

**CAMBIOS INDUCIDOS POR LA INVASIÓN DE ÁRBOLES
EN LA ESTRUCTURA Y EL FUNCIONAMIENTO
DE PASTIZALES SUCESIONALES**

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

María Isabel Miranda
Lic. en Cs. Biol.-UBA-2005

Lugar de trabajo: IFEVA



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires
Buenos Aires, abril de 2010



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis:
Enrique José Chaneton
Lic. en Cs. Biol. (CAECE)
Mag. Sc. (UBA)
Ph.D. (Imperial College, London)

Co-director:
William Batista
Ing. Agr. (UBA)
Mag. Sc. (UBA)
Ph.D (Louisiana State Univ.)

Consejero de estudios:
Esteban Gabriel Jobbágy
Ing. Agr. (UBA)
Mag. Sc. (UBA)
Ph.D. (Duke Univ.)

JURADO DE TESIS

Director de tesis:
Enrique José Chaneton
Lic. en Cs. Biol. (CAECE)
Mag. Sc. (UBA)
Ph.D. (Imperial College, London)

JURADO:
Sandra Myrna Díaz
Lic. en Cs. Biológicas. (UN de Córdoba)
Dra. en Cs. Biológicas (UN de Córdoba)

JURADO:
Luis Marone
Lic. en Biología (UN La Plata)
Dr. en Ciencias Biológicas (UN San Luis)

JURADO:
Lohengrin Alexis Cavieres
Lic. en Biología (Univ. de Chile)
Dr. Sc. en Biología (Univ. de Chile)

Fecha de defensa de la tesis: 25 de Noviembre de 2010

Agradecimientos

A mi Maestro, Enrique.

Gracias por brindarme su conocimiento y capacidad, así como su paciencia y su comprensión, a lo largo de todo este proceso.

Gracias a Marina, Willy, Rolando, Martín Aguiar, Roxana Aragón, Claudio Ghera, Osvaldo Sala y Luis Marone por haberme brindado pequeñas pero intensas reuniones, que fueron muy importantes en mi camino.

Agradezco al personal de la Estancia San Claudio, por haber estado siempre que los necesitamos, y particularmente a Sandra, por su cariño, apertura y su grandiosa comida.

Gracias al Conicet, al Ifeva, a la Fauba y a la Epg por haberme financiado y brindado las facilidades, instalaciones y formación necesaria.

Gracias a Marcos, Ceci, Fede, Cynthia y Fernanda por haber sido grandiosos compañeros de oficina y de mis particulares cotidianeidades... Gracias!

Gracias a variados Amigos que el Ifeva me brindó, cuyas risas, consejos y compañía fueron esenciales en toda esta etapa. Gracias Pauli, Geno, Ade, Pato, Lu, Pame, Oggi, Pedro G, Mariana Rutinsky, (Pedro) Togne y Grisel.

Gracias a toda mi Familia, por bancarme y sostenerme y festejarme a lo largo de este camino. Especialmente agradezco a mi Madre y mi Padre, por estar presentes y ser guías de mi pasado, presente y futuro.

Gracias a mi marido, Hernán, por su infinita magia, amor y contención, que me da fuerza para animarme y crecer, y lograr éste y otros sueños.

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.

INDICE GENERAL

<u>AGRADECIMIENTOS.....</u>	<u>V</u>
<u>DECLARACIÓN.....</u>	<u>VI</u>
<u>INDICE GENERAL.....</u>	<u>V</u>
<u>INDICE DE CUADROS.....</u>	<u>VII</u>
<u>INDICE DE FIGURAS.....</u>	<u>IX</u>
<u>INDICE DE FOTOS.....</u>	<u>XV</u>
<u>ABREVIATURAS.....</u>	<u>1</u>
<u>RESUMEN.....</u>	<u>2</u>
<u>ABSTRACT.....</u>	<u>3</u>
<u>CAPÍTULO 1.....</u>	<u>4</u>
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	4
1.1 EL PROBLEMA DE LAS INVASIONES BIOLÓGICAS.....	5
1.2 LA INVASIÓN DE ÁRBOLES EN ECOSISTEMAS DE PASTIZAL.....	9
1.3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE LA TESIS.....	15
1.4 EL SISTEMA DE ESTUDIO.....	17
1.5 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	19
<u>CAPÍTULO 2.....</u>	<u>20</u>
CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD HERBÁCEA A TRAVÉS DE GRADIENTES DE INVASIÓN DE ÁRBOLES EXÓTICOS EN PASTIZALES SUCESIONALES.....	20
2.1 INTRODUCCIÓN.....	21
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
2.3 RESULTADOS.....	27
2.4 DISCUSIÓN.....	36
<u>CAPÍTULO 3.....</u>	<u>41</u>
CONSECUENCIAS DE LA INVASIÓN DE ÁRBOLES PARA EL FUNCIONAMIENTO DE LA COMUNIDAD HERBÁCEA.....	41
3.1 INTRODUCCIÓN.....	42
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	44
3.3 RESULTADOS.....	49
3.4 DISCUSIÓN.....	57

CAPÍTULO 4	62
EFFECTO DE LA INVASIÓN DE ÁRBOLES SOBRE EL RECLUTAMIENTO DE ESPECIES HERBÁCEAS ..	62
4.1 INTRODUCCIÓN.....	63
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	66
4.3 RESULTADOS.....	69
4.4 DISCUSIÓN.....	76
CAPÍTULO 5	81
CONTROLES DE LOS EFECTOS DE LA INVASIÓN DE ÁRBOLES SOBRE LA COMUNIDAD HERBÁCEA	81
5.1 INTRODUCCIÓN	82
5.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	84
5.3 RESULTADOS	88
5.4 DISCUSIÓN.....	94
CAPÍTULO 6	97
DISCUSIÓN GENERAL	97
6.1 SÍNTESIS DE LOS RESULTADOS PRINCIPALES.....	98
6.2 MOTIVACIÓN INICIAL: INTEGRACIÓN DE LOS IMPACTOS Y MECANISMOS OPERANTES DURANTE EL PROCESO DE INVASIÓN DE ÁRBOLES.....	101
6.3 IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN Y EL MANEJO DE LOS RECURSOS NATURALES.....	103
6.4 RELEVANCIA PARA EL ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LAS INVASIONES BIOLÓGICAS Y EL CAMBIO GLOBAL	105
APÉNDICE	108
BIBLIOGRAFÍA	113

INDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Características de las categorías de invasión de árboles resultantes, para cada especie invasora (correspondiente a cada sitio de estudio). Se muestran los valores promedio \pm error estándar.....	25
Cuadro 3.1. Características de los parches de leñosas generados por la invasión de <i>Gleditsia triacanthos</i> y <i>Ulmus pumila</i> en dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior. Los valores representan el promedio \pm error estándar (n = 5). Los métodos de cuantificación de las variables fueron detallados en el capítulo 2 (sección 2.2.3).....	45
Cuadro 3.2. Biomasa de las principales especies (g/0.25m ²), para los cuatro tipos de parche en los dos sitios de estudio. Los valores son promedios \pm error estándar. Las abreviaturas para los grupos funcionales son DA: dicotiledóneas anuales, DP: dicotiledóneas perennes, MA: monocotiledóneas anuales y MP: monocotiledóneas perennes. Valores menores a 0.01 (g/0.25m ²) fueron excluidos para facilitar la lectura.....	53
Cuadro 3.3. Valores promedio (\pm error estándar) de las propiedades del suelo evaluadas a través del gradiente de invasión de árboles en cada pastizal sucesional. Las filas resaltadas en negrita indican diferencias significativas entre las celdas marcadas con letras distintas dentro de cada fila (p<0.05).....	56
Cuadro 5.1. Tablas de los ANVA realizados para las variables de la vegetación. El factor ambiente tuvo los niveles PA, PS y BO, y el factor origen los niveles p, bo y m, Los valores representan los F; ** indica p < 0.001, * p < 0.05 y # indica p < 0.08 (significancia marginal). S= riqueza; H'=diversidad; cExot=cobertura (c) de especies exóticas, cNat= cobertura de especies nativas; Cyp= Cyperáceas, M= monocotiledóneas, I= invernales, E= estivales, D= dicotiledóneas; Ca= <i>Cardus acanthoides</i> ; Lm= <i>Lolium multiflorum</i> ; Fa= <i>Festuca arundinacea</i> . En todos los casos los grados de libertad (g.l.) del error son igual a 30.....	90
Cuadro 7.1. Especies herbáceas presentes en el sitio invadido por acacia negra o <i>Gleditsia triacanthos</i> y/o en el sitio invadido por olmo siberiano o <i>Ulmus pumila</i> . Las formas de vida consideradas fueron monocotiledóneas (monoc.), que incluyeron a las gramíneas y graminoides; ó dicotiledóneas (dicot.) incluyendo a todas las hierbas. El ciclo de vida se consideró anual o perenne, incluyendo dentro de la categoría de anuales a aquellas especies que pueden ser anuales o bianuales, como <i>Conium maculatum</i> . La estacionalidad se categorizó en estival o invernal, incluyendo dentro de las primeras a aquellas especies de crecimiento primavero-estival y cuya floración ocurre en el mismo período. En la categoría invernal se incluyeron aquellas especies de crecimiento invierno-primaveral y cuya floración ocurre en éste período. El origen se refiere a exótica ó nativa respecto a la Región Pampeana (Cabrera 1976). Las últimas dos columnas se refieren a la presencia (\surd) ó ausencia de la especie en los sitios Acacia u Olmo, respectivamente.....	109

Cuadro 7.2. Tablas de los ANVA realizados para las variables de la vegetación. El factor ambiente tuvo los niveles PA, PS y BO, y el factor manipulación tuvo los niveles *is*, *c*, *T*. El nivel *T* consistió en los panes transplantados dentro del mismo ambiente (p-PA, bo-BO, p-PS). El nivel *is* es un control del corte de la vegetación inicial, y el nivel *c* es un control total de la manipulación y el corte (ver Esquema 5.1). Referencias: Los valores representan los F; *** indica $p < 0.001$, ** indica $p < 0.01$, * $p < 0.05$ y # indica $p < 0.10$. S= riqueza; H'=diversidad; p= proporción de toques, como índice de cobertura; Cyp= Ciperáceas, M= monocotiledóneas, I= invernales, E= estivales, D= dicotiledóneas; Hi = *Hirschfeldia incana*; Ca= *Cardus acanthoides*.....111

