Diagrama de las tres estrategias que surgen en respuesta a los principales factores que limitan la producción de biomasa en plantas: el estrés impuesto por el ambiente y los disturbios.....4
- Figura 1.2: Bosque de caldén.....10
- Figura 1.3: Principales tipos de disturbios que ocurren en el bosque de caldén mantenimiento de picadas y caminos, pastoreo por ganado doméstico y fuegos de verano.....11

Capítulo II

- Figura 2.1: Distribución de las 30 picadas y banquinas, 30 pastizales pastoreados por animales domésticos y 19 pastizales quemados que se muestrearon en el caldenal pampeano durante la primavera-verano de 2009-2010, 2010-2011 y 2011-2012.....17
- Figura 2.2: Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia. Los datos graficados representan la distribución de los valores de ordenación para todas las cuadratas de los sitios en los tres tipos de disturbio y centroide e intervalo de confianza del 95% de los valores de ordenación en los tres disturbios21
- Figura 2.3: Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia. Los datos graficados representan la distribución de los valores de ordenación para las cuadratas en base a los datos de cobertura en los tres tipos de disturbio (a) y centroide e intervalo de confianza del 95% de los valores de ordenación en los tres disturbios (b)22
- Figura 2.4: Riqueza de especies ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio..23

Figura 2.5: Densidad de especies ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio.....	24
Figura 2.6: Cobertura de especies ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio.....	25
Figura 2.7: Cobertura de especies no ruderales nativas en cada tipo de disturbio.	26

Capítulo III

Figura 3.1: Diseño experimental de experimento de retroalimentación planta-suelo de dos etapas.....	36
Figura 3.2: Retroalimentaciones planta-suelo de especies ruderales nativas y exóticas.....	40
Figura 3.3: Efectos del fitómero <i>Piptochaetium napostaense</i> en la biomasa aérea de ruderales nativas y exóticas, cuantificados con el índice RII. Las especies ruderales nativas y exóticas se hicieron crecer en suelo entrenado por las mismas especies (conespecíficos) vs. suelo entrenado por otras especies (heteroespecífico) en especies individuales y especies agrupadas en nativas y exóticas.....	41
Figura 3.4: La relación entre retroalimentación planta-suelo y cobertura de las 18 especies ruderales objeto.....	42

Capítulo IV

Figura 4.1: Peso de semillas de ruderales exóticas y nativas por grupo y especies.....	53
Figura 4.2: Tiempo de emergencia en exóticas y nativas por grupo y especies.....	54

Figura 4.3: Altura de exóticas y nativas por grupo y especies.....	55
Figura 4.4: Tiempo a la primera floración y número de inflorescencias en exóticas y nativas por grupo y especies.....	56
Figura 4.5: Duración de la estación de crecimiento en exóticas y nativas por grupo y especies.....	57
Figura 4.6: Tasa de crecimiento relativa en ruderales exóticas y nativas por grupo y especies.....	58
Figura 4.7: Biomasa aérea en ruderales exóticas y nativas por grupo y especies.....	59
Figura 4.8: Resultado de análisis de Componentes Principales de rasgos de historia de vida en exóticas y nativas	60

Abreviaturas

DE	Desvío estándar
EV	Equivalente vaca
Fig.	Figura
Ha	hectárea
hs	horas
kg	kilogramo
km	kilómetro
m	metro
mL	mililitro
mm	milímetro
O	Oeste
S	Sur
vs.	<i>versus</i>

Resumen

Ruderales exóticas *versus* ruderales nativas: respuesta a disturbios, retroalimentaciones planta-suelo y rasgos de historia de vida

Avances teóricos recientes en la actual teoría de coexistencia sugieren que el establecimiento de exóticas en la comunidad local ocurre a través de diferencias de nicho o a través de diferencias que favorecen el desempeño pero que la exclusión competitiva sólo se logra a través de las diferencias en desempeño. Esta tesis explora ambos tipos de diferencias para ganar conocimiento respecto a los procesos que controlan relaciones de coexistencia y exclusión de exóticas y nativas en comunidades ruderales del bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) en Argentina. Específicamente, en esta tesis se evaluó: 1) la respuesta de ruderales exóticas y nativas a distintos tipos de disturbio, 2) la importancia de las retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos en exóticas y nativas y 3) rasgos de historia de vida de ruderales en un sistema rico en especies ruderales de ambos orígenes. Para esto se realizaron muestreos de vegetación en sitios que evidenciaran la ocurrencia de distintos tipos de disturbio (mantenimiento de picadas y banquinas, pastoreo y fuego) y experimentos de invernáculo para evaluar a. retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos en ruderales exóticas y nativas y b. rasgos de historia de vida de estos grupos. El origen de las especies que dominan en la comunidad ruderal depende del tipo de disturbio; en particular, las exóticas sólo dominaron en ambientes sujetos al mantenimiento de picadas y banquina y nativas en fuego. Las retroalimentaciones planta-suelo, efectos competitivos y rasgos de historia de vida aquí evaluados fueron similares para exóticas y nativas. En conjunto, los resultados de esta tesis muestran que ruderales exóticas y ruderales nativas coexisten en el bosque de caldén, ayudan a explicar esa coexistencia y resaltan la importancia del tipo de disturbio en el éxito de las exóticas.

Palabras clave: banquina, caldenal, coexistencia, competencia, dominancia, ecología de comunidades, fuego, invasión, pastoreo

Abstract

Exotic ruderals *versus* native ruderals: response to disturbance, plant-soil feedbacks and plant history traits

Theoretical advances of contemporary coexistence theory suggest that the establishment of exotic species in local communities occurs either through niche differences or through differences in fitness advantages. In this theoretical framework, niche differences drive to invasion and coexistence with native species, and fitness differences to competitive exclusion. This thesis explores both types of differences to gain knowledge about the processes controlling coexistence and exclusion between natives and exotics in ruderal communities of caldén woodland (*Prosopis caldenia*) in Argentina. Specifically, in this thesis I assessed: 1) the response of native and exotic species to different types of disturbance, 2) plant-soil feedbacks and neighbor effect and 3) life history traits of native and exotic ruderal species. An extensive plant survey was performed in sites altered by different types of disturbance (roadside and firebreaks maintenance, fire and grazing) as well as two greenhouse experiments, one to evaluate plant-soil feedbacks and neighbor effects in native and exotic ruderal species and the other to compare life history traits of native and exotic ruderal species. The origin of dominant species in ruderal communities depends on disturbance type; in particular, exotic species dominate in roadside and firebreaks maintenance and natives in fire instead. Plant-soil feedbacks, neighbor effects and the life history traits studied here were similar between exotic and native ruderal species. Taken together, the results of this thesis show that native and exotic ruderals coexist in caldén woodland, help to explain this coexistence and highlight the importance of disturbance type in exotic species success.

Keywords: caldenal woodland, coexistence, community ecology, competition, dominance, fire, grazing, invasion, roadside

Capítulo I

Introducción General

1.1 Terminología

En esta tesis, los términos exóticas e invasoras se utilizan indistintamente para hacer referencia a especies que no se originaron en el sitio de estudio, pero que se han establecido en él y coexisten con las residentes nativas o excluyen competitivamente a las residentes nativas (MacDougall *et al.* 2009).

1.2 Marco Conceptual

Las especies exóticas, al igual que las especies nativas, deben afrontar una serie de filtros bióticos y abióticos para obtener membresía en la comunidad local (Levine *et al.* 2004, MacDougall *et al.* 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012). La composición de especies de una comunidad local es la consecuencia de diversos factores que actúan a distintas escalas (Valladares *et al.* 2015) tales como patrones históricos de especiación y migración, dispersión, factores bióticos y abióticos e interacciones bióticas. Estos filtros jerárquicos actúan a escalas cada vez más finas determinando las reglas de ensamble de una comunidad (Götzenberger *et al.* 2012). Entender cómo se ensamblan las comunidades y cómo una especie obtiene membresía en la comunidad local sigue siendo una de las preguntas más interesantes en ecología de comunidades (Shea y Chesson 2002, HilleRisLambers *et al.* 2012).

Para persistir en la comunidad una especie debe poseer la habilidad de aumentar su abundancia cuando es rara, requisito que también aplica a una exótica para invadir una comunidad (Shea y Chesson 2002). Avances teóricos recientes en la actual teoría de coexistencia (Chesson 2000, Adler *et al.* 2007, Levine y HilleRisLambers 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012) sugieren que el establecimiento de exóticas en la comunidad local ocurre a través de diferencias de nicho o a través de rasgos y condiciones que favorecen el desempeño (*fitness sensu* Chesson 2000; nótese que *fitness* en el contexto de coexistencia difiere de la acepción que tiene el término en un contexto evolutivo) de las exóticas por sobre el de las nativas (ventaja competitiva o ventaja de *fitness*), pero la dominancia de la comunidad sólo se logra a través de una ventaja en el desempeño (MacDougall *et al.* 2009). La diferencia de nicho es un proceso estabilizador en el que las

especies se limitan más a sí mismas que a sus competidores beneficiando así la coexistencia entre especies (Chesson 2000). Diferencias de nichos serían, por ejemplo, distintas profundidades de raíces en plantas, heterogeneidad ambiental e interacciones especie-específica con consumidores y patógenos. Cabe aclarar que no todas las diferencias entre especies son diferencias de nicho, sino que lo son sólo aquellas que llevan a que las especies aumenten su tasa de crecimiento cuando son raras. Dado que las invasoras tienen que aumentar su abundancia cuando colonizan un determinado sitio, las diferencias de nicho facilitan su establecimiento. Las diferencias de desempeño en cambio, son aquellas diferencias que conducen a la dominancia competitiva (Chesson 2000). Diferencias en la habilidad de captar un recurso limitante, susceptibilidad a un predador o diferencias en el número de descendientes son ejemplos de diferencias de desempeño. Estas diferencias no son diferencias de nicho porque el beneficio no depende de que el invasor sea raro y porque en lugar de estabilizar la coexistencia, las diferencias de desempeño conducen a la exclusión competitiva. Dado que unas diferencias conducen a la coexistencia y otras a la exclusión competitiva, el resultado final de las invasiones biológicas (invasión y coexistencia con las nativas *vs.* invasión y exclusión de la comunidad nativa) depende de la fuerza relativa de estos dos tipos de diferencias (MacDougall *et al.* 2009).

En ecología de invasiones la dominancia de plantas exóticas en sitios disturbados es una de las observaciones más comunes (Gray 1879, Elton 1958, Crawley 1987, D'Antonio *et al.* 1999, Jauni *et al.* 2015). En el marco conceptual de coexistencia (Chesson 2000), es esperable que la heterogeneidad ambiental, tanto temporal como espacial (Shea y Chesson 2002), producto de la ocurrencia de un disturbio facilite el establecimiento de las especies exóticas en esos lugares, pero no explica su dominancia. El invasor necesita aún tener una ventaja sobre las especies locales (Shea y Chesson 2002). Una de las posibles explicaciones a la dominancia de las exóticas es que éstas y las nativas establecen interacciones de distinto signo con la microbiota del suelo (Klironomos 2002, Callaway *et al.* 2004). Otros investigadores adjudican el éxito invasor de las exóticas en ambientes disturbados a que muchas de las exóticas son ruderales; es decir, a que poseen rasgos de vida que les permiten aprovechar condiciones de disturbio (Jauni *et al.* 2015) pero esto no explica por qué las ruderales exóticas superarían a las ruderales nativas. Es probable que aún en especies que comparten una misma estrategia haya diferencias en ciertos rasgos que conducen a que unas especies dominen por sobre otras (Caplan y Yeakley 2013).

En esta tesis se exploran algunos factores que podrían influir en la dominancia y coexistencia de las comunidades ruderales del bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) en la provincia de La Pampa (Fig. 1.2). En este contexto y con el objeto de indagar si estos factores afectan o benefician diferencialmente a exóticas y nativas, esta tesis se ha organizado en capítulos que exploran específicamente los siguientes factores: (capítulo ii)

respuesta de la comunidad ruderal a la ocurrencia de distintos tipos de disturbio, (capítulo iii) retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos en especies ruderales exóticas y nativas y (capítulo iv) rasgos de historia de vida en estos dos grupos. El bosque de caldén es un sistema rico en ruderales nativas y exóticas, que está sujeto virtualmente en su totalidad a la ocurrencia de algún tipo de disturbio.

A continuación, se desarrolla una síntesis de conceptos e ideas relevantes en el marco teórico de disturbio, retroalimentaciones planta-suelo y rasgos de historia de vida.

1.3 Disturbio

Los disturbios son eventos que causan la destrucción parcial o total de la biomasa de las plantas (Grime 1977). Bajo esta definición se incluye como disturbio a interacciones bióticas tales como pastoreo pero también la ocurrencia de eventos tales como un fuego. La ocurrencia de disturbios genera oportunidades de nicho (Shea y Chesson 2002) para las especies al reducir la competencia, crear áreas propicias para la colonización y aumentar la disponibilidad de nutrientes, entre otros mecanismos (D'Antonio *et al.* 1999, Moles *et al.* 2012). Estas condiciones tienden a seleccionar especies sucesionales tempranas adaptadas a condiciones de intermitencia en la disponibilidad de recursos, denominadas ruderales (Grime 1977). Debido a los notorios cambios que ocasionan se considera a los disturbios como un factor importante en la estructuración de las comunidades vegetales (Sousa 1984).

La idea de que el nicho de una invasora está ligado al disturbio es común (Valladares *et al.* 2015). Dado que las exóticas que prosperan en sitios disturbados son en su mayoría ruderales, no sorprende que las mismas dominen en estos sitios. Según la teoría de estrategias de vida de Grime (1974, 1977), en ambientes disturbados las plantas ruderales deberían aventajar a plantas con estrategias alternativas (Fig. 1.1). Sin embargo en este contexto, no resulta predecible determinar qué ocurre ante situaciones de disturbio en sistemas abundante en ruderales exóticas y ruderales nativas. Asimismo, tampoco es claro cómo el tipo de disturbio afectará las relaciones de coexistencia y/o exclusión entre exóticas y nativas en comunidades ruderales.

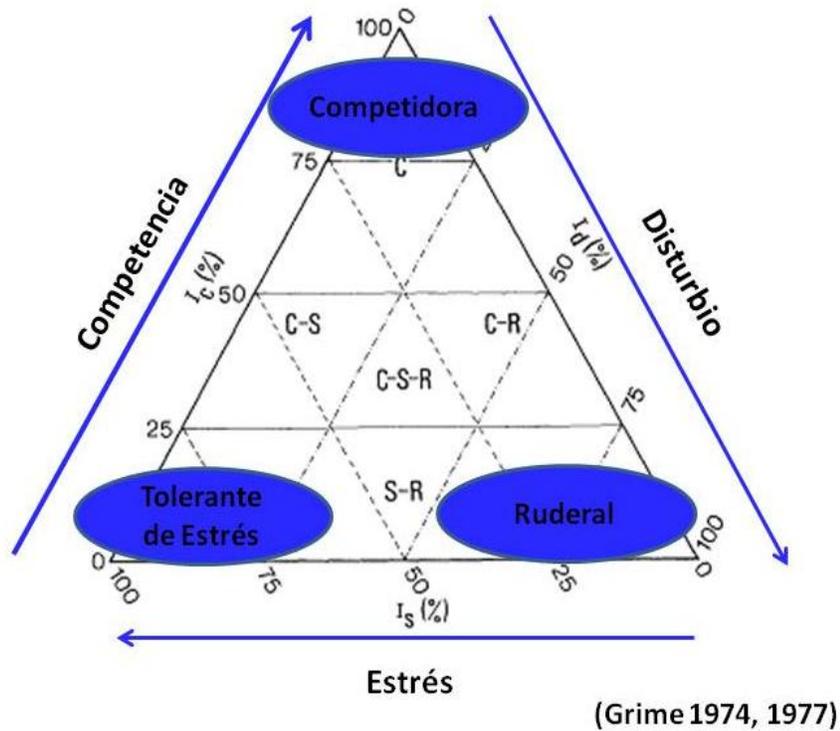


Figura 1.1: Teoría de estrategias de vida. Diagrama de las tres estrategias que surgen en respuesta a los principales factores que limitan la producción de biomasa en plantas: el estrés impuesto por el ambiente y los disturbios (Grime 1974, 1977).

En esta tesis se trabajará con tres de los principales disturbios del bosque de caldén: fuego, mantenimiento de picadas y banquinas, y pastoreo. Aquí se desarrolla una descripción de los mismos.

El fuego es un disturbio natural en el bosque de caldén. Presenta una marcada estacionalidad en la época de primavera-verano. Más allá de ser un disturbio natural, el régimen del fuego en el área ha sido altamente dinámico presumiblemente debido al contexto histórico (Medina 2007). En el período de ocupación Ranquel (antes de 1879) la frecuencia de fuegos promedio era de tres años, de 1880 a 1930 ya en el período de la colonización, el valor medio oscilaba en los dos años y de 1930 a 1989 en siete años (Medina 2007). La baja frecuencia de fuegos en épocas más recientes se cree estaría ligada a la implementación de políticas de supresión del fuego, en tanto que la mayor frecuencia registrada en el período ranquel se debería al uso del fuego para la comunicación, caza y defensa en el período 1860-1879. En tanto que la mayor frecuencia de 1880 a 1930 se presume se debería a que el fuego era usado para la conversión de bosque en tierras agrícolas (Medina 2007). En la actualidad la ocurrencia de fuegos es frecuente ya sea por causas naturales, accidentales o como consecuencia del uso del fuego como herramienta de

manejo en sistemas silvopastoriles (Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos 2006). La ocurrencia de fuegos tiende a reducir la cobertura de las especies arbustivas, aumentar la cobertura de algunas especies herbáceas, entre ellas gramíneas nativas tales como *Poa ligularis* y *Piptochaetium napostaense*, e incrementar el porcentaje de suelo desnudo (Estelrich *et al.* 2005, Tizón *et al.* 2010).

La fragmentación del bosque por la construcción y mantenimiento de picadas y caminos es también común en el bosque de caldén (Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos 2006, González-Roglich *et al.* 2012). Las picadas son desmontes en fajas angostas por lo general menores a 90 m (González-Roglich *et al.* 2012) que en su mayoría tienen el doble fin de evitar el traspaso del fuego y tránsito, por lo que son muchas veces de forma simultánea banquinas y picadas. Al igual que las picadas, las banquinas es otro disturbio lineal frecuente en este sistema. Dado que banquinas y picadas poseen cobertura herbácea, graminosa o suelo desnudo y que el mantenimiento de ambas en general implica la eliminación de la comunidad pre-existente (D'Antonio *et al.* 1999), a los fines de esta tesis se considerará a estos dos tipos de disturbio como indistintos. Según muestreos previos, en el caldenal este tipo de disturbio tiende a aumentar la riqueza y abundancia de especies exóticas. Entre las beneficiadas se puede mencionar *Diplotaxis tenuifolia*, *Centaurea solstitialis*, *Salsola kali*, *Erodium cicutarum* y *Echium plantagineum* (Chiuffo 2009, Pearson *et al.* 2014a).

En el caldenal la producción de ganado vacuno constituye la principal actividad económica, alrededor de un 93% de los establecimientos de la región realizan cría y recría bovina (Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos 2006, Morici 2011). Los pastizales naturales son pastoreados extensivamente por ganado vacuno desde abril a octubre aproximadamente. La carga animal oscila entre 0.10 y 0.50 EV/ha (Roberto *et al.* 2008). Esta actividad tuvo sus comienzos en los años cuarenta, cuando la crisis del modelo agroexportador nacional generó el reemplazo de la ganadería ovina por la cría extensiva de bovinos (Dussart *et al.* 2015). Sin embargo, ya habría habido prácticas de ganadería bovinas en los siglos XVII y XIX por parte de las sociedades indígenas de la época (Dussart *et al.* 2011). El pastoreo ocasiona cambios florísticos, en general tiende a disminuir las especies nativas más palatables para el ganado y a reemplazar esas especies por otras que poseen menor valor forrajero o bien por especies exóticas (Morici *et al.* 2009). Entre las especies que se benefician se pueden mencionar a *Cenchrus spinifex*, *Bothriochloa springfieldii* y *Sporobolus cryptandrus* (Morici *et al.* 2003). *Cenchrus spinifex*, al ser frecuente en disturbios, se la considera indicadora de sobrepastoreo (Morici *et al.* 2003).

1.4 Retroalimentaciones planta-suelo

La retroalimentación planta-suelo es un proceso que implica dos etapas: por un lado las raíces y/o hojarasca de una planta modifican el ambiente físico, químico y/o biológico del suelo y por otro, esa modificación influye sobre las plantas o su progenie (Bever 1994, Ehrenfeld *et al.* 2005, Van der Putten *et al.* 2013). Como las condiciones bióticas del suelo cambian rápidamente en respuesta a la identidad de la planta y las condiciones abióticas son relativamente estables en el tiempo, se considera responsables de la retroalimentación planta-suelo a los cambios en la comunidad del suelo (Bever *et al.* 2010). Las retroalimentaciones planta-suelo pueden ser directas si afectan el desempeño de individuos de la misma especie de la planta que modificó la comunidad biótica (retroalimentación intraespecífica o conespecífica) e indirectas (retroalimentación interespecífica o heteroespecífica) si afecta a individuos de otra especie (Van der Putten *et al.* 2013). Cuando los cambios en la comunidad del suelo disminuyen el desempeño de las plantas que modificaron esa comunidad, se genera una retroalimentación planta-suelo negativa. En tanto que si el cambio aumenta el desempeño de esas plantas, se genera una retroalimentación planta-suelo positiva (Bever *et al.* 2010). Si no hay cambio en el desempeño de las plantas, luego la retroalimentación es neutra.

Una retroalimentación negativa, por ejemplo, puede deberse al aumento de patógenos específicos de una planta, a alteraciones en la comunidad de mutualistas, así como también a cambios en la abundancia de organismos más grandes tales como nematodos (Bever *et al.* 2010). Una retroalimentación positiva puede deberse a la presencia de mutualistas así como también a cambios en la comunidad de patógenos (Bever *et al.* 1997). Los efectos de la retroalimentación son el resultado neto de todas las influencias positivas y negativas de la biota del suelo de esa comunidad sobre la planta (Inderjit y Van der Putten 2010, Van der Putten *et al.* 2013). Dado que una retroalimentación negativa es un mecanismo por el cual una especie se limita a sí misma más que a sus competidoras, se la considera un proceso estabilizador que promueve la coexistencia de especies al evitar que una especie domine la comunidad de plantas (Chesson 2000, MacDougall *et al.* 2009, Bever *et al.* 2010). Una retroalimentación positiva en cambio, aumenta las diferencias de desempeño entre especies intensificando la competencia interespecífica lo que conduciría a una pérdida de biodiversidad a escala local (MacDougall *et al.* 2009, Bever *et al.* 2010). En la naturaleza tienden a predominar retroalimentaciones planta-suelo negativas (Kulmatiski *et al.* 2008).

En general, se considera que las retroalimentaciones planta-suelo pueden incidir en la abundancia de una especie, persistencia, invasión y sucesión (Bever 1994, Bever *et al.* 1997, Klironomos 2002, Callaway *et al.* 2004, Kardol *et al.* 2006, Kulmatiski *et al.* 2008). Klironomos, en un influyente trabajo (2002), comparó especies exóticas abundantes *vs.*

nativas raras, y encontró una relación positiva entre las retroalimentaciones planta-suelo y la abundancia relativa de esas especies en el campo. Las plantas que tenían una fuerte retroalimentación negativa tuvieron baja abundancia relativa y plantas con abundancia relativa alta tuvieron retroalimentaciones negativas menores o positivas. Klironomos encontró también que las retroalimentaciones positivas predominaban entre las exóticas. En un trabajo realizado en un bosque tropical de Panamá Mangan *et al.* (2010) hallaron que plantines de cuatro especies de árboles reducían su crecimiento cuando crecían en suelo conespecífico. A su vez, las especies de plantas que tenían retroalimentaciones negativas más fuertes eran menos abundantes en la comunidad, lo que explica patrones de abundancia relativa. Dado que las retroalimentaciones planta-suelo pueden ser un mecanismo estabilizador y también aumentar las diferencias en desempeño y, por ende, afectar la dominancia de especies (Chesson 2000), no resulta claro cuál es su rol en sistemas ricos en exóticas y nativas que comparten una misma estrategia así como sus efectos en las interacciones planta-planta.

1.5 Rasgos de Historia de Vida

Rasgo es una propiedad bien definida y medible de un organismo, que generalmente se mide a nivel individual y se utiliza para hacer comparaciones entre especies (McGill *et al.* 2006, Violle *et al.* 2007). El estudio de los rasgos se basa en la idea de que las plantas afectan el funcionamiento de las comunidades a través de sus atributos morfológicos y fisiológicos (Escudero y Valladares 2016). A su vez, la composición de rasgos en especies que coexisten es consecuencia de factores biogeográficos y ecológicos (Lloret *et al.* 2016). Los rasgos, para ser de utilidad en ecología de comunidades, debiesen variar más entre especies que dentro de una especie y debiesen poder ser medidos en escala continua (McGill *et al.* 2006). En su definición más básica “rasgo” es un subrogante del desempeño de un organismo (Violle *et al.* 2007). A los fines de esta tesis, se utilizará el término para hacer referencia a rasgos funcionales asociados a su historia de vida que podrían incidir en diferencias de desempeño y por ende en la invasión (Chesson 2000, Pearson *et al.* 2012, Godoy y Levine 2014, Kraft *et al.* 2015).

En ecología de invasiones, se apela frecuentemente a diferencias en rasgos funcionales para explicar el establecimiento e impacto de las invasiones biológicas (Godoy y Levine 2014). La idea que el invasor debe ser distinto de alguna manera a los integrantes de la comunidad residente para invadir exitosamente se remonta a Darwin (1859). Si bien Darwin hacía referencia a diferencias en taxa (la comunidad local tendería a ser invadida por especies distanciadas filogenéticamente de las residentes), la idea de la diferencia entre exóticas y nativas aún persiste. En parte debido a la influencia de la teoría de nicho

(Hutchinson 1959), marco conceptual sugiere que el invasor tiene que ocupar un nicho distinto a las especies nativas para poder invadir exitosamente (MacDougall *et al.* 2009). La lógica es que las especies con diferentes rasgos quizás posean requerimientos de hábitat o recursos distintos y van a competir menos intensamente que las especies con rasgos similares (Adler *et al.* 2013). En la actualidad, los avances conceptuales en la coexistencia de especies (Chesson 2000, MacDougall *et al.* 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012) indican que las diferencias en rasgos que permiten a una especie invadir pueden ser diferencias de nicho con las nativas o diferencias de desempeño (MacDougall *et al.* 2009). En la práctica resulta difícil discernir qué diferencias conducen a diferencias de nicho y cuáles a diferencias de desempeño dado que un mismo rasgo puede estar reflejando ambas diferencias (Kraft *et al.* 2015, Godoy y Levine 2014, Valladares *et al.* 2015). Muchas de las exóticas son especies que poseen crecimiento rápido y alto éxito reproductivo (i.e. estrategia-r, ruderales), y hay quienes sostienen que poseer esos rasgos de historia de vida explica su éxito en ambientes disturbados (Catford *et al.* 2012, Jauni *et al.* 2015). Sin embargo, esto no explica por qué las ruderales exóticas superarían a las ruderales nativas y genera el interrogante si, aún dentro de una misma estrategia, ruderales exóticas y nativas difieren en ciertos rasgos que les permite coexistir y/o excluir.

1.6 Sistema de Estudio: Caldenal Pampeano

El estudio de relaciones de coexistencia entre nativas y exóticas en comunidades ruderales requiere de un sistema que posea características particulares. Debe estar sujeto a la ocurrencia de distintos tipos de disturbio y poseer además abundancia de especies ruderales de ambos orígenes. La ocurrencia de disturbios de distinto tipo en un mismo sistema permite la comparación del desempeño de ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio, en tanto que la abundancia de ruderales exóticas y nativas permite el planteo de preguntas y experimentos con un enfoque comunitario.

El bosque de caldén o caldenal, un bosque abierto semiárido que se encuentra localizado en la porción sur de la provincia del Espinal (Cabrera 1994), posee las características antes mencionadas. En el bosque de caldén es común la ocurrencia de distintos tipos de disturbios en términos de identidad, siendo el pastoreo, la construcción y mantenimiento de picadas y banquinas y los fuegos de verano los más comunes (Medina 2007, González-Roglich *et al.* 2012, 2014, 2015) (Fig. 1.3). La mayoría de las especies invasoras exóticas en el caldenal son ruderales (*sensu* Grime 1974, Baker 1974, Mack *et al.* 2000, Hierro *et al.* 2005, 2006, 2011, Pearson *et al.* 2014a) y posee a su vez abundancia y diversidad de especies ruderales nativas (Cano *et al.* 1980, Prieto 2000, Troiani y Steibel 2008).

La presencia humana en el bosque de caldén trajo consigo alteraciones en la frecuencia de los disturbios naturales y la introducción de disturbios novedosos en el sistema. Ya en el período de ocupación Ranquel se observan cambios en la frecuencia de los fuegos, un disturbio natural del bosque de caldén. En la segunda mitad del siglo XIX con la llegada de los primeros colonos se introdujeron cambios importantes en el sistema, hubo reemplazo de bosque por tierras agrícolas, extracción maderera, se introdujo ganado y se continuó alterando los regímenes de fuego (Medina 2007, Alonso 2009, González-Roglich *et al.* 2014, 2015). Hoy día predominan el pastoreo de ganado bovino, la agricultura y la construcción y mantenimiento de picadas y banquinas y los fuegos de verano (Medina 2007, Morici 2011, González-Roglich *et al.* 2012, 2014, 2015).

La abundancia de especies ruderales nativas en los pastizales pampeanos estaría explicada por cambios vegetacionales ocurridos en el Holoceno. Ese período se caracterizó por un cambio hacia ambientes de pastizales húmedos y por una evolución rápida de ambientes lagunares, con frecuentes episodios de inundación. Según registros palinológicos de la región, en ese período había porcentajes altos de las taxa que hoy constituyen las malezas y especies ruderales más comunes en ambientes disturbados (Ej. Asteraceae, Brassicaceae). Se presume que la abundancia y riqueza de ruderales nativas se debería a que estas taxa evolucionaron en ambientes sujetos a disturbios naturales (Prieto 2000). En el Caldenal además de haber abundancia y diversidad de especies ruderales nativas (Cano *et al.* 1980, Prieto 2000, Troiani y Steibel 2008), hay incluso especies nativas que presentan antecedentes de invasión en otros continentes tales como como *Solanum elaeagnifolium* y *C. spinifex* (Mekki 2007, Tscheulin *et al.* 2009, Verloove y Sánchez Gullón 2012, Zhu *et al.* 2011). Las ruderales exóticas en tanto se cree habrían sido introducidas a fines del Siglo XIX y comienzos del siglo XX de manera no intencional mezclada con semillas de cultivos de uso comercial o bien mezcladas con semillas que traían consigo los inmigrantes europeos (Hierro *et al.* 2009, Anibal Prina, UNLPam, *comunicación personal*). Algunas de las más abundantes son *Centaurea solstitialis*, *Chenopodium album*, *Diploaxis tenuifolia* y *Salsola kali*, entre otras (Hierro *et al.* 2005, 2006, 2011, Pearson *et al.* 2014a).