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Diagrama de cascada de efectos esperados: (1) la invasión de árboles exóticos en pastizales modifica el ambiente abiótico (recursos y condiciones) que percibe la vegetación herbácea; (2) lo cual afectaría las demografías de las poblaciones en los distintos ambientes de invasión a través de la modificación de la disponibilidad de propágulos y de sus tasas vitales; (3) modulando así a la composición y estructura de comunidad vegetal herbácea, (4) afectando su productividad y así el flujo de energía del estrato herbáceo, y finalmente afectando así los procesos y atributos del ecosistema como son el ciclado de nutrientes y las propiedades del suelo, debido a cambios en (5) y (6) el material vegetal o (7) del ambiente en el cual ocurren los procesos (descomposición, mineralización, etc). En el diagrama sólo se muestran las flechas consideradas más importantes para el planteo del modelo conceptual. Las líneas de puntos representan “feedbacks” mencionados en esta introducción.....14

Figura 2.1. Representación del área considerada alrededor de cada transecta para cuantificar las características del parche de bosque.....24

Figura 2.2. Ordenamiento resultante del análisis NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) del pastizal invadido por *Gleditsia triacanthos* (acacia negra). La solución mostrada tuvo un nivel de estrés = 10.2. Las especies que se muestran cercanas a los ejes son las que mostraron valores de correlación de Pearson más altos (indicado entre paréntesis). Para más detalles ver texto.....27

Figura 2.3. Cambios en la diversidad H' (de Shannon-Wiener) de especies herbáceas asociadas a árboles aislados (A y B) o bosques (C) de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra): A) Diversidad asociada a árboles aislados de diferentes tamaños; B) Diversidad asociada con parches a diferentes distancias del tronco de árboles aislados y C) Diversidad asociada a pastizales y a bosques de diferentes densidades. Las barras representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.28

Figura 2.4. Dinámica de la cobertura vegetal herbácea asociada a árboles de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) según el tamaño de árboles aislados (A), la distancia al tronco del árbol (B) y la densidad de bosques (C). Los valores representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.....29

Figura 2.5. Dinámica de la comunidad herbácea asociada a árboles de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) según el tamaño de árboles aislados (primera columna), la distancia al tronco del árbol (segunda columna) y la densidad de bosques (tercer columna). Las variables representadas en las filas son: Cobertura de especies perennes de verano (A, B, C); Cobertura de especies perennes de invierno (D, E, F); Cobertura de anuales de verano (G, H, I) y Cobertura de anuales de invierno (J, K, L). Los valores representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.....30

Figura 2.6. Ordenamiento resultante del análisis NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) de *Ulmus pumila* (olmo siberiano). (A) Eje 1 vs. Eje 2; (B) Eje 2 vs Eje 3. Los gráficos mostrados corresponden a la solución de 3 dimensiones recomendada, cuyo

estrés total es 7.8. Las especies que se muestran cercanas a los ejes corresponden con las que tienen mayores r de correlación de Pearson (indicado entre paréntesis). Para más detalles ver texto.....32

Figura 2.7. Diversidad H' (de Shannon-Wiener) de especies herbáceas asociadas a árboles aislados (A y B) o bosques (C) de *Ulmus pumila* (olmo siberiano): A) Cambios en la diversidad de parches de vegetación ubicados a diferentes distancias del tronco, según el tamaño de los árboles aislados; B) Cambios en la dinámica de la diversidad según el tamaño de los árboles; C) Diversidad asociada a pastizales y a bosques de diferentes densidades. Los puntos representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.....33

Figura 2.8. Cobertura vegetal asociada a parches de árboles aislados (A-C) o bosques (D) de *Ulmus pumila* (olmo siberiano): Cambios en la cobertura según la distancia al tronco y el tamaño del árbol aislado en las fechas de Setiembre de 2006 (A), Diciembre de 2006 (B) y Marzo de 2007 (C). Dinámica de la cobertura vegetal en bosques de diferentes densidades y en pastizales abiertos del sitio acacia (D). Los puntos representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.34

Figura 2.9. Dinámica de los cambios en la estructura de la comunidad herbácea asociada a árboles de *Ulmus pumila* (olmo siberiano) según el tamaño de árboles aislados (primera columna), la distancia al tronco del árbol (segunda columna) y la densidad de bosques (tercer columna). Las variables representadas en las filas son: Cobertura de especies perennes de verano (A, B, C); Cobertura de especies perennes de invierno (D, E, F); Cobertura de anuales de verano (G, H, I) y Cobertura de anuales de invierno (J, K, L). Los puntos representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.....35

Figura 3.1. Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (RFA) medido a la altura del canopy herbáceo en pastizales abiertos y parches con distinto grado de invasión de árboles: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos*; y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. Cada símbolo representa el promedio \pm error estándar de 5-7 parches. En cada panel, las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada fecha.....49

Figura 3.2. Productividad herbácea total en los distintos ambientes de invasión de árboles: A) sitio invadido por acacia negra o *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por olmo siberiano o *Ulmus pumila*. En cada panel las distintas letras simbolizan diferencias significativas por contraste LSD ($p < 0.05$). Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches.....50

Figura 3.3. Productividad herbácea primaveral y estival en los distintos ambientes de invasión de árboles, A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. En cada panel las distintas letras simbolizan diferencias significativas por contraste LSD ($p < 0.05$) entre los niveles de invasión para cada estación de productividad. Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches.....51

Figura 3.4. Productividad primaria neta herbácea por grupo funcional en los distintos ambientes de invasión de árboles: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. Dicots hace referencia a dicotiledóneas, pastos a monocotiledóneas. En cada panel las distintas letras simbolizan diferencias significativas por contraste LSD ($p < 0.05$). Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches.52

Figura 3.5: Análisis de los tamaños de los efectos (LnRR o effect size en inglés) de la invasión de árboles sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) herbácea para *Gleditsia triacanthos* y para *Ulmus pumila*. A) Ajuste lineal entre el tamaño del efecto total del parche en función de su área basal leñosa, resultando en las funciones $y=0.045x + 0.95$ para *Gleditsia* y $y=0.029x + 0.23$ para *Ulmus*. B) Ajuste inverso ($y=a \cdot x^{-b}$) entre el tamaño del efecto *per cápita* (por individuo de árbol invasor) en función del área basal leñosa del parche. Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches. El símbolo ψ indica que se muestran ecuaciones ajustadas con un dato menos, considerado un outlier (ver texto).55

Figura 4.1. Mecanismos de interacción entre árboles deciduos y los principales grupos funcionales herbáceos en pastizales sucesionales de la Pampa Interior, a lo largo del gradiente de invasión: A) En estadios tempranos o intermedios de invasión, (1) la competencia asimétrica por luz con los pastos perennes de verano afectaría su crecimiento y por ende disminuiría la inhibición (2) que estas ejercen con su broza sobre el reclutamiento de los pastos anuales de invierno. Considerando que la competencia (3) entre árboles deciduos y pastos anuales de invierno sería reducida por existir cierta complementariedad de nichos temporales respecto al uso de el recurso luz, resultaría (4) que los árboles ejercerían una facilitación indirecta sobre los pastos anuales de invierno, aumentando su biomasa debajo de los árboles. B) En estadios avanzados de invasión de árboles, dada la alta densidad de árboles, (5) la competencia asimétrica por luz entre los árboles y el final del ciclo de los pastos anuales sería considerable, disminuyendo la producción local de semillas viables (6).65

Figura 4.2. Espesor del mantillo a través del gradiente de invasión de árboles en los sitios analizados. A) sitio Acacia, B) sitio Olmo. En cada panel, distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-6 parches.....69

Figura 4.3. Biomasa de los diferentes componentes del mantillo recolectado en los parches con distinto nivel de invasión en el sitio Acacia. La broza de árbol incluyó hojas y ramas.70

Figura 4.4. Emergencia de plántulas en los diferentes ambientes generados por la invasión de árboles en el sitio Acacia: A) Riqueza de especies emergidas a la fecha de Septiembre de 2006 y B) en Diciembre de 2006; C) Abundancia total de plántulas (sin incluir a la especie *Lolium multiflorum* que es analizada aparte) en Septiembre y D) Diciembre de 2006. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.....71

Figura 4.5. Emergencia de plántulas en los diferentes ambientes generados por la invasión de árboles en el sitio Olmo en Diciembre de 2007: A) Riqueza de especies emergidas y B) Abundancia total de plántulas (sin incluir a *Lolium multiflorum*). En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.72

Figura 4.6. Reclutamiento de *Lolium multiflorum* (Lm) en los distintos ambientes de invasión de árboles del sitio Acacia, estimada en diferentes momentos: A) Septiembre de 2006, correspondiente a una etapa intermedia de su ciclo de vida, B) Diciembre de 2006, al final de su ciclo de vida y C) Diciembre de 2007, al final de su ciclo de vida. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.....73

Figura 4.7. Producción de biomasa de *Lolium multiflorum* a través del gradiente de invasión en el sitio Acacia en A) 2006 y B) 2007. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.....74

Figura 4.8. Crecimiento individual de *Lolium multiflorum* a través del gradiente de invasión de árboles del sitio Acacia, en 2006 y 2007. A) Biomasa total por individuo; B) Porcentaje de biomasa reproductiva respecto al total. Las barras de error corresponden al error estándar de 5-6 parches y las letras diferentes indican diferencias significativas por contrastes LSD dentro de cada año.....74

Figura 4.9. Desempeño poblacional de *Lolium multiflorum* (Lm) en los distintos ambientes de invasión de árboles del sitio Olmo, en los tratamientos con y sin adición de semillas de *Lolium*. A) Biomasa total de Lm por micrositio; B) Número de individuos de Lm al inicio y C) al final de su ciclo de vida. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.....75

Figura 4.10. Desempeño individual de *Lolium multiflorum* (Lm) en el sitio Olmo, estimada por la biomasa total por individuo. A) Efecto del nivel de invasión; B) Efecto de la interacción de los tratamientos de remoción de broza y adición de semillas. En cada panel letras diferentes implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches...75

Figura 4.11. Integración de la dinámica de *Lolium multiflorum* a lo largo del gradiente de invasión de árboles en dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. Las líneas continuas se refieren a la biomasa total poblacional por micrositio. Las líneas punteadas se refieren al desempeño o biomasa por individuo. Las líneas entrecortadas se refieren a la densidad de individuos al final de la estación de crecimiento.79