En la provincia de La Pampa, el bosque de caldén o caldenal cubre aproximadamente unas 1.600.000 hectáreas (Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos, 2006). El estrato arbustivo y herbáceo está compuesto por arbustos tales como *Condalia microphylla*, *Schinus fasciculatus* y *Lycium chilense* y gramíneas perennes (ej. *Piptochaetium napostaense*, *Poa ligularis* y *Nassella spp.*). En la actualidad, la fisonomía del bosque de caldén difiere bastante de los bosques abiertos de antaño (Cano *et al.* 1980). El aumento de la densidad del estrato arbustivo se cree es consecuencia de factores globales, tales como el incremento de dióxido de carbono atmosférico, pero también de



Figura 1.2: Bosque de caldén.

factores locales tales como los disturbios causados por las actividades antrópicas (González-Roglich *et al.* 2014), principalmente el manejo del ganado (Dussart *et al.* 1998, Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos, 2006) y la implementación de políticas de supresión del fuego (Cano *et al.* 1985, Bóo 1990, Gorondi 1990). El área ocupada por bosque se ha mantenido relativamente constante en los últimos 120 años, esto se debe a la ocurrencia simultánea de dos procesos opuestos: aumento de la cobertura de bosque en algunas áreas y de pérdida en otras (González-Roglich *et al.* 2015).

El caldenal se caracteriza por poseer suelo arenoso (Cano *et al.* 1980), la precipitación media anual es de 638 mm, la cual ocurre principalmente en primavera y verano, y la temperatura media anual es 15.4° C. Los datos de precipitación corresponden a Santa Rosa, La Pampa para los años 1911-2012 (36° 35' 30.86" S, 64° 16' 45.98" O; G. Vergara, Departamento de Agronomía, UNLPam, datos no publicados), ciudad localizada en el área central de distribución del caldenal. Los datos de temperatura se obtuvieron de 1941 a 1990 también para la ciudad de Santa Rosa (www.worldclimate.com).



Figura 1.3: Principales tipos de disturbios que ocurren en el bosque de caldén a) mantenimiento de picadas y caminos, b) pastoreo por ganado doméstico y c) fuegos de verano.

1.7 Objetivos

1.7.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de los procesos que operan en la coexistencia y/o dominancia de exóticas y nativas en comunidades ruderales.

1.7.2 Objetivos específicos

1. Evaluar la respuesta en términos de abundancia de especies ruderales exóticas y nativas a distintos tipos de disturbios en el bosque de caldén de la provincia de La Pampa.
2. Examinar retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos en especies ruderales exóticas y nativas del bosque de caldén.
3. Comparar rasgos de historia de vida de especies ruderales exóticas y nativas del bosque de caldén que puedan incidir en la dominancia y/o coexistencia de estos dos grupos de especies.

1.8 Hipótesis y Predicciones

Durante la presente tesis se evaluaron las siguientes hipótesis y predicciones:

1. H1: La abundancia de exóticas/nativas en la comunidad ruderal depende del tipo de disturbio.

P1: La abundancia relativa de uno de los grupos de especies superará a la del otro en sólo algunos tipos de disturbios.

Esta hipótesis y predicción se evaluaron mediante la realización de muestreos descriptivos de vegetación en los principales tipos de disturbio que ocurren en el Caldenal.

2. H2: Las retroalimentaciones planta-suelo y los efectos competitivos afectan diferencialmente a especies ruderales exóticas y nativas.

P2: Las ruderales exóticas establecerán retroalimentaciones positivas con el suelo del caldenal, en tanto que las ruderales nativas establecerán retroalimentaciones negativas. La competencia afectará más negativamente a las ruderales nativas que a las exóticas.

Para evaluar esta hipótesis y su predicción se condujeron experimentos de retroalimentación planta-suelo y competencia en un invernáculo.

3. H3: Las ruderales exóticas poseen rasgos de vida que les permiten excluir a las ruderales nativas.

P3: Las ruderales exóticas exhibirán rasgos de vida (por ej., tasa de crecimiento, tamaño, fecundidad) que les otorgan un mejor desempeño respecto a las ruderales nativas.

Se realizó un experimento de jardín común con varias especies de ruderales de ambos grupos en un invernáculo, en el que se registraron varios rasgos de vida.

Capítulo II

La dominancia de exóticas y nativas en comunidades ruderales depende del tipo de disturbio

2.1 Introducción

La alta proporción de plantas exóticas en sitios disturbados es una de las observaciones más comunes en ecología de invasiones (Gray 1879, Elton 1958, Crawley 1987, D'Antonio *et al.* 1999). Entre los mecanismos propuestos para explicar por qué los disturbios favorecen el establecimiento de especies exóticas, se encuentran la estimulación de la germinación, apertura de nuevas áreas propicias para la colonización, reducción de la competencia con las especies preestablecidas, aumento de la disponibilidad de recursos, reposición de nutrientes escasos (ej. aporte de ceniza rica en nutrientes luego de ocurrido un fuego) y disminución de la densidad de predadores o parásitos de los propágulos (Sousa 1984, D'Antonio 1999, Moles *et al.* 2012, Pearson *et al.* 2014a). Es decir, mecanismos que promueven la invasión mediante cambios en la disponibilidad de recursos, el ambiente físico e interacciones interespecíficas. En conjunto, estos cambios han sido denominados nuevas oportunidades de nicho (*sensu* Shea y Chesson 2002).

Según la teoría de estrategias de vida de Grime (1977, 2001), en ambientes disturbados deberían dominar plantas ruderales, es decir, especies adaptadas a explotar condiciones favorables intermitentes (Grime 1977, Grime 2001). Dado que muchas de las exóticas son ruderales es esperable que dominen en condiciones de disturbio. Sin embargo en este contexto, no resulta claro predecir la respuesta al disturbio de la comunidad ruderal en sistemas donde ruderales exóticas y ruderales nativas son abundantes y los tipos de disturbio son diversos. Distinto tipos de disturbio podrían afectar de manera diferencial a ruderales exóticas y nativas. Por ejemplo, se ha observado que las especies invasoras exóticas tienden a superar a las nativas cuando la disponibilidad de recursos es alta, en tanto que lo opuesto ocurre cuando los recursos son escasos (Alpert *et al.* 2000). Es esperable que la disponibilidad de recursos varíe según la identidad del disturbio lo que, en

consecuencia, podría favorecer la dominancia de uno u otro grupo de especies. Por otra parte, se ha propuesto que las exóticas al ser más plásticas que las nativas (Thompson 1991) son más eficientes para colonizar áreas disturbadas en general (Jauni *et al.* 2015). En tanto que otros autores sostienen que las especies exóticas están adaptadas a disturbios que son novedosos para las nativas (Mack *et al.* 2000, Hierro *et al.* 2005). Así, plantas ruderales originadas en regiones con una larga historia evolutiva de, por ejemplo, disturbios antrópicos aventajarían a las ruderales nativas en regiones donde esta historia es más corta o inexistente (Alpert *et al.* 2000). Se cita como evidencia empírica a favor de esta hipótesis, la alta proporción de especies invasoras euroasiáticas en América (Alpert *et al.* 2000). En línea con ese marco teórico, D'Antonio *et al.* (1999) encontraron que el fuego promueve el establecimiento de especies exóticas sólo en aquellos sitios en los que la ocurrencia del disturbio no es parte del sistema y en los que por ende no desempeñó un rol importante en la estructuración de la comunidad. Si bien los aportes de estos estudios han sido considerables, aún no es claro cómo distintos tipos de disturbios afectan la dominancia de exóticas vs. nativas en comunidades ruderales.

En este capítulo, se evalúa la respuesta de ruderales exóticas y nativas a distintos tipos de disturbio en un sistema con una alta riqueza de especies ruderales de ambos orígenes (Cano *et al.* 1980, Prieto 2000, Troiani y Steibel 2008), el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) en la provincia de La Pampa. Los tipos de disturbios más comunes en el bosque de caldén son el pastoreo, la construcción y mantenimiento de picadas y banquinas y los fuegos de verano. En conjunto, estas características hacen al bosque de caldén un sistema particularmente apropiado para conducir la evaluación aquí mencionada.

2.2. Metodología

Las actividades en el campo se desarrollaron en áreas del bosque de caldén (ver Fig. 2.1).

2.2.1 Muestreo Descriptivo

Para evaluar la relación entre el origen (nativo o exótico) de las especies ruderales y el tipo de disturbio, se describió a campo la composición de la comunidad vegetal presente en sitios que evidenciaran la ocurrencia de alguno de los principales disturbios que afectan al caldenal, mantenimiento de picadas y banquinas, pastoreo por ganado doméstico y fuego. En todos los casos, los muestreos se realizaron en los meses de diciembre-enero, período en el que gran parte de las ruderales del bosque de caldén florecen y/o fructifican. Los muestreos se repitieron durante tres años consecutivos (2009-2010, 2010-2011, 2011-2012), cubriendo un área de 394 km x 149 km (5.870.600 ha) y totalizando 30 picadas y

banquinas, 30 pastizales pastoreados por animales domésticos y 19 pastizales quemados (Fig. 2.1, Apéndice 2.1). Los sitios de una misma clase de disturbio (réplicas), tuvieron una separación mínima de 5 km entre sí. En el caso del fuego, se muestrearon sitios donde este disturbio hubiera ocurrido en la primavera-verano anterior al muestreo porque en el caldenal los fuegos tienen una marcada estacionalidad en este período (Medina 2007). Siempre que fuera posible, en cada sitio donde se muestreó un determinado tipo de disturbio, se muestrearon también los restantes para minimizar el efecto que factores externos, como suelo y topografía, pudiesen tener en la composición de la comunidad vegetal. En cada sitio, se trazó una transecta y se ubicaron a lo largo de ella cinco parcelas de 1 m x 1 m, distanciadas entre sí por 50 m (N=395). Dentro de estas parcelas se estimó visualmente la cobertura aérea de todas las especies herbáceas y graminosas presentes, y se registró el porcentaje del área ocupada por cada una de ellas. En todos los casos, los muestreos se realizaron a partir de los 50 m desde el borde del camino hacia el interior del sitio. Además, dentro de cada una de las parcelas de 1 m x 1 m se delimitó en uno de los extremos una parcela de 0.5 m x 0.5 m en la cual se documentó el número de individuos de cada especie.

Las especies identificadas en los muestreos fueron clasificadas en exóticas o nativas y en ruderales o no ruderales. Para clasificar las especies en exóticas o nativas se consultó el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>). En tanto que la naturaleza ruderal de las especies se determinó en base a estudios previos (Troiani y Steibel 2008), consulta a especialistas y observaciones personales.

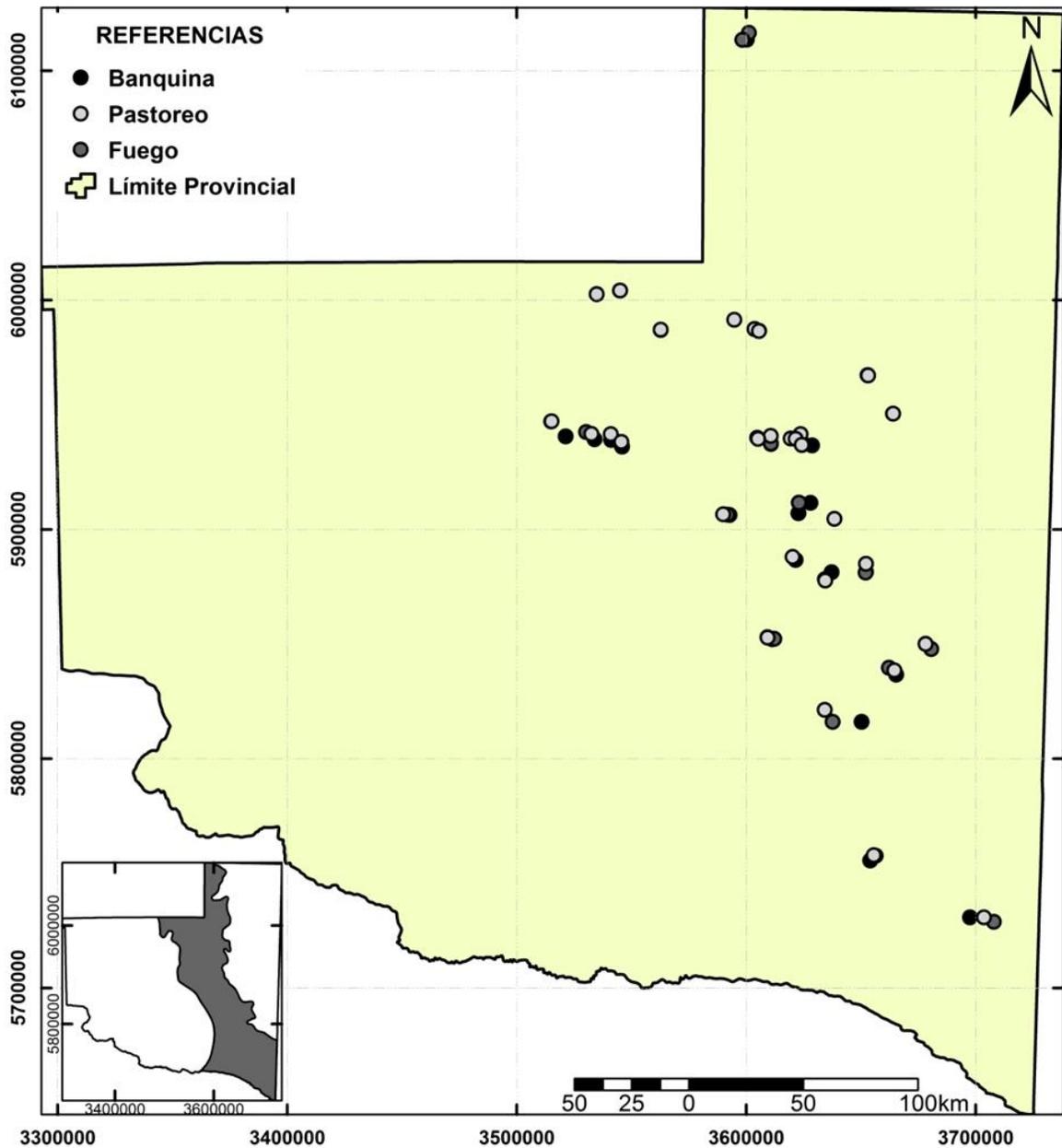


Figura 2.1: Distribución de las 30 picadas y banquinas, 30 pastizales pastoreados por animales domésticos y 19 pastizales quemados que se muestrearon en el caldenal pampeano durante la primavera-verano de 2009-2010, 2010-2011 y 2011-2012. El mapa de la provincia en la esquina inferior izquierda muestra la distribución del caldenal en la provincia de La Pampa. Aclaración: El número de símbolos es menor al n total debido a la superposición de puntos cercanos (distinto tipo de disturbio en un mismo año o bien un mismo tipo de disturbio en distinto año).

2.2.2 Análisis de los datos

En cada tipo de disturbio se determinó la riqueza de especies. Además, con los datos de cobertura de las especies ruderales se calculó la diversidad en cada sitio con el Índice de Diversidad de Simpson en el que

$$D = 1 - \sum p_i^2 \text{ (McCune y Grace 2002),}$$

siendo p_i : proporción de la especie i . Asimismo, se determinó la similitud en la composición de la comunidad ruderal entre los distintos disturbios utilizando el cociente de similitud de Sørensen

$$(K) = (2C / A + B) \times 100,$$

donde A y B son el número de especies presentes en las muestras A y B , respectivamente, y C es el número de especies compartidas por las dos muestras (Sørensen 1948, citado en Looman y Campbell 1960). A su vez, para cuantificar el recambio espacial de especies y así evaluar el cambio composicional dentro de un mismo disturbio a escala regional, se calculó el índice de diversidad beta de Whittaker, en el cual

$$\beta_w = (\text{riqueza total/riqueza media}) - 1 \text{ (Magurran 1988);}$$

si $\beta_w=0$ el recambio de especies es nulo, en tanto que si $\beta_w>5$ el recambio de especies se considera alto (McCune y Grace 2002).

Para evaluar la respuesta del número de especies, la densidad y la cobertura de especies exóticas y nativas a las distintas clases de disturbio se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, por su sigla en Inglés) seguido de comparaciones de a pares. En los análisis se utilizó la distribución de Poisson y la función de enlace log para número de especies y densidad y la distribución binomial y la función de enlace logit para cobertura; en todos los casos se consideró a origen, tipo de disturbio y su interacción como factores fijos y a sitio como factor aleatorio. La diversidad de especies en los distintos ambientes se comparó con modelos lineales mixtos (LMM por su sigla en inglés), en este análisis se consideró a tipo de disturbio como factor fijo y a sitio como factor aleatorio.

Dado que el desempeño de las ruderales puede estar influenciado por la respuesta al disturbio de la comunidad nativa residente, los niveles de cobertura de especies nativas no ruderales se evaluaron también con GLMM, seguido de comparaciones de a pares. En este análisis se consideró a tipo de disturbio como factor fijo, sitio como factor aleatorio y se utilizó distribución binomial y la función de enlace logit. Esta comparación no se realizó para las no ruderales exóticas debido a su baja representatividad en el sistema; en los muestreos se registró sólo una especie dentro de este grupo, *Sporobolus cryptandrus*, cuyo valor máximo de cobertura fue de 5%.

Con el objeto de indagar si la composición de la comunidad vegetal en general y ruderal en particular, era distinta en las banquinas, sitios pastoreados y sitios quemados, se realizaron análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, por su sigla en Inglés, Hill 1979). Para estos análisis se utilizaron los datos de cobertura de cada una de las especies. Con los valores obtenidos de los dos ejes principales de ordenamiento, se calculó el centroide e intervalos de confianza del 95% para cada tipo de disturbio. Se consideró que las comunidades que ocurrieron en los distintos disturbios diferían entre sí, si los intervalos de confianza no se superponían en al menos uno de los ejes (Callaway *et al.* 2000, Cavieres y Aldano 2009, Hierro y Cock 2013).

Los análisis de GLMM se realizaron en IBM SPSS Statistics 20. Los análisis de LMM se realizaron en JMP © 1989 - 2004 SAS Institute Inc. Las diferencias obtenidas fueron consideradas estadísticamente significativas cuando los valores de probabilidad fueron menores al 5%. El análisis de DCA se realizó en el programa PC-ORD (McCune y Mefford 2011). Los centroides y los intervalos de confianza del 95% se estimaron en SigmaPlot 11.0 (Systat Software, Inc., 2008).

2.3 Resultados

En los muestreos se identificaron un total de 124 especies de plantas herbáceas. Del total de especies identificadas, el 29.03% (n=36) fueron especies exóticas, el 70.96% (n=88) restante fueron especies nativas y el 70% (n=87) fueron ruderales (ver Apéndice 2.2). La riqueza de la comunidad vegetal osciló de 97 especies en banquinas a 79 especies en sitios quemados; en tanto que en sitios pastoreados se registró un nivel intermedio de 81 especies. La composición de la totalidad de la comunidad vegetal difirió entre los tres tipos de disturbio (Fig. 2.2); sin embargo, en el eje de ordenación 1 las comunidades que ocurrieron en sitios pastoreados y quemados fueron mucho más similares entre sí que las que lo hicieron en las banquinas.

Como es esperable en sitios disturbados, la estrategia ruderal fue dominante en la comunidad, representando el 97.22% de las especies exóticas y el 56.81% de las nativas (ver Apéndice 2.2). La diversidad de especies ruderales fue similar en los tres tipos de disturbio [$D_{\text{Banquina}}=0.6294 \pm 0.2586$ (media \pm DE), $D_{\text{Pastoreo}}=0.6370 \pm 0.1975$, $D_{\text{Fuego}}=0.6475 \pm 0.1962$; $F_{\text{disturbio } 2, 39}=0.2818$, $p=0.7560$]. En tanto que el recambio espacial de especies dentro de un mismo tipo de disturbio fue alto en las tres clases de disturbio (Cuadro 2.1). La composición de especies de la comunidad ruderal difirió entre sitios quemados y el resto de los disturbios en el eje de ordenación 1 (Fig. 2.3), lo que sugiere que las comunidades presentes en banquina y sitios pastoreados son más similares entre sí que

las que ocurren en los quemados. En el eje de ordenación 2, sin embargo, las comunidades ruderales presentes en banquina fueron distintas a las presentes en lugares quemados y pastoreados.

La mayor riqueza de especies ruderales se registró en banquinas donde se identificaron un total de 71 especies. En este tipo de disturbio, a su vez, se observó la mayor riqueza tanto de especies ruderales exóticas como de nativas. La menor riqueza se registró en el disturbio fuego (Cuadro 2.1, Apéndice 2.3). La similitud en la composición de la comunidad ruderal fue alta entre los tres disturbios, pero fue mayor entre pastoreo y fuego ($S_{\text{Banquina-Pastoreo}}=67.188$, $S_{\text{Banquina-Fuego}}=65.574$, $S_{\text{Fuego-Pastoreo}}=77.358$).

En lo que respecta a la importancia relativa en términos de riqueza de ruderales exóticas y nativas en los distintos tipos de disturbio, las nativas fueron entre tres y seis veces superiores a las exóticas en sitios afectados por el pastoreo y el fuego, en tanto que no se observaron diferencias en banquinas ($F_{\text{disturbio } 2, 782}=37.539$, $p<0.0001$; $F_{\text{origen } 1, 782}=219.426$ $p<0.0001$; $F_{\text{disturbio } \times \text{origen } 2, 782}=78.700$, $g1=$, $p<0.0001$; Fig. 2.4). La diferencia en el número medio de especies por disturbio respecto al total da indicio del importante recambio de especies que hay en el sistema, lo que se corrobora con los valores obtenidos en el índice de diversidad beta.

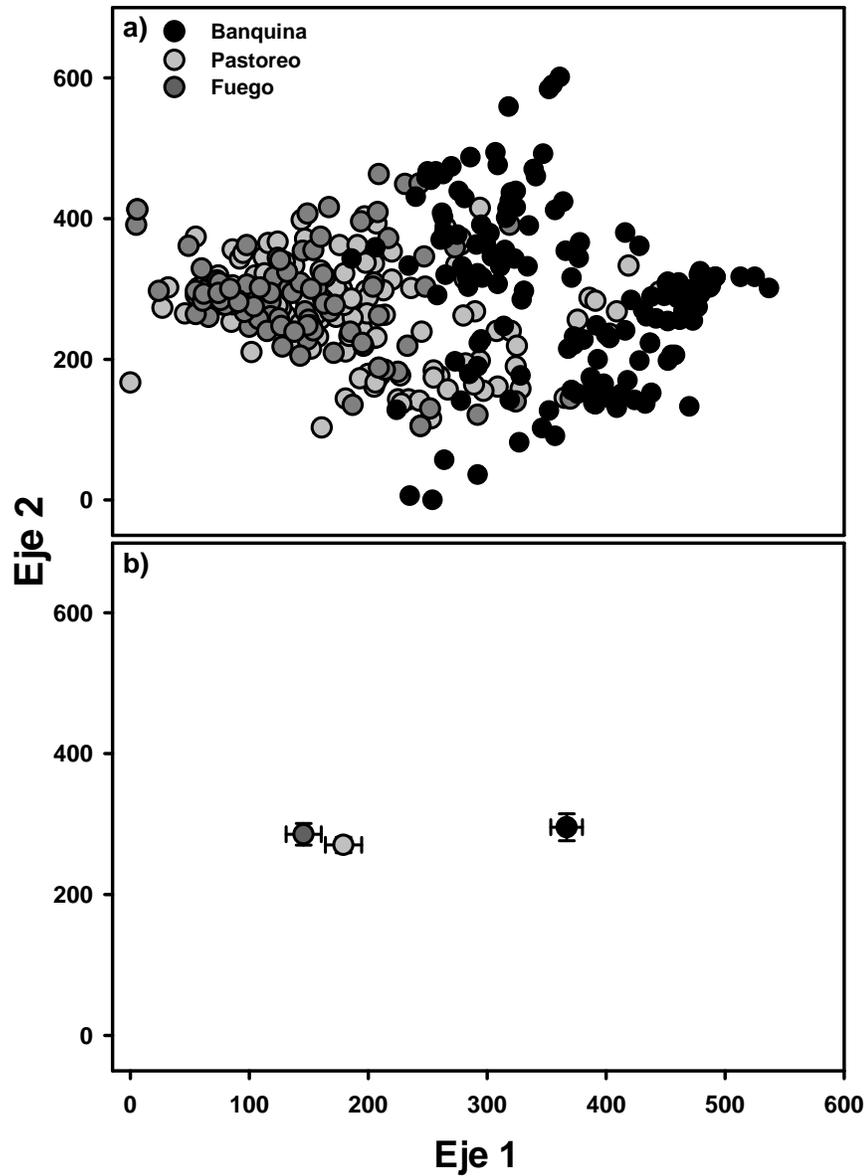


Figura 2.2: Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia de las comunidades de plantas en sitios disturbados con mantenimiento de picadas y banquinas, sitios pastoreados y sitios quemados en el caldenal (ver Fig. 2.1). Los datos graficados representan la distribución de los valores de ordenación para todas las cuadratas en base a los datos de cobertura en los tres tipos de disturbio (a) y centroide e intervalo de confianza del 95% de los valores de ordenación en los tres disturbios (b). El color de los símbolos indica distintos tipos de disturbio.

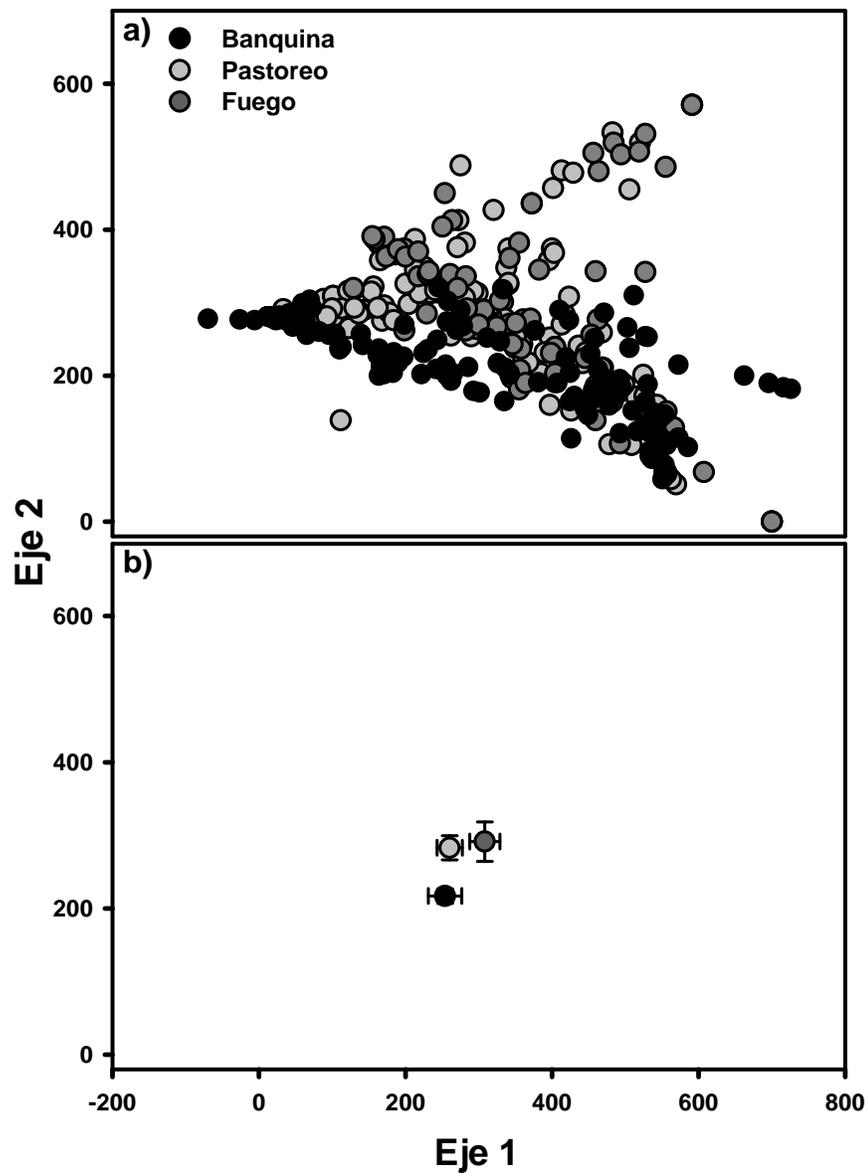


Figura 2.3: Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia de las comunidades de plantas ruderales en sitios disturbados con mantenimiento de picadas y banquinas, sitios pastoreados y sitios quemados en el caldenal (ver Fig. 2.1). Los datos graficados representan la distribución de los valores de ordenación para las cuadratas en base a los datos de cobertura en los tres tipos de disturbio (a) y centroide e intervalo de confianza del 95% de los valores de ordenación en los tres disturbios (b). El color de los símbolos indica distintos tipos de disturbio.

Cuadro 2.1: Valores de recambio espacial de especies (índice de Whittaker) y riqueza de ruderales según tipo de disturbio.

	Banquina	Pastoreo	Fuego
Recambio Espacial de Especies (β)	13.8108	14.9464	12.8379
Riqueza Total de Especies Ruderales	71	55	49
Riqueza de Ruderales Exóticas	28	15	16
Riqueza de Ruderales Nativas	43	40	33

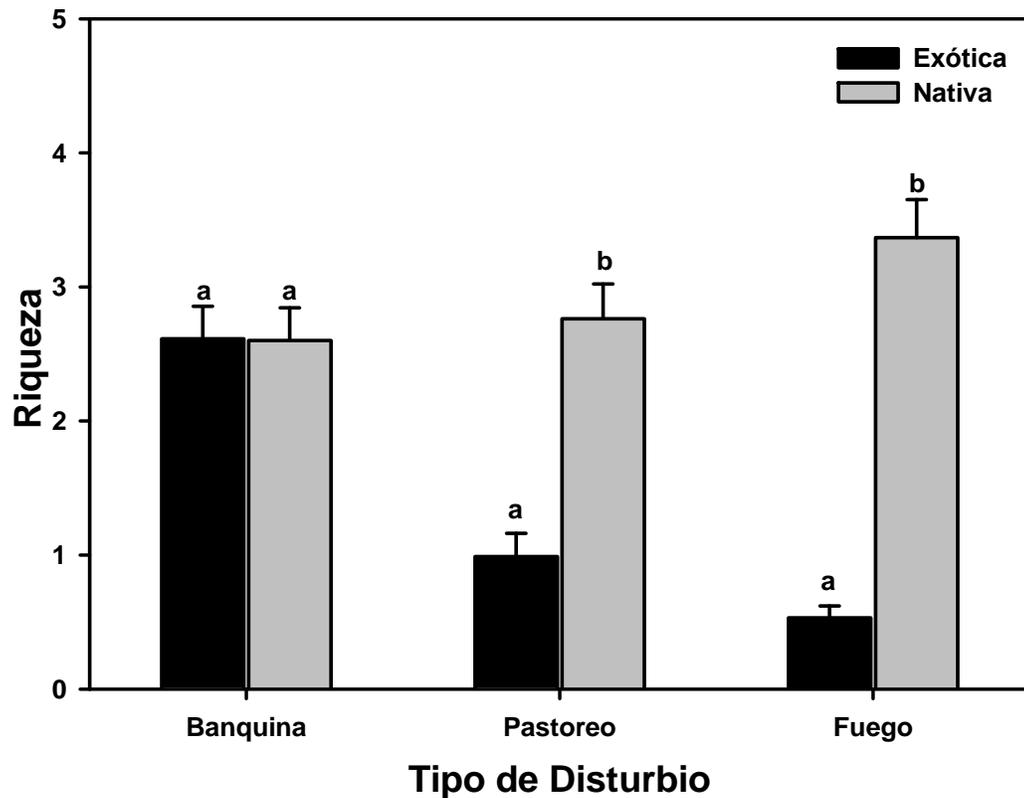


Figura 2.4: Riqueza de especies ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las barras con letras distintas indican diferencias significativas luego de comparaciones de a pares.