Figura 5.1. Diseño experimental de un bloque del experimento de trasplantes recíprocos de panes de comunidad entre pastizales y bosques de *Gleditsia triacanthos*. Los cuadrados grandes representan los tres tipos de ambiente destino: Pastizal, Bosque y Pastizal sombreado artificialmente. Los cuadrados pequeños representan los orígenes

de los panes de comunidad herbácea, siendo p: pastizal, bo: bosque, m: mixto, is: in situ y c: control. El fondo gris indica que dichos panes fueron transplantados, mientras que el fondo blanco indica que los panes no fueron transplantados. Los bordes entrecortados muestran los panes cuya vegetación inicial fue cortada a 5 cm del suelo al inicio del experimento, mientras que los bordes continuos indican que no se cortó la vegetación inicial. Ver texto para la descripción de los tratamientos.....85

Figura 5.2. Variación estacional en los ambientes de pastizal, bosque y pastizal sombreado de las variables microclimáticas A) Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (RFA) remanente para la vegetación herbácea; B) Humedad en los primeros 10 cm de profundidad de suelo. Cada símbolo representa el promedio \pm error estándar (n=6).....88

Figura 5.3. Diversidad de especies por el índice de Shannon-Weiner (A) y riqueza de especies (B) en los ambientes de pastizal (P), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), estimada en enero de 2010. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6). Diferentes letras corresponden a diferencias significativas por test LSD.....89

Figura 5.4. Cobertura relativa de pastos y dicotiledóneas estivales y de ciperáceas en los ambientes destino pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), estimada a partir de la proporción de toques de los censos realizados en Diciembre de 2008; Febrero de 2009 y Enero de 2010. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6).....91

Figura 5.5. Cobertura relativa de monocotiledóneas y dicotiledóneas invernales en los ambientes destino pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), estimada a partir de la proporción de toques de los censos realizados en Diciembre de 2008; Febrero de 2009 y Enero de 2010. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6). En cada panel, diferentes letras corresponden a diferencias significativas por test LSD en cada grupo funcional.....93

Figura 5.6. Proporción relativa (al total de la cobertura) de las especies A) *Carduus acanthoides*, B) *Festuca arundinacea*, C) *Lolium multiflorum* en los ambientes destino pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), combinados con los distintos ambientes de origen (pastizal, mixto y bosque). En el panel D) se muestra el efecto del origen del pan observado sobre la cobertura de la especie *Lolium multiflorum* en Febrero de 2009. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6). En cada panel, diferentes letras corresponden a diferencias significativas por test LSD.....94

Figura 7.1. Evaluación del efecto causado por el disturbio durante la instalación del experimento, evaluado en las fechas de Noviembre de 2007, Marzo y Diciembre de 2008, sobre la riqueza y diversidad de especies en los ambientes de pastizal (P), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS). Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6).....112

INDICE DE FOTOS

Foto 1.1. Vista general de los sitios analizados en esta tesis. A) sitio Acacia, invadido por <i>Gleditsia triacanthos</i> (acacia negra); B) sitio Olmo, invadido por <i>Ulmus pumila</i> (olmo siberiano).....	19
Foto 3.1. Niveles de invasión de invasión de árboles en el sitio Olmo, invadido por <i>Ulmus pumila</i> (olmo siberiano). Los mismos 4 niveles fueron analizados en el sitio Acacia. A) Pastizal abierto; B) Árbol aislado en la matriz de pastizal; C) Bosque de densidad media; D) Bosque de densidad alta.....	45
Foto 4.1. Vista general de las subparcelas a las que se asignaron los tratamientos de remoción de la broza (con o sin) y adición de semillas (con o sin), en dos parches correspondientes a diferentes niveles de invasión de árboles: A) pastizal (sitio Olmo) y B) Bosque de alta densidad (sitio Acacia).....	67
Foto 5.1. Fotografía de uno de los bloques del ambiente destino Pastizal sombreado.....	86

Abreviaturas

cm	Centímetro
m ²	Metro cuadrado
ha	Hectárea
g	Gramos
p.p.m.	Partes por millón
dS/m	deciSiemens por metro
g.l.	Grados de libertad
n	Número de réplicas
indiv.	Individuos
C	Carbono
N	Nitrógeno
ANVA	Análisis de Varianza
NMDS	del inglés, <i>non-metric multidimensional scaling</i> (escalamiento multidimensional no-métrico)
LSD	del inglés, <i>least significance difference</i> (menor diferencia significativa)
RFA	Radiación Fotosintéticamente Activa

RESUMEN

Cambios inducidos por la invasión de árboles en la estructura y el funcionamiento de pastizales sucesionales.

El impacto de una especie invasora se relaciona con su grado de novedad funcional respecto de la comunidad residente. En esta tesis se propuso que la invasión de árboles exóticos en pastizales genera una cascada de efectos que involucran distintos niveles de organización, desde la demografía de las poblaciones herbáceas y la composición funcional del pastizal hasta atributos del ecosistema como la productividad primaria y la fertilidad del suelo. Además, se anticipó que esos efectos se intensificarían a lo largo de gradientes naturales de invasión. Se realizaron estudios observacionales y experimentales en dos pastizales post-agrícolas de la Pampa Interior invadidos alternativamente por *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) o *Ulmus pumila* (olmo siberiano). Mediante censos de vegetación se observó que con el avance de la invasión desaparecieron del estrato herbáceo las especies perennes estivales e invernales. En el caso de acacia, las especies anuales de invierno fueron favorecidas en estadíos intermedios de invasión pero decrecieron en los bosques más densos. La productividad primaria neta aérea (PPNA) herbácea disminuyó con la invasión de árboles. En los estadíos más avanzados de invasión de acacia y olmo se detectaron una reducción del carbono orgánico y un aumento de la alcalinidad superficial del suelo, respectivamente. Experimentos de remoción de broza y adición de semillas mostraron que, en el sitio invadido por acacia, la broza limitó el reclutamiento de herbáceas en estadíos iniciales de la invasión, mientras que favoreció el reclutamiento de *Lolium multiflorum* en etapas intermedias de invasión. En cambio, en el sitio invadido por olmo, el reclutamiento de esta especie no fue afectado por la presencia de broza, pero aumentó con el agregado de semillas. Se analizó el rol de la luz como modulador de los efectos sobre la comunidad herbácea mediante un experimento de simulación del sombreado arbóreo combinado con trasplantes recíprocos de parches de pastizal y de bosque. El sombreado aumentó la cobertura de las especies anuales invernales, mientras que las especies perennes estivales mostraron cierta inercia en su respuesta al ambiente. Los resultados de esta tesis muestran que los árboles exóticos actúan como ingenieros del ecosistema, afectando los servicios que los pastizales secundarios proveen en los agroecosistemas.

PALABRAS CLAVE: Invasiones biológicas; expansión de leñosas; pastizales sucesionales; ingenieros del ecosistema; agroecosistemas; grupos funcionales; especies exóticas; Pampa Interior; productividad primaria neta aérea (PPNA); biodiversidad.

ABSTRACT

Impact of woody plant invasions on community structure and functional attributes of successional grasslands.

The ecological impact of an invasive species is related to its degree of functional novelty relative to the invaded community. In this thesis I propose that exotic tree invasions on grasslands generate a cascade of effects involving various levels of organization, from herbaceous population demographics, through community diversity and functional composition, to ecosystem attributes such as primary productivity and soil fertility. Furthermore, I expected that these effects would increase along natural gradients of invasion. I conducted a series of observational and experimental studies in two old-field grasslands of the Inland Pampa, Argentina, which were alternatively invaded by *Gleditsia triacanthos* (honey locust) or *Ulmus pumila* (siberian elm). Vegetation censuses showed that perennial summer and winter grasses decreased with increasing levels of tree invasion. In the case of honey locust invasion, winter annual species were promoted at intermediate levels of invasion but also decreased at final ones. Herbaceous aboveground net primary production (ANPP) declined with tree invasion. In advanced stages of the invasion by honey locust and elm, I detected a significant reduction of organic carbon and an increase in alkalinity of the top soil horizon, respectively. Litter removal and seed addition experiments showed that litter presence limited herbaceous species recruitment during early stages of tree invasion, but promoted *Lolium multiflorum* recruitment at intermediate stages of honey locust invasion. In contrast, this grass species was generally seed-limited in the site invaded by elm. I analyzed the role of light as a driver of the effects on herbaceous community by simulating tree canopies shade in combination with reciprocal transplants of soil from grassland and forest patches. Shading increased the cover of winter species, whereas perennial summer grasses showed substantial inertia in their response to environmental conditions. The results of this thesis showed that exotic trees act as ecosystem engineers, affecting the services that secondary grasslands provide in agroecosystems.

KEYWORDS: Biological invasions; woody expansion; successional grasslands; ecosystem engineers; agroecosystems; functional groups; exotic species; Inland Pampa; aboveground net primary productivity (ANPP); biodiversity.

CAPÍTULO 1

Introducción General

1.1 El problema de las invasiones biológicas

Los ecosistemas terrestres se encuentran sometidos a un profundo proceso de reestructuración ligado al crecimiento de la población humana. En la actualidad el 73% de la superficie terrestre se ha destinado a usos antrópicos, quedando muy pocos espacios no disturbados (Hannah *et al.* 1995; Foley *et al.* 2005; Ellis & Ramankutty 2008). Entre los procesos asociados al desarrollo antrópico que más afectan a los ecosistemas se pueden mencionar: la pérdida y fragmentación de hábitats; el cambio del clima a escala global (Sala *et al.* 2000); la contaminación creciente de aguas, suelos y atmósfera y la redistribución de especies entre zonas biogeográficas (Elton 1958; Crooks 2002).

Una evidencia clara del impacto de estos procesos son los marcados aumentos o disminuciones que se observan en la distribución y la abundancia local de la biota. Se calcula que en las próximas décadas se extinguirán el 50% de las especies de los principales grupos taxonómicos (McKinney & Lockwood 1999). Además, actualmente diversos ecosistemas son dominados sólo por un 2% de las especies del planeta, mientras que el 5-29% de las especies se encuentra en expansión local (McKinney & Lockwood 1999). El patrón resultante de estas tendencias es la homogeneización de la biota, que comprende el aumento en la dominancia de especies exóticas cosmopolitas (Denslow & Hughes 2004; Olden *et al.* 2004).

Se denomina *invasión biológica* al proceso de expansión de una especie introducida como resultado de la acción antrópica en un área en la que no estaba anteriormente (Richardson *et al.* 2000). Las invasiones de especies asistidas por humanos han tomado escalas temporales y espaciales sin precedentes en la historia de la biota de la tierra (Ricciardi 2007). Los primeros registros de este proceso fueron realizados por Charles Darwin, quien notó que algunas especies de origen europeo se habían vuelto comunes a escala regional en Sudamérica (Darwin 1839). Sin embargo, el primero en resaltar la importancia global de este proceso fue Charles Elton, quien exploró las posibles causas de las invasiones biológicas y advirtió que estas podrían tener severas consecuencias sobre los ecosistemas (Elton 1958).

El estudio de las invasiones biológicas tiene dos aspectos que la hacen un área interesante y enriquecedora para el conocimiento ecológico. Por un lado, aporta conocimiento sobre uno de los principales problemas ambientales que afectan al planeta, es decir, la transformación de los ecosistemas que generan las actividades humanas mediada por la invasión de organismos exóticos (Lövel 1997). Por otro lado, su estudio contribuye al conocimiento ecológico general, ya que las invasiones constituyen experimentos naturales que informan acerca del papel de las especies en los ecosistemas. Específicamente, la llegada y expansión de una nueva especie pone en evidencia los procesos de ensamble de las comunidades y la organización funcional de los ecosistemas (Thompson *et al.* 1995; Williamson 1996; Davis & Thompson 2000; Crooks 2002; Shea & Chesson 2002; Sax *et al.* 2007). Es por esto que las invasiones biológicas representan no sólo un factor de cambio para los ecosistemas, sino también una oportunidad para aprender más acerca de ellos (Crooks 2002; Crawley 2005; Sax *et al.* 2007).

1.1.1 Estado actual del conocimiento sobre invasiones biológicas

En general, el proceso de *invasión* puede dividirse en tres etapas: 1) la movilización de especies más allá de su rango de distribución natural (definido por mecanismos de

dispersión natural y barreras biogeográficas) ligada a las actividades humanas; 2) el establecimiento y crecimiento poblacional de la especie exótica en las nuevas localidades; y 3) la expansión regional de la especie desde las localidades invadidas (Chapin *et al.* 2002; Shea & Chesson 2002; Richardson & van Wilgen 2004). Sólo una proporción pequeña de las especies introducidas consiguen establecerse en el nuevo ambiente y, entre ellas, sólo algunas consiguen avanzar sobre los ecosistemas receptores con posibles impactos significativos sobre las comunidades residentes (Williamson 1996; Davis & Thompson 2000). De aquí en adelante llamaré *especies invasoras* a aquellas especies introducidas que se encuentran en un estado geográfico/demográfico de expansión, aunque no causen necesariamente un impacto notable sobre las comunidades invadidas (Richardson *et al.* 2000; Ricciardi & Cohen 2007).

Los grandes focos de estudio en la ecología de las invasiones buscan conocer: 1) los caracteres eco-fisiológicos que hacen que una especie exótica se transforme en invasora; 2) las características que hacen a un ecosistema más o menos susceptible a la invasión (invasibilidad); 3) los impactos ecológicos de las especies invasoras. En relación al primer punto, se ha propuesto que las especies invasoras suelen tener caracteres de tipo “r-estrategas” y alta variabilidad genética o fenotípica (McKinney & Lockwood 1999). Dentro de una misma forma de vida (e.g. pastos), se ha observado que las especies invasoras tienden a poseer caracteres que las hacen más competitivas y generalistas en el uso de los recursos, mientras que las especies nativas tienden a poseer caracteres de tipo estrés-tolerantes (King & Wilson 2006). Algo similar ocurre con las especies de pinos (Rejmanek & Richardson 1996). Sin embargo, estos patrones no son extrapolables a cualquier situación; se ha propuesto que los caracteres que hacen que una exótica sea invasora son *hábitat-dependientes* (Thompson *et al.* 1995; Mack *et al.* 2000; Daehler 2003).

Esto podría relacionarse con la naturaleza de las invasiones en sí mismas. El proceso de traslado antrópico de especies implica la ausencia de co-evolución entre la invasora y la biota nativa de la nueva localidad. Por ello las especies exóticas invasoras tienen una alta probabilidad de poseer caracteres ecológicos novedosos en relación a la comunidad residente (Mack 2003). Si bien esto puede actuar como “barrera” para el establecimiento de las especies inmigrantes, ciertas especies pueden encontrar “oportunidades de nicho” para su establecimiento (Shea & Chesson 2002; MacDougall *et al.* 2009), generándose una selección a favor de especies que poseen caracteres apropiados a las condiciones del nuevo ecosistema (Gurvich *et al.* 2005). Las oportunidades de nicho ocurren cuando la especie exótica encuentra recursos o condiciones comprendidas por su nicho potencial y que son subutilizados por las especies residentes (Davis *et al.* 2000). Esas oportunidades pueden además reflejar la posibilidad de escape de enemigos naturales, donde éstos se encuentran en baja abundancia o son menos efectivos (Shea & Chesson 2002; Gurvich *et al.* 2005). Consecuentemente, bajo ciertas circunstancias las especies exóticas pueden tener ventajas en relación a las nativas residentes, dado que el establecimiento y crecimiento poblacional de dichos grupos involucrarían controles distintos (Williamson 1996).

En cuanto a la invasibilidad de los ecosistemas, se han perseguido dos tipos de objetivos: definir cuáles son las regiones más propensas a recibir propágulos exógenos y definir qué características hacen a una comunidad más vulnerable a la invasión. Se ha visto que ni las comunidades más aisladas están libres de la llegada de propágulos exógenos (Mack *et al.* 2000). Sin embargo, existen buenas evidencias de que la presión de propágulos es un determinante fundamental de las probabilidades de invasión de una comunidad (Williamson 1996; Simberloff 2009). Por ejemplo, sitios con mayor acceso humano suelen tener una mayor riqueza de especies exóticas establecidas (Lonsdale

1999). En lo que respecta a la vulnerabilidad de las comunidades, las principales hipótesis propuestas se centran en los roles de la resistencia biótica, los disturbios y/o la resistencia abiótica. La resistencia biótica comenzó a ser tratada por Elton (1958; ver también (MacArthur & Wilson 1967)) y postula que la diversidad de especies residentes reduce la susceptibilidad a la invasión (o invasibilidad) de una comunidad local. Si bien existe un número creciente de investigaciones sobre la relación diversidad – invasibilidad, la evidencia a favor de la hipótesis de Elton es controvertida, ya que los mecanismos que facilitan o reducen la invasión son dependientes de la escala de observación (Levine 2000; Shea & Chesson 2002; Levine *et al.* 2004). Otra de las principales hipótesis estudiadas, relacionada con la anterior, postula que las comunidades con nichos “vacantes” o subutilizados son más vulnerables a las invasiones (Stachowicz & Tilman 2005), pero esta hipótesis tampoco está sostenida por evidencias robustas. Por otro lado, el ambiente abiótico también sería un determinante fundamental de la invasibilidad. Varios estudios muestran que el estrés abiótico disminuye la invasibilidad de una comunidad, como ocurre en el caso de comunidades vegetales inundables (Von Holle & Simberloff 2005) o de suelos salinos (Perelman *et al.* 2007). Adicionalmente se ha observado en reiterados casos que la ocurrencia de disturbios facilitó el establecimiento de especies exóticas, mediante la liberación de recursos y alterando las interacciones entre las especies residentes (Lockwood *et al.* 2007). Aparentemente un factor importante para disminuir la vulnerabilidad a la invasión sería la persistencia de un canopeo vegetal multiestratificado que permite un uso más completo de los recursos (Mack *et al.* 2000). No obstante, ciertos disturbios frecuentes y de pequeña escala pueden contribuir a aumentar la resistencia de una comunidad a la invasión (Mazía *et al.* 2010).

En general, el aspecto menos estudiado de las invasiones se refiere a los impactos ecológicos de las especies exóticas (Parker *et al.* 1999; Levine *et al.* 2003). La evaluación del impacto de una especie invasora se puede hacer en cinco niveles de organización: genético, individual, poblacional, comunidad y ecosistema. Los niveles menos estudiados para plantas invasoras son los genéticos y los que se refieren al impacto sobre los procesos del ecosistema (Parker *et al.* 1999). Además faltan estudios que relacionen los distintos niveles entre sí, por ejemplo considerando el efecto de una invasora sobre la composición de la comunidad y los flujos de carbono y nutrientes en el ecosistema (Parker *et al.* 1999). Particularmente se han subestimado los impactos de las invasoras sobre los procesos del ecosistema que ocurren a través de cambios en la estructura de la vegetación (Levine *et al.* 2003).

Esta tesis aborda el estudio de los impactos asociados a la invasión de especies leñosas en pastizales sucesionales. En la siguiente sección analizo el conocimiento disponible acerca de las distintas formas y mecanismos por los cuales una especie exótica invasora puede impactar sobre el ecosistema invadido.

1.1.2 Impacto ecológico de las invasiones

Dado que ningún organismo vive aislado de su ambiente abiótico y biótico, cabe esperar que una invasión exitosa tenga consecuencias para las otras especies de la comunidad (Williamson 1996). Los efectos de una invasora sobre la comunidad pueden involucrar cambios tanto en las abundancias como en el número de especies residentes (Parker *et al.* 1999). Se han registrado numerosos casos en los que las especies invasoras alteran la riqueza de especies de la comunidad invadida, aunque la dirección del efecto es variable. Si bien se han enfatizado los efectos negativos de las invasiones sobre la diversidad (Gurevitch & Padilla 2004), también existen casos donde la invasión

resulta en un aumento de la diversidad local de especies (Chaneton & Facelli 1991; Sax & Gaines 2003). Además, en áreas muy degradadas, por ejemplo por uso minero, ciertas exóticas favorecen el reestablecimiento de especies nativas por efectos de facilitación (D'Antonio & Meyerson 2002). También se han observado casos “neutros”, en ecosistemas donde las exóticas cumplen un papel funcional similar al que ejercían ciertas especies nativas -e.g. colonizadoras transitorias de sitios disturbados- (Simberloff 2003; MacDougall & Turkington 2005).

El mecanismo más frecuente por el que la invasora afecta negativamente a las especies residentes es la competencia por recursos limitados (Tilman 1997; Yurkonis *et al.* 2005). En este contexto, los efectos más evidentes ocurrirían cuando la invasora usa los mismos recursos que las nativas (nichos superpuestos) pero tiene un ajuste (*fitness*) superior (MacDougall *et al.* 2009). Adicionalmente pueden operar otros mecanismos de impacto como la alelopatía o la acumulación de broza (Hierro & Callaway 2003; Richardson & van Wilgen 2004). Exudados radicales de algunas invasoras pueden actuar tóxica o alelopáticamente en los nuevos ambientes invadidos, dada la falta de coevolución de las especies residentes con el compuesto tóxico exudado por la invasora (Callaway & Aschehoug 2000; Hierro & Callaway 2003). Por otro lado, la acumulación de broza en el suelo es un mecanismo frecuente de interacción entre especies (Xiong & Nilsson 1999). Se ha observado que muchas exóticas invasoras depositan una gruesa capa de broza que impide el reclutamiento y la regeneración de especies nativas (Richardson & van Wilgen 2004).