A igual que la riqueza, la densidad y cobertura de exóticas y nativas varió en función del tipo de disturbio. La densidad de especies nativas superó a la de las exóticas en fuego, en tanto que este patrón se revierte en banquina y pastoreo donde las exóticas superan a las nativas ($F_{\text{disturbio } 2, 648} = 944.083$ $p < 0.0001$; $F_{\text{origen } 1, 648} = 106.215$, $p < 0.0001$; $F_{\text{disturbio} \times \text{origen } 2, 648} = 677.110$, $p < 0.0001$; Fig. 2.5).

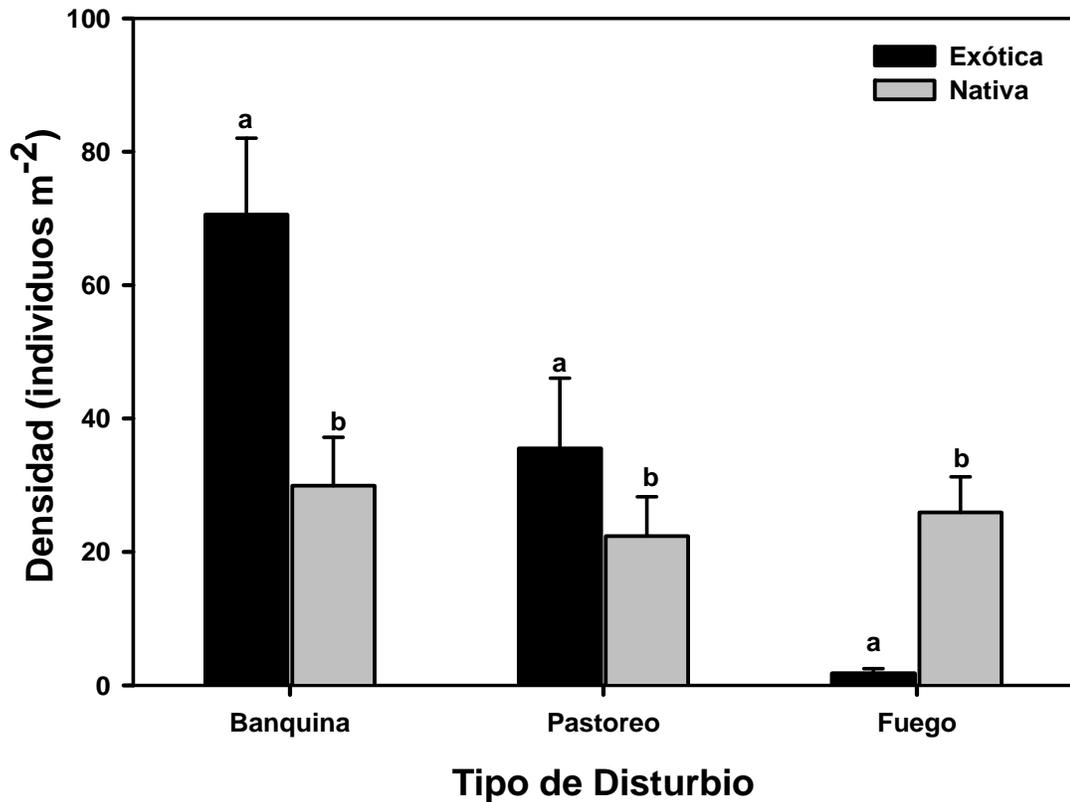


Figura 2.5: Densidad de especies ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las barras con letras distintas indican diferencias significativas luego de comparaciones de a pares.

En cobertura, las ruderales nativas superaron a las exóticas en sitios disturbados por fuego, en tanto que las exóticas fueron tres veces superior a las nativas en picadas y banquinas, y no hubo diferencias entre grupos en sitios pastoreados ($F_{\text{disturbio } 2, 784} = 42.956$, $p < 0.0001$; $F_{\text{origen } 1, 784} = 25.776$, $p < 0.0001$; $F_{\text{disturbio} \times \text{origen } 2, 784} = 59.797$, $p < 0.0001$; Fig. 2.6). La cobertura de nativas no ruderales fue unas cinco veces superiores en sitios pastoreados y quemados que en banquinas ($F_{\text{disturbio } 2, 265} = 438.708$, $p < 0.001$; Fig. 2.7).

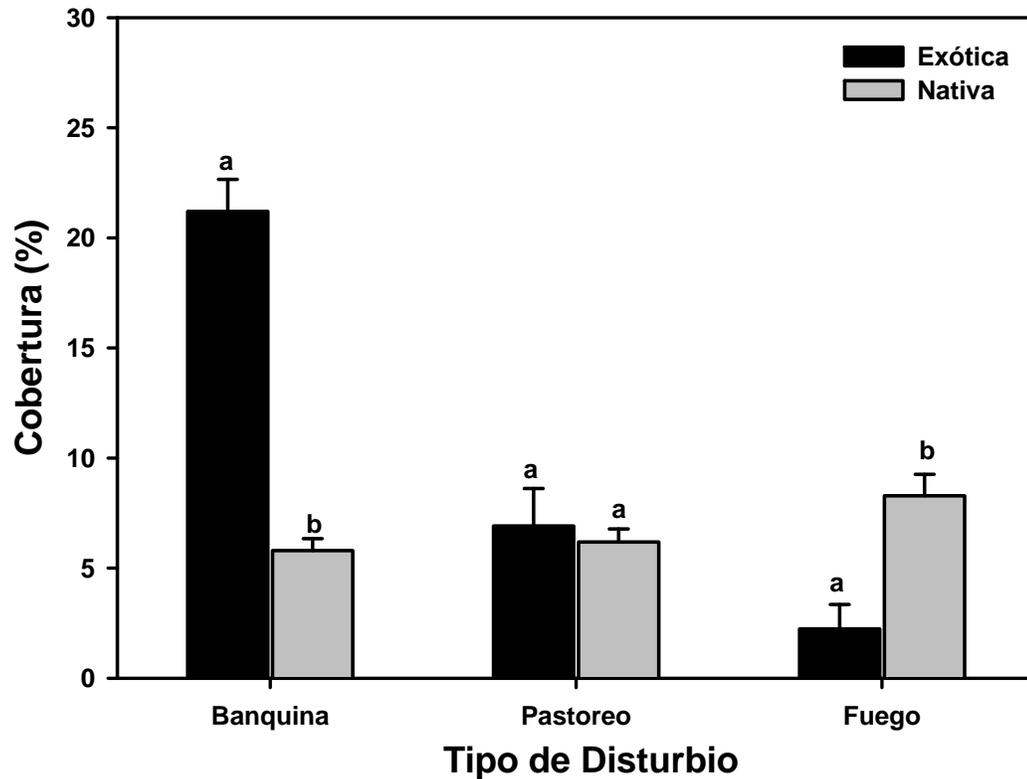


Figura 2.6: Cobertura de especies ruderales exóticas y nativas en cada tipo de disturbio. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las barras con letras distintas indican diferencias significativas luego de comparaciones de a pares.

2.4 Discusión

La ocurrencia de disturbios promueve la dominancia de plantas exóticas en muchos sistemas (Baker 1974, Mack *et al.* 2000, Jauni *et al.* 2015). Dado que la mayoría de las exóticas son ruderales es esperable que en condiciones de disturbio estas especies superen a especies nativas con estrategias alternativas (Grime 1977). Sin embargo, no resulta claro qué grupo (exóticas o nativas) dominará una comunidad luego de la ocurrencia de un disturbio cuando ambos comparten la estrategia de vida ruderal. Asimismo, tampoco es claro cómo distintos tipos de disturbio afectarán esta dominancia. Aquí se encontró que el

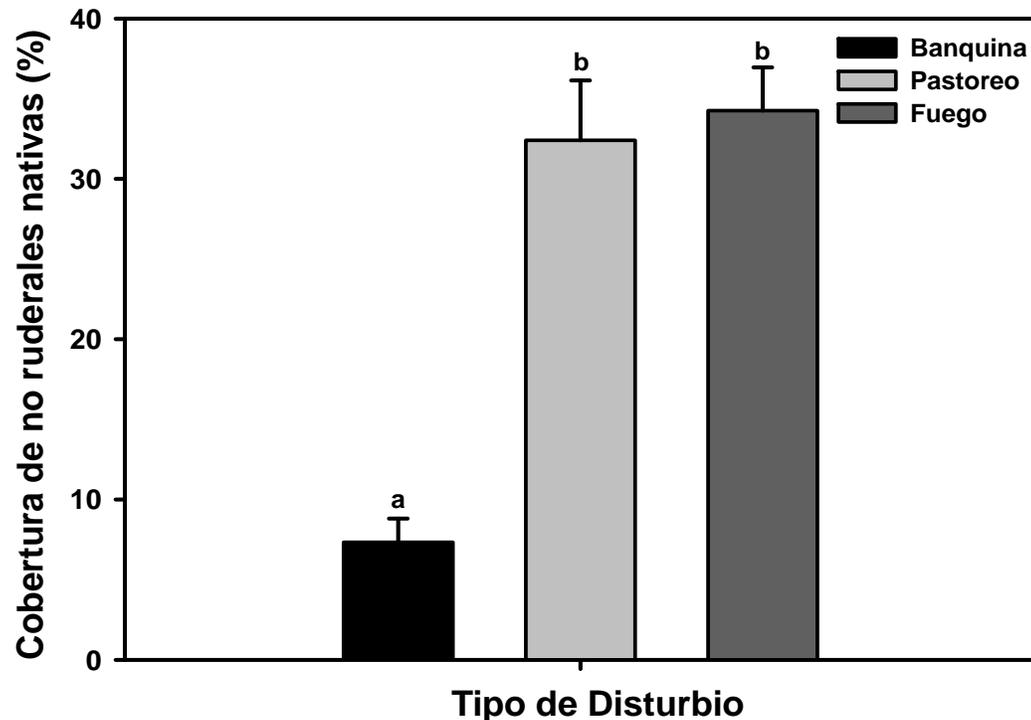


Figura 2.7: Cobertura de especies no ruderales nativas en cada tipo de disturbio. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las barras con letras distintas indican diferencias significativas luego de comparaciones de a pares.

origen de las especies que dominan la comunidad ruderal depende del tipo de disturbio. Las ruderales exóticas dominaron la comunidad ruderal sólo en ambientes afectados por el mantenimiento de picadas y banquinas. Las nativas, en tanto, exhibieron una dominancia clara sólo en ambientes disturbados por fuego. A su vez, la importancia de las especies no ruderales nativas también varió según el tipo de disturbio, siendo mucho mayor en sitios afectados por el pastoreo y el fuego que en las banquinas. Estos hallazgos resaltan la importancia del tipo de disturbio en la organización de las comunidades ruderales del bosque de caldén y, por ende, en el proceso de invasión. Además, los resultados aquí obtenidos sugieren que la aseveración que indica que el disturbio facilita la dominancia de especies exóticas no es generalizable a todos los tipos disturbios.

A diferencia de lo documentado en banquinas y sitios quemados, el patrón de dominancia de la comunidad no fue tan claro en ambientes pastoreados. Cuando la variable de respuesta utilizada fue la densidad, las exóticas superaron a las nativas, en tanto que los resultados de cobertura indican que no hubo diferencias significativas entre los grupos. La falta de consistencia entre los resultados obtenidos por estas variables puede deberse a limitaciones y diferencias en el abordaje metodológico. La densidad se obtuvo del registro

de las especies presentes en parcelas de 0.5 m x 0.5 m, en tanto que la cobertura se estimó en parcelas de 1 m x 1 m. Tal vez, si la densidad se hubiese obtenido también en las parcelas de mayor tamaño o si el esfuerzo muestral hubiese sido mayor, luego se habrían encontrado consistencia entre los datos provenientes de ambas variables.

Los altos niveles de abundancia de exóticas registrados en banquinas y picadas coinciden con estudios realizados en distintas partes del mundo (Harrison *et al.* 2002, Pauchard y Alaback 2004, Kalwij *et al.* 2008). La alta riqueza de especies exóticas y nativas en este tipo de disturbio es consistente además con lo hallado a orillas de una ruta en el Parque Nacional Yellowstone (Pauchard y Alaback 2006), y sugiere que este tipo de disturbio podría facilitar el establecimiento no sólo de especies exóticas sino también de nativas. Debido al enfoque observacional de este trabajo, a futuro se requieren abordajes experimentales que indaguen estos posibles mecanismos. La aproximación experimental contribuirá al conocimiento de los factores que estructuran la comunidad ruderal y consecuentemente del proceso de invasión en este sistema.

Algunos trabajos han documentado un aumento en la diversidad de exóticas en sitios quemados (Jauni *et al.* 2015), pero según D'Antonio *et al.* (1999) la evidencia de que el fuego promueve la invasión es escasa en ambientes en los que ese disturbio tiene una larga historia de ocurrencia; en tanto que parece tener un rol crucial en aquellos sistemas en los que el fuego no ha sido importante como fuerza selectiva de la comunidad vegetal. El fuego es un disturbio natural en el caldenal (Medina 2007), por lo que el argumento propuesto por D'Antonio *et al.* (1999) podría explicar los resultados aquí hallados. También, la disponibilidad de recursos podría contribuir al patrón observado en sitios afectados por el fuego. Esto es, no sólo los niveles de agua en el suelo (J. L. Hierro, datos no publicados), sino también los de nitrógeno, vía volatilización (Raison 1979), pueden ser más bajos en ambientes quemados que en las banquinas. Estas condiciones pueden en tanto favorecer a las nativas por sobre las exóticas (Alpert *et al.* 2000).

La respuesta al disturbio de las especies no ruderales nativas también varió con el tipo de disturbio y esto, a su vez, pudo haber influido en la abundancia de las ruderales. Las no ruderales nativas tuvieron una abundancia mayor en los sitios afectados por el fuego y pastoreo que en aquellos afectados por el mantenimiento de picadas y caminos. La escasa representación de este grupo en picadas y banquinas se debe probablemente a la fuerte intensidad de los disturbios que allí ocurren, la cual resulta comúnmente en la remoción completa de la vegetación residente. El fuego y el pastoreo, en cambio, sólo reducen la biomasa aérea de esta vegetación, permitiendo así la recuperación del grupo funcional dominante, las gramíneas, a partir de sus meristemas basales. Las diferencias en la

intensidad de los distintos disturbios evaluados aquí y sus efectos sobre la vegetación residente pueden afectar la resistencia competitiva que esta ofrece a la invasión de ruderales exóticas y nativas. En un trabajo realizado por Hierro *et al.* (2011) se encontró que las gramíneas perennes del bosque de caldén, grupo que conforma la mayoría de las no ruderales nativas, ofrecen una gran resistencia a la invasión de la exótica *Centaurea solstitialis*. Es necesario explorar si esta resistencia competitiva difiere para las ruderales exóticas vs. las nativas.

2.5 Conclusión

Este trabajo revela que el origen de las especies que dominan la comunidad ruderal depende del tipo de disturbio. En particular, sólo la comunidad ruderal presente en ambientes sujetos al mantenimiento de picadas y banquinas fueron dominadas por las exóticas. Los resultados también resaltan el rol del disturbio como regulador no sólo del ensamble de la comunidad ruderal sino también de la comunidad vegetal en general. Estos hallazgos pueden tener implicancias prácticas importantes porque brindan información sobre qué disturbios fomentan el establecimiento de exóticas. La comparación entre exóticas y nativas con estrategias similares amplía el entendimiento de la importancia del disturbio en la invasión de plantas exóticas. Es necesario, sin embargo, ahondar en los mecanismos subyacentes a los patrones aquí encontrados, tales como el rol de la presión de propágulo, disponibilidad de recursos y efectos competitivos de las gramíneas nativas.

Capítulo III

Ruderales nativas y exóticas exhiben retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos similares en un sistema en el que coexisten

3.1 Introducción

Al igual que las especies nativas, las exóticas deben afrontar una serie de filtros bióticos y abióticos para poder establecerse en comunidades nativas (Levine *et al.* 2004, MacDougall *et al.* 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012). Sin embargo, para dominar la comunidad, las exóticas deben además beneficiarse de ciertas características o condiciones que les confieran una ventaja por sobre las especies locales (Shea y Chesson 2002, Keane y Crawley 2002, MacDougall *et al.* 2009). Aplicaciones recientes de la teoría actual de coexistencia (Chesson 2000, Adler *et al.* 2007, Levine y HilleRisLambers 2009) en el contexto de invasiones de plantas sugieren que el establecimiento de las especies exóticas ocurre a través de diferencias de nicho o de ciertas características y condiciones que favorecen el desempeño de las exóticas por sobre el de las nativas, pero que la dominancia sólo se logra a través de una ventaja en el desempeño (MacDougall *et al.* 2009).

Variaciones temporales o espaciales en la adquisición de recursos entre estos dos grupos (Dukes 2002, Shea y Chesson 2002) y un mayor impacto de consumidores sobre las nativas que sobre las exóticas (Keane y Crawley 2002, Mitchell y Power 2003) son ejemplos de diferencias en nicho y desempeño (MacDougall *et al.* 2009), respectivamente. En el marco de una aproximación comunitaria al estudio de las invasiones biológicas, indagar cómo difieren nativas y exóticas es entonces de particular importancia para entender los procesos que llevan al establecimiento y dominancia de las nuevas especies que llegan a una

comunidad (Blaney y Kotanem 2001, Agrawal y Kotanem 2003, Suazo *et al.* 2012, Caplan y Yeakley 2013, Wainwright y Cleland 2013, Godoy y Levine 2014).

Las retroalimentaciones planta-suelo influyen tanto el establecimiento como la dominancia de especies exóticas en comunidades vegetales (Wolfe y Klironomos 2005, Reinhart y Callaway 2006, Eppinga *et al.* 2006, Kulmatiski *et al.* 2008, Van der Putten *et al.* 2013). Las retroalimentaciones planta-suelo pueden ser definidas como el proceso por el cual una planta modifica las condiciones físicas, químicas o biológicas del suelo, lo que a su vez afecta el subsecuente crecimiento y desempeño de la planta o su progenie (Ehrenfeld 2005, Bever *et al.* 2010). Dado que las condiciones abióticas son relativamente estables en el tiempo, se considera a los cambios en la comunidad biótica del suelo los principales responsables de las retroalimentaciones planta-suelo (Bever *et al.* 2010). Cuando las retroalimentaciones con el suelo son negativas, las plantas modifican la biología y química del suelo de manera que limitan más el crecimiento de plantas de su propia especie que el de plantas de otras especies (Bever *et al.* 1997, Kulmatiski *et al.* 2008); así las retroalimentaciones negativas promueven la coexistencia con las nativas debido a que eventualmente se limita la expansión de las exóticas (Chesson 2000, Bever 2003, MacDougall *et al.* 2009, van der Putten *et al.* 2013). En tanto que cuando las retroalimentaciones son positivas, las especies exóticas benefician más su crecimiento que el de otras especies, lo que se cree dispara la dominancia de las especies exóticas (Chesson 2000, Bever 2003, MacDougall *et al.* 2009, Van der Putten *et al.* 2013). Ese beneficio podría deberse a que, por ejemplo, las exóticas generan comunidades microbianas que son patogénicas para sus vecinos pero no para ellas mismas, o bien a que las exóticas facilitan comunidades microbianas que son beneficiosas para su propia expansión (ej. hongos simbióticos que aumentan la captura de recursos) pero no para las plantas nativas vecinas (Eppinga *et al.* 2006, Niu *et al.* 2007, Pringle *et al.* 2009).

Si bien no siempre se encuentran diferencias en el signo de las retroalimentaciones planta-suelo que establecen nativas y exóticas, en general se apoya la idea de que las retroalimentaciones del suelo juegan un papel muy importante en el proceso de invasión debido a que en general se ha documentado que las nativas tienden a experimentar retroalimentaciones negativas más intensas que las exóticas (Agrawal *et al.* 2005, van Grunsven *et al.* 2007, Engelkes *et al.* 2008; MacDougall *et al.* 2011). En un trabajo pionero en el tema, Klironomos (2002) encontró que en una pradera canadiense cinco plantas raras y en peligro de extinción exhibieron fuertes retroalimentaciones negativas, en tanto que cinco especies exóticas invasoras experimentaron retroalimentaciones positivas y neutras. De manera similar, Perkins y Nowack (2013) en un trabajo realizado en la región de la Gran Cuenca de los Estados Unidos hallaron que cuatro especies nativas de gramíneas tendieron a tener retroalimentaciones negativas, en tanto que cuatro gramíneas exóticas

tendieron a generar retroalimentaciones positivas y neutras. Algo a tener en consideración es que en general esta información proviene de sistemas dominados por especies exóticas. Un análisis reciente del tema concluyó que las consecuencias de las retroalimentaciones planta-suelo en el proceso de invasión dependen de la abundancia inicial de las especies exóticas y de las características de la historia de vida de las exóticas en comparación con la de las nativas; así, cuando las exóticas son raras y tienen estrategias de vida similar a la de las nativas, las retroalimentaciones no promueven la dominancia de las exóticas (Suding *et al.* 2013). Comparar las retroalimentaciones que nativas y exóticas mantienen con el suelo en sistemas en los que coexisten puede mejorar el entendimiento de la importancia de las retroalimentaciones en la invasión de plantas, y en la estructuración de las comunidades vegetales en general.

Los trabajos antes descriptos fueron, a su vez, evaluados a nivel individual, lo que si bien es de gran valor, simplifican un escenario natural en el que las retroalimentaciones ocurren en simultáneo con otras interacciones (Bever *et al.* 1997, Bever 2003, Eppinga *et al.* 2006, Van der Putten *et al.* 2013). Las interacciones que se establecen con otros miembros del mismo nivel trófico son comunes (Tilman 1982, Chesson 2000, Adler *et al.* 2007, Callaway 2007) y susceptibles de ser influenciadas por las retroalimentaciones planta-suelo (Bever 2003, Van der Putten *et al.* 2013). Los efectos conjuntos de las retroalimentaciones planta-suelo y las interacciones planta-planta en el contexto de invasión de plantas han sido indagados sólo de manera reciente (Eppinga *et al.* 2006, Reinhart y Callaway 2006, Shannon *et al.* 2010, Perkins y Nowak 2012), y escasos trabajos han abordado cómo las retroalimentaciones del suelo afectan las interacciones planta-planta en un grupo de nativas y exóticas (Grman y Suding 2010, Meisner *et al.* 2013; Parepa *et al.* 2013). Indagar las retroalimentaciones planta-suelo de manera conjunta con otros factores que también pueden influir en el proceso de invasión tal como la competencia con nativas, puede aportar información relevante para tener un mejor entendimiento de la importancia de las retroalimentaciones en la coexistencia de especies (Bever 2003, Wolfe y Klironomos 2005).

Predecir cómo las retroalimentaciones planta-suelo afectan el desenlace de las interacciones planta-planta puede resultar difícil (Bever 2003, Casper y Castelli 2007, Van der Putten *et al.* 2013). Si las retroalimentaciones de las plantas creciendo solas se trasladan de manera directa a aquellas creciendo con otra planta, luego es esperable que aquellas especies con retroalimentaciones positivas sean menos afectadas por los efectos competitivos de especies vecinas en relación a especies que experimentan retroalimentaciones negativas intensas (Van der Putten y Peters 1997, Reinhart y Callaway 2006, Petermann *et al.* 2008). De manera similar, las retroalimentaciones neutras en plantas aisladas no debiesen alterar la interacción de las plantas cuando crecen con vecinos

(Bever 1994). Sin embargo, estas conexiones directas pueden estar ausentes en la realidad (Bever *et al.* 1997, Bever 2003, Casper y Castelli 2007). Por ejemplo, Eppinga *et al.* (2006) encontraron que el comportamiento invasor de *Ammophila arenaria* en rangos no-nativos podría deberse a la acumulación de patógenos generalistas locales que exhiben efectos negativos más fuertes en las plantas nativas que sobre sí misma, teniendo así una ventaja competitiva sobre las locales. En sentido opuesto, efectos positivos mayores en una competidora que sobre sí misma puede tener consecuencias negativas para su propio crecimiento (Bever *et al.* 1997; Bever 2003). La dificultad de establecer predicciones en este contexto está bien ilustrada en trabajos en los que las observaciones no coincidieron con las predicciones (Casper y Castelli 2007).

En este capítulo, en un primer abordaje a la importancia de las retroalimentaciones planta-suelo en la invasión de plantas exóticas en el bosque de caldén, se indagaron las siguientes preguntas: (i) ¿Cómo son las retroalimentaciones planta-suelo en nativas *vs.* exóticas?, (ii) ¿Afectan las retroalimentaciones el desempeño de exóticas y nativas cuando interactúan con otra especie (efecto del vecino de aquí en adelante)?, (iii) ¿Hay relación entre las retroalimentaciones y la abundancia de las plantas en el campo? Dado que la mayoría de las especies invasoras exóticas en el caldenal son ruderales (*sensu* Grime 1974, Baker 1974, Mack *et al.* 2000, Hierro *et al.* 2005, 2006, 2011, Pearson *et al.* 2014a) aquí se focalizó la comparación de especies nativas y exóticas con estrategias de vida similar (*i.e.* ruderales exóticas *versus* ruderales nativas).

3.2 Metodología

Para responder la pregunta (i) y (ii) se realizó un experimento de retroalimentación planta-suelo en invernáculo (Recuadro 3.1). El efecto del vecino se evaluó haciendo crecer las especies de interés con un fitómero, *Piptochaetium napostaense*, una gramínea dominante en el área. En tanto que para responder la pregunta (iii) se utilizó información obtenida del experimento de retroalimentación y los datos de abundancia del muestreo descriptivo realizado en sitios pastoreados que se detalla en el capítulo II.

Las retroalimentaciones planta-suelo se estudiaron en especies ruderales (nueve nativas y nueve exóticas, ver Cuadro 3.1) que son comunes y que co-ocurren en el caldenal (Troiani y Steibel 2008, M. C. Chiuffo y J. L. Hierro, datos no publicados). La mayoría de las especies ruderales exóticas en este sistema se introdujeron como contaminantes de especies de uso agrícola cuando la región se abrió a la agricultura luego de la apropiación por parte del gobierno argentino en 1879. En un trabajo de Diez *et al.* (2010) se encontró que las especies que tenían mayor tiempo de introducción tenían retroalimentaciones negativas más fuertes; dado que en el caldenal la introducción de las especies exóticas fue relativamente reciente y simultánea se presume que el tiempo de introducción no es un

factor que explique potenciales diferencias en las retroalimentaciones de las exóticas (Diez *et al.* 2010). La inclusión de *P. napostaense* como fitómero se debe a que ésta es una de las especies más distribuidas y abundante en los pastizales de la región (Cano *et al.* 1980, Rúgolo de Agrasar *et al.* 2005), co-ocurre con las plantas ruderales de interés y exhibe buen reclutamiento y crecimiento luego de un disturbio y en condiciones de invernáculo (Hierro *et al.* 2011).

Recuadro 3.1: Experimento de retroalimentación planta-suelo

La importancia de la comunidad del suelo en la coexistencia de las plantas puede ser evaluada experimentalmente con un protocolo metodológico que se desprende del marco teórico de retroalimentaciones (Bever 1994, Bever *et al.* 1997). Las retroalimentaciones planta-suelo requieren de dos etapas, las plantas modifican la biología, química y estructura del suelo y ese cambio a su vez modifica el crecimiento de esas plantas o su progenie (Bever *et al.* 1997, Kulmatiski *et al.* 2008). En consecuencia un experimento de retroalimentación planta-suelo consta de dos etapas. Primero, en macetas con un mismo suelo se hace crecer plantas de diferentes especies lo que genera distintas comunidades del suelo dependiendo de la identidad de la planta que cultivó el suelo. Segundo, se hace crecer las distintas especies de plantas en cada tipo de suelo cultivado en la etapa anterior y se registra el efecto de retroalimentación en el desempeño de la planta. La importancia, dirección y magnitud de la retroalimentación puede luego ser evaluada al contrastar la respuesta de la especie de planta en su propio suelo *vs* la respuesta de la planta en suelo de otras especies (*home vs foreign*, Bever *et al.* 1997, Kulmatiski *et al.* 2008, Brinkman *et al.* 2010).

Los experimentos de retroalimentación planta-suelo no fueron diseñados para identificar la biota del suelo (Bever 1994). En este tipo de experimentos se analizan las consecuencias netas de las diferencias especie-específica de la biota del suelo en el crecimiento de la planta (Bever *et al.* 1997).

3.2.1 Colecta de suelo y semillas

Para el experimento se utilizó suelo nativo del bosque de caldén. El suelo se colectó en enero de 2010 en 10 sitios seleccionados al azar, dominados por pastizales naturales localizados en un radio de 30-50 km de la ciudad de Santa Rosa (La Pampa). Por sitio, se colectaron dos kilos de suelo de los 0.10 m superficiales. Todas las muestras de suelo fueron mezcladas en una. Luego de la colecta, el suelo se secó por siete días a temperatura ambiente en un área alejada de posibles agentes contaminantes y se almacenó hasta que se utilizó en el experimento (ver debajo) aproximadamente dos meses después. Las semillas de las 18 especies ruderales se colectaron en los mismos sitios de pastizales, en diciembre del 2009 y enero de 2010. Se obtuvieron de al menos cinco poblaciones distintas y, al igual que con el suelo, se mezclaron en una por especie. Siguiendo el mismo protocolo, se colectaron semillas de la gramínea *P. napostaense*.

3.2.2 Experimento de Invernáculo

El signo (positivo, neutro o negativo) e intensidad de las retroalimentaciones planta-suelo en las especies ruderales exóticas y nativas creciendo solas y con otra especie se evaluó a través de la realización de un experimento de retroalimentación planta-suelo de dos etapas, que incluye tanto efectos intraespecíficos (especies creciendo en suelo entrenado por plantas de la misma especie) como interespecíficos (especies creciendo en suelos entrenados por plantas de otra especie; Bever *et al.* 1997).

El experimento se llevó a cabo en un invernáculo de la Universidad de Guelph, Canadá con una temperatura media que osciló entre 23°C y 17°C (día y noche, respectivamente) y un fotoperíodo de 16 hs. Las plantas se hicieron crecer en macetas entrenadoras de raíces (*root-trainer pots*) de 164 mL, cuya profundidad (0.21 m) reduce las limitaciones del desarrollo vertical de las raíces, incluyendo el enrollamiento (Annapurna *et al.* 2004). Las macetas se llenaron con una mezcla de 20% de suelo colectado a campo, 55% de arena y 25% de suelo para macetas sin agregado de nutrientes (Sunshine mix #2: turba, perlita gruesa y caliza dolomítica). Los 0.02 m superficiales de cada maceta se cubrieron con arena pura para evitar la contaminación entre macetas. En las dos etapas del experimento, se siguió el siguiente protocolo de sembrado a. las semillas de todas las especies fueron esterilizadas en superficie sumergiéndolas por 10 minutos en lavandina al 2.5% antes de ser sembradas, b. se agregaron 10 semillas de cada especie por maceta, y luego de dos semanas se eliminaron las plántulas a excepción de una seleccionando aquellos individuos que germinaron primero y/o tenían mayor desarrollo. Las plantas se distribuyeron en un diseño completamente al azar sobre una mesada del invernáculo, y se las regó cuando fue necesario, pero no se les agregó nutrientes.

En la primera etapa del experimento se hizo crecer las plantas individuales de cada una de las diferentes especies en 40 macetas por especies ($N=18 \times 40= 720$ macetas) durante 12 semanas (ver Klironomos 2002; MacDougall *et al.* 2011). Período que se considera suficiente para el desarrollo de la biota del suelo (Bever *et al.* 1997, Hafiz Maherali, University of Guelph, *comunicación personal*). Al cabo de ese tiempo, toda la biomasa aérea fue removida. Las raíces se dejaron en las macetas para maximizar el realismo al no disturbar el suelo y no alterar los organismos de la rizósfera e hifas fúngicas (Diez *et al.* 2010). En la segunda etapa, las macetas con el suelo cultivado en la etapa anterior fueron sembradas siguiendo el protocolo mencionado anteriormente. En esta etapa hubo cuatro tratamientos en total: (i) especies ruderales nativas y exóticas creciendo solas en su propio suelo, con el objeto de evaluar la intensidad de las limitaciones propias basadas en las retroalimentaciones, (ii) el mismo tratamiento que en (i) pero con un individuo de *P. napostaense*, (iii) especies ruderales nativas y exóticas creciendo solas en el suelo de otra especie (las especies nativas crecieron sólo en suelo de una de las nueve exóticas, y viceversa) para evaluar el efecto de la supresión heteroespecífica a través de retroalimentaciones con el suelo, y (iv) el mismo tratamiento que en (iii) pero con un individuo de *P. napostaense* (Fig. 3.1). En este diseño, la identidad de la especie en el tratamiento heteroespecífico se asignó aleatoriamente y sin reemplazo (ej. MacDougall *et al.* 2011) dentro de las nueve especies exóticas o nativas, dada la imposibilidad de evaluar todas las comparaciones de a pares entre las 18 especies (es decir, $18!=6.402E+15$). Este método de asignar al azar el suelo de una especie como el suelo heteroespecífico de otra especie es una limitación de este trabajo, dado que la dirección e intensidad de los efectos de la retroalimentación (y las diferencias entre especies tanto con o sin vecino) no sólo dependen de la identidad de la especie de interés, sino también de la identidad de la especie que entrenó el suelo en el tratamiento heteroespecífico. A su vez, este método no permite evaluar de manera específica los efectos de una especie sobre otra (ej. Bever *et al.* 1997), pero permite una evaluación a nivel comunitario de la posible coexistencia de nativas y exóticas que co-ocurren en este sistema. Cada tratamiento se replicó 10 veces. El tamaño muestral final difirió del inicial debido a que hubo mortalidad de plantas (ver leyenda de Fig. 3.2 y 3.3). En las macetas en las que *P. napostaense* no germinó o sobrevivió se utilizó como réplica de las especies creciendo solas. Luego de otras 12 semanas, período en el que las plantas alcanzaron un buen nivel de desarrollo y en el que por ende ya es posible registrar efectos (ver Klironomos 2002), la biomasa aérea de todas las ruderales se cosechó y secó a 80°C durante 48 hs para ser finalmente pesada (Mackey y Neal 1993).

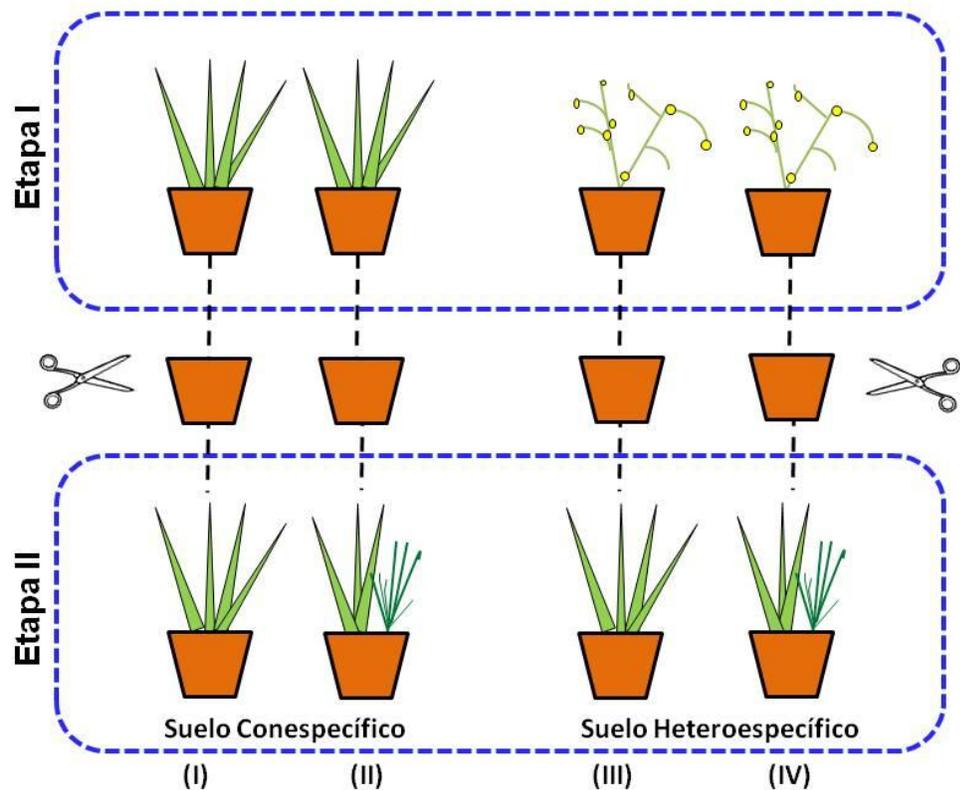


Figura 3.1: Diseño experimental de experimento de retroalimentación planta-suelo de dos etapas. Los tratamientos en la segunda etapa fueron (i) especies ruderales nativas y exóticas creciendo solas en su propio suelo (conespecífico), (ii) el mismo tratamiento que en (i) pero con un individuo de *P. napostaense*, (iii) especies ruderales nativas y exóticas creciendo solas en el suelo de otra especie (heteroespecífico), y (iv) el mismo tratamiento que en (iii) pero con un individuo de *P. napostaense*.

3.2.3 Abundancia de plantas

Con el objetivo de indagar si los patrones de abundancia de las especies ruderales nativas y exóticas bajo estudio están explicados por las retroalimentaciones planta-suelo, se utilizaron los datos de cobertura registrados en los sitios pastoreados del muestreo descriptivo del capítulo II (ver Apéndice 2.1). Se incluyeron sólo los pastizales naturales pastoreados porque el suelo para el experimento de retroalimentación planta-suelo fue colectado en sitios de este tipo de ambiente. La abundancia de las especies se determinó con la cobertura promedio de las especies en todas las parcelas, sin incluir aquellas en las que las estuvieron ausentes (MacDougall *et al.* 2011).

3.2.4 Análisis de los datos

La retroalimentación planta-suelo se calculó con la siguiente ecuación (Peterman *et al.* 2008, Brinkman *et al.* 2010):

$$\text{Retroalimentación planta-suelo} = \ln \left(\frac{\text{Biomasa plantas en suelo conoespecífico}}{\text{Biomasa plantas en suelo heteroespecífico}} \right)$$

Los valores negativos resultantes de esta ecuación indican que una especie tuvo un mejor desempeño en suelo de otra especie que en su propio suelo, indicativo de supresión intraespecífica. En tanto que valores positivos significan que una especie tuvo mejor desempeño en su propio suelo que en el suelo entrenado por otra especie.

Los efectos de la retroalimentación planta-suelo en ruderales exóticas y nativas se analizaron con modelos lineales mixtos (LMM por su sigla en inglés), en los que se consideró origen y especies como factor fijo y aleatorio, respectivamente y se anidó a las especies dentro de origen. Además, con el objeto de contrastar la retroalimentación planta-suelo con 0 (es decir, sin efecto) se realizaron análisis t-test de los grupos de nativas y exóticas a nivel grupal y también a nivel de especie. Los análisis t-test a nivel grupal se realizaron con la gran media de cada una de las especies pertenecientes a cada grupo.

Cuadro 3.1: Origen, forma de vida y porcentaje de cobertura de las 18 especies utilizadas en este trabajo. El porcentaje de cobertura hace referencia a la media de cobertura de las especies en las parcelas, sin incluir aquellas en las que la especie estuvo ausente. Las especies que no se detectaron en el muestreo se indican con un guión.

Especies	Origen	Forma de Vida	Cobertura (media ± DE)	Tamaño Muestral
<i>Bromus catharticus</i> Vahl var. <i>rupestris</i>	Nativa	Gramínea Anual	2.84 ± 2.63	18
<i>Cenchrus spinifex</i>	Nativa	Gramínea Anual	5.51 ± 8.79	10
<i>Conyza bonariensis</i>	Nativa	Hierba Anual	3.92 ± 3.99	22
<i>Daucus pusillus</i>	Nativa	Hierba Anual	3.78 ± 2.45	4
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Nativa	Hierba Perenne	2.68 ± 3.66	6
<i>Hordeum stenostachys</i>	Nativa	Hierba Perenne	7.50 ± 2.89	4
<i>Lepidium bonariense</i>	Nativa	Hierba Anual	15.00-	1
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	Nativa	Hierba Perenne	2.33 ± 2.31	3
<i>Verbesina encelioides</i>	Nativa	Hierba Anual	15.50 ± 20.51	2
<i>Carduus nutans</i>	Exótica	Hierba Anual	3.00 ± 2.31	4
<i>Centaurea solstitialis</i>	Exótica	Hierba Anual	10.00 ± 4.08	4

<i>Chenopodium album</i>	Exótica	Hierba Anual	18.41 ± 20.75	37
<i>Hirschfeldia incana</i>	Exótica	Hierba Anual	-	0
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exótica	Hierba Perenne	-	0
<i>Rumex crispus</i>	Exótica	Hierba Perenne	-	0
<i>Salsola kali</i>	Exótica	Hierba Anual	18.77 ± 16.34	27
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	Hierba Perenne	-	0
<i>Tragopogon dubius</i>	Exótica	Hierba Anual	-	0

Para cuantificar el efecto del vecino sobre la biomasa aérea de ruderales nativas y exóticas cuando crecen en suelo conoespecífico y heteroespecífico se utilizó el índice RII (*Relative Interaction Index*, Armas *et al.* 2004):

$$RII = (B_w - B_0) / (B_w + B_0)$$

donde B_w : la biomasa observada cuando la planta crece con otras plantas y B_0 : biomasa de la planta objeto cuando crece sola. Para el cálculo, se utilizó la biomasa media de las plantas creciendo solas (B_0). Este índice oscila entre -1 y 1, siendo negativo para interacciones de competencia y positivo para interacciones de facilitación. El efecto competitivo de las ruderales sobre *P. napostaense* no fue evaluado. Debido a que *Salsola kali* no tuvo reclutamiento en uno de los tratamientos (suelo heteroespecífico, creciendo con el fitómero) no se calculó índice RII para esta especie.

Los valores obtenidos de RII se analizaron también con un análisis LMM en los que se consideró a origen, suelo (conoespecífico o heteroespecífico) y su interacción como factores fijos, y a las especies, anidadas en origen, como factor aleatorio. Además, las diferencias en los valores de los RII en suelo heteroespecífico vs. conoespecífico a nivel de especie individual y la comparación de esos valores y los de nativas y exóticas a cero se evaluó con t-test. Los índices de *Conyza bonariensis* y *Lepidium bonariense* se transformaron con la ecuación logarítmica para cumplir con los supuestos del análisis (Zar 2003).

Finalmente, para contrastar la relación entre intensidad y signo de las retroalimentaciones planta-suelo con la abundancia relativa de cada especie en el campo se realizaron regresiones lineales simples. Para el análisis, la retroalimentación media de la especie creciendo sola se utilizó como variable independiente y su cobertura media en el campo como variable dependiente. En el análisis, la cobertura de las especies que no se registraron en el campo fue considerada cero. Los porcentajes de cobertura son datos proporcionales que son mejor analizados usando modelos convencionales (es decir, modelos con errores normales y varianza constante) luego de ser transformados por medio del arcoseno (Crawley 2005). Además, los valores cuya distancia de Cook fue mayor que el límite recomendado de $4/(n-k-1)$, donde n es el número de observaciones y k es el

número de variables explicativas (Cook 1977), se consideraron influyentes, y si presentes se condujeron también análisis de regresión sin ellos. Los análisis se realizaron en IBM® SPSS® Statistics 20 (LMMs y análisis t-tests) y Systat software® SigmaPlot 11.0 (análisis de regresión).

3.3 Resultados

La intensidad y signo de las retroalimentaciones fueron predominantemente especie-específicas más que consistentes dentro del grupo de ruderales exóticas y nativas. Un 22% de las nativas experimentó retroalimentaciones positivas, 44% neutras y 33% experimentaron retroalimentaciones negativas, y las respuestas fueron parecidas a ésta entre las exóticas (Fig. 3.2, ver Apéndice 3.2). Consecuentemente, las retroalimentaciones en nativas [0.035 ± 0.684 (media \pm DE)] y exóticas (0.009 ± 0.944) fueron similares ($F_{\text{origen } 1, 16.187}=0.139$, $p=0.714$), y, a su vez, no difirieron de cero ($t_8=0.591$, $p=0.571$ y $t_8=0.028$, $p=0.978$, para nativas y exóticas, respectivamente).

En general, el fitómero *P. napostaense* tuvo efectos similares sobre las especies ruderales creciendo en suelos conoespecífico vs. heteroespecífico (Fig. 3.3, ver Apéndice 3.3). Excepciones a este patrón se encontraron en las nativas *C. spinifex* y *L. bonariense*, en las cuales se manifestaron impactos menos perjudiciales en suelo heteroespecífico. También, seis especies nativas experimentaron efectos competitivos del fitómero en al menos uno de los tipos de suelo, *Bromus catharticus* var. *rupestris*, *Daucus pussilus*, y *L. bonariense* cuando crecieron en suelo heteroespecífico y conoespecífico, *Gaillardia megapotamica* y *Verbesina encelioides* cuando crecieron en suelo heteroespecífico y *C. spinifex* cuando creció en suelo conoespecífico (Apéndice 3.4). En cambio, sólo tres exóticas fueron afectadas negativamente por el fitómero, *Rumex crispus* cuando creció en ambos tipos de suelo y *Chenopodium album* e *Hirschfeldia incana* cuando crecieron en suelo conoespecífico. A nivel de grupo, tanto nativas ($\text{RII}_{\text{suelo conoespecífico}} = -0.284 \pm 0.137$; $\text{RII}_{\text{suelo heteroespecífico}} = -0.280 \pm 0.2018$) como exóticas ($\text{RII}_{\text{suelo conoespecífico}} = -0.276 \pm 0.165$; $\text{RII}_{\text{suelo heteroespecífico}} = -0.1943 \pm 0.224$) tuvieron efectos competitivos comparables (nativas-conoespecífico, $t_8=-6.229$, $p<0.001$, -heteroespecífico, $t_8=-4.167$, $p=0.003$; exóticas-conoespecífico, $t_7=-4.692$, $p=0.002$, -heteroespecífico, $t_7=-2.455$, $p=0.444$), sin importar el tipo de suelo en el que hubiesen crecido ($F_{\text{origen } 1, 14.959}=0.209$, $p=0.654$; $F_{\text{tipo de suelo } 1, 221.269}=1.729$, $p=0.190$; $F_{\text{origen } \times \text{ tipo de suelo } 1, 221.269}=0.294$, $p=0.588$). Tanto nativas como exóticas exhibieron un amplio rango de coberturas en el campo, y la cobertura de ambos grupos se superpuso en muchas especies (Cuadro 3.1). Las retroalimentaciones planta-suelo mostraron una relación positiva con la cobertura sólo cuando se excluyó una especie

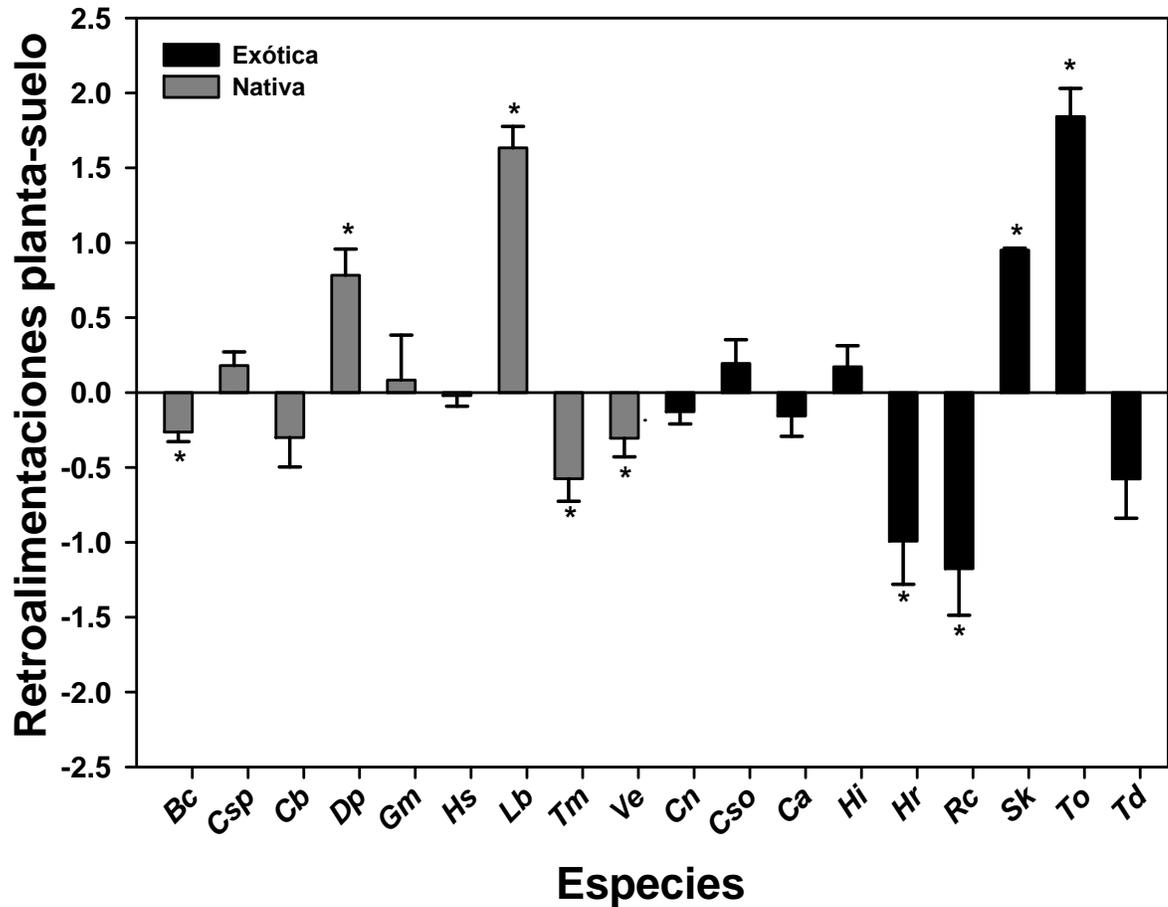


Figura 3.2: Retroalimentaciones planta-suelo de especies ruderales nativas y exóticas. Las barras representan la media + 1 error estándar. Los asteriscos indican diferencias entre las medias y cero (es decir, efecto neutro) luego de análisis t-test ($p < 0.05$). Las abreviaturas y tamaño muestral de las especies son: *Bc*, *Bromus catharticus* var. *rupestris* (n=13); *Csp*, *Cenchrus spinifex* (n=11); *Cb*, *Conyza bonariensis* (n=3); *Dp*, *Daucus pusillus* (n=10); *Gm*, *Gaillardia megapotamica* (n=8); *Hs*, *Hordeum stenostachys* (n=15); *Lb*, *Lepidium bonariense* (n=10); *Tm*, *Thelesperma megapotamicum* (n=9); *Ve*, *Verbesina encelioides* (n=7), *Cn*, *Carduus nutans* (n=10); *Cso*, *Centaurea solstitialis* (n=10); *Ca*, *Chenopodium album* (n=9); *Hi*, *Hirschfeldia incana* (n=6); *Hr*, *Hypochaeris radicata* (n=9); *Rc*, *Rumex crispus* (n=10); *Sk*, *Salsola kali* (n=2); *To*, *Taraxacum officinale* (n=14); *Td*, *Tragopogon dubius* (n=11).

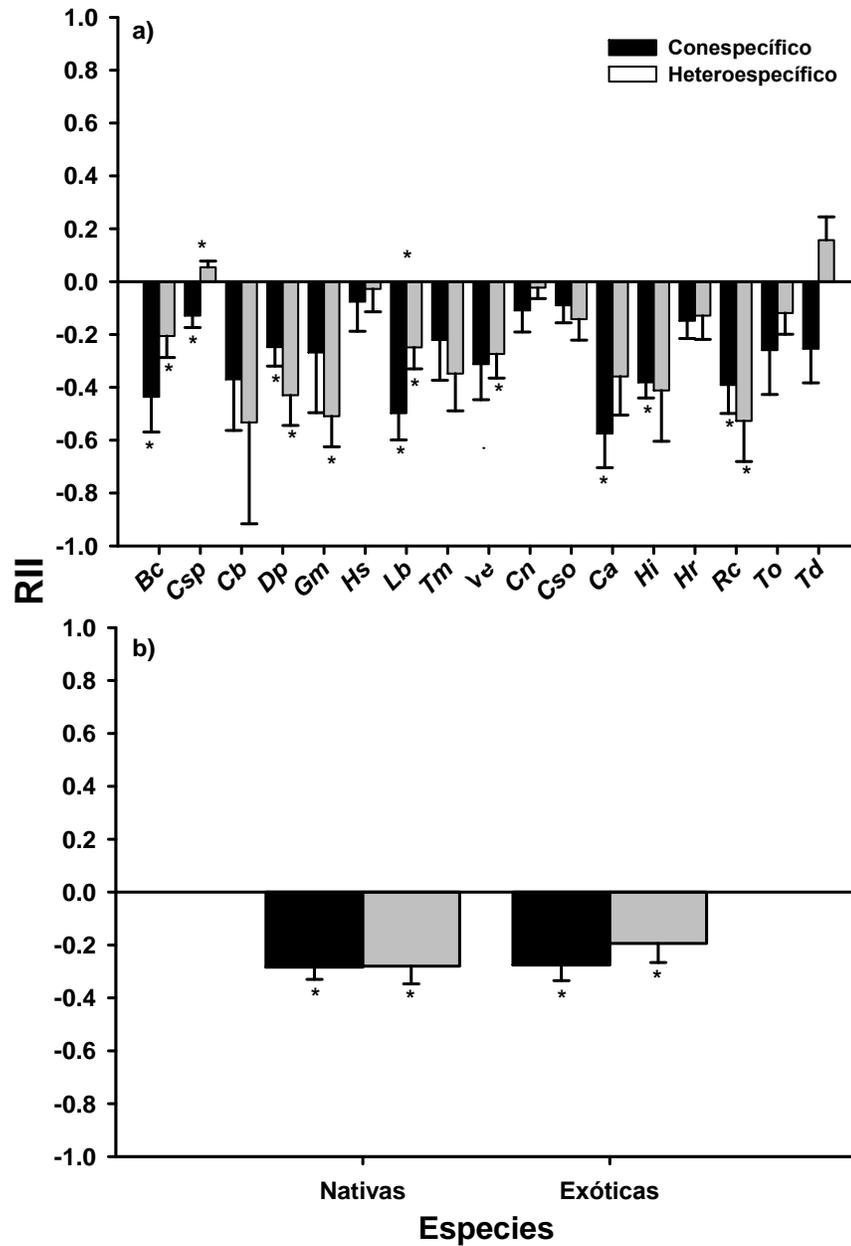


Figura 3.3: Efectos del fitómero *Piptochaetium napostaense* en la biomasa aérea de ruderales nativas y exóticas, cuantificados con el índice RII. Las especies ruderales nativas y exóticas se hicieron crecer en suelo entrenado por las mismas especies (conespecíficos) vs. suelo entrenado por otras especies (heteroespecífico) en a) especies individuales, b) especies agrupadas en nativas y exóticas. Las barras representan a la media + 1 error estándar. Los asteriscos por encima de la barra indican diferencias entre medias de suelo conespecífico y heteroespecífico luego de análisis t-test ($p < 0.05$), en tanto que asteriscos por debajo de la barra indican diferencias significativas respecto a 0 (i.e., sin efecto del fitómero). Las abreviaturas son iguales a las de la Fig. 3.2 y el tamaño muestral fue el siguiente: *Bc* (n=12), *Csp* (n=14), *Cb* (n=6), *Dp* (n=15), *Gm* (n=12), *Hs* (n=12), *Lb* (n=17), *Tm* (n=10), *Ve* (n=12), *Cn* (n=16), *Cso* (n=17), *Ca* (n=12), *Hi* (n=8), *Hr* (n=14), *Rc* (n=15), *To* (n=16), *Td* (n=10).

influyente del análisis, la exótica *Taraxacum officinale*, del conjunto original de datos ($r^2=0.091$, $F_{1, 16}=1.600$, $p=0.224$ vs. $r^2=0.358$, $F_{1, 15}=8.354$, $p=0.011$, respectivamente; Fig. 3.4). La especie influyente mostró una fuerte retroalimentación positiva pero baja abundancia en el campo. Es de resaltar que cuatro de las cinco especies que tuvieron baja abundancia en el campo tuvieron, consistentemente, retroalimentaciones negativas o neutras.

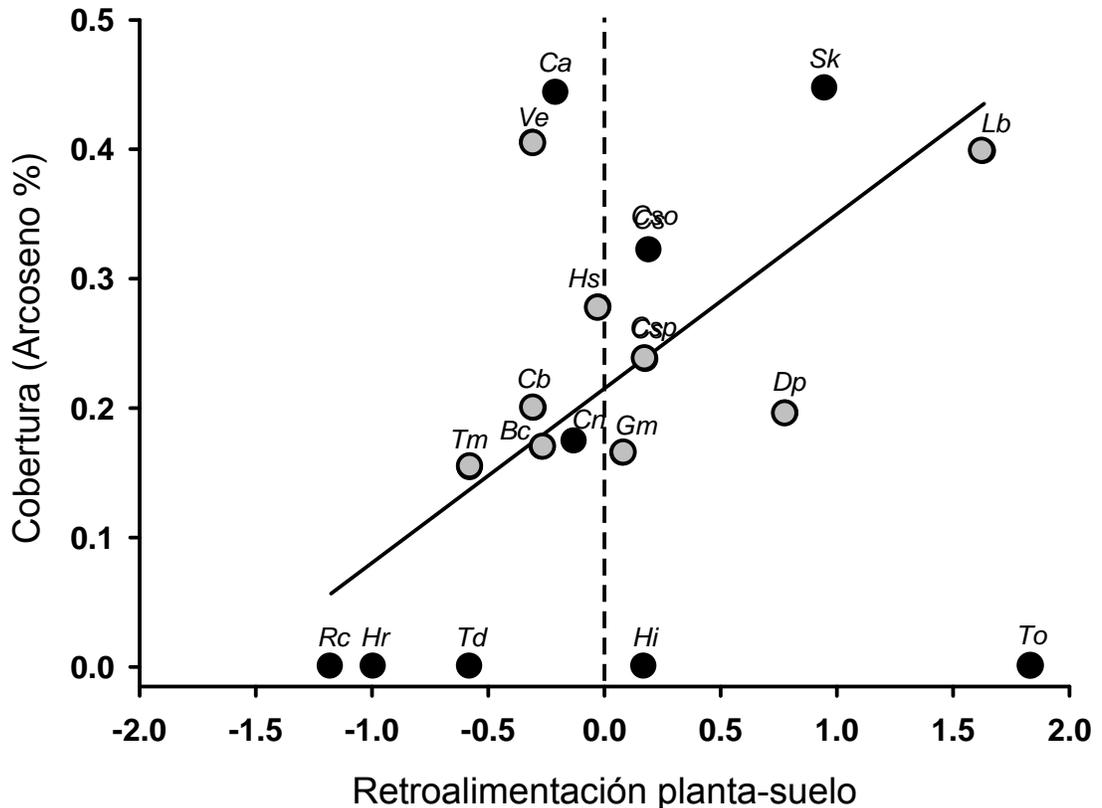


Figura 3.4: La relación entre retroalimentación planta-suelo y cobertura de las 18 especies ruderales objeto. La línea de regresión excluye datos para *T. officinale*. Los círculos graficados corresponden a la media y sus colores indican el origen de las especies, siendo gris para las nativas y negro para las exóticas. Se incluyen las iniciales del nombre de las especies (ver Fig. 3.2).

3.4 Discusión

Con el objetivo de contribuir al conocimiento de la importancia de las retroalimentaciones planta-suelo para la invasión de especies exóticas, en este capítulo se abordaron tres preguntas: cómo son las retroalimentaciones planta-suelo de nativas en comparación con las de las exóticas, cómo las retroalimentaciones afectan el desempeño de exóticas y nativas cuando interactúan con otra especie y por último, cómo se relacionan las retroalimentaciones con la abundancia de las plantas en el campo. Este estudio se focalizó en especies nativas y exóticas que comparten una estrategia ruderal, la cual es la dominante entre las exóticas en el área de estudio y en otras partes del mundo (Baker 1974, Mack *et al.* 2000, Hierro *et al.* 2005). Los resultados muestran que ruderales nativas y exóticas tuvieron frecuencias similares de retroalimentaciones negativas, positivas y neutras, que nativas y exóticas exhibieron además similar efectos competitivos con el fitómero que no variaron con el tipo de suelo y que la mayoría de las especies que manifestaron baja abundancia en el campo experimentaron efectos negativos o neutros. Por tanto, en línea con avances recientes en la teoría de coexistencia e invasión de plantas (Bever *et al.* 1997, Chesson 2000, Shea y Chesson 2002, MacDougall *et al.* 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012, Van der Putten *et al.* 2013), los resultados sugieren que las retroalimentaciones planta-suelo y las interacciones planta-planta no le confieren una ventaja a las exóticas por sobre las nativas, sino que contribuyen a la coexistencia que se observa entre estos grupos en el bosque de caldén.