Uno de los principales factores que determinan el impacto de la invasora sobre la comunidad es el grado de “novedad” funcional que representa respecto de las especies residentes (Parker *et al.* 1999; Strayer *et al.* 2006). Un alto grado de novedad funcional aumenta las posibilidades de que la invasora actúe como “ingeniera del ecosistema”, modulando directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies y causando cambios físicos que determinen la creación de nuevos hábitats o modifiquen las condiciones preexistentes (Jones *et al.* 1994; Richardson & van Wilgen 2004). Cuando la especie invasora pertenece a un grupo funcional novedoso para la comunidad, la presencia de nuevos caracteres funcionales puede cambiar permanentemente el carácter de un ecosistema (Chapin *et al.* 2002; Gurvich *et al.* 2005). Por ejemplo, la invasión de árboles exóticos en pastizales (tema central de esta tesis) constituye un caso extremo de diferencias funcionales entre la especie invasora y la comunidad invadida, dado que en este caso la invasora representa la llegada de una nueva forma de vida al ecosistema.

Las mayores consecuencias de las invasoras pueden llegar a la reorganización del ecosistema, mediante el impacto sobre procesos como la productividad primaria y el ciclado de nutrientes y el ciclo hidrológico (Williamson 1996). Los mecanismos asociados a dichos cambios pueden encontrarse en tres aspectos esenciales de la estructura y funcionamiento del ecosistema (Vitousek 1990; Williamson 1996; Crooks 2002; Richardson & van Wilgen 2004):

- 1) afectando al ambiente físico, inscribiéndose aquí las modificaciones en parámetros que caracterizan el ambiente de las especies, como es la disponibilidad de luz, humedad, temperatura, propiedades del suelo, etc.
- 2) alterando el flujo de energía a través de modificar la biomasa en distintos niveles tróficos y las redes tróficas del ecosistema.
- 3) mediante efectos sobre los ciclos biogeoquímicos, modificando la distribución, el almacenaje y las tasas de ciclado de agua, nitrógeno u otros compuestos inorgánicos u orgánicos

Un aspecto clave de la ecología de invasiones, pero muy poco estudiado aún, es cómo cambian los efectos sobre el sistema durante el proceso de expansión de la especie invasora. Los efectos de las invasoras pueden cambiar con el tiempo desde la invasión y suelen estar correlacionados con un aumento en la abundancia poblacional de la especie invasora, tanto en intensidad (efectos agudos o leves) como en duración (efectos crónicos o pasajeros) (Strayer *et al.* 2006). Un modelo recientemente propuesto considera que el impacto total de una especie invasora es un problema que incorpora múltiples escalas. El impacto total (I) de una especie se podría resumir según la siguiente ecuación:

$$I = R \times A \times E$$

donde R representa el rango geográfico o área ocupada por la especie, A es la abundancia promedio por unidad de área y E es el efecto *per cápita* medido por individuo o por unidad de biomasa (Parker *et al.* 1999) (Richardson & van Wilgen 2004). Esta fórmula posee la ventaja de que permitiría comparar el impacto de distintas especies en diferentes localidades, pero tiene la dificultad de estimar E, debido a que en general faltan estudios que distingan entre efectos *per cápita* y efectos de abundancia (poblacionales) de una especie en particular. En términos más generales, son pocos los estudios que evaluaron el impacto de especies invasoras considerando el cambio en magnitud y naturaleza de los efectos desde el inicio de la invasión (Parker *et al.* 1999; Strayer *et al.* 2006). Particularmente, un aspecto poco estudiado es cómo cambian los efectos *per cápita* de una especie invasora de ciclo de vida largo a lo largo del tiempo ontogénico que involucra el desarrollo de un individuo (Strayer *et al.* 2006).

1.2 La invasión de árboles en ecosistemas de pastizal

La invasión de pastizales por árboles exóticos forma parte de un proceso más amplio y generalizado que consiste en la expansión de especies leñosas en diferentes ecosistemas terrestres (Archer *et al.* 1995; Smith & Johnson 2004). Evaluaciones históricas y cuantitativas sugieren que la abundancia de la vegetación leñosa ha aumentado substancialmente en pastizales áridos y semiáridos durante los últimos 50 a 300 años en diversas áreas de África, India, Australia y toda América (Archer 1989). Este proceso también está ocurriendo en ecosistemas de sabana, e involucra tanto a leñosas exóticas como nativas (Jackson *et al.* 2002). Por otro lado, los pastizales se encuentran entre los ecosistemas que se verán más alterados por los cambios en el uso de la tierra (Sala *et al.* 2000).

Las causas generales de la expansión de leñosas se relacionarían con: 1) cambios en el régimen de disturbios, como el sobrepastoreo o la supresión de incendios; 2) cambios climáticos favorables para la expansión de especies leñosas nativas, por ejemplo en el régimen de precipitación, y 3) el establecimiento y expansión de especies leñosas introducidas por el hombre (Archer 1989, 1990; Chapin *et al.* 2002; Ghera *et al.* 2002). Es muy probable, sin embargo, que los factores anteriores no sean excluyentes y que interactúen entre sí. El tercero de estos procesos sugiere que, para un ecosistema herbáceo particular, la ausencia de formas de vida arbóreas nativas en el pasado no se debía a restricciones climáticas locales, sino más bien a restricciones histórico-evolutivas y filogenéticas de la flora nativa (Williamson 1996; Mack 2003). Más aún considerando que el hábito leñoso ha sido seleccionado en unas pocas familias taxonómicas, aunque diversas entre sí (*Salicaceae*, *Fagaceae*, *Myrtaceae*, -y en menor medida en- *Asteraceae*, *Lobeliaceae*, *Poaceae*, *Polemoniaceae*) (Mack 2003).

Si la expansión de leñosas continúa a la tasa actual, cabe esperar que en muchos ecosistemas de pastizal y sabana se produzca una transición hacia ecosistemas boscosos

(Zalba & Villamil 2002; Hibbard *et al.* 2003; Bond 2008). A escala global, y desde un punto de vista sucesional, este proceso podría ser coherente con lo que se espera en ambientes enriquecidos en recursos, en los cuales los arbustos reemplazarían a las hierbas y luego los árboles a los arbustos (Chapin III 1993). Dicha transición hacia bosques podría ser considerada como parte de un proceso global que está ocurriendo como consecuencia del impacto antrópico (manejo y degradación) y de la invasión masiva de especies introducidas, que es la generación de *nuevos ecosistemas*, o también llamados *ecosistemas emergentes* (Hobbs *et al.* 2006). En una dada localidad, la presencia actual de una nueva combinación de especies cuyos caracteres pueden modificar el funcionamiento del ecosistema lograría generar un nuevo estado en el ecosistema, con pocas posibilidades de restauración del sistema original (Hobbs *et al.* 2006). Estos ecosistemas novedosos surgen en áreas degradadas por el manejo antrópico, en áreas fragmentadas por el uso de la tierra y en campos abandonados (Meiners *et al.* 2002; Omacini *et al.* 2005; Yurkonis *et al.* 2005).

Si bien la expansión de leñosas es uno de los cambios más importantes en la cobertura terrestre a nivel global, poco se sabe acerca de sus consecuencias ecológicas sobre la composición, diversidad y funcionamiento de los pastizales invadidos (Throop & Archer 2007). Actualmente, se acepta la idea de que las leñosas invasoras actúen como ingenieras físicas del ecosistema, desencadenando una cascada de efectos sobre la estructura y organización de la comunidad biótica y los procesos que ésta regula (Breshears 2006; Gutiérrez & Jones 2006; Mitchell *et al.* 2007).

En la siguiente sección se revisarán los principales efectos esperados de la invasión de árboles en pastizales, clasificándolos a lo largo de un gradiente desde los efectos más inmediatos hasta los de plazo más largo, involucrando niveles de organización crecientes. La construcción de dicho marco teórico esta basada en diversos estudios que comparan bosques y pastizales, incluyendo casos de forestaciones en zonas de pastizales y la expansión de árboles nativos en sabanas. Esto supone que los efectos de la invasión de árboles en pastizales están determinados básicamente por las diferencias funcionales entre las leñosas invasoras y las herbáceas residentes.

1.2.1 Consecuencias ecológicas de la invasión de árboles en pastizales

La colonización de un pastizal por especies leñosas determina su transformación en una sabana. En lo que sigue resumiré brevemente los efectos esperados de los árboles sobre: 1) el ambiente abiótico (reguladores y recursos para el estrato herbáceo); 2) la composición y estructura de la comunidad herbácea; 3) la productividad herbácea y 4) el ciclado de nutrientes.

En general, es esperable que una nueva forma de vida de gran porte individual posea efectos dominantes en una comunidad herbácea, ya que agrega una importante fuente de heterogeneidad ambiental que modifica la distribución de los recursos y las condiciones del ambiente aéreo y subterráneo que percibe la vegetación herbácea (Belsky 1994; Anand & Orlóci 2000). Los árboles modifican la cantidad, calidad y régimen de luz y esto a su vez modifica los regímenes de humedad y temperatura (Tewksbury & Lloyd 2001; Breshears 2006). La acumulación de hojarasca arbórea también puede tener consecuencias importantes sobre la temperatura y humedad del suelo (Callaway *et al.* 1991). Se ha observado que los bosques tienen menores temperaturas durante todo el año, comparados con pastizales vecinos dominados por plantas C4 (Smith & Johnson 2004). Además, en forestaciones implantadas sobre suelos de pastizal se han observado aumentos de la salinidad y procesos de acidificación del suelo (Jobbágy & Jackson 2004; Jackson *et al.* 2005). Sumado a ello, el uso de los recursos del suelo

probablemente se vea modificado, dada la mayor profundidad de las raíces arbóreas (Jackson *et al.* 2002).