La superposición en la abundancia de nativas y exóticas en pastizales pastoreados hace que este sistema se diferencie de aquellos dominados por plantas exóticas, y a partir de los cuales se derivan comúnmente las predicciones de las retroalimentaciones planta-suelo (Klironomos 2002, MacDougall *et al.* 2011, Perkins y Nowak 2013). Esfuerzos recientes de modelaje indican que la promoción esperada de la invasión de plantas exóticas a partir de las retroalimentaciones planta-suelo no ocurre cuando las plantas exóticas exhiben baja abundancia y poseen una estrategia de vida similar a la de las nativas (Suding *et al.* 2013), lo que sugiere que ambos grupos de especies se caracterizan por dinámicas de retroalimentación que limitan la expansión de la población a medida que aumenta la densidad de plantas. En este capítulo se ofrece apoyo experimental a esas conclusiones teóricas y se muestra que en sistemas en los que los niveles de abundancia de exóticas son similares al de las nativas tampoco se cumplen las expectativas teóricas que proponen a las retroalimentaciones como explicación del éxito invasor de las exóticas. La comparación aquí realizada amplía el entendimiento de las consecuencias de las retroalimentaciones planta-suelo en el proceso de invasión cuando exóticas y nativas tienen abundancias y estrategias similares, y en la coexistencia en comunidades de plantas en general.

Dada la importancia global de las plantas ruderales como invasoras exóticas (Baker 1974, Mack *et al.* 2000), otros trabajos también han abordado las retroalimentaciones planta-suelo en especies ruderales (Klironomos 2002, Callaway *et al.* 2004, Andonian y Hierro 2011, Andonian *et al.* 2011, MacDougall *et al.* 2011, Andonian *et al.* 2012, Reinhart 2012) focalizándose en algunos casos en varias de las especies aquí estudiadas. Tal como lo que se encontro en este experimento, *T. dubius* mantuvo retroalimentaciones neutras en un pastizal semiárido de Norteamérica (Reinhart 2012) e *Hipochaeris radicata* retroalimentaciones negativas en una sabana de robles (*Quercus garryana*) en la Columbia Británica en Canadá (MacDougall *et al.* 2011). En tanto que, a diferencia de este trabajo, *Centaurea solstitialis* y *T. officinale* tuvieron retroalimentaciones negativas. En el caso de *C. solstitialis* tanto en su rango de origen como en rango de distribuciones no nativos, entre las que se incluyó el área de estudio de este trabajo (Andonian *et al.* 2011), en *T. officinale* en una pradera canadiense (Klironomos 2002). Las diferencias entre esos trabajos y este capítulo quizás resida en diferencias en los protocolos metodológicos, tales como la identidad de la especie en el tratamiento heteroespecífico (gramínea nativa en Andonian *et al.* 2011 vs. hierbas nativas en este trabajo) en el caso de *C. solstitialis*, y/o el sistema de estudio en el caso de *T. officinale*.

Los efectos de la gramínea dominante *P. napostaense* sobre las especies ruderales cuando crecieron tanto en suelos conoespecíficos como heteroespecíficos fueron comparables entre grupos de nativas y exóticas. El doble del número de especies nativas que exóticas, sin embargo, experimentó efectos competitivos del fitómero cuando crecieron en al menos uno de los tipos de suelo. Estos resultados sugieren que las nativas podrían ser más susceptibles a la competencia que las exóticas, lo cual requiere más investigación a futuro. Las retroalimentaciones observadas en plantas aisladas no lograron predecir el desempeño de las plantas cuando crecieron con otras plantas. Por ejemplo, las únicas dos especies que tuvieron efectos del vecino contrastantes en suelos conoespecíficos vs. heteroespecíficos mostraron resultados contra-intuitivos. *Cenchrus spinifex* generó retroalimentaciones neutras creciendo sola (ver Fig. 3.2); sin embargo, cuando creció en su propio suelo fue afectada de manera negativa por el fitómero. De manera similar, *L. bonariense* experimentó retroalimentaciones positivas, por lo que se esperaría que tuviesen efectos del vecino menos negativos (o más favorables) en suelos conoespecíficos que en los tratamientos heteroespecíficos; las observaciones, sin embargo, mostraron lo opuesto. Estos resultados sugieren que los suelos entrenados por *C. spinifex* y *L. bonariense* beneficiarían más a *P. napostaense* que a sí mismas, lo que haría sufriesen efectos competitivos cuando crecen con esta especie en suelos conoespecíficos (Bever *et al.* 1997, Bever 2003). En cambio, en suelos heteroespecíficos, los efectos competitivos parecen relajarse. Es necesario un conocimiento más profundo de las relaciones planta-planta-suelo en este sistema para tener un mejor entendimiento de las respuestas aquí encontradas. Además, la utilización de un fitómero para examinar los efectos de las retroalimentaciones planta-suelo limita el alcance de las inferencias de este estudio dado que estos efectos

comúnmente son especie-específicos. Los resultados aquí reportados debiesen ser, por lo tanto, considerados como una primera aproximación para entender cómo las retroalimentaciones afectan las interacciones planta-planta en la comunidad ruderal que aquí se examinó.

En este trabajo no se encontró una clara asociación entre retroalimentación planta-suelo y abundancia de plantas, lo que sugiere que factores distintos a la retroalimentación ejercen un control mayor sobre la organización de las comunidades ruderales de nativas y exóticas en este sistema (Levine *et al.* 2006, Kulmatiski *et al.* 2011, Reinhart 2012, Harnden *et al.* 2013). El tipo y nivel de disturbio en términos de frecuencia e intensidad son probablemente determinantes importantes de la abundancia y distribución de ruderales nativas y exóticas en este sistema. Muestreos de vegetación realizados en este sistema (ver capítulo 2) muestran que las exóticas dominan las comunidades ruderales en sitios afectados por disturbios fuertes tales como el mantenimiento de caminos (una combinación de arado y desmalezado), en tanto que las nativas dominan en pastizales que han sido quemados recientemente. En ausencia de disturbio, los pastizales de la región ofrecen una marcada resistencia a la invasión de exóticas (Hierro *et al.* 2006). Investigaciones previas han identificado a los competidores (Hierro *et al.* 2011) y granívoros (Pearson *et al.* 2014a, b) como factores importantes en esa resistencia. Esas interacciones bióticas podrían explicar la baja abundancia de *T. officinale* a pesar de la fuerte interacción positiva experimentada por la especie y por qué especies que en general experimentan retroalimentaciones positivas no se tornan dominantes y desplazan a aquellas sujetas a retroalimentaciones negativas. La ausencia de retroalimentaciones planta-suelo que consistentemente favorezcan a las exóticas por sobre las nativas podría también contribuir a la resistencia a la invasión que se observa en las comunidades naturales del caldenal. Investigaciones futuras en este campo de estudio debiesen indagar cómo el tipo de disturbio interactúa con las retroalimentaciones planta-suelo para influir en la abundancia de plantas exóticas y nativas (Carvalho *et al.* 2010, Veen *et al.* 2014).

3.5 Conclusión

Los resultados del presente capítulo muestran que en un sistema rico en especies nativas que poseen, al igual que las exóticas, una estrategia ruderal y en el que nativas y exóticas poseen abundancias similares, las especies ruderales establecen retroalimentaciones positivas, neutras y negativas independientemente del origen de las especies. Dado el carácter especie-específico de estos hallazgos, es de importancia hacer notar que en este sistema las exóticas no modifican consistentemente la biota del suelo en su beneficio.

Debido a que las retroalimentaciones han sido escasamente evaluadas en sistemas como éste, se requieren trabajos adicionales para corroborar la generalidad de estos hallazgos.

Capítulo IV

Ruderales exóticas y nativas exhiben rasgos de historia de vida similares

4.1 Introducción

Entender las causas de la dominancia de las especies exóticas es de particular interés porque estas especies amenazan a la biodiversidad nativa y tienen el potencial de alterar funciones ecosistémicas (Vitousek 1990). Una predicción común en el contexto teórico de invasiones biológicas es que las especies exóticas logran establecerse e invadir un ambiente porque poseen atributos distintos a los de las especies residentes en la comunidad nativa (Darwin 1859). Así, se ha encontrado, por ejemplo, que las exóticas y nativas difieren en morfología y en fenología lo que podría ser indicio de que las exóticas poseen una estrategia de asignación de recursos distinta (Pearson *et al.* 2012). Consistente con esta idea, pero en sentido opuesto, el marco conceptual de ensamble de comunidades y nicho sugieren que las especies exóticas no son buenas invasoras cuando son similares funcionalmente a las especies nativas (Shea y Chesson 2002, Leffler *et al.* 2014; aunque lo opuesto ocurriría cuando el ambiente abiótico controla el desempeño de las especies (ver Alpert *et al.* 2000). En este contexto, el proceso de invasión ocurre cuando hay una oportunidad de nicho, luego de la ocurrencia de un disturbio (Leffler *et al.* 2014).

Aplicaciones recientes de la actual teoría de coexistencia (Chesson 2000, Adler *et al.* 2007, Levine y HilleRisLambers 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012) en el contexto de invasiones de plantas sugieren que el establecimiento de especies exóticas en comunidades receptoras ocurre a través de diferencias de nicho o a través de rasgos y condiciones que favorecen el desempeño de las exóticas por sobre el de las nativas, pero que la dominancia de la comunidad sólo se logra a través de una ventaja en el desempeño (MacDougall *et al.* 2009). Las diferencias de nicho son consideradas como un proceso estabilizador que facilita el establecimiento de exóticas cuando su abundancia es baja (MacDougall *et al.* 2009). Dentro de este marco conceptual, es esperable que la heterogeneidad ambiental, temporal o espacial (Shea y Chesson 2002), producto de la ocurrencia de un disturbio,

facilite el establecimiento de las ruderales exóticas en esos lugares, pero no explica su dominancia.

Aún resta entender cómo las ruderales exóticas superan a las ruderales nativas en ambientes disturbados. El disturbio, en general, inicia una sucesión de especies en la comunidad (Connell y Slatyer 1977, Tilman 1987) y tiende a favorecer a las ruderales, las cuales poseen un crecimiento rápido y éxito reproductivo alto (Grime 1977, Grime 2001, Turnbull *et al.* 2012, Jauni *et al.* 2015). Estos son rasgos que poseen muchas de las especies exóticas (Hierro *et al.* 2005, van Kleunen *et al.* 2010), y ellos se han propuesto para explicar el éxito invasor de estas especies en ambientes disturbados (Jauni *et al.* 2015). Si bien el tipo de disturbio incide en el origen de la comunidad ruderal (ver capítulo II), aún no resulta claro cómo las ruderales exóticas dominan en algunos disturbios cuya ocurrencia se da en sistemas en los que la abundancia y riqueza de ruderales nativas es alta (ej. pastizales pampeanos, Prieto 2000). La teoría sugiere que la dominancia en una comunidad está determinada por diferencias en desempeño; es decir, diferencias que llevan a una dominancia competitiva tales como diferencias en el número de descendientes o en la capacidad de capturar recursos (MacDougall *et al.* 2009). En aplicaciones recientes de la teoría de coexistencia se ha encontrado que es posible relacionar ciertos rasgos de vida con diferencias en desempeño, indicando que la dominancia competitiva podría relacionarse a rasgos tales como altura máxima y fenología (Godoy y Levine 2014, Kraft *et al.* 2015).

En este capítulo, con el objetivo de tener un mejor entendimiento de los mecanismos que pueden incidir en la dominancia de exóticas en comunidades vegetales se realizó un experimento en invernáculo para evaluar diferencias en rasgos de vida que podrían incidir en el desempeño de especies ruderales exóticas y nativas. En particular se comparó el peso de semillas, tiempo de emergencia, altura, tiempo a la floración, esfuerzo reproductivo, duración de estación de crecimiento, tasa de crecimiento y acumulación de biomasa aérea de 10 especies ruderales exóticas y 10 nativas. Las especies con las que se trabajó son comunes en un sistema con una alta riqueza de especies ruderales de ambos orígenes (Cano *et al.* 1980, Prieto 2000, Troiani y Steibel 2008), el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) en la provincia de La Pampa. De acuerdo a las descripciones realizadas en el capítulo II, las especies exóticas tienen una mayor abundancia en ciertos tipos de disturbios. Algunas de las ruderales nativas, como *Solanum elaeagnifolium* y *Cenchrus spinifex*, presentan antecedentes de invasión en otros continentes (Mekki 2007, Tscheulin *et al.* 2009, Zhu *et al.* 2011, Verloove y Sánchez Gullón 2012).

4.2 Metodología

Para la realización de este experimento de invernáculo, se seleccionaron especies ruderales exóticas y nativas que son comunes y que co-ocurren en el caldenal (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1: Listado de las especies utilizadas en este estudio, su origen, hábito de crecimiento y ciclo de vida.

Nombre Científico	Origen	Hábito y Ciclo de Vida
<i>Bromus catharticus</i> Vahl var. <i>rupestris</i> (Speg.) Planchuelo & P.M. Peterson	Nativa	Hierba Anual
<i>Cenchrus spinifex</i> Curtis	Nativa	Anual
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Nativa	Hierba Anual
<i>Daucus pusillus</i> Michx.	Nativa	Hierba Anual
<i>Gaillardia megapotamica</i> (Spreng.) Baker var. <i>scabiosoides</i> (Arn. ex DC.) Baker	Nativa	Hierba Perenne
<i>Hordeum stenostachys</i> Godr.	Nativa	Hierba Perenne
<i>Lepidium bonariense</i> L.	Nativa	Hierba Anual
<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.	Nativa	Hierba Perenne
<i>Thelesperma megapotamicum</i> (Spreng.) Kuntze	Nativa	Hierba Perenne
<i>Verbesina encelioides</i> (Cav.) Benth. & Hook. f. ex A. Gray	Nativa	Hierba Anual
<i>Carduus nutans</i> L.	Exótica	Hierba Anual Hierba Anual o
<i>Centaurea solstitialis</i> L.	Exótica	Bianual
<i>Chenopodium album</i> L.	Exótica	Hierba Anual
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	Exótica	Hierba Perenne Hierba Anual o
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.	Exótica	Bianual
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exótica	Hierba Perenne
<i>Rumex crispus</i> L.	Exótica	Hierba Perenne
<i>Salsola kali</i> L.	Exótica	Hierba Anual
<i>Taraxacum officinale</i> G. Weber ex F.H. Wigg.	Exótica	Hierba Perenne Hierba Anual o
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	Exótica	Bianual

4.2.1 Experimento de Invernáculo

El experimento para evaluar diferencias en rasgos de vida de ruderales exóticas y nativas del bosque de caldén se realizó en un invernáculo de plástico (i.e., invernáculo recubierto con un nylon grueso y transparente) emplazado en el Vivero Forestal Santa Rosa (Dirección de Recursos Naturales, Gobierno de la provincia de La Pampa). El invernáculo excluyó eficientemente a insectos, pero no permitió el control de la temperatura, la cual fue similar a la del exterior (el invernáculo posee sistema de ventilación que evita la temperatura aumente demasiado respecto a la externa). El experimento se comenzó en agosto del año 2011 (i.e., fines del invierno) para evitar condiciones desfavorables de temperatura y coincidir con la emergencia de la mayoría de las especies estudiadas (Troiani y Steibel 2008), y se lo finalizó en marzo. En el lapso del experimento la temperatura en el interior del invernáculo varió entre 12°C y 32°C, con un valor promedio de 22°C.

En este ensayo se registraron métricas asociadas a la estrategia ruderal y habilidad competitiva dentro de esta estrategia (ruderalidad, Grime 1977, Lavorel *et al.* 1997, Grime 2001) y desempeño de 10 especies exóticas y 10 nativas (ej. Kraft *et al.* 2015), tales como tiempo de emergencia, altura de los individuos, esfuerzo reproductivo, acumulación de biomasa aérea (peso seco). Además, se registró el peso de las semillas y se calculó la duración de la estación de crecimiento (tiempo desde la germinación hasta la etapa de dispersión de frutos) y tasa de crecimiento (peso seco/días). Como sustrato donde hacer crecer las plantas se utilizó, previo tamizado, suelo nativo del bosque de caldén y arena de médano en una proporción de 3:1, respectivamente. La colecta del suelo se realizó en junio de 2011 en un establecimiento dominado por pastizales naturales localizado en cercanías de la ciudad de Santa Rosa, La Pampa (36° 26.038'S, 64° 17.652'O). En tanto que las semillas fueron colectadas en distintos sitios dominados por comunidades ruderales en la temporada primavero-estival de los años 2009-2010 y 2010-2011. Luego de la colecta las semillas correspondientes a las mismas especies fueron agrupadas y se almacenaron a temperatura ambiente hasta el inicio del experimento. Se pesaron 50 frutos por especie, excepto en aquellas que poseen frutos que contienen más de una semilla, tales como bayas en *Solanum elaeagnifolium* e involucro espinoso en *Cenchrus spinifex*, en cuyos casos se pesaron semillas individuales. Las macetas tuvieron una capacidad de 2 kg, y se sembraron 30 frutos/semillas en cada una de ellas. Se utilizaron 10 macetas por especie; en consecuencia, el número total de macetas fue 200 (20 especies x 10 réplicas). Inmediatamente después de la germinación, se removieron de las macetas, las plántulas que hubiesen germinado a excepción de una (preferentemente ubicada en el centro de la maceta) que se utilizó para realizar las mediciones subsecuentes. En esos individuos se hicieron mediciones periódicas para registrar el tiempo de emergencia, altura, tiempo a la floración, esfuerzo reproductivo, duración de estación de crecimiento, tasa de crecimiento y acumulación de biomasa aérea. Los individuos fueron regados cuando fue necesario y no se aplicó fertilizante. Las plantas

se dejaron crecer hasta la etapa de dispersión de fruto. Aquellos individuos que no florecieron en el transcurso del experimento se los dejó crecer por un máximo de siete meses luego de la siembra. Al término del experimento la biomasa aérea de todas las ruderales fue cosechada y secada en estufa hasta peso constante.

4.2.2 Análisis de los datos

El peso de las semillas, tiempo de emergencia, tiempo a la primera floración, número de flores/inflorescencias, duración de la estación de crecimiento, tasa de crecimiento y biomasa en ruderales exóticas y nativas se analizaron con modelos lineales mixtos (LMM por su sigla en Inglés), en los que se consideró a origen y especies como factor fijo y aleatorio, respectivamente, y se anidó a las especies dentro de origen. Para cumplir con los supuestos del análisis los datos de tiempo de germinación, tiempo a la primera floración, y duración de la estación de crecimiento fueron transformados con la ecuación de la raíz cuadrada, los datos de porcentaje de germinación con arcoseno (Zar 2003) y los de peso de las semillas, altura, biomasa y tasa de crecimiento relativa fueron transformados a logaritmo (Quinn y Keough 2001). En el tiempo a la primera floración quedaron excluidos 23 individuos de plantas nativas y 31 individuos de especies exóticas que no florecieron en el transcurso del experimento (ver Apéndice 4.1). Al no florecer, estos individuos también se eliminaron del análisis de duración de la estación de crecimiento.

Además con el fin de examinar diferencias multivariadas entre exóticas y nativas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con las ocho variables bajo estudio. Para el análisis los valores registrados en los distintos individuos fueron reducidos a una media por especie. Los valores de las dos primeras componentes principales se utilizaron para comparar exóticas y nativas con un modelo lineal generalizado (GLM) (Pearson *et al.* 2012).

Los análisis LMM se realizaron en JMP © 1989 - 2004 SAS Institute Inc. Los análisis de GLM se realizaron en IBM SPSS Statistics 20. El análisis de PCA se realizó en el programa PC-ORD (McCune y Mefford 2011). Los centroides y errores estándar se estimaron en SigmaPlot 11.0 (Systat Software, Inc., 2008).

4.3 Resultados

En este experimento, no se encontraron diferencias entre exóticas y nativas en ninguna de las variables dependientes que se midieron (Cuadro 4.2, Fig. 4.1-4.7).

Cuando se exploraron las variables desde una perspectiva multivariada, los resultados fueron consistentes con los análisis de las variables individuales. Las componentes principales 1 y 2 juntas explicaron el 64.84 % de la variación (Fig. 4.8) y los valores de las dos componentes principales no difirieron entre exóticas y nativas (PC1: $F_{1,18}=1.484$, $p=0.239$; PC2: $F_{1,18}= 0.701$, $p=0.413$).

Cuadro 4.2: Resultados de los análisis de modelos lineales mixtos realizados para comparar diferencias en variables relacionadas con el desempeño entre ruderales exóticas y nativas cultivadas en invernadero.

Variable dependiente	g.l.	F	P
Peso de Semillas	1, 18	1.272	0.274
Tiempo de Emergencia	1, 18	2.388	0.139
Altura	1, 18	0.138	0.714
Tiempo a la Floración	1,16	4.03	0.061
Fecundidad	1,16	0.6445	0.4333
Estación de Crecimiento	1, 16	0.569	0.4616
Tasa de Crecimiento Relativa	1, 18	0.024	0.8786
Biomasa Aérea	1, 18	0.105	0.749

4.4 Discusión

Con el objetivo de entender los mecanismos que pueden incidir en la dominancia de comunidades vegetales, en este capítulo se comparó rasgos de vida en especies exóticas y nativas que comparten una misma estrategia de vida, la estrategia ruderal. Los resultados muestran que exóticas y nativas fueron similares en todas las variables estudiadas. Esto sugiere que los rasgos de ruderalidad aquí evaluados no confieren una ventaja a las ruderales exóticas por sobre las nativas en este sistema. Sin embargo, la variación en rasgos de historia de vida entre especies dentro de cada grupo contribuye a la coexistencia de estos dos grupos de especies. La similitud entre las herbáceas exóticas y nativas aporta evidencia a favor de la importancia del disturbio como filtro ambiental (Keddy 1992) y sugiere también que la dominancia de exóticas que se observa en algunos disturbios es contexto dependiente (Thompson *et al.* 2001, Daehler 2003).

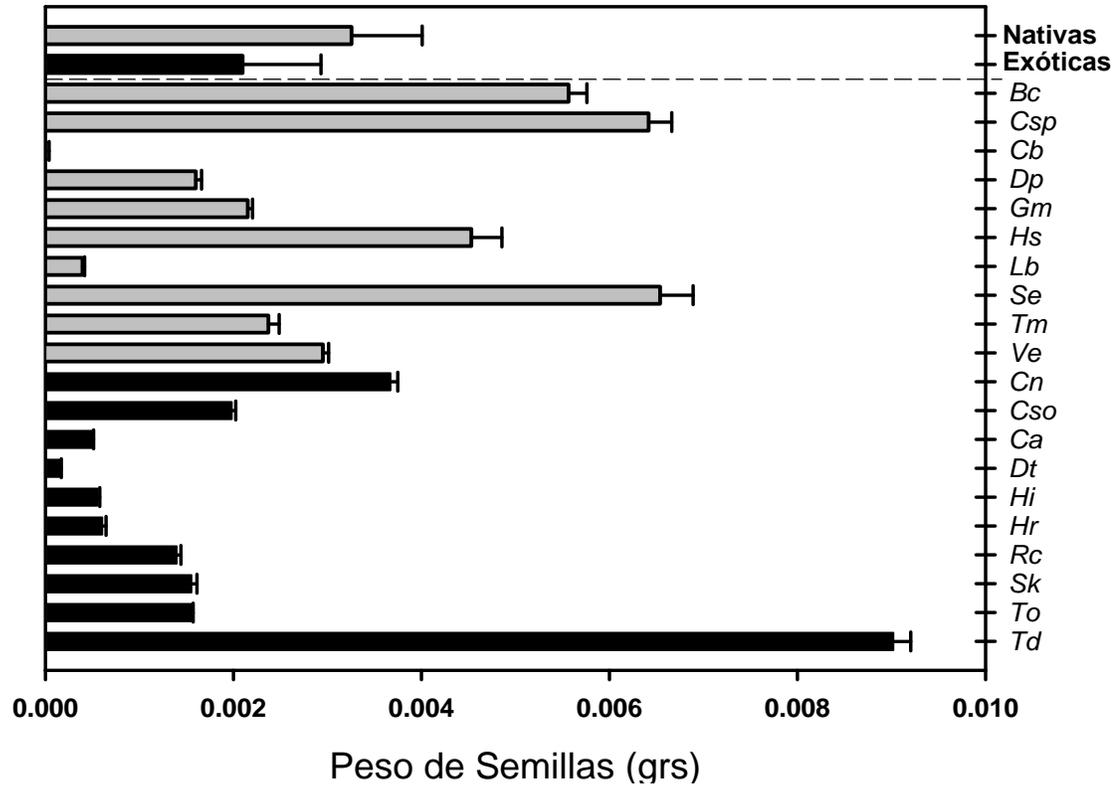


Figura 4.1: Peso de semillas de ruderales exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las abreviaturas de las especies son: *Bc*=*Bromus catharticus* var. *rupestris*, *Csp*=*Cenchrus spinifex*, *Cb*=*Conyza bonariensis*, *Dp*=*Daucus pusillus*, *Gm*=*Gaillardia megapotamica*, *Hs*=*Hordeum stenostachys*, *Lb* =*Lepidium bonariense*, *Se*= *Solanum elaeagnifolium*, *Tm*=*Thelesperma megapotamicum*, *Ve*=*Verbesina encelioides*, *Cn*=*Carduus nutans*, *Cso*=*Centaurea solstitialis*, *Ca*=*Chenopodium album*, *Hi*=*Hirschfeldia incana*, *Hr*=*Hypochaeris radicata*, *Rc*=*Rumex crispus*, *Sk*=*Salsola kali*, *To*=*Taraxacum officinale*, *Td*=*Tragopogon dubius*.

La similitud en la fenología (tiempo de emergencia, estación de crecimiento, floración) de exóticas y nativas encontrada aquí difiere de lo reportado en otros trabajos (Pearson *et al.* 2012, Godoy y Levine 2014). Dado que el momento en el que ocurren eventos tales como la germinación, crecimiento y reproducción puede determinar la capacidad de una especie para capturar recursos, se considera que diferencias fenológicas entre exóticas y nativas puede ser importante en el éxito de las exóticas (Godoy y Levine 2014). En particular, el momento de floración es determinante del éxito reproductivo de las plantas y puede incidir en la supremacía de las exóticas (Godoy *et al.* 2009). Estudios recientes indican que diferencias en fenología estarían más ligadas a diferencias en desempeño que a diferencias de nicho, en particular pareciera que una fenología tardía estaría asociada a una dominancia competitiva (Godoy y Levine 2014, Kraft *et al.* 2015). Sin embargo hay trabajos que muestran que el momento de floración en exóticas invasoras

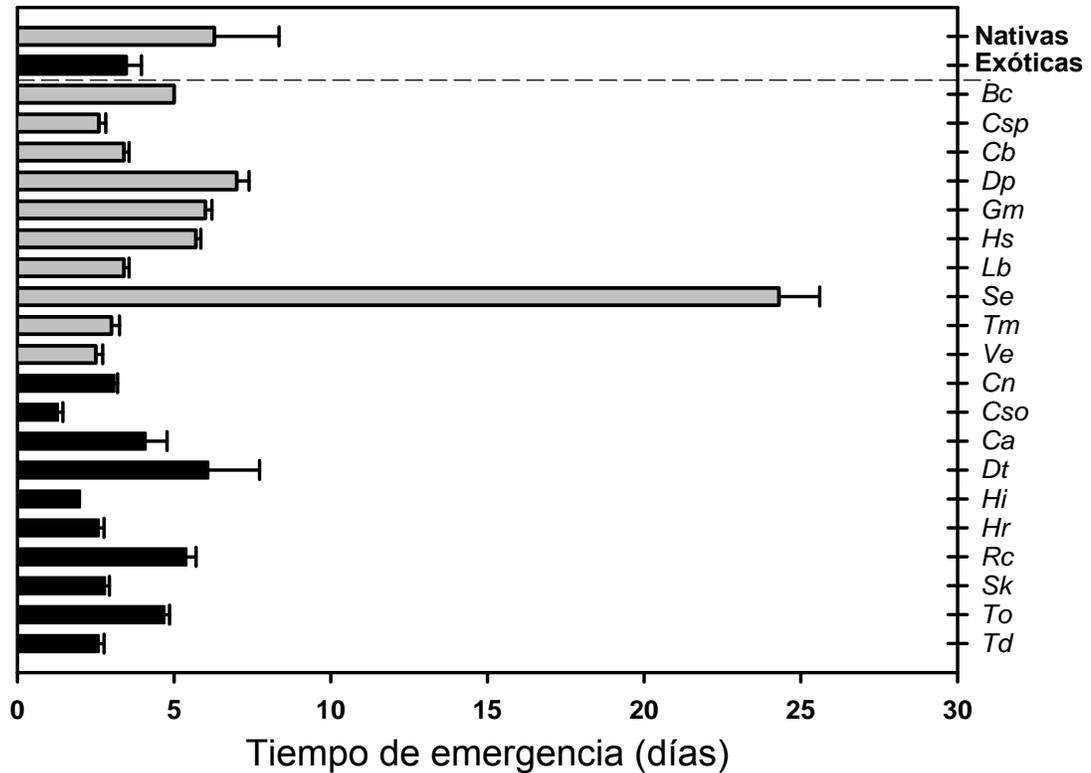


Figura 4.2: Tiempo de emergencia en exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las abreviaturas son igual a las de la Fig. 4.1.

es variable pudiendo ser antes, al mismo tiempo o después que el de las nativas (Lake y Leishman 2004, Godoy *et al.* 2009, Pearson *et al.* 2012). Esas diferencias en los resultados en la bibliografía en general y en este trabajo en particular quizás se deban a que el abordaje metodológico es distinto (ej. comparación en contexto comunitario en Pearson *et al.* 2012 vs. comparación poblacional en este capítulo), a que el clima de la región invadida y clima de la región nativa de las exóticas inciden en la sincronización fenológica (Godoy *et al.* 2009) y a que los rasgos que hacen exitosa a una especie en un determinado lugar tienden a ser contexto dependiente (Thompson *et al.* 2001).

La pregunta de si las exóticas difieren de alguna manera de las nativas ha sido ampliamente abordada, sin embargo la evidencia no presenta patrones claros y resulta ambigua. En algunos sistemas se han encontrado diferencias (Lake y Leishman 2004, Drenovsky *et al.* 2008, van Kleunen *et al.* 2010, Caplan y Yeakley 2013, Godoy y Levine 2014), en tanto que en otros, en línea con los resultados aquí hallados, no se han encontrado diferencias entre las exóticas y las nativas (Daehler 2003, Meiners 2007, Leishman *et al.* 2010, Ordonez y Olf 2013). Hay evidencia de que las exóticas difieren de las nativas en fenología (Pearson *et al.* 2012, Godoy y Levine 2014), altura (Pearson *et al.* 2012), tamaño

de las semillas (Ordonez *et al.* 2010, Pearson *et al.* 2014b), tasas de crecimiento y fecundidad (van Kleunen *et al.* 2010). En tanto que otros estudios hallaron que estos dos grupos no difieren (Meiners 2007, Leishman *et al.* 2010). Por ejemplo, Hawkes (2007) encontró que las exóticas no diferían de las nativas en tamaño y que a su vez las nativas tenían un mayor éxito reproductivo. Daehler (2003) concluyó que las exóticas no tenían tasas mayores de crecimiento ni una habilidad competitiva o fecundidad superiores y que el desempeño de exóticas y nativas dependía más de las condiciones en las que crecían que de una característica de vida en particular. van Kleunen *et al.* (2010) encontraron diferencias entre exóticas y nativas, pero cuando la comparación incluyó exóticas y nativas con antecedentes de invasión en otro lugar, que sería el caso de algunas de las especies locales (Mekki 2007, Tscheulin *et al.* 2009, Zhu *et al.* 2011, Verloove y Sánchez Gullón 2012), esas diferencias se disiparon. Debido a la diversidad de resultados, resulta difícil conciliar la evidencia y hacer generalizaciones. Las diferencias en resultados quizás se deban a que los rasgos de vida que hacen exitosa a una especie dependen más del contexto (Thompson *et al.* 2001), métricas y especies bajo estudio, que de categorizaciones por origen biogeográfico.

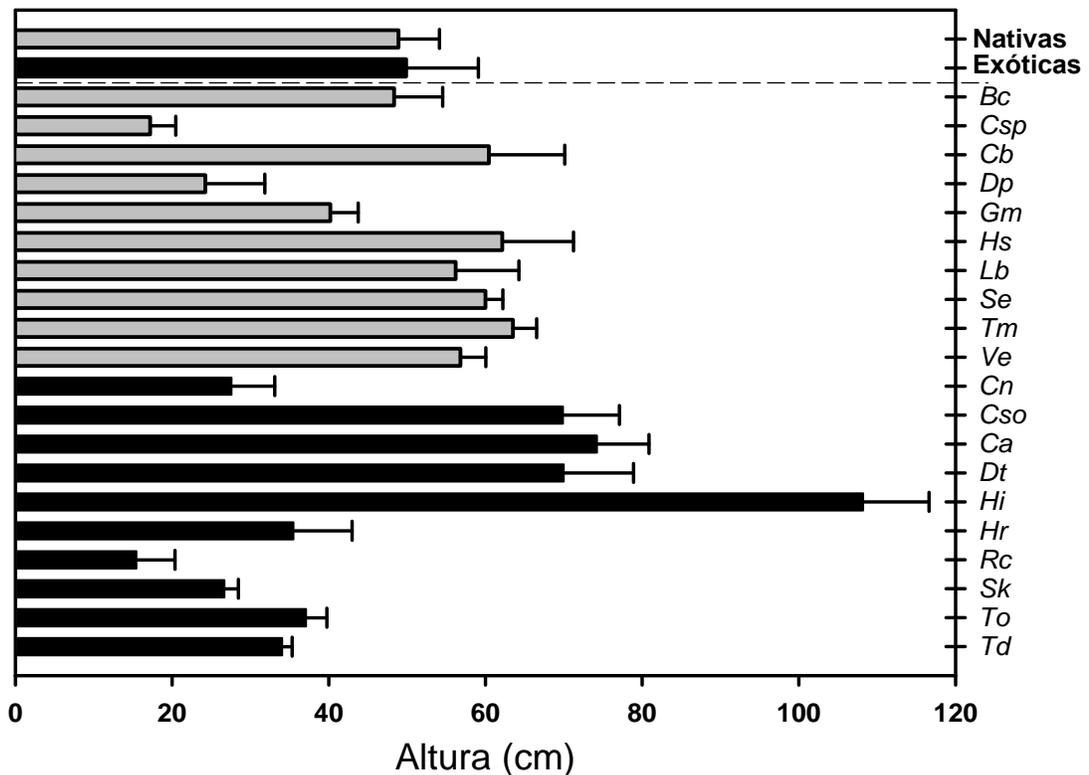


Figura 4.3: Altura de exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las abreviaturas son igual a las de la Fig. 4.1.

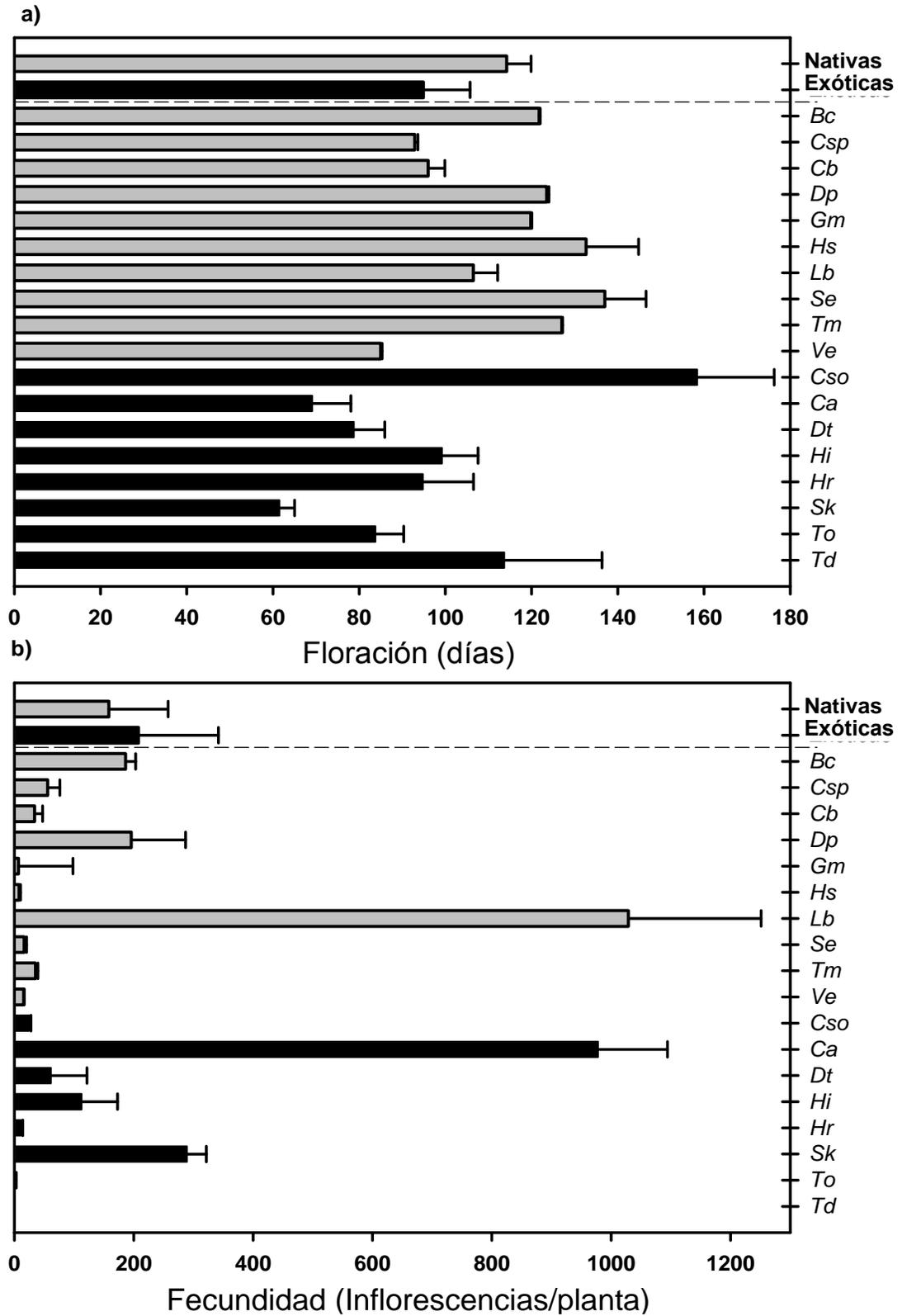


Figura 4.4: Tiempo a la primera floración a) y número de inflorescencias b) en exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las abreviaturas son igual a las de la Fig. 4.1.

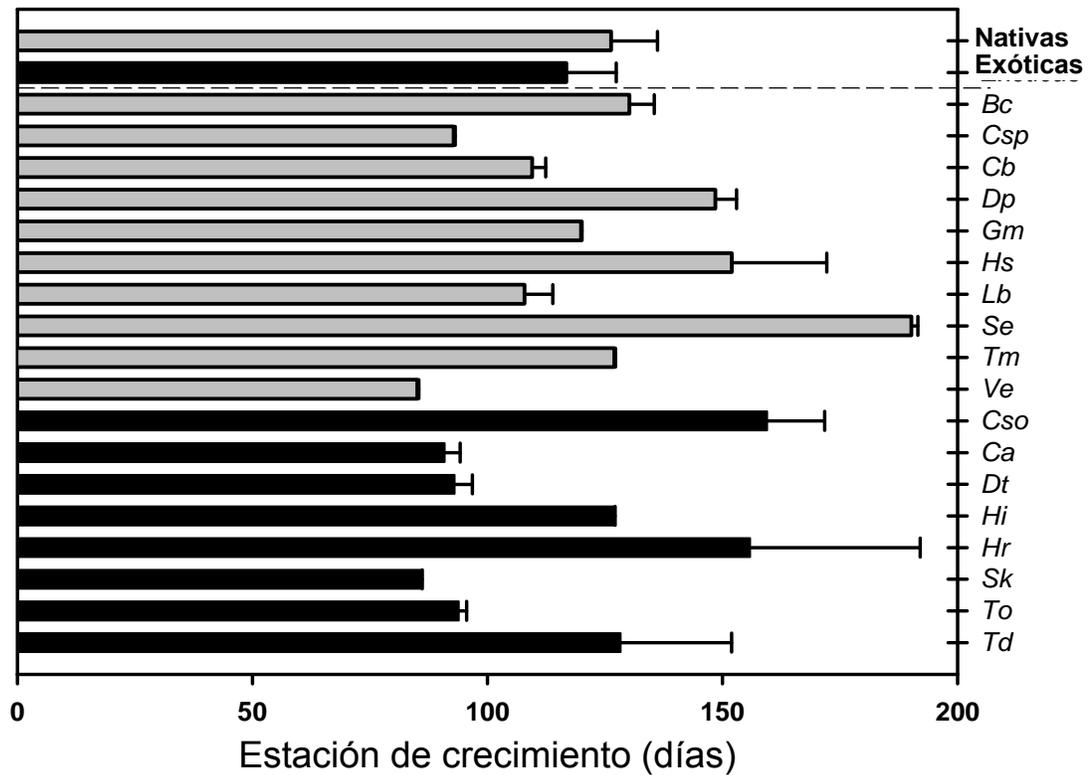


Figura 4.5: Duración de la estación de crecimiento en exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las abreviaturas son igual a las de la Fig. 4.1.

Los resultados de este capítulo muestran que diferencias en rasgos de historia de vida entre las ruderales exóticas y nativas no explican la dominancia de exóticas y nativas registradas en banquina y fuego, respectivamente (Capítulo II). El disturbio puede así ser un filtro ambiental importante en el establecimiento de especies, pero aún resta entender cómo las exóticas logran dominar en ciertos disturbios y las nativas en otros. Dado que la dominancia de estos dos grupos de especies fue contexto dependiente y que el énfasis aquí fue evaluar rasgos de vida que pudiesen estar ligados al desempeño desde una perspectiva ruderal, a futuro se debería hacer énfasis en rasgos asociados a la captación y retención de nutrientes (Tecco *et al.* 2010). Es decir, la eficiencia en la captación de esos recursos. Si la comunidad de plantas nativas está adaptada a condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, un aumento en los niveles de nutrientes es probable que favorezca el éxito de invasoras adaptadas a tomar ventajas de esos niveles de nutrientes (Daehler 2003), pero ver Heberling y Fridley 2013). Dado que es probable que la magnitud de cambio en las condiciones ambientales varíe según el tipo de disturbio, se debiesen evaluar rasgos funcionales ligados a la captura de nutrientes. Por ejemplo, rasgos asociados a bajos

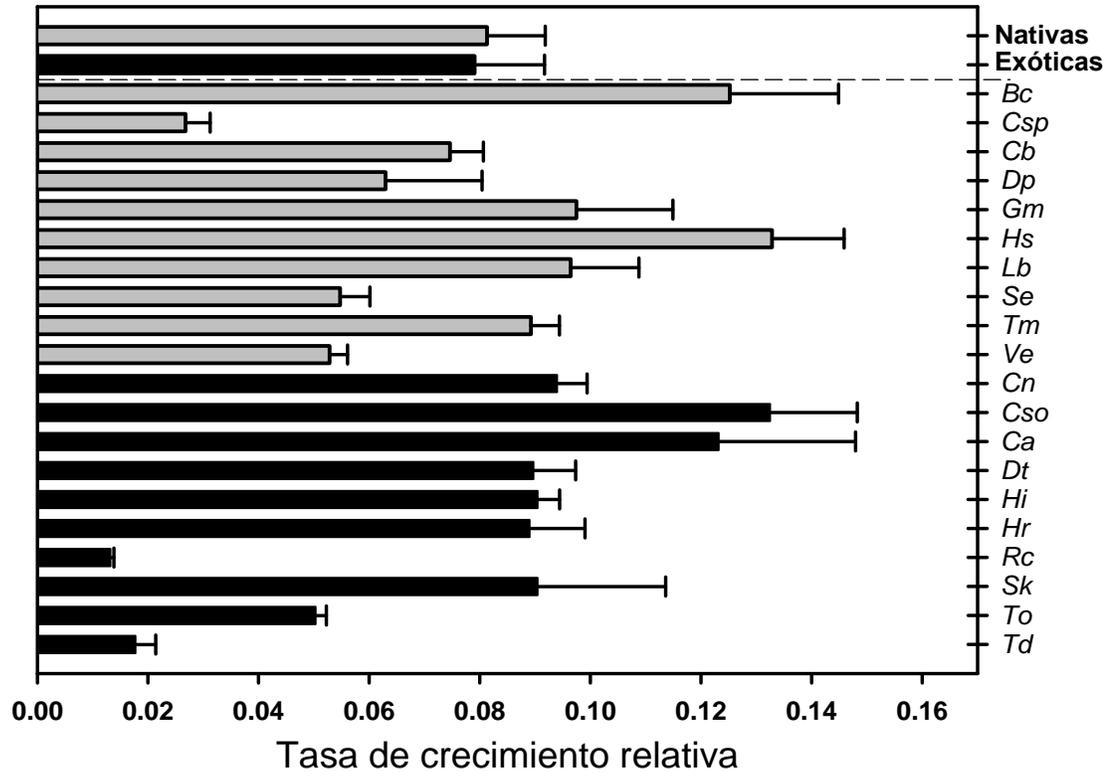


Figura 4.6: Tasa de crecimiento relativa en ruderales exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar. Las abreviaturas son igual a las de la Fig. 4.1.

recursos tales como precisión de forrajeo (mayor densidad de raíces en parches más ricos, Drenovsky *et al.* 2008) podría quizás explicar la dominancia de las nativas en ciertos disturbios, en tanto que rasgos asociados a una mayor disponibilidad de recursos como por ejemplo alta área específica de hoja (Tecco *et al.* 2010), quizás contribuyan a la dominancia de las exóticas en banquinas. Dada la importancia del disturbio en este sistema, evaluar rasgos responsivos al disturbio es probable brinde una idea más clara de los mecanismos que inciden en la dominancia de ruderales (McIntyre *et al.* 1999). Explorar la plasticidad de las ruderales aquí estudiadas podría también brindar información relevante. En un meta-análisis realizado por Davidson *et al.* (2011) se encontró que las exóticas tendían a tener una respuesta más plástica que las nativas a condiciones de mayor disponibilidad de recursos, en tanto que las nativas respondían mejor ante escasez de recursos.

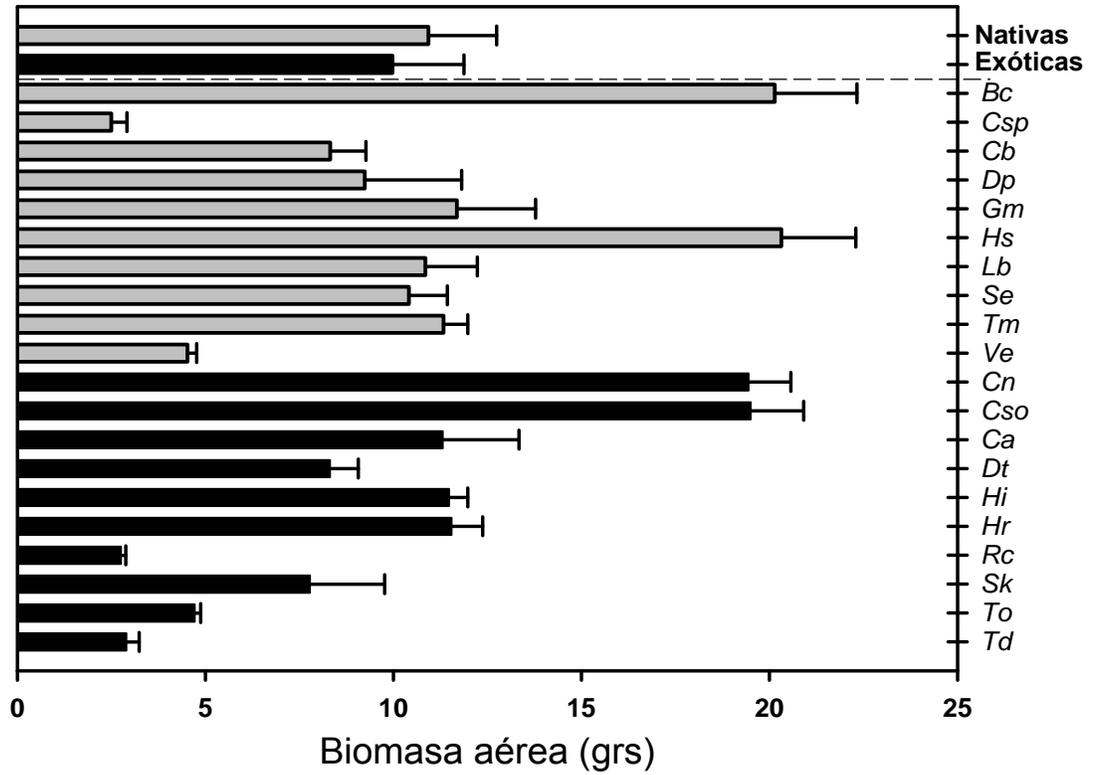


Figura 4.7: Biomasa aérea en ruderales exóticas y nativas por grupo y especies. Los datos graficados corresponden a la media + 1 error estándar.

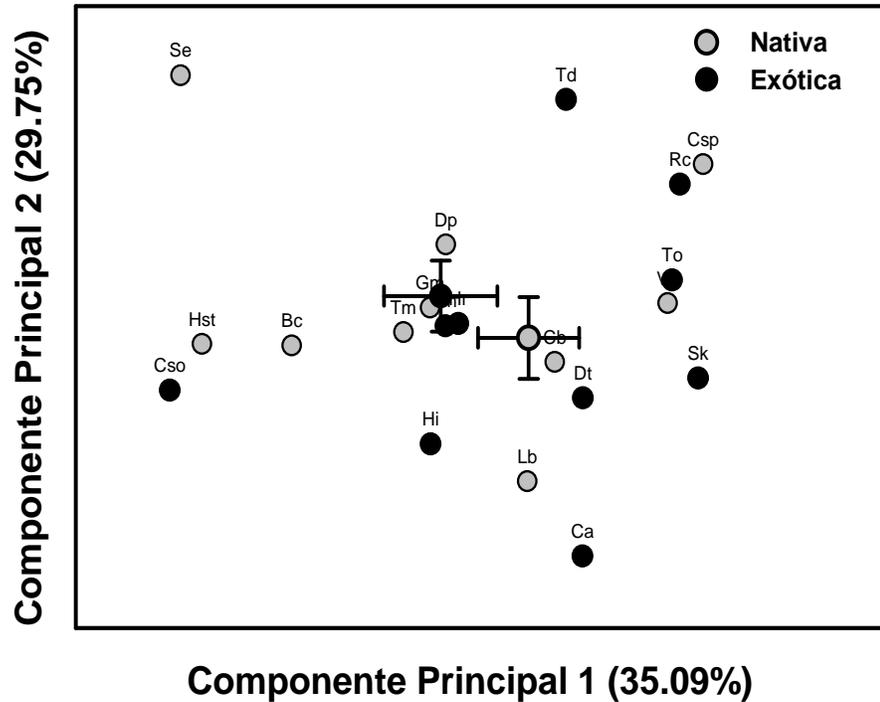


Figura 4.8: Resultado de análisis de Componentes Principales de rasgos de historia de vida en exóticas y nativas. La componente principal estuvo correlacionada negativamente con tiempo a la primera floración, duración de la estación de crecimiento, biomasa aérea y tasa relativa de crecimiento. La componente principal 2 estuvo correlacionada positivamente con peso de semilla y tasa de crecimiento relativa. Los datos graficados representan la distribución de los valores de ordenación para todas las especies (símbolos más pequeños) y centroide ± 1 error estándar (símbolos más grandes) de exóticas y nativas. Las abreviaturas son igual a las de la Fig. 4.1.

Dado que la dominancia en una comunidad está determinada por diferencias en desempeño, estudiar rasgos de vida en un contexto comunitario (Pearson *et al.* 2012) y en distintas condiciones ambientales (Leishman *et al.* 2010) quizás provea información clarificadora en este sistema. Algo que también podría incidir es la habilidad de dispersión en uno y otro grupo (Seabloom *et al.* 2003, MacDougall y Turkington 2005) factor que se ha encontrado puede limitar diferencialmente a exóticas y nativas. Dado que la estrategia o característica del invasor exitoso depende del tipo y frecuencia de los recursos limitantes, régimen de disturbios y presión de propágulo (Alpert *et al.* 2000, Funk 2013), aún es mucho lo que resta por investigar sobre los rasgos que podrían incidir en la dominancia que manifiestan las exóticas en ciertos disturbios del bosque de caldén. No sólo resta dilucidar en qué rasgos difieren exóticas y nativas, sino también cómo incide eso en diferencias en desempeño (Kraft *et al.* 2015). Indagar estas cuestiones en este sistema podría ayudar a mejorar el entendimiento de la dinámica de la comunidad ruderal en ambientes disturbados.

4.5 Conclusión

Los rasgos de historia de vida aquí evaluados no difirieron entre ruderales exóticas y nativas. Los resultados sugieren que los disturbios en este sistema son un importante filtro ambiental y ayudan a explicar la coexistencia de ruderales exóticas y nativas registradas a campo. Sin embargo, aún resta determinar qué explica la dominancia de uno y otro grupo en ciertos disturbios. Que el desempeño de estos dos grupos sea contexto dependiente tiene implicancias teóricas y prácticas importantes. En lo teórico, estos hallazgos podrían contribuir a explicar la abundancia y coexistencia que se observa a escala paisaje de las especies aquí estudiadas. En lo práctico, que exóticas y nativas no sean inherentemente distintas implica que es factible implementar planes de manejos para reducir las condiciones que favorecen el desempeño de las exóticas por sobre el de las nativas (Daehler 2003).

Capítulo V

Ruderales exóticas *versus* ruderales nativas: respuesta a disturbios, retroalimentaciones planta-suelo y rasgos de historia de vida. Discusión General

Entender cómo las especies exóticas se establecen y/o dominan en comunidades locales es una pregunta central en ecología de invasiones (MacDougall *et al.* 2009). El marco teórico de coexistencia sugiere que el establecimiento de exóticas en la comunidad local ocurre a través de diferencias de nicho o a través de diferencias que favorecen el desempeño. Debido a que las diferencias de nicho conducen a la coexistencia con las nativas y las diferencias en desempeño llevan a la exclusión competitiva de aquellas, el resultado final de las invasiones biológicas depende de la fuerza relativa de estos dos tipos de diferencias (MacDougall *et al.* 2009). En esta tesis se exploraron factores que pueden incidir en ambos tipos de diferencias, específicamente la respuesta de exóticas y nativas a distintos tipos de disturbio, retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos, y rasgos de historia de vida en un sistema con una riqueza alta de especies ruderales (Cano *et al.* 1980, Prieto 2000, Troiani y Steibel 2008), el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) en la provincia de La Pampa. Con el objetivo de evaluar la respuesta de ruderales exóticas y nativas luego de ocurrido un disturbio, se realizaron muestreos de vegetación en sitios que evidenciaran la ocurrencia de pastoreo, fuego o mantenimiento de picadas y banquinas. En tanto que para evaluar la importancia de las retroalimentaciones planta-suelo y efectos competitivos en ruderales exóticas y nativas se condujo un experimento de invernáculo en el que se hizo crecer plantas solas y en competencia en suelo conspecífico y en suelo heterospecífico. Por último, para indagar si había diferencias en rasgos de vida en ruderales exóticas y nativas, también se realizó un experimento de invernáculo en el cual se comparó el peso de las semillas, el tiempo y porcentaje de emergencia, la tasa de crecimiento, esfuerzo reproductivo, duración de la estación de crecimiento y la acumulación de biomasa aérea de las especies bajo estudio. En general, en esta tesis se encontró que ruderales exóticas y ruderales nativas coexisten en el caldenal.

El objetivo que buscó evaluar la respuesta de especies ruderales exóticas y nativas al disturbio, resaltó la importancia del tipo de disturbio en esa respuesta. Así, las exóticas exhibieron dominancia en ambientes disturbados por mantenimiento de picadas y

banquinas, en tanto que las nativas dominaron en sitios quemados. En sitios pastoreados no hubo una clara dominancia de uno de los dos grupos. Es probable que mecanismos subyacentes tales como resistencia biótica, presión de propágulo, disponibilidad de recursos y características intrínsecas del tipo de disturbio incidan en los resultados aquí hallados. En lo que respecta a hipótesis 2, en esta tesis no se encontró evidencia a favor de que las interacciones que las especies ruderales establecen con el suelo afectan de manera diferencial a especies exóticas *vs.* nativas. Los resultados muestran que las retroalimentaciones planta-suelo y las interacciones planta-planta no le confieren una ventaja a las exóticas por sobre las nativas, lo que podría estar contribuyendo a la coexistencia de estos dos grupos en el bosque de caldén (Capítulo III, Chiuffo *et al.* 2015). En tanto que la ausencia de una clara asociación entre retroalimentación planta-suelo y abundancia de plantas en el campo sugiere que otros factores ejercen un mayor control sobre el ensamble de las comunidades ruderales de nativas y exóticas en este sistema (Levine *et al.* 2006, Kulmatiski *et al.* 2011, Reinhart 2012, Harnden *et al.* 2013). Tampoco se encontró evidencia para aceptar la hipótesis 3, que postula que las ruderales exóticas poseen rasgos de historia de vida distintos a las ruderales nativas que les permite excluir a las nativas. Este resultado también podría explicar parcialmente la coexistencia de estas especies en el sistema y destaca la importancia del disturbio *per se* como filtro ambiental. Los resultados sugieren que en este sistema el tipo de disturbio, en particular la ocurrencia de disturbios de mayor intensidad tales como mantenimiento de picadas y caminos, es más importante para el éxito de ruderales exóticas que los rasgos de vida y las retroalimentaciones planta-suelo que aquí se evaluaron. Alternativamente, la interacción de ambos factores podría explicar el éxito de las exóticas en este tipo de disturbio. Este hallazgo sugiere que el éxito de las exóticas es contexto dependiente, por lo que aún resta comprender qué factores ambientales y características de las especies ruderales interactúan para explicar los resultados aquí hallados.

Dada la importancia del disturbio como facilitador del establecimiento de especies exóticas (Baker 1974, Mack *et al.* 2000) varios trabajos han abordado el rol del disturbio en la invasión (D'Antonio *et al.* 1999, Moles *et al.* 2012, Jauni *et al.* 2015). Los resultados aquí obtenidos contradicen parcialmente a los obtenidos por Moles *et al.* (2012) en los que se encontró que ni el disturbio *per se*, ni cambios en la frecuencia de los disturbios explicaron la cobertura y riqueza de especies exóticas. Si se considera la importancia del tipo de disturbio en el proceso de invasión que se encontró en el presente estudio, es probable que la explicación a esa diferencia resida en los tipos de disturbios incluidos en uno y otro trabajo. En Moles *et al.* (2012) se incluyeron fuegos, pastoreos, caída de árboles, inundaciones y siega, pero no se incluyeron disturbios en los que aquí se encontró una clara supremacía de las exóticas por sobre las nativas tales como mantenimiento de picadas y banquetas, por lo que ciertas características inherentes a la identidad del disturbio pueden haber influido en los resultados obtenidos por Moles *et al.* (2012). En tanto que los

hallazgos del presente trabajo apoyan parcialmente a los obtenidos en un reciente meta-análisis realizado por Jauni *et al.* (2015). Estos autores encontraron que la abundancia y diversidad de especies exóticas es superior en ambientes disturbados, en tanto que este patrón no se observa en las especies nativas pero no se detalla la estrategia de las especies que se incluyeron en el estudio. Si bien ellos contemplaron la importancia del tipo de disturbio y hay concordancia en la conclusión de que el disturbio facilita el establecimiento de especies exóticas, aquí se encontró que esa aseveración no es generalizable a todos los disturbios sino que está supeditada a la ocurrencia de disturbios particulares.

Los resultados aquí hallados pueden quizás interpretarse como evidencia de mecanismos ligados a la historia evolutiva de estas especies (Lambrinos 2004). Una de las posibles explicaciones acerca de la dominancia de las ruderales exóticas en ambientes disturbados sostiene que las exóticas están adaptadas a disturbios que son novedosos para las nativas (Baker 1974, Mack *et al.* 2000, Shea y Chesson 2002). De acuerdo a esta hipótesis, las plantas ruderales originadas en regiones con una historia evolutiva de disturbios antrópicos superarían a las ruderales nativas en regiones donde esta historia evolutiva es más corta o inexistente (Alpert *et al.* 2000). Los resultados de este trabajo podrían interpretarse como aporte empírico a esta hipótesis. Es decir, en este contexto la dominancia de las nativas en sitios quemados puede deberse a que están adaptadas a ese tipo de disturbio, en tanto que las exóticas dominaron en sitios que fueron afectados por disturbios más intensos, tales como mantenimiento de picadas y banquinas porque han evolucionado en su rango nativo en ambientes sujetos a similares intensidades y frecuencia de disturbios. Si bien interesante y plausible, resulta difícil diseñar un experimento crucial (Platt 1964) que permita evaluar esta idea y discernir los distintos mecanismos que puedan estar incidiendo en el patrón aquí registrado, y así considerar cuestiones evolutivas como factor explicativo de lo registrado a campo.

La respuesta contexto dependiente de las ruderales sugiere que las condiciones ambientales no son constantes en todos los disturbios. A su vez, que en un tipo de disturbio dominen las ruderales exóticas y que en otro tipo dominen las ruderales nativas, es indicativo que nativas y exóticas difieren en ciertos rasgos (MacDougall *et al.* 2009). Futuras investigaciones debiesen evaluar la disponibilidad de recursos en los distintos tipos de disturbio, así como resistencia biótica y presión de propágulo. Es probable que la magnitud de cambio en las condiciones ambientales difiera según el tipo de disturbio y que, por ejemplo, el nivel de disponibilidad de recursos varíe y que eso, a su vez, afecte diferencialmente a nativas y exóticas. La presión de propágulo quizás también cambie según el tipo de disturbio debido y que, por ejemplo, especies asociadas a disturbios antrópicos tengan una mayor probabilidad de ser dispersadas (D'Antonio *et al.* 1999). Otra opción es que quizás la heterogeneidad espacial, al reducir la superposición de nicho (Adler

et al. 2013), favorezca el establecimiento de unas especies en un disturbio y a otras en otro tipo de disturbio, es decir que quizás las diferencias en respuesta estén vinculadas a diferencias de nicho (Chesson 2000). Para aportar evidencia empírica a esta idea habría que evaluar la tasa de crecimiento de exóticas y nativas en cada tipo de disturbio en ausencia de competencia (Adler *et al.* 2013). Por último para entender mejor lo que ocurre en pastoreo sería adecuado, por un lado, aumentar la intensidad de muestreo y por otro evaluar el efecto del disturbio contemplando descriptores del régimen de disturbios tales como intensidad y frecuencia (White y Pickett 1985) que permitan controlar la variabilidad dentro de un mismo disturbio. Se ha encontrado que la intensidad de pastoreo afecta la abundancia y rasgos de las comunidades vegetales (Díaz *et al.* 1992) por lo que incluir esta variable quizás permita obtener patrones más claros o consistentes en este tipo de disturbio.