En un segundo nivel de análisis pueden considerarse los efectos del establecimiento de árboles sobre la comunidad del pastizal, probablemente mediados por los cambios abióticos enunciados en el párrafo anterior. Los cambios ambientales que genera la presencia de árboles aislados en la matriz de pastizal suelen expresarse como “círculos de influencia”, que comprenden los efectos de los árboles sobre el suelo y la vegetación dispuestos en un patrón radial alrededor del tronco (Zinke 1962; Amiotti *et al.* 2000). En general, los árboles en una sabana incrementan la heterogeneidad espacial y la complejidad estructural de la vegetación, aumentando la diversidad por crear microambientes susceptibles de ser colonizados por especies tolerantes a la sombra (Belsky 1994; Archer 1995). Se ha observado que el efecto sobre la riqueza de especies puede variar con la densidad de árboles, siendo positivo a bajas densidades pero negativo a densidades mayores, cuando se llega al estado de bosque cerrado con muy baja disponibilidad de luz (Mitchell *et al.* 2007). El sombreado generado por los árboles maduros no sólo contribuye al establecimiento de otros árboles a través del desplazamiento de las herbáceas (Reinhart *et al.* 2006), sino que además podría tener efectos de “feedback positivo” asociados favoreciendo la persistencia de los árboles (Siemann & Rogers 2003).

La estacionalidad de la comunidad herbácea también se verá afectada por la presencia de árboles, a través de varios mecanismos. En primer lugar, si el árbol es de función decidua, entonces sus efectos sobre los recursos y condiciones antes mencionados adquieren una dinámica estacional a la cual la vegetación herbácea cercana a los árboles deberá acoplarse por complementariedad de nichos temporales (ver (MacDougall *et al.* 2009)). Sumado a ello, la formación del mantillo otoñal compuesto por broza arbórea puede afectar la germinación, emergencia y supervivencia de plántulas de especies herbáceas (Sydes & Grime 1981; Molofsky & Augspurger 1992; Xiong & Nilsson 1999). Estos dos factores actuarían como filtros que favorecen a las especies herbáceas que son capaces de tolerar las nuevas condiciones ambientales impuestas por los árboles, ya sea en forma estacional o permanente. Además, los árboles pueden modificar los patrones de interacción entre grupos funcionales herbáceos (Marañón & Bartolome 1993). En muchos pastizales, un mecanismo común de inhibición es la formación de un mantillo de broza que impide el reclutamiento de especies, y también es uno de los tantos mecanismos por los cuales algunas exóticas modifican a la comunidad invadida (MacDougall & Turkington 2005; Yurkonis *et al.* 2005). Para árboles de función decidua es factible esperar que la invasión modifique la estacionalidad de la producción de biomasa herbácea, favoreciendo a especies invernales que eran inhibidas por la broza producida por las herbáceas estivales (Carson & Peterson 1990).

Una consecuencia de largo plazo del impacto de los árboles sobre el éxito reproductivo de las especies y la composición de la vegetación herbácea quedaría plasmada en la disponibilidad de propágulos en el suelo. Los impactos antes mencionados pueden afectar el tamaño y la composición específica del banco local de semillas y los patrones de emergencia y establecimiento de plántulas, favoreciendo algunos grupos y desfavoreciendo a otros (Marañón & Bartolome 1993). Por otro lado, la aparición de árboles introduce nuevas estructuras en el sistema que posibilitan el percheo de aves, generando un foco de arribo de semillas (Walker 1985).

Los efectos sobre el flujo de energía integran los cambios ocurridos en el ecosistema a medida que los árboles avanzan sobre la vegetación de pastizal. Como modelo general, puede esperarse que la productividad sea mayor y que la descomposición sea

menor en bosques que en pastizales (Chapin, 1993). Este modelo general es coherente con resultados que muestran que la tasa de recambio del stock de carbono se hace más lenta en bosques comparados con pastizales, con lo cual el carbono tendería a acumularse tanto en la vegetación como en el suelo (Hibbard *et al.* 2003; Smith & Johnson 2004).

La productividad primaria neta es uno de los procesos más importantes para estimar alteraciones en el flujo de energía del ecosistema (Sala & Austin 2000). Los efectos de los árboles sobre la productividad herbácea no son fáciles de predecir, dado que dependerían del balance de varios factores. Los árboles disminuirían la productividad herbácea debido a la competencia por luz (disminuyendo la fijación de energía a través de la fotosíntesis) y por agua (al aumentar la densidad de raíces en los 50 cm superficiales del suelo y la profundidad del sistema radical arbóreo). Sin embargo también pueden esperarse efectos positivos sobre la productividad herbácea mediante la liberación de nutrientes que se produce con la caída otoñal de hojas arbóreas (Callaway *et al.* 1991). El efecto neto podría depender del nivel de estrés hídrico que impera en el pastizal, ya que en ambientes semidesérticos, el impacto de los árboles sobre la biomasa herbácea suele ser positivo por el efecto del sombreado sobre la retención de agua en el suelo y la reducción de la evaporación (Throop & Archer 2007).

Los efectos sobre el ciclado de nutrientes implican que el ecosistema puede ser modificado en forma permanente (o menos reversible) por la invasión de árboles (Chapin *et al.*, 2002). El establecimiento de árboles incorpora al sustrato leñoso, que posee descomposición lenta en relación a los sustratos de plantas herbáceas, y adicionalmente puede modificar la liberación de nutrientes a través de la descomposición de las hojas de árboles que suele ser más rica en N y por lo tanto se descompone más rápido (Siemann & Rogers 2003; Mitchell *et al.* 2007). Una consecuencia importante de los cambios en el ciclado de nutrientes debajo de los árboles es que pueden favorecer la dominancia de especies herbáceas con requerimientos nutricionales diferentes a las especies dominantes del pastizal. Por ejemplo, si aumenta el nitrógeno disponible a través de la liberación desde la broza o por mineralización, aumentaría la abundancia de especies de ambientes más ricos como las especies anuales de la sucesión temprana (Siemann & Rogers 2003).

1.2.2 *La invasión de árboles en la región pampeana*

La Región Pampeana es una planicie de 300.000 km² que estuvo originalmente cubierta por pastizales perennes cespitosos (Ghersa & León 2002). Durante los últimos tres siglos -y particularmente durante el siglo XX- esta región ha sufrido una rápida transformación por el uso agrícola y actualmente quedan escasas áreas de pastizal original, especialmente en zonas del norte y oeste de la región (León *et al.* 1984). A eso se suma la invasión masiva de especies exóticas, derivada del disturbio provocado por la actividad agropecuaria (Chaneton *et al.* 2001; Perelman *et al.* 2007). Algunas de estas especies son árboles exóticos que fueron introducidos para explotación comercial, protección del viento y sombra para el ganado, o con fines ornamentales (Ghersa *et al.* 2002; Zalba & Villamil 2002). En la actualidad, muchas de estas especies se están expandiendo exitosamente, colonizando áreas relictuales, corredores de rutas, alambrados y áreas agrícolas manejadas bajo siembra directa (Ghersa *et al.* 2002). Las principales especies establecidas con éxito en el norte y el oeste de la región son *Gleditsia triacanthos*, *Ulmus pumila*, *Morus alba*, *Ligustrum lucidum* y *Eucalyptus spp.* (Ghersa & León 2002). *G. triacanthos* también suele invadir zonas ribereñas, que constituyen importantes hábitats para la flora y fauna nativas (Ghersa & León 2002). En

la zona pampeana serrana, los pinos (*Pinus* spp) se han transformado en invasoras problemáticas (Zalba & Villamil 2002).

Una de las características más conspicuas de la Región Pampeana es que su vegetación original estuvo exenta de árboles y arbustos de alto porte, a pesar de poseer las condiciones climáticas adecuadas para el crecimiento de leñosas (Parodi 1942; Cabrera 1976; Facelli & León 1986; Ghersa & León 2002). Si bien esta ausencia podría deberse a restricciones históricas y filogenéticas (causas últimas), algunos estudios han explorado el papel de factores locales que podrían limitar la presencia de árboles en esta región (causas próximas): 1) la textura relativamente fina de los suelos impedirían una adecuada aireación de las raíces pivotantes de los árboles, 2) los suelos sufren déficits hídricos estivales demasiado intensos para sostener vegetación arbórea, y 3) la abundante biomasa radical de las gramíneas ejerce una intensa competencia por agua, reprimiendo el establecimiento de arbóreas (Parodi 1942; Facelli & León 1986). Estudios realizados en la Pampa Interior sugieren que el nicho de regeneración de árboles estaría superpuesto con (o incluido en) el nicho ecológico de las gramíneas, con lo cual serían excluidos competitivamente por estas (Facelli & León 1986; Mazía *et al.* 2010). Por esta razón, la ocurrencia de disturbios que alteran la cobertura herbácea promueve el establecimiento espontáneo de árboles en pastizales sucesionales y relictuales (Facelli & León 1986; Mazía *et al.* 2001; Chaneton *et al.* 2004). Factores históricos como la alta frecuencia de incendios asociados a la actividad de las poblaciones indígenas, podrían también haber tenido cierta importancia en impedir la expansión de leñosas en la región, aunque el efecto del fuego en este sistema no está claramente comprendido. Estudios recientes muestran que los incendios estimularían la emergencia de plántulas de árboles exóticos, aunque perjudican el crecimiento de juveniles (Chaneton *et al.* 2004; Mazía *et al.* 2010).

Uno de los ambientes de la Región Pampeana donde actualmente ocurre la invasión de árboles es en los pastizales secundarios post-agrícolas (Facelli & León 1986; Mazía *et al.* 2001). En dichos pastizales, la sucesión secundaria post-agrícola ha sido ampliamente estudiada y se han encontrado claros patrones de recambio de especies herbáceas a lo largo del tiempo. Existe una fuerte dominancia de dicotiledóneas anuales en etapas tempranas, que luego son desplazadas por pastos anuales en estados intermedios y éstos a su vez por pastos perennes en etapas avanzadas (>20 años) de la sucesión (D'Angela *et al.* 1986; Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2010). Considerando que en dichos pastizales faltan estudios que analicen el impacto de la invasión de árboles sobre la comunidad herbácea, sería posible enriquecer la teoría ecológica general analizando qué aspectos diferencian la trayectoria sucesional (secundaria) de una comunidad de la trayectoria inducida por el avance de una invasión (Simberloff 2010).