Que exóticas y nativas no posean diferencias en retroalimentaciones planta-suelo en pastizales pastoreados y en ciertos rasgos de vida asociados a la estrategia ruderal contribuye a explicar la coexistencia y abundancia de estas especies a escala paisaje, pero no explica por qué las exóticas dominan en ciertos disturbios y las nativas en otros. La similitud en los rasgos de vida de ruderales exóticas y nativas y diferencias en dominancia según tipo de disturbio podrían representar un continuo dentro de la estrategia ruderal (Caplan y Yeakley 2013), con especies exitosas en sitios quemados ubicadas en un lugar de ese continuo y las especies exitosas en banquina en otro. A futuro se debiese explorar en estos grupos de especies, rasgos de vida asociados a la captura y uso de recursos (Tecco *et al.* 2010, Caplan y Yeakley 2013), plasticidad (Davidson *et al.* 2011) y rasgos que puedan tener relevancia funcional en la respuesta al disturbio de la vegetación herbácea (Díaz *et al.* 1999, McIntyre *et al.* 1999, Pérez-Hargundeguy *et al.* 2013). Así como también la importancia de las retroalimentaciones planta-suelo en otros tipos de disturbios en los que hay una clara dominancia de uno u otro grupo, rasgos de vida en un contexto comunitario (Pearson *et al.* 2012) y en niveles variables de recursos ya que se ha encontrado que alta disponibilidad de recursos puede favorecer a las exóticas (Alpert *et al.* 2000, Caplan y Yeakley 2013, Jauni *et al.* 2015). En conjunto los hallazgos de esta tesis pueden ser de utilidad para generar hipótesis y guiar investigaciones más específicas sobre los mecanismos de invasión y coexistencia de ruderales exóticas y nativas en el caldenal.

En resumen los resultados de esta tesis, como un primer abordaje al estudio de la coexistencia en comunidades ruderales contribuyen en lo teórico a:

- 1) Echar luz sobre la respuesta de ruderales exóticas y nativas a distintos tipos de disturbio en el bosque de caldén, resaltando la importancia del disturbio en esa respuesta y por ende en el proceso de invasión (capítulo II).
- 2) Identificar mecanismos que podrían estar contribuyendo a la coexistencia de ruderales exóticas y nativas en el bosque de caldén (capítulo III y IV).

En tanto que en lo práctico:

- 1) Brindar información respecto a qué disturbios fomentan el establecimiento de exóticas.
- 2) Al mostrar que exóticas y nativas no son inherentemente distintas, y que la dominancia de uno u otro grupo depende del contexto, esta tesis sugiere que es factible implementar manejos con el objeto de reducir aquellas prácticas que favorecen la dominancia de las exóticas por sobre las nativas (Daehler 2003).

Referencias

- Adler, P. B., J. HilleRisLambers y J.M. Levine. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10:95-104.
- Adler, P., A. Fajardo, A. Kleinhesselink y N. J. B. Kraft. 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16:1294-1306.
- Agrawal, A. y P. M. Kotanen. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6:712-715.
- Agrawal, A.A., P. M. Kotanen, C. S. Mitchell, A. G. Power, W. Godsoe y J. N. Klironomos. 2005. Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above and belowground enemies. *Ecology* 86:2979–2989.
- Alonso, F. A. 2009. Incorporación productiva y expansión económica en La Pampa. *Huellas* 13:204-236.
- Alpert, P., E. Bone y C. Holzappel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3:52-66.
- Andonian, K. y J. L. Hierro. 2011. Species interactions contribute to the success of a global invasive weed. *Biological Invasions* 13:2957–2965.
- Andonian K., J. L. Hierro, L. Khetsuriani, P. Becerra, D. Villarreal, G. Janoian, L. R. Fox y R. M. Callaway. 2011. Range-expanding populations of a globally introduced weed experience negative plant–soil feedbacks. *PLoS One* 6(5):e20117.
- Andonian, K., J. L. Hierro, L. Khetsuriani, P. Becerra, G. Janoian, D. Villarreal, L. Cavieres, L. R. Fox, R. M. Callaway. 2012. Geographic mosaics of plant-soil microbe interactions in a global plant invasion. *Journal of Biogeography* 39:600-608.
- Annapurna, D, T. S. Rathore y G. Joshi. 2004. Effect of container type and size on the growth and quality of seedlings of Indian sandalwood (*Santalum album* L.). *Australian Forestry* 67:82–87.
- Armas, C., R. Ordiales y F. I. Pugnaire. 2004. Measuring plant Interactions: a new comparative index. *Ecology* 85:2682-2686.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and systematic* 5:1-24.
- Bever, J.D. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology* 75:1965-1977.
- Bever, J. D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* 157:465-473.

- Bever, J. D., I. A. Dickie, E. Facelli, J. M. Facelli, J. Klironomos, M. Moora, M. Rillig, W. D. Stock, M. Tibbet y M. Zobel. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 25:468-478.
- Bever, J. D., K. M. Westover y J. Antonovics. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561-573.
- Blaney, C. S. y P. M. Kotanen. 2001. Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *Journal of Applied Ecology* 38:1104-1113.
- Brinkman E. P., W. H. van der Putten, E.J. Bakker y K. J. F. Verhoeven. 2010. Plant-soil feedback: experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology* 98:1063-1073.
- Bóo, R. M. 1990. Algunos aspectos a considerar en el empleo del fuego. *Revista de la Facultad de Agronomía* 15:63-80.
- Cabrera A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. Primera reimpresión. Acme, Buenos Aires.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht.
- Callaway, R. M., G. C. Thelen, A. Rodriguez A. y W. E. Holben. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427:731-733.
- Callaway, R.M., Z. Kikvidze y D. Kikodze. 2000. Facilitation by unpalatable weed may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89:275-282.
- Cano, E., B. Fernández y M. A. Montes. 1980. Inventario integrado de los Recursos Naturales de la provincia de La Pampa. UNLPam, Gobierno de la provincia de La Pampa e INTA. Buenos Aires.
- Cano, E., H. D. Estelrich y H. Holgado. 1985. Acción del fuego en los estratos gramíneos y arbustivos de un bosque de caldén. *Revista de la Facultad de Agronomía* 1: 81-95.
- Caplan, J. S. y J. A. Yeakley. 2013. Functional morphology underlies performance differences among invasive and non-invasive ruderal *Rubus* species. *Oecologia* 173:363-374.
- Carvalho, L. M., P. M. Antunes, M. A. Martins-Loucao y J. N. Klironomos. 2010. Disturbance influences the outcome of plant–soil biota interactions in the invasive *Acacia longifolia* and in native species. *Oikos* 119:1172-1180.
- Casper, B.B. y J. P. Castelli. 2007. Evaluating plant–soil feedback together with competition in a serpentine grassland. *Ecology Letters* 10:394-400.
- Catford, J. A., C. C. Daehler, H. T. Murphy, A. W. Sheppard, B. D. Hardesty, D. A. Westcott, M. Rejmánek, P. J. Bellingham, J. Pergl, C. C. Horvitz y P. E. Hulme. 2012. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 231-241.

- Cavieres, L. y E. Badano. 2009. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology* 97:1181-1191.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31:343-366.
- Chiuffo, M. 2009. Efecto de las picadas y caminos en la invasion de especies herbáceas en la reserva provincial ParqueLuro. Tesina de grado, Universidad Nacional de La Pampa, SantaRosa, Argentina.
- Chiuffo, M. C., A. S. MacDougall y J. L. Hierro. 2015. Native and non-native ruderals experience similar plant-soil feedbacks and neighbor effects in a system where they coexist. *Oecologia* 179:843-852.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cook, R. D. 1977. Detection of influential observations in linear regression. *Technometrics* 19:15-18.
- Crawley, M. J. 1987. What makes a community invasible? Páginas. 429-453 *en* A. J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards editores. *Colonization, succession, and stability*. Blackwell, Oxford.
- Crawley, M. J. 2005. *Statistics: an introduction using R*. Wiley, New York.
- Daehler, C. C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 183-211.
- Darwin, C. 1859. *On the origins of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. Oxford University Press, London.
- Davidson, A. M., M. Jennions y A. B. Nicotra. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14:419-431.
- D'Antonio, C. M., T. L. Dudley, y M. Mack. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. Páginas 413-452 *en* L. R. Walker editor. *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Díaz, S., A. Acosta y M. Cabido. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3:689-696.
- Díaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Martínez Carretero y J. Aranibar. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10:651-660.
- Diez, J. M., I. Dickie, G. Edwards, P. E. Hulme, J. J. Sullivan, R. P. Duncan. 2010. Negative soil feedbacks accumulate over time for non-native plant species. *Ecology Letters* 13:803-809.

- Drenovsky, R.E., C. E. Martin, M. R. Falasco y J. J. James. 2008. Variation in resource acquisition and utilization traits between native and invasive perennial forbs. *American Journal of Botany* 95:681-687.
- Dukes, J. S. 2002. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications* 12:602-617.
- Dussart, E. G., C. C. Chirino, E. A. Morici y R. H. Peinetti. 2011. Reconstrucción del paisaje del caldenal pampeano en los últimos 250 años. *Quebracho* 19:54-65.
- Dussart, E., A. Medina y S. Bogino. 2015. Dendroecología en la pampa Argentina: investigaciones actuales, pasadas y futuros desafíos. *Ecosistemas* 24:51-59.
- Dussart, E., P. Lerner y R. Peinetti. 1998. Long term dynamics of 2 populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *Journal of Range Management* 51:685-691.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit y K. Elgersma. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources* 30:75-115.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- Engelkes, T., E. Morriën, K. J. F. Verhoeven, T. M. Bezemer, A. Biere, J. A. Harvey, L. M. McIntyre, W. L. M. Tamis y W. H. van der Putten. 2008. Successful range-expanding plants experience less above-ground and below-ground enemy impact. *Nature* 456:946-948.
- Escudero, A. y F. Valladares. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia*. doi 10.1007/s00442-016-3578-5.
- Estelrich H. D., B. Fernández, E. F. Morici y C. C. Chirino. 2005. Persistencia de los cambios provocados por los fuegos controlados en diferentes estructuras del bosque de caldén (*Prosopis caldenia* burk.). *Revista de la Facultad de Agronomía* 16:23-30.
- Eppinga, M.B., M. Rietkerk, S. C. Dekker y P. C. De Ruiter. 2006. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain a exotic plant invasions. *Oikos* 114:168-176.
- Funk, J. L. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* 1:1-17.
- Godoy, O., D. M. Richardson, F. Valladares y P. Castro-Díez. 2009. Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of Botany* 103:485-494.
- Godoy, O y J. M. Levine. 2014. Phenology effects on invasion success: insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology* 95:726-736.
- González-Roglich, M, J. J. Swenson, E. G. Jobbágy y R. B. Jackson. 2014. Shifting carbon pools along a plant cover gradient in woody encroached savannas of central Argentina. *Forest Ecology and Management* 331:71-78.
- González-Roglich, M, J. J. Swenson, D. Villarreal, E. G. Jobbágy y R. B. Jackson. 2015. Woody plant-cover dynamics in Argentine savannas from the 1880s to 2000s: the interplay of encroachment and agriculture conversion at varying scales. *Ecosystems* 3:481-492.

- González-Roglich, M., D. Villarreal y M. G. Castro. 2012. Evaluación de la efectividad de la Reserva Parque Luro como herramienta de conservación del Caldenal pampeano: cambios en la cobertura vegetal a nivel de paisaje entre 1960 y 2004. *Ecología Austral* 22:11-21.
- Gray, A. 1879. The predominance and pertinacity of weeds. *American Journal of Science and Arts* 118:161-167.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26-31.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 982:1169-1194.
- Grime, J. P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd edition. John Wiley & Sons, LTD.
- Grman, E. y K. N. Suding. 2010. Within-year soil legacies contribute to strong priority effects of exotics on native California grassland communities. *Restoration Ecology* 18:664-670.
- Gorondi, A. Z. 1990. La reintroducción del fuego en el ecosistema bosque de caldén. *Revista de la Facultad de Agronomía* 5:149-154.
- Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel y M. Zobel. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87:111-127.
- van Grunsven, R. H. A., W. H. van der Putten, T. M. Bezemer, W. L. M. Tamis, F. Berendse y E. M. Veenendaal. 2007. Reduced plant–soil feedback of plant species expanding their range as compared to natives. *Journal of Ecology* 95:1050-1057.
- Harnden, J., A. S. MacDougall y B. A. Sikes. 2013. Field-based effects of allelopathy in invaded tallgrass prairie. *Botany* 89:227-234.
- Harrison, S., C. Hon y S. Ratay. 2002. Distribution of exotics plants along roads in a peninsular reserve. *Biological Invasions* 4:425-430.
- Hawkes, C. V. 2007. Are invaders moving targets? The generality and persistence of advantages in size, reproduction, and enemy release in invasive plant species with time since introduction. *The American Naturalist* 170:832-843.
- Heberling, J. M. y J. D. Fridley. 2013. Resource-use strategies of native and invasive plants in Eastern North American forests. *New Phytologist* 200:523-533.
- Hierro, J. L. y M. C. Cock. 2013. Herbivore-mediated facilitation alters composition and increases richness and diversity in ruderal communities. *Plant Ecology* 214:1287-1297.
- Hierro, J. L., Ö. Eren, L. Khetsuriani, A. Diaconu, K. Török, D. Montesinos, K. Andonian, D. Kikodze, L. Janoian, D. Villarreal, M. E. Estanga-Mollica y R. M. Callaway. 2009. Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos* 118:529-538.

- Hierro, J. L., C. J. Lortie, D. Villarreal, M. E. Estanga-Mollica y R. M. Callaway. 2011. Resistance to *Centaurea solstitialis* invasión from annual and perennial grasses in California and Argentina. *Biological Invasions* 13:2249-2259.
- Hierro, J. L., J. L. Maron y R. M. Callaway. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93:5-15.
- Hierro, J. L., D. Villarreal, Ö. Eren, J. Graham y R. M. Callaway. 2006. Disturbance facilitates invasions: the effects are stronger abroad than at home. *The American Naturalist* 168:144-156.
- Hill, M. O. 1979. DECORANA, a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging—Cornell Univ., Ithaca, NY.
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W.S. Harpole, J.M. Levine, y M. M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227-248.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa. Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145–159.
- Inderjit y W. H. van der Putten. 2010. Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 25:512-519.
- Jauni, M., S. Gripenberg y S. Ramula. 2015. Non native plant species benefit from disturbance: a meta-analysis. *Oikos* 124:122-129.
- Kalwijk, J. M., S. J. Milton y M. A. McGeoch. 2008. Road verges as invasion corridors? A spatial hierarchical test in an arid ecosystem. *Landscape Ecology* 23:439-451.
- Kardol P, T. M. Bezemer y W. H. van der Putten. 2006. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9:1080-1088.
- Keane, R. M., M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17:164-170.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and responses rules—two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- van Kleunen, M., E. Weber y M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13:235-245.
- Klironomos, J. K. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417:67-70.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, J. R. Stevens y S. M. Cobbold. 2008. Plant–soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11:980-992.
- Kulmatiski, A., J. Heavilin y K. H. Beard. 2011. Testing predictions of a three-species plant–soil feedback model. *Journal of Ecology* 99:542-550.
- Kraft, N. B., O. Godoy y J. M. Levine. 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:797-802.

- Lake, J. y M. R. Leishman. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117:215-226.
- Lambrinos, J. G. 2004. How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology* 85:2061-2070.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg y T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12:474-478.
- Leishman, M. R., V.P. Thomson y J. Cooke. 2010. Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology* 98:28-42.
- Leffler, A. J., J. J. James, T. A. Monaco y R. L. Sheley. 2014. A new perspective on trait differences between native and invasive exotic plants. *Ecology* 95:298-305.
- Levine, J. M., P. B. Adler y S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975-989.
- Levine, J. M. y J. HilleRisLambers. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461:254-257.
- Levine, J. M., E. Pachepsky, B. E. Kendall, S. G. Yelenik y J. HilleRisLambers. 2006. Plant–soil feedbacks and invasive spread. *Ecology Letters* 9:1005-1014.
- Lloret, F., E.G. de la Riva, I. M. Pérez-Ramos, T. Marañón, S. Saura-Mas, R. Díaz-Delgado y R. Villar. 2016. Climatic events inducing die-off in Mediterranean shrublands: are species' responses related to their functional traits? *Oecologia*. doi:10.1007/s00442-016-3550-4.
- Looman, J. y J. B. Campbell. 1960. Adaptation of Sørensen's K (1948) for estimating unit affinities in prairie vegetation. *Ecology* 41:410-416.
- MacDougall, A. S., B. Gilbert, y J. M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.
- MacDougall, A.S., M. C. Rillig y J. N. Klironomos. 2011. Weak conspecific feedbacks and exotic dominance in a species-rich savanna. *Proceedings of the Royal Society B* 278:2939-2945.
- MacDougall, A. S. y R. Turkington. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86:42-55.
- Mack, R., D. Simberloff, M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* 5:1-20.
- Mackey, J. M. L. Y A. M. Neal. 1993. Harvesting, recording, weight, area and length. Páginas 24-25 en Hendrey GAF, Grime JP editors. *Methods in comparative ecology*. Chapman & Hall, London.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Mangan, S. C., S. A. Schnitzer, E. A. Herre, K. M. L. Mack, M. C. Valencia, E. I. Sanchez y J. D. Bever. 2010. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* 466:752-756.
- McCune, B. y J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, USA (www.pcord.com).
- McCune, B. y M. J. Mefford. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6.0.
- McIntyre, S., S. Lavorel, J. Landsberg y T.D.A. Forbes. 1999. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10:621-630.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher y M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 4:178-185.
- Medina, A. A. 2007. Reconstrucción de los regímenes de fuego en un bosque de *Prosopis caldenia*, provincia de La Pampa, Argentina. *Bosque* 28:234-240.
- Meiners, S. J. 2007. Native and exotic plant species exhibit similar population dynamics during succession. *Ecology* 88:1098-1104.
- Meisner, A., G. B. de Deyn, W. de Boer y W. H. van der Putten. 2013. Soil biotic legacy effects of extreme weather events influence plant invasiveness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:9835-9838.
- Mekki, M. 2007. Biology, distribution and impacts of silverleaf nightshade (*Solanum elaeagnifolium* Cav.). *Bulletin EPPO* 47:114-118.
- Mitchell, C.E. y A. G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421:625-627.
- Moles, A. T., H. Flores-Moreno, S. P. Bonser, D. I. Warton, A. Helm, L. Warman, D. J. Eldridge, E. Jurado, F. A. Hemmings, P. B. Reich, J. Cavender-Bares, E. W. Seabloom, M. M. Mayfield, D. Sheil, J. C. Djietror, P. L. Peri, L. Enrico, M. R. Cabido, S. A. Setterfield, C. E. R. Lehmann y F. J. Thomson. 2012. Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology* 100:116-127.
- Morici, E. 2011. Salvemos el bosque de Caldén. Informe especial. *Contexto Universitario* 5:6-8.
- Morici E., V. Doménech-Garcia, G. Gómez-Castro, A. Kin, A. Saenz y C. Rabotnkof. 2009. Diferencias estructurales entre parches de pastizal del caldenal y su influencia sobre el banco de semillas en la provincia de La Pampa, Argentina. *Agrociencia* 43:529-537.
- Morici, E., R. Ernst, A. Kin, D. Estelrich, M. Mazzola y S. Poey. 2003. Efecto del pastoreo en un pastizal semiárido de Argentina según la distancia a la aguada. *Archivos de Zootecnia* 52:59-66.
- Niu, H., W. Liu, F. Wan y B. Liu. 2007. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant Soil* 294:73-85.

- Ordóñez A., I. J. Wright y H. Olff. 2010. Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology* 24:1353-1361.
- Ordóñez, A. y H. Olff. 2013. Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography* 22:648-658.
- Parepa, M., U. Schaffner y O. Bossdorf. 2013. Help from underground: soil biota facilitate knotweed invasion. *Ecosphere* 4:1-11.
- Pauchard, A. y P. B. Alaback. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology* 18:238-248.
- Pauchard, A. y P. B. Alaback. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223:327-335.
- Pearson, D. E., Y. K. Ortega y S. J. Sears. 2012. Darwin's naturalization hypothesis up-close: Intermountain grassland invaders differ morphologically and phenologically from native community dominants. *Biological Invasions* 14:901-913.
- Pearson, D. E., J. L. Hierro, M. Chiuffo y D. Villarreal. 2014a. Rodent seed predation provides strong biotic resistance to exotic plant invasion. *Biological Invasions* 16:1185-1196.
- Pearson, D. E., N. S. Icasatti, J. L. Hierro y B. J. Bird. 2014b. Are local filters blind to provenance? Ant seed predation suppresses exotic plants more than natives. *PLoS One* 9(8):e103824.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneeklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J.G. Pausas, A. C. De Vos, N. Buchman, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. Van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino y J. H. C. Cornelissen. 2013. New Handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Perkins, L. B. y R. S. Nowak. 2012. Soil conditioning and plant-soil feedbacks affect competitive relationships between native and invasive grasses. *Plant Ecology* 213: 1337-1344.
- Perkins, L. B. y R. S. Nowak. 2013. Native and non-native grasses generate common types of plant-soil feedbacks by altering soil nutrients and microbial communities. *Oikos* 122: 199-208.
- Petermann, J., A. J. F. Fergus, L. A. Turnbull y B. Schmidt. 2008. Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology* 89: 2399-2406.
- Platt, J. R. 1964. Strong inference. *Science* 146: 347-353.

- Prieto, A. R. 2000. Vegetational history of the Late glacial-Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 167-188.
- Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Segunda Etapa. Inventario de Campo en la región espinal. Distritos Caldén y Ñandubay. 2006.
- Pringle, A., J. D. Bever, M. Gardes, J. L. Parrent, M.C. Rillig y J. N. Klironomos. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:699-715.
- Quinn, G. y M. Keough. 2001. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.
- Raison, R. J. 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Plant and Soil* 51:73-108.
- Reinhart, K. O. 2012. The organization of plant communities: negative plant–soil feedbacks and semiarid grasslands. *Ecology* 93:2377-2385.
- Reinhart, K. O. y R. M. Callaway. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170:445-457.
- Roberto, Z. E., E. Frasier, P. Goyeneche, F. González y E. Adema. 2008. Evolución de la carga animal en la provincia de La Pampa (Período 2000-2008). *Publicación Técnica N° 74*: 2-25. Ediciones INTA.
- Rúgolo de Agrasar, Z. E., P. E. Steibel y H. O. Troiani. 2005. *Manual ilustrado de las gramíneas de la provincia de La Pampa*. UNLPam-UNRC, Santa Rosa.
- Seabloom, E. W., W. S. Harpole, O.J. Reichman y D. Tilman. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 23:13384-13389.
- Shannon, S., S. L. Flory y H. Reynolds. 2010. Competitive context alters plant–soil feedback in an experimental woodland community. *Oecologia* 169:235-243.
- Shea, K. y P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:170-176.
- Sørensen, T.A. 1948. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Skrifter. Bind V. Nr. 4. I. Kommission Hos Ejnar Munksgaard. Kobenhavn*.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Suazo, A. A., J. E. Spencer, E. C. Engel y S. Abella. 2012. Response of native and non-native Mojave Desert winter annuals to soil disturbance and water additions. *Biological Invasions* 14:215-227.
- Suding, K. N., W. S. Harpole, T. Fukami, A. Kulmatiski, A. S. MacDougall, C. Stein y W. H. van der Putten. 2013. Consequences of plant–soil feedbacks in invasion. *Journal of Ecology* 101:298-308.

- Tecco, P. A., S. Díaz, M. Cabido y C. Urcelay. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology* 98:17–27.
- Tizón, F. R., D. V. Peláez y O. R. Elía. 2010. The influence of controlled fires on a plant community in the south of the Caldenal, and its relationship with a regional state and transition model. *International Journal of Experimental Botany* 79:141-146.
- Thompson, J. D. 1991. The biology of an invasive plant. *BioScience* 41:393-401.
- Thompson, K., J. G. Hodgson, J. P. Grime y M. J. W. Burke. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* 89:1054-1060.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs* 57:189-214.
- Troiani, H. y P. Steibel. 2008. Reconocimiento de malezas: Región subhúmeda y semiárida pampeana. Universidad Nacional de La Pampa, Colegio de Ingenieros Agrónomos de La Pampa, Santa Rosa.
- Tscheulin, T., T. Petanidou, S. G. Potts y J. Settele. 2009. The impact of *Solanum elaeagnifolium*, an invasive plant in the Mediterranean, on the flower visitation and seed set of the native co-flowering species *Glaucium flavum*. *Plant Ecology* 205:77-85.
- Turnbull, L. A., C. D. Philipson, D. W. Purves, R. L. Atkinson, J. Cunniff, A. Goodenough, Y. Hautier, J. Houghton, T. R. Marthews, C. P. Osborne, C. Paul-Victor, K. E. Rose, P. Saner, S. H. Taylor, F. I. Woodward, A. Hector y M. Rees. 2012. Plant growth rates and seed size: a re-evaluation. *Ecology* 93:1283-1289.
- Valladares F., C. C. Bastias, O. Godoy, E. Granda y A. Escudero. 2015. Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science* 6: 866.
- Van der Putten, W. H., R. D. Bardgett, J. D. Bever, M. Bezemer, B. B. Casper, T. Fukami, P. Kardol, J. N. Klironomos, A. Kulmatiski, J. A. Schweitzer, K. N. Suding, T. F. J. van der Voorde y D. A. Wardle. 2013. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology* 101:265–276.
- Van der Putten, W. H. y B. A. M. Peters. 1997. How soil-borne pathogens may affect plant competition. *Ecology* 78:1785-1795.
- Veen, G. F., S. de Vries, E. S. Bakker, W. H. Van der Putten y H. Olf. 2014. Grazing-induced changes in plant–soil feedback alter plant biomass allocation. *Oikos* 123:800-806.
- Verloove, F. y E. Sánchez Gullón 2012. A taxonomic revision of non-native *Cenchrus* s.str. (Paniceae, Poaceae) in the Mediterranean area. *Willdenowia* 42:67-75.
- Violle, C., M.L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.

- Vitousek, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7-13.
- Wainwright, C. E. y E. E. Cleland. 2013. Exotic species display greater germination plasticity and higher germination rates than native species across multiple cues. *Biological Invasions* 15:2253-2264.
- White, P. S. y S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Páginas 3-9 *en* S. T. A. Pickett y P. S. White editors. *The Ecology of Natural Disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc.
- Wolfe, B. E. y J. N. Klironomos. 2005. Breaking New Ground: Soil communities and exotic plant invasion. *BioScience* 55:477-487.
- Zar, J. 2003. *Biostatistical Analysis*. Pearson Education, Inc.
- Zhu, M.X., Chen X.H., Han Z.H., Zhang G. L, y Qu B. 2011. Study on leaf photosynthetic characteristics of field sandbur (*Cenchrus pauciflorus* Benth.) in China. *Middle-East Journal of Scientific Research* 8:479-482.

Apéndice 2.1

Coordenadas geográficas, elevación y tipo de disturbio de los 79 sitios muestreados.

Latitud (S)	Longitud (O)	Elevación (m)	Tipo de Disturbio
35° 07' 17.01"	64° 54' 03.9"	252	Banquina
36° 06' 40.1"	65° 30' 03.1"	327	Banquina
36° 13' 21.3"	64° 56' 48.8"	266	Banquina
36° 15' 28.5"	64° 50' 50.9"	237	Banquina
36° 15' 55.8"	64° 49' 31.7"	264	Banquina
36° 25' 56.2"	64° 17' 41.2"	192	Banquina
36° 26' 02.3"	64° 17' 39.1"	190	Banquina
36° 34' 56.7"	64° 10' 09.4"	175	Banquina
36° 41' 06.5"	64° 49' 41.9"	278	Banquina
36° 41' 07.0"	65° 45' 44.5"	293	Banquina
36° 41' 20.4"	64° 37' 04.5"	227	Banquina
36° 41' 54.7"	65° 32' 22.9"	375	Banquina
36° 42' 33.7"	64° 45' 41.2"	288	Banquina
36° 42' 41.6"	64° 36' 37.7"	240	Banquina
36° 42' 43.5"	64° 33' 38.6"	239	Banquina
36° 43' 28.5"	65° 29' 11.2"	369	Banquina
36° 56' 16.2"	64° 33' 51.7"	262	Banquina
36° 56' 17.1"	64° 37' 17.7"	257	Banquina
36° 58' 45.6"	64° 37' 20.6"	248	Banquina
36° 59' 22.7"	64° 57' 34.4"	345	Banquina
36° 41' 45.9"	65° 37' 16.8"	311	Banquina
37° 09' 46.5"	64° 37' 58.2"	264	Banquina
37° 12' 23.6"	64° 17' 12.7"	180	Banquina
37° 12' 32.8"	64° 27' 20.5"	239	Banquina
37° 28' 32.1"	64° 44' 33.4"	316	Banquina
37° 28' 59.1"	63° 59' 12.0"	174	Banquina
37° 47' 41.6"	64° 17' 42.3"	134	Banquina
37° 36' 24.2"	64° 07' 41.8"	200	Banquina
38° 20' 19.3"	64° 14' 20.6"	72	Banquina
38° 33' 11.9"	63° 44' 07.9"	17	Banquina
35° 05' 39.8"	64° 53' 29.9"	276	Fuego
35° 07' 19.8"	64° 55' 20.9"	253	Fuego
36° 07' 32.3"	65° 36' 48.6"	323	Fuego
36° 15' 54.3"	64° 49' 30.5"	298	Fuego
36° 15' 55.5"	65° 18' 09.6"	294	Fuego
36° 37' 35.8"	65° 49' 56.2"	307	Fuego

36° 40' 03.4"	65° 39' 45.2"	311	Fuego
36° 42' 25.3"	64° 45' 41.2"	281	Fuego
36° 56' 16.9"	64° 37' 13.9"	268	Fuego
36° 59' 18.8"	64° 58' 09.8"	343	Fuego
37° 12' 30.4"	64° 17' 18.9"	163	Fuego
37° 14' 15.8"	64° 29' 14.2"	252	Fuego
37° 28' 07.2"	64° 45' 58.7"	323	Fuego
37° 28' 27.4"	64° 43' 54.2"	301	Fuego
37° 30' 13.3"	63° 57' 30.3"	174	Fuego
37° 34' 49.9"	64° 09' 55.5"	150	Fuego
37° 47' 48.8"	64° 26' 15.0"	204	Fuego
38° 19' 09.7"	64° 12' 45.7"	69	Fuego
38° 34' 07.2"	63° 36' 56.8"	-7	Fuego
36° 59' 14.3"	64° 59' 25.6"	345	Pastoreo
36° 06' 40.2"	65° 30' 00.5"	329	Pastoreo
36° 07' 35.8"	65° 36' 49.8"	322	Pastoreo
36° 13' 22.0"	64° 56' 46.6"	264	Pastoreo
36° 15' 30.4"	64° 50' 50.4"	237	Pastoreo
36° 15' 51.8"	65° 18' 07.5"	298	Pastoreo
36° 15' 57.1"	64° 49' 33.8"	266	Pastoreo
36° 25' 57.3"	64° 17' 45.7"	192	Pastoreo
36° 26' 02.3"	64° 17' 36.7"	185	Pastoreo
36° 34' 56.2"	64° 10' 06.5"	171	Pastoreo
36° 37' 34.7"	65° 49' 52.1"	307	Pastoreo
36° 40' 08.3"	64° 37' 02.0"	226	Pastoreo
36° 40' 32.4"	65° 38' 11.6 "	265	Pastoreo
36° 40' 33.3"	65° 32' 31.0"	305	Pastoreo
36° 40' 38.4"	64° 45' 44.3"	278	Pastoreo
36° 41' 10.8"	64° 39' 55.5"	260	Pastoreo
36° 41' 14.4"	64° 38' 28.5"	274	Pastoreo
36° 41' 22.1"	64° 49' 26.2"	285	Pastoreo
36° 42' 22.4"	65° 29' 25.9"	333	Pastoreo
36° 42' 38.4"	64° 36' 38.1"	241	Pastoreo
36° 59' 59.4"	64° 26' 45.6"	157	Pastoreo
37° 09' 06.3"	64° 38' 50.2"	281	Pastoreo
37° 10' 25.7"	64° 17' 14.8"	166	Pastoreo
37° 14' 33.0"	64° 29' 07.7"	247	Pastoreo
37° 28' 10.0"	64° 45' 53.5"	319	Pastoreo
37° 29' 01.2"	63° 59' 11.1"	176	Pastoreo
37° 35' 26.1"	64° 08' 14.6"	150	Pastoreo
37° 45' 01.8"	64° 28' 42.2"	270	Pastoreo

38° 19' 03.0"	64° 13' 19.6"	76	Pastoreo
38° 33' 07.2"	63° 39' 55.2"	27	Pastoreo

Apéndice 2.2

Listado de las 124 especies presentes en los muestreos, su origen biogeográfico, ciclo de vida y pertenencia a la estrategia ruderal (R= ruderal). Del total de especies, 36 fueron exóticas y 88 nativas y de esas, el 97% de las exóticas y el 60% de las nativas fueron ruderales. Subrayado indica que la especie es exótica en el sistema.