Dada la ausencia histórica de árboles y el éxito actual –y su expansión– de esta forma de vida, cabe pensar que el bioma potencial actual en buena parte de la pampa húmeda ha dejado de ser un pastizal y tiende a ser un bosque (Ghersa & León 2002). El proceso de expansión de árboles en la región pampeana ofrece una excelente oportunidad para estudiar cómo la llegada de una nueva forma de vida a una comunidad puede modificar el ensamble de especies y el funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, se ha observado que las forestaciones de álamo (*Populus deltoides*) afectan diferencialmente a las especies herbáceas, beneficiando a las plantas C3 y a ciertas especies exóticas, y disminuyendo la diversidad total (Clavijo *et al.* 2005). En pastizales protegidos de Sierra de la Ventana (prov. de Buenos Aires), la invasión por varias especies de árboles ha disminuido la riqueza de especies del pastizal nativo y facilitado la invasión de otras especies exóticas (Zalba & Villamil 2002). Pero más allá de estos estudios, todavía no se ha estudiado cómo el avance de la invasión va modificando los

componentes bióticos y abióticos del ecosistema (Ghersa & León 2002; Zalba & Villamil 2002).

1.2.3 Integración del marco conceptual de la tesis

En esta tesis se explora la posible cascada de efectos directos e indirectos por los cuales los **árboles** modificarían el **ambiente** (recursos y condiciones abióticas) percibido por la vegetación herbácea, modificando en forma diferencial la demografía de las **poblaciones** y así la composición y estructura de la **comunidad** herbácea. Estos cambios en la comunidad repercutirían sobre la productividad primaria (**ecosistema herbáceo**) y finalmente sobre atributos del **ecosistema** como la fertilidad del suelo (Figura 1.1). De esta forma la tesis aporta conocimiento que vincula áreas tradicionalmente aisladas de la ecología (Roberts 1987; Thompson *et al.* 2001).

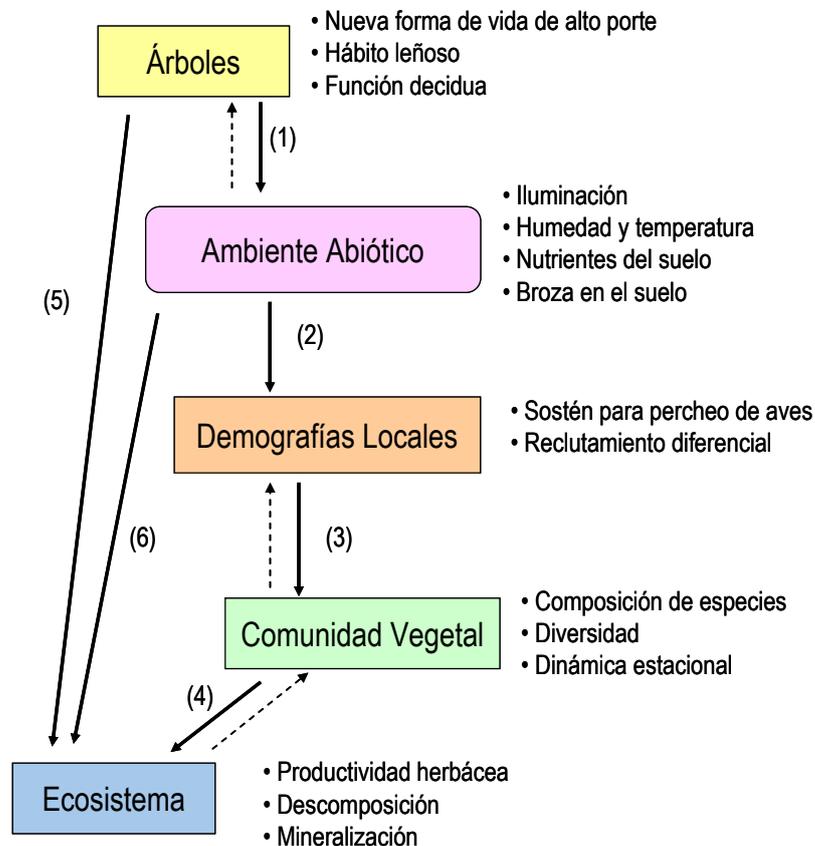


Figura 1.1. Diagrama de cascada de efectos esperados: (1) la invasión de árboles exóticos en pastizales modifica el ambiente abiótico (recursos y condiciones) que percibe la vegetación herbácea; (2) lo cual afectaría las demografías de las poblaciones en los distintos ambientes de invasión a través de la modificación de la disponibilidad de propágulos y de sus tasas vitales; (3) modulando así a la composición y estructura de comunidad vegetal herbácea, (4) afectando su productividad y así el flujo de energía del ecosistema, y por ende los procesos y atributos del ecosistema como son el ciclado de nutrientes y las propiedades del suelo, debido a cambios en (4) y (5) el material vegetal o (6) del ambiente en el cual ocurren los procesos (descomposición, mineralización, etc). En el diagrama sólo se muestran las flechas consideradas más importantes para el planteo del modelo conceptual. Las líneas de puntos representan “feedbacks” mencionados en esta introducción.

El esquema conceptual de la Figura 1.1 fue aplicado para estudiar el impacto de la invasión de árboles exóticos en pastizales sucesionales post-agrícolas de la Pampa Interior. En dichos sistemas se ha estudiado ampliamente la sucesión herbácea (ver revisiones en (Omacini *et al.* 2005; Tognetti *et al.* 2010)) y se ha registrado la invasión por distintas especies arbóreas (Facelli & León 1986; Ghera & León 1999; Mazia *et al.* 2001), pero aun no se sabe cómo impacta el establecimiento de árboles sobre la trayectoria sucesional de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema. Los cambios a través de la biota del suelo no han sido incorporados al modelo conceptual porque no serán tratados en esta tesis, pero que pueden ser de importancia.

Adicionalmente, uno de los principales focos de atención de esta tesis es analizar cómo cambian los procesos representados en el esquema conceptual anterior a lo largo del avance de la invasión, considerando desde estadíos tempranos –árboles aislados en la matriz de pastizal- hasta estadíos avanzados con altas densidades de la especie invasora. Este último es un aporte de suma importancia para la ecología de invasiones en general –ver (Strayer *et al.* 2006)- y para el tratamiento del problema de la invasión de árboles en particular.

Con respecto a los mecanismos involucrados en el efecto de la invasión de árboles sobre la comunidad herbácea, se plantea el siguiente modelo hipotético:

La invasión de árboles en pastizales sucesionales modifica las interacciones entre las especies herbáceas residentes, inhibiendo el crecimiento de ciertas especies y facilitando, directa o indirectamente, el crecimiento a otras. En los pastizales sucesionales, la broza de los pastos perennes de verano suele inhibir el establecimiento de plántulas anuales de invierno, con lo cual en pastizales maduros la productividad herbácea es principalmente estival (Guo & Brown 1997). El establecimiento de árboles perjudicaría a las herbáceas por la disminución del recurso luz, disminuyendo así la productividad herbácea y por ende la biomasa muerta o broza de las especies perennes estivales, facilitando entonces indirectamente a las especies anuales de invierno. Si los árboles son deciduos, la facilitación es mayor dado que la competencia por la luz y quizás también por el agua con las especies herbáceas ocurre principalmente con las especies de verano y en menor medida con las especies de invierno, por cierta complementariedad temporal de nichos -respecto al recurso luz- con estas últimas (Carson & Peterson 1990). Sin embargo, esta facilitación podría ser transitoria dado que la competencia por luz se haría un factor limitante en etapas avanzadas de la invasión (bosque cerrado) también para las especies herbáceas de invierno. En consecuencia, en estados avanzados de invasión de leñosas algunas poblaciones inicialmente favorecidas por la invasión incipiente se verían limitadas por la disponibilidad local de propágulos (Holmes & Cowling 1997). En esta etapa es esperable, entonces, un colapso de la comunidad herbácea, dada la falta extrema de recursos y de propágulos.

1.3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE LA TESIS

El **objetivo general** de esta tesis fue evaluar los cambios en la estructura y el funcionamiento de la comunidad herbácea asociados a distintos niveles de invasión de árboles en pastizales sucesionales y analizar algunos mecanismos por los cuales se generarían esos cambios.

Para ello, me propuse desarrollar los siguientes **objetivos particulares**:

Objetivo 1: Evaluar el grado de co-variación entre la estructura y composición de la comunidad herbácea y el grado de invasión por árboles exóticos. Se utilizaron dos enfoques complementarios: a) Determinar cómo covaría la composición de la vegetación herbácea en relación a la presencia de árboles aislados de diferente tamaño o edad (efecto *per cápita ontogénico*). b) Caracterizar los cambios en la comunidad herbácea en función de densidades crecientes de árboles establecidos (efecto *poblacional*).

Objetivo 2: Evaluar los cambios en el funcionamiento de la comunidad herbácea y las propiedades del suelo a lo largo de un gradiente de invasión de árboles en dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior.

Objetivo 3: Evaluar cómo cambian algunos controles locales del establecimiento de especies herbáceas a través del gradiente ambiental generado por el avance de la invasión de árboles.

Objetivo 4: Evaluar la importancia relativa del ambiente lumínico generado por los árboles respecto al efecto histórico asociado al banco de propágulos del suelo como principales factores que modulan el balance de especies en un pastizal sucesional invadido por árboles.

Las **Hipótesis** correspondientes a cada objetivo que se evaluaron en esta tesis son las siguientes:

Hipótesis 1.1: La composición de la comunidad herbácea covaría predictiblemente con el nivel de invasión de árboles exóticos, de tal forma que debajo de los árboles aumenta la dominancia de los grupos funcionales menos representados en las comunidades ‘tardías’ y cuyo nicho fenológico es complementario al de las leñosas invasoras. Se predice entonces un aumento en la cobertura de especies invernales (C₃) y/o anuales, a expensas de las especies estivales (C₄) y/o perennes, en el estrato herbáceo de los parches invadidos por árboles.

Hipótesis 1.2: El efecto de la invasión de árboles sobre la estructura de la comunidad del pastizal aumenta a través del tiempo con el aumento del tamaño individual de los árboles establecidos (efecto *per cápita*) y con el incremento de la densidad de árboles establecidos (efecto *poblacional*). Se predice que el efecto ontogénico de árboles aislados se exprese como “círculos de influencia”, covariando la estructura de grupos funcionales y la diversidad de especies en relación con la distancia al tronco del árbol y el tamaño del árbol. Por otro lado, se predice una reducción progresiva de la diversidad de especies en la comunidad herbácea a medida que aumenta la densidad de árboles. Asimismo, se espera que el reemplazo de especies estivales (que co-dominan el pastizal) por especies invernales y anuales sea más evidente a medida que aumenta la densidad de árboles.

Hipótesis 2.1: La invasión de árboles disminuye la disponibilidad de luz (y otros recursos) para la comunidad herbácea durante la estación de follaje expandido, reduciendo la productividad primaria herbácea estival y modificando la estacionalidad de la productividad aérea total hacia una mayor PPNA en invierno. Estos cambios se traducen con el tiempo en cambios negativos en la productividad herbácea total y en la fertilidad del suelo.