Especie	Origen	Ciclo de vida	R
<i>Acantholippia seriphioides</i>	Sudamérica	Perenne	No
<u><i>Amaranthus hybridus ssp. hybridus</i></u>	América del Norte y Central	Anual	Si
<u><i>Amaranthus retroflexus</i></u>	América Central	Anual	Si
<i>Anoda cristata</i>	América	Anual	Si
<i>Aristida subulata</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Aristida trachyanta</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Baccharis crispata</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Baccharis gilliesii</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Baccharis pingraea</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Baccharis stenophylla</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Baccharis ulicina</i>	Sudamérica	Perenne	No
<u><i>Bassia scoparia</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Bidens subalternans</i>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Bothriochloa springfieldii</i>	América	Perenne	No
<i>Bromus catharticus</i>	Sudamérica	Anual	Si
<u><i>Cardus nutans</i></u>	Eurasia	Bianual	Si
<i>Cenchrus spinifex</i>	América	Anual	Si
<u><i>Centaurea solstitialis</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<u><i>Chenopodium album</i></u>	Europa	Anual	Si
<u><i>Chenopodium denticatum</i></u>	Norteamérica	Anual	Si
<u><i>Chenopodium scabriceule</i></u>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	Sudamérica	Perenne	No
<u><i>Citrillus lanatus</i></u>	África	Anual	Si
<i>Clematis montevidensis</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Conyza bonariensis</i>	Sudamérica	Anual	Si
<u><i>Cynodon dactylon</i></u>	Asia	Perenne	Si
<i>Cynodon incompletus var. hirsutus</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Daucus pusillus</i>	América	Anual	Si
<i>Descurainia erodiifolia</i>	Sudamérica	BiAnual	Si
<i>Digitaria californica</i>	América	Perenne	No
<u><i>Diploaxis tenuifolia</i></u>	Eurasia	Perenne	Si
<i>Discaria americana</i>	Sudamérica	Perenne	No

<i>Distichlis scoparia</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Dysphania ambrosioides</i>	América	Perenne	Si
<u><i>Dysphania multifida</i></u>	Sudamérica	Perenne	Si
<u><i>Dysphania pumilio</i></u>	Oceanía	Anual	Si
<u><i>Echiun plantagineum</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Elionorus muticus</i>	África, Asia y América	Perenne	No
<u><i>Eragrostis cilianensis</i></u>	Europa	Anual	Si
<u><i>Eragrostis curvula</i></u>	Eurasia	Perenne	Si
<u><i>Erodium cicutarium</i></u>	África, Asia y Europa	Anual	Si
<u><i>Eruca vesicaria</i> spp. <i>sativa</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Euphorbia collina</i> var. <i>collina</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Euphorbia dentata</i>	América	Anual	Si
<i>Euphorbia schickendantzii</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Euphorbia serpens</i> var. <i>serpens</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Eustachys retusa</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Evolvulus sericeus</i>	América	Perenne	No
<i>Flaveria bidentis</i>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Gaillardia megapotamica</i> var. <i>scabiosoides</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Galium richardianum</i>	Sudamérica	Anual	No
<i>Gamochaeta filaginea</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Glandularia parodii</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Gnaphalium cabreræ</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<u><i>Heterotheca subaxillaris</i></u>	Norteamérica	Anual	Si
<u><i>Hirschfeldia incana</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Hordeum euclaston</i>	Sudamérica	Anual	Si
<u><i>Hordeum murinum</i> spp. <i>glaucum</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Hordeum stenostachys</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Hyalis argentea</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Hypochaeris pampasica</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Hysterionica jasionoides</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Jaborosa bergii</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Jarava ichu</i>	América Central y del Sur	Perenne	No
<u><i>Lactuca serriola</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Lecanophora heterophylla</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Lepidium auriculatum</i>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Lepidium bonariense</i>	Sudamérica	Anual	Si
<u><i>Lycopsis arvensis</i></u>	Europa	Anual	Si
<i>Malvastrum coromandelianum</i>	América	Perenne	No
<u><i>Marrubium vulgare</i></u>	Eurasia	Perenne	Si
<u><i>Medicago minima</i></u>	Eurasia	Anual	Si

<i>Melica bonariensis</i>	Sudamérica	Perenne	No
<u><i>Melilotus indicus</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Mentzelia albescens</i>	América	Anual	No
<i>Mionandra camareoides</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Mirabilis ovata</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Mitracarpus megapotamicus</i>	Sudamérica	Anual	No
<i>Nasella tenuissima</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Nassella brachychaetoides</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Nassella clarazii</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Nassella tenuis</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Nassella trichotoma</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Nierembergia aristata</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Noticastrum sericeum</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Oenothera indecora</i>	Sudamérica	Anual	Si
<u><i>Onopordum acanthium</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Panicum bergii</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Panicum urvilleanum</i>	América	Perenne	Si
<i>Pappophorum caespitosum</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Physalis viscosa</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Piptochaetium napostaense</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Plantago patagonica</i>	América	Anual	Si
<i>Poa lanuginosa</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Poa ligularis</i>	Sudamérica	Perenne	No
<u><i>Portulaca oleracea</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Rhynchosida physocalix</i>	Sudamérica	Perenne	No
<i>Rhyncosia senna</i>	Sudamérica	Perenne	No
<u><i>Salsola kali</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<u><i>Schismus barbatus</i></u>	Eurasia	Anual	Si
<i>Schkuhria pinnata</i>	América	Anual	Si
<i>Senecio pampeanus</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Setaria lachnea</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Setaria leucopila</i>	América	Perenne	Si
<i>Solanum chenopodioides</i>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	América	Perenne	Si
<i>Solanum juvenale</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Solanum triflorum</i>	América	Anual	Si
<u><i>Sorghum halepense</i></u>	Eurasia	Perenne	Si
<i>Spermolepis castellanosi</i>	Sudamérica	Anual	No
<i>Sphaeralcea crispa</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<u><i>Sporobolus cryptandrus</i></u>	Norteamérica	Perenne	No

<i>Taraxacum officinale</i>	Eurasia	Anual	Si
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	América	Anual	Si
<i>Tragopogon dubius</i>	Eurasia	Anual	Si
<i>Tribulus terrestris</i>	Europa	Anual	Si
<i>Trichloris crinita</i>	América	Anual	Si
<i>Tricholine sinuata</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Turnera sidoides</i> spp. <i>pinnatifida</i>	Sudamérica	Perenne	Si
<i>Verbesina encilioides</i>	América	Anual	Si
<i>Vicia pampicola</i>	Sudamérica	Anual	Si
<i>Viola arvensis</i>	Eurasia y África	Anual	Si
<i>Xanthium spinosum</i>	Sudamérica	Anual	Si

Apéndice 2.3

Cobertura media y desvío estándar de las especies ruderales presentes en los distintos tipos de disturbio y pertenencia a la estrategia ruderal (R=ruderal). Los colores de fila indican origen, siendo gris para especies exóticas y blanco para especies nativas.

Especie	Banquina	Pastoreo	Fuego	R
<i>Acantholippia seriphioides</i>	-	1.00-	1-	No
<i>Amaranthus hybridus ssp. hybridus</i>	6.50 ± 4.95	-	20.00 -	Si
<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	-	5.00-	Si
<i>Anoda cristata</i>	-	-	5.00-	Si
				No
<i>Aristida subulata</i>	-	11.00±10.70	15.00±14.14	
<i>Aristida trachyanta</i>	2.33±2.30	-	10.00-	No
<i>Baccharis crispa</i>	-	-	2.00 ± 1.00	No
<i>Baccharis gilliesii</i>	5.00± 0.00	5.78±6.01	12.37 ±9.21	No
<i>Baccharis pingraea</i>	5.00-	6.50 ±4.95	-	Si
<i>Baccharis stenophylla</i>	-	3.00 -	-	Si
<i>Baccharis ulicina</i>	3.67±2.31	9.89 ± 8.94	13.00 ±9.98	No
<i>Bassia scoparia</i>	3.00±2.82	-	-	Si
<i>Bidens subalternans</i>	1.50±1.00	3.89 ± 5.10	4.28±3.09	Si
<i>Bothriochloa springfieldii</i>	19.00±7.42	6.25 ± 2.50	2.33±0.58	No
<i>Bromus catharticus</i>	4.43± 5.27	2.84 ± 2.63	2.15±1.78	Si
<i>Cardus nutans</i>	4.60 ± 4.93	3.00 ± 2.31	5.00±0.00	Si
<i>Cenchrus spinifex</i>	17.09±18.91	5.51 ± 8.79	9.45±9.13	Si
<i>Centaurea solstitialis</i>	14.12±15.65	10.00 ± 4.08	3.00-	Si
<i>Chenopodium album</i>	6.24±6.03	18.41±20.75	3.33±1.86	Si
<i>Chenopodium dessoratum</i>	4.27±5.07	3.75 ± 4.06	5.00±4.85	Si
<i>Chenopodium scabrigaule</i>	-	8.25 ± 5.38	12.50±10.60	Si
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	-	-	1.00-	No
<i>Citrillus lanatus</i>	-	4.00 ±2.00	-	Si
<i>Clematis montevidensis</i>	12.00±12.12	10.50±13.43	5.18±5.05	No
<i>Conyza bonariensis</i>	5.00 ±7.83	3.92 ± 3.99	3.88±5.59	Si
<i>Cynodon dactylon</i>	38.57±31.42	27.42±28.94	22.66± 18.61	Si
<i>Cynodon incompletus var. hirsutus</i>	40.00-	3.00-	2.00-	Si
<i>Daucus pusillus</i>	1.00±0.00	3.78 ± 2.45	2.00± 1.00	Si
<i>Descurainia erodiifolia</i>	3.47±3.68	2.71 ± 2.14	1.00-	Si

<i>Digitaria californica</i>	-	5.31 ± 4.75	5.50 ± 5.51	No
<i>Diploaxis tenuifolia</i>	24.49 ± 17.28	3.50 ± 1.76	35.00 ± 35.35	Si
<i>Discaria americana</i>	-	-	5.00 ± 0.00	No
<i>Distichlis scoparia</i>	6.25 ± 4.78	3.70 ± 5.47	21.00 ± 4.18	Si
<i>Dysphania ambrosioides</i>	9.28 ± 5.34	6.00 ± 3.46	12.50 ± 10.60	Si
<i>Dysphania multifida</i>	-	2.33 ± 1.15	5.00 ±	Si
<i>Dysphania pumilio</i>	43.00 ± 13.03	-	2.17 ± 2.47	Si
<i>Echiun plantagineum</i>	5.00 -	-	-	Si
<i>Elionorus muticus</i>	3.00 -	17.08 ± 13.38	19.78 ± 15.46	No
<i>Eragrostis cilianensis</i>	6.50 ± 4.95	-	-	Si
<i>Eragrostis curvula</i>	28.43 ± 35.13	-	-	Si
<i>Erodium cicutarium</i>	4.00 ± 2.78	4.00 ± 3.11	3.00 ±	Si
<i>Eruca vesicaria spp. sativa</i>	3.50 ± 1.73	-	-	Si
<i>Euphorbia collina var. collina</i>	1.00 -	-	-	Si
<i>Euphorbia dentata</i>	2.50 ± 1.97	10.00 ± 5.00	15.44 ± 19.09	Si
<i>Euphorbia schickendantzii</i>	1.00 -	20.00 -	25.00 -	Si
<i>Euphorbia serpens var. serpens</i>	5.50 ± 6.61	5.00 ± 0.00	-	Si
<i>Eustachys retusa</i>	-	5.00 ± 0.00	-	No
<i>Evolvulus sericeus</i>	2.00 -	-	-	No
<i>Flaveria bidentis</i>	3.00 -	-	-	Si
<i>Gaillardia megapotamica var. scabiosoides</i>	9.03 ± 8.00	2.68 ± 3.66	3.44 ± 3.29	Si
<i>Galium richardianum</i>	5.00 -	5.00 -	1.00 ± 0.00	No
<i>Gamochaeta filaginea</i>	3.00 ± 2.83	1.51 ± 1.16	0.50 -	Si
<i>Glandularia parodii</i>	5.33 ± 4.51	1.00 -	1.00 -	Si
<i>Gnaphalium cabreræ</i>	-	3.00 -	-	Si
<i>Heterotheca subaxillaris</i>	10.30 ± 10.27	-	-	Si
<i>Hirschfeldia incana</i>	17.30 ± 12.71	-	2.00 -	Si
<i>Hordeum eusclaton</i>	17.50 ± 10.61	1.00 -	-	Si
<i>Hordeum murinum spp. glaucum</i>	1.50 ± 0.71	3.33 ± 3.20	4.25 ± 3.95	Si
<i>Hordeum stenostachys</i>	3.67 ± 2.31	7.50 ± 2.89	3.67 ± 2.31	Si
<i>Hyalis argentea</i>	7.500 ± 3.53	6.42 ± 5.05	1.00 -	No
<i>Hypochoeris pampasica</i>	5.00 -	-	-	Si
<i>Hysterionica jasionoides</i>	5.00 -	-	-	No
<i>Jaborosa bergii</i>	-	-	10.00 -	Si
<i>Jarava ichu</i>	1.00 -	16.69 ± 15.64	11.00 ± 10.95	No
<i>Lactuca serriola</i>	9.00 ± 6.52	-	-	Si
<i>Lecanophora heterophylla</i>	10.00 -	-	-	No
<i>Lepidium auriculatum</i>	-	1.00 -	-	Si
<i>Lepidium bonariense</i>	2.43 ± 1.90	15.00 -	2.17 ± 2.16	Si
<i>Lycopsis arvensis</i>	3.00 -	-	-	Si

<i>Malvastrum coromandelianum</i>	-	5.00-	-	No
<i>Marrubium vulgare</i>	3.00-	-	-	Si
<i>Medicago minima</i>	0.92 ± 1.40	5.28± 3.68	0.50-	Si
<i>Melica bonariensis</i>	-	3.00-	4.00 ± 2.00	No
<i>Melilotus indicus</i>	5.00-	-	-	Si
<i>Mentzelia albescens</i>	-	-	0.50-	No
<i>Mionandra camareoides</i>	0.01-	-	5.00-	No
<i>Mirabilis ovata</i>	-	3.00-	-	Si
<i>Mitracarpus megapotamicus</i>	-	1.00 ± 0.00	-	No
<i>Nasella tenuissima</i>	1.00 ± 0.00	15.83±13.19	17.40± 13.44	No
<i>Nassella brachychaetoides</i>	6.14 ± 3.78	11.36±10.48	5.80 ± 3.87	No
<i>Nassella clarazii</i>	1.00 ±	6.50 ± 5.97	3.00 ± 2.83	No
<i>Nassella tenuis</i>	4.75 ± 3.86	10.20±15.81	9.40 ± 12.55	No
<i>Nassella trichotoma</i>	1.00 ± 0.00	18.31±12.67	8.44 ± 6.09	No
<i>Nierembergia aristata</i>	15.33±17.90	2.30± 1.75	1.33 ± 0.82	No
<i>Noticastrum sericeum</i>	-	-	3.66 ± 2.31	Si
<i>Oenothera indecora</i>	1.00 ± 0.00	-	15.00-	Si
<i>Onopordum acanthium</i>	3.00-	-	-	Si
<i>Panicum bergii</i>	5.00-	-	-	Si
<i>Panicum urvilleanum</i>	8.36 ± 11.27	6.25 ± 6.60	9.41 ± 8.55	Si
<i>Pappophorum caespitosum</i>	-	1.00 ± 0.00	-	No
<i>Physalis viscosa</i>	3.67 ± 2.31	1.00-	-	Si
<i>Piptochaetium napostaense</i>	6.00 ± 3.60	15.01±13.10	15.91 ±17.49	No
<i>Plantago patagonica</i>	4.72 ± 3.31	5.48 ± 7.43	4.83 ± 5.24	Si
<i>Poa lanuginosa</i>	3.00 ± 0.00	1.39± 1.83	2.51 ± 1.83	No
<i>Poa ligularis</i>	6.17 ± 5.45	3.00 ± 2.56	4.54 ± 3.43	No
<i>Portulaca oleracea</i>	3.00 ± 2.83	0.10-	-	Si
<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i>	5.50 ± 6.36	-	2.00-	Si
<i>Rhynchosida physocalix</i>	0.50-	-	-	No
<i>Rhynchosia senna</i>	4.00 ± 1.41	6.11 ± 2.20	3.67 ± 1.63	No
<i>Salsola kali</i>	32.90±26.96	18.77±16.36	3.00 ± 0.00	Si
<i>Schismus barbatus</i>	3.45±2.84	-	-	Si
<i>Schkuhria pinnata</i>	17.28±19.62	2.32 ± 1.25	1.37 ± 1.48	No
<i>Senecio pampeanus</i>	3.50 ± 2.12	-	-	Si
<i>Setaria lachnea</i>	20.00 ± 0.00	32.20±33.79	9.50 ± 10.38	Si
<i>Setaria leucopila</i>	10.00 ± 7.07	6.06± 5.37	7.25 ± 8.05	Si
<i>Solanum chenopodioides</i>	-	5.00-	-	Si
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	5.05 ± 3.88	8.88 ± 10.55	7.75 ± 5.82	Si
<i>Solanum juvenale</i>	4.75 ± 3.77	11.18±10.63	4.58 ± 3.11	Si
<i>Solanum triflorum</i>	2.00-	-	-	Si
<i>Sorghum halepense</i>	11.25±19.19	-	-	Si

<i>Spermolepis castellanosi</i>	1.33 ± 0.57	-	-	No
<i>Sphaeralcea crispa</i>	4.00 ± 2.87	6.25 ± 2.50	5.37 ± 8.07	Si
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	1.00-	3.73 ± 1.85	2.44 ± 1.76	No
<i>Taraxacum officinale</i>	4.25 ± 4.27	-	-	Si
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	5.57 ± 4.43	2.33 ± 2.31	2.50 ± 1.97	Si
<i>Tragopogon dubius</i>	5.00 ± 0.00	-	-	Si
<i>Tribulus terrestris</i>	8.50 ± 12.33	4.00 ± 5.20	-	Si
<i>Trichloris crinita</i>	-	10.00 ± 4.47	8.33 ± 2.88	Si
<i>Trichocline sinuata</i>	5.00-	5.00-	-	Si
<i>Turnera sidoides</i> spp. <i>pinnatifida</i>	0.80 ± 0.27	1.60 ± 1.35	3.00 ± 2.83	Si
<i>Verbesina encilioides</i>	-	15.50 ± 20.51	5.00-	Si
<i>Vicia pampicola</i>	3.00 ± 2.83	-	-	Si
<i>Viola arvensis</i>	-	1.00 ± 0.00	-	Si
<i>Xanthium spinosum</i>	14.00 ± 16.03	5.80 ± 4.09	-	Si

Apéndice 3.1

Coordenadas geográficas y elevación de los sitios de los que se obtuvieron los datos de cobertura.

Latitud (S)	Longitud (W)	Elevación (m)
36° 06' 40.2"	65° 30' 00.5"	329
36° 07' 35.8"	65° 36' 49.8"	322
36° 13' 22.0"	64° 56' 46.6"	264
36° 15' 30.4"	64° 50' 50.4"	237
36° 15' 51.8"	65° 18' 07.5"	298
36° 15' 57.1"	64° 49' 33.8"	266
36° 25' 57.3"	64° 17' 45.7"	192
36° 26' 02.3"	64° 17' 36.7"	185
36° 34' 56.2"	64° 10' 06.5"	171
36° 37' 34.7"	65° 49' 52.1"	307
36° 40' 08.3"	64° 37' 02.0"	226
36° 40' 32.4"	65° 38' 11.6 "	265
36° 40' 33.3"	65° 32' 31.0"	305
36° 40' 38.4"	64° 45' 44.3"	278
36° 41' 10.8"	64° 39' 55.5"	260
36° 41' 14.4"	64° 38' 28.5"	274
36° 41' 22.1"	64° 49' 26.2"	285
36° 42' 22.4"	65° 29' 25.9"	333
36° 42' 38.4"	64° 36' 38.1"	241

36° 59' 14.3"	64° 59' 25.6"	345
36° 59' 59.4"	64° 26' 45.6"	157
37° 09' 06.3"	64° 38' 50.2"	281
37° 10' 25.7"	64° 17' 14.8"	166
37° 14' 33.0"	64° 29' 07.7"	247
37° 28' 10.0"	64° 45' 53.5"	319
37° 29' 01.2"	63° 59' 11.1"	176
37° 35' 26.1"	64° 08' 14.6"	150
37° 45' 01.8"	64° 28' 42.2"	270
38° 19' 03.0"	64° 13' 19.6"	76
38° 33' 07.2"	63° 39' 55.2"	27

Apéndice 3.2

Resultados de análisis t-test realizados para evaluar diferencias entre retroalimentaciones suelo-planta de las 18 especies objetivos y cero (no retroalimentación). Debido a que en algunas macetas de los tratamientos de competencia *P. napostaense* no germinó o sobrevivió y se utilizaron como réplicas de los tratamientos de las plantas creciendo solas, los grados de libertad en algunas de las especies pueden llegar a ser mayor a nueve. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están en negrita. Se incluyen las especies que entrenaron el suelo en el tratamiento heteroespecífico (en etapa I).

Especies	Origen	t	g.l.	p	Especies entrenadoras
<i>Bromus catharticus var. rupestris</i>	Nativa	-4.111	12	0.001	<i>Hirschfeldia incana</i>
<i>Cenchrus spinifex</i>	Nativa	1.970	10	0.077	<i>Carduus nutans</i>
<i>Conyza bonariensis</i>	Nativa	-1.530	2	0.266	<i>Salsola kali</i>
<i>Daucus pusillus</i>	Nativa	4.500	9	0.001	<i>Hypochaeris radicata</i>
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Nativa	0.275	7	0.791	<i>Centaurea solstitialis</i>
<i>Hordeum stenostachys</i>	Nativa	-0.304	14	0.766	<i>Tragopogon dubius</i>
<i>Lepidium bonariense</i>	Nativa	11.366	9	<0.001	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	Nativa	-3.842	8	0.005	<i>Rumex crispus</i>
<i>Verbesina encelioides</i>	Nativa	-2.472	6	0.048	<i>Chenopodium album</i>
<i>Carduus nutans</i>	Exótica	-1.554	9	0.155	<i>Cenchrus spinifex</i>
					<i>Gaillardia</i>
<i>Centaurea solstitialis</i>	Exótica	1.224	9	0.252	<i>megapotamica</i>
					<i>Bromus catharticus var.</i>
<i>Chenopodium album</i>	Exótica	-1.527	8	0.165	<i>rupestris</i>
<i>Hirschfeldia incana</i>	Exótica	1.224	5	0.275	<i>Conyza bonariensis</i>
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exótica	-3.440	8	0.009	<i>Hordeum stenostachys</i>
<i>Rumex crispus</i>	Exótica	-3.791	9	0.004	<i>Lepidium bonariense</i>

					<i>Thelesperma</i>
<i>Salsola kali</i>	Exótica	71.247	1	0.009	<i>megapotamicum</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	9.808	13	<0.001	<i>Daucus pusillus</i>
<i>Tragopogon dubius</i>	Exótica	-2.200	10	0.052	<i>Verbesina encelioides</i>

Apéndice 3.3

Resultados de los análisis t-test realizados para evaluar diferencias en valores del índice RII en suelos conespecíficos vs suelos heteroespecíficos de las especies ruderales objetivo. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están en negrita. Se incluyen las especies que entrenaron el suelo en el tratamiento heteroespecífico.

Especies	Origen	t	g.l.	p	Especie en suelo
					heteroespecifico
<i>Bromus catharticus var. rupestris</i>	Nativa	-1.528	11	0.155	<i>Hirschfeldia incana</i>
<i>Cenchrus spinifex</i>	Nativa	-3.750	13	0.002	<i>Carduus nutans</i>
<i>Conyza bonariensis</i>	Nativa	0.560	5	0.600	<i>Salsola kali</i>
<i>Daucus pusillus</i>	Nativa	1.408	14	0.181	<i>Hypochaeris radicata</i>
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Nativa	1.050	11	0.316	<i>Centaurea solstitialis</i>
<i>Hordeum stenostachys</i>	Nativa	0.345	11	0.737	<i>Tragopogon dubius</i>
<i>Lepidium bonariense</i>	Nativa	-2.356	16	0.032	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	Nativa	0.475	9	0.646	<i>Rumex crispus</i>
<i>Verbesina encelioides</i>	Nativa	-0.238	11	0.816	<i>Chenopodium album</i>
<i>Carduus nutans</i>	Exótica	-0.979	15	0.343	<i>Cenchrus spinifex</i>
					<i>Gaillardia</i>
<i>Centaurea solstitialis</i>	Exótica	0.506	16	0.620	<i>megapotamica</i>
					<i>Bromus catharticus var.</i>
<i>Chenopodium album</i>	Exótica	-1.115	11	0.289	<i>rupestris</i>
<i>Hirschfeldia incana</i>	Exótica	0.171	7	0.869	<i>Conyza bonariensis</i>
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exótica	-0.166	13	0.871	<i>Hordeum stenostachys</i>

<i>Rumex crispus</i>	Exótica	0.740	14	0.471	<i>Lepidium bonariense</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	-0.833	15	0.418	<i>Daucus pusillus</i>
<i>Tragopogon dubius</i>	Exótica	-2.213	9	0.054	<i>Verbesina encelioides</i>

Apéndice 3.4

Resultados de los análisis t-test realizados para evaluar diferencias en valores del índice RII en suelos conespecíficos y suelos heteroespecíficos de las especies ruderales objetivo con 0. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están en negrita.

Especies	Origen	Suelo	t	g.l.	p
<i>Bromus catharticus var. rupestris</i>	Nativa	Conespecífico	-3.287	3	0.046
		Heteroespecífico	-2.538	8	0.035
<i>Cenchrus spinifex</i>	Nativa	Conespecífico	-2.860	6	0.029
		Heteroespecífico	2.324	7	0.053
<i>Conyza bonariensis</i>	Nativa	Conespecífico	-1.917	4	0.128
		Heteroespecífico	-1.391	1	0.397
<i>Daucus pusillus</i>	Nativa	Conespecífico	-3.453	8	0.009
		Heteroespecífico	-3.758	6	0.009
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Nativa	Conespecífico	-1.172	4	0.306
		Heteroespecífico	-4.406	7	0.003
<i>Hordeum stenostachys</i>	Nativa	Conespecífico	-0.682	4	0.533
		Heteroespecífico	-0.317	7	0.761
<i>Lepidium bonariense</i>	Nativa	Conespecífico	-4.949	7	0.002
		Heteroespecífico	-3.070	9	0.013
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	Nativa	Conespecífico	-1.449	7	0.191
		Heteroespecífico	-2.463	2	0.133
<i>Verbesina encelioides</i>	Nativa	Conespecífico	-2.303	5	0.069
		Heteroespecífico	-2.998	6	0.024
<i>Carduus nutans</i>	Exótica	Conespecífico	-1.342	7	0.222

		Heteroespecífico	-0.563	8	0.589
<i>Centaurea solstitialis</i>	Exótica	Conspecífico	-1.348	8	0.214
		Heteroespecífico	-1.789	8	0.111
<i>Chenopodium album</i>	Exótica	Conespecífico	-4.457	6	0.004
		Heteroespecífico	-2.448	5	0.058
<i>Hirschfeldia incana</i>	Exótica	Conespecífico	-6.433	4	0.003
		Heteroespecífico	-2.147	3	0.121
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exótica	Conespecífico	-2.209	9	0.055
		Heteroespecífico	-1.440	4	0.223
<i>Rumex crispus</i>	Exótica	Conespecífico	-3.605	9	0.006
		Heteroespecífico	-3.429	5	0.019
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	Conespecífico	-1.542	6	0.174
		Heteroespecífico	-1.477	9	0.174
<i>Tragopogon dubius</i>	Exótica	Conespecífico	-1.971	6	0.096
		Heteroespecífico	1.788	3	0.172

Apéndice 4.1

Tamaño muestral de las variables tiempo a la floración, fecundidad y estación de crecimiento.

Especies	Origen	Tamaño Muestral
<i>Bromus catharticus</i> var. <i>rupestris</i>	Nativa	4
<i>Cenchrus spinifex</i>	Nativa	10
<i>Conyza bonariensis</i>	Nativa	8
<i>Daucus pusillus</i>	Nativa	2
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Nativa	10
<i>Hordeum stenostachys</i>	Nativa	3
<i>Lepidium bonariense</i>	Nativa	10
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	Nativa	10
<i>Verbesina encelioides</i>	Nativa	10
<i>Carduus nutans</i>	Exótica	0
<i>Centaurea solstitialis</i>	Exótica	9
<i>Chenopodium album</i>	Exótica	10
<i>Hirschfeldia incana</i>	Exótica	10
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exótica	9
<i>Rumex crispus</i>	Exótica	0
<i>Salsola kali</i>	Exótica	10
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	9
<i>Tragopogon dubius</i>	Exótica	3