Hipótesis 2.2: El efecto *per cápita* de los árboles sobre la PPNA herbácea es constante, independientemente de la densidad de árboles establecidos en el parche.

Acerca de los mecanismos por los cuales la invasión de árboles exóticos modificaría la estructura de la vegetación, se postula que:

Hipótesis 3: El reclutamiento de especies herbáceas en etapas tempranas de la invasión de árboles estaría limitado por la acumulación broza, mientras que al avanzar la invasión la falta de luz y la disponibilidad de semillas serían los principales factores limitantes del reclutamiento, pudiendo tener la broza arbórea un rol secundario.

Hipótesis 4: El sombreado generado por el canopeo de árboles exóticos durante primavera – verano es el principal factor que promueve el desplazamiento de pastos perennes estivales y favorece el reestablecimiento de especies anuales e invernales, típicas de etapas más tempranas de la sucesión, cuyo ciclo no se superpone tanto con el follaje del árbol (caducifolio).

1.4 EL SISTEMA DE ESTUDIO

1.4.1 Especies leñosas estudiadas

Los estudios planeados se enfocarán sobre dos especies de árboles introducidos en la región pampeana, *Gleditsia triacanthos* y *Ulmus pumila*, que muestran procesos de invasión espontánea en diversos ambientes, incluyendo pastizales sucesionales post-agrícolas. Ambas especies son invasoras de interés nacional (Base de Datos sobre Especies Invasoras: I3N-Argentina, Universidad Nacional del Sur, <http://www.inbiar.org.ar>). Ambas especies de árboles son de función decidua; sus hojas caen a mediados de mayo y el nuevo follaje se expande entre septiembre y principios de octubre.

Gleditsia triacanthos (acacia negra; Familia *Fabaceae*) es una especie nativa del este de Norteamérica, de crecimiento rápido, con espinas ramificadas que llegan a los 4-6 cm de longitud, dioica y con reproducción asexual por raíces gemíferas. Sexualmente se reproduce por fruto produciendo legumbres indehiscentes de hasta 25 cm de largo, cada una con numerosas semillas. Las semillas son grandes (250 mg), con cubiertas duras y germinan en variadas condiciones de humedad y temperatura (Burton & Bazzaz 1991), y se dispersan a corta distancia desde la planta madre (Schnabel & Hamrick 1995). La dispersión a distancia ocurre por medio de mamíferos que consumen los frutos (zoochoria). Es considerada en gran parte del globo como una especie invasora y está causando daños importantes en algunas regiones de EEUU en donde no es originaria (e.g. California), Australia, Sudamérica, y algunos países del centro y este de Europa. Esta especie habría sido introducida en la Argentina en el siglo XIX, presumiblemente para ser utilizada como ornamental o para cerco vivo (Hudson 1918). En la región pampeana se encuentra entre las especies leñosas más invasoras, dado que coloniza un rango de ambientes muy amplio y tiene la tasa de expansión más alta para las últimas décadas (Ghersa & León 1999; Ghersa *et al.* 2002; Zalba & Villamil 2002). En la Pampa Interior, invade exitosamente áreas de pastizal secundario, zonas peri-domésticas, forestaciones, construcciones de terraplenes, alambrados, bordes de rutas y

caminos, cultivos en siembra directa y fragmentos de pastizal relictuales (Mazia *et al.* 2001; Chaneton *et al.* 2004; Mazía *et al.* 2010).

Ulmus pumila (olmo siberiano; Familia *Ulmaceae*) es una especie nativa del norte de China, Manchuria, Siberia oriental y Corea. Es un árbol de crecimiento rápido, tamaño pequeño o mediano, con una corona abierta, redonda o delgada. Generalmente mide entre 15 y 22 metros de alto. El árbol florece hacia finales del invierno o primavera temprana, apareciendo las semillas aladas (anemófilas) antes que las hojas empiecen a desplegar. La producción de semillas es muy alta y se dispersan por el viento a gran distancia. El olmo también se reproduce asexualmente por raíces gemíferas. Esta especie está causando problemas severos en Estados Unidos, Nuevo México y España, entre otros países. En Argentina ha sido introducida para propósitos ornamentales, producción de madera, sombreado del ganado y protección contra el viento. En la región pampeana se ha expandido sobre pastizales, bordes de caminos y ríos, zonas urbanas e incluso está invadiendo áreas montañosas (Facelli & León 1986; Ghersa *et al.* 2002; Zalba & Villamil 2002).

1.4.2 Sitios de estudio

Los estudios de esta tesis se llevaron a cabo en dos pastizales semi-naturales post-agrícolas localizados en la Estancia “San Claudio”, ubicada en el partido de Carlos Casares, Provincia de Buenos Aires (36° S 61° 5’ W). El clima del área es húmedo subhúmedo con temperaturas entre 8,2 °C en julio, y 23,8 °C en enero; la precipitación anual promedio de los últimos 30 años es 1016 mm, con tendencia a sufrir déficit hídrico en verano (Facelli & León 1986). El sitio se localiza dentro de la subregión de la Pampa Interior o pampa arenosa (Soriano *et al.* 1991). Ambos sitios poseen distintos niveles de invasión de solo una especie de árbol exótico, sin poseer ninguna otra especie arbórea. Cada sitio posee zonas de pastizal abierto, zonas con árboles aislados de diferentes tamaños y zonas de bosques con diferentes densidades arbóreas (Foto 1.1).

Se realizaron estudios en paralelo en dos pastizales sucesionales, cada uno invadido por sólo una especie arbórea (olmo o acacia negra). El sitio llamado **“Picaflor” o sitio Acacia** comprende un área de 4 ha que fue clausurada al pastoreo en 1979, y está siendo invadido por árboles de *G. triacanthos* (Foto 1.1 A; Mazía *et al.* 2001). Antes de ser clausurado, el área fue históricamente utilizada para pastoreo de vacunos sobre pasturas consociadas y pastizales semi-naturales, pero no fue arada en los 35 años anteriores a la clausura. El suelo es un Hapludol típico arcillo-arenoso (Facelli *et al.* 1988). En este sitio los primeros árboles establecidos fueron registrados unos 6 años después de instalada la clausura. Actualmente, la fisonomía general es de pastizal, con árboles de *G. triacanthos* aislados o en grupos de distintas densidades (Mazia *et al.* 2001). La vegetación herbácea está compuesta principalmente por gramíneas, tanto exóticas como nativas y dicotiledóneas exóticas de porte alto. Las especies dominantes son *Dactylis glomerata*, *Sorghum halepense*, *Bromus unioloides*, *Festuca arundinacea*, *Conium maculatum* y *Carduus acanthoides*.

El sitio llamado **“Lucero” o sitio Olmo** es un estudio sucesional de largo plazo, clausurado al pastoreo y de aproximadamente 5 ha que fue cerrado progresivamente en parcelas aledañas de 40m X 100m, entre 1978 y 1989 y ha sido gradualmente invadido por *Ulmus pumila* (Foto 1.1 B). El área clausurada tiene actualmente forma rectangular, y se encuentra rodeada en tres de sus lados por campos agrícolas utilizados para cultivos de grano (maíz, trigo, soja, girasol). En uno de sus lados menores linda con un bosque de olmo que fue plantado alrededor de 1958 para proveer sombra al ganado y leña. En el interior de dicha forestación existe una intensa repoblación espontánea de esta especie

arbórea (Facelli & León 1986). Al irse clausurando las parcelas experimentales, el olmo fue instalándose exitosamente en forma inesperada, y en consecuencia, hoy el sitio contiene un gradiente espacial de invasión de olmo. Los suelos son Hapludoles típicos con drenaje bueno a excesivo y no presentan caracteres de hidromorfismo ni de halomorfismo. El horizonte A es profundo (de 35 cm), bien estructurado y de textura franco arenosa (Facelli & León 1986). Este sitio ha sido estudiado intensamente para caracterizar la sucesión secundaria post-agrícola en zonas no invadidas por árboles (D'Angela *et al.* 1986; Omacini *et al.* 1995; Trebino *et al.* 1996; Tognetti *et al.* 2010). Las especies dominantes son *Festuca arundinacea*, *Cynodon dactylon*, *Lolium multiflorum*, *Sorghum halepense*, *Bromus uniloides*, *Conium maculatum* y *Carduus acanthoides*.

A) Sitio Acacia

B) Sitio Olmo



Foto 1.1. Vista general de los sitios analizados en esta tesis. A) sitio Acacia, invadido por *Gleditsia triacanthos* (acacia negra); B) sitio Olmo, invadido por *Ulmus pumila* (olmo siberiano).

1.5 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Para poner a prueba las hipótesis planteadas, se realizaron estudios a campo que incluyen análisis correlativos de patrones y experimentos manipulativos para identificar algunos procesos considerados más relevantes en la comprensión de los impactos de la invasión de árboles. La tesis está organizada de forma que analiza cada objetivo en un capítulo correspondiente. Los capítulos II y III presentan estudios observacionales para responder a los objetivos 1 y 2, respectivamente. Los capítulos IV y V tratan acerca de experimentos manipulativos diseñados para comprender los mecanismos postulados en los objetivos 3 y 4, respectivamente. En el capítulo II analicé la co-variación de la comunidad herbácea con árboles aislados de diferentes tamaños y bosques de diferentes densidades, en los dos pastizales sucesionales mencionados. En el capítulo III cuantifiqué el impacto de la invasión de árboles sobre la productividad de la comunidad herbácea y sobre las propiedades del suelo en los principales ambientes generados por el avance de la invasión de árboles. En el capítulo IV analicé el rol de la broza y de la disponibilidad de semillas como controles locales de la demografía y la emergencia de plántulas del banco de semillas, a través del gradiente de invasión de leñosas. En el capítulo V analicé el rol de la competencia por luz como mecanismo central de los cambios en la comunidad herbácea inducidos por los árboles deciduos. En el capítulo VI se propone una síntesis integradora del trabajo y se exponen la relevancia y significado de sus principales hallazgos.

CAPÍTULO 2

Cambios en la estructura de la comunidad herbácea
a través de gradientes de invasión de árboles
exóticos en pastizales sucesionales

2.1 INTRODUCCIÓN

Recientemente se ha sugerido que el estudio del impacto de especies invasoras en el marco de la sucesión vegetal permitiría distinguir qué aspectos diferencian aquellas especies exóticas que simplemente se establecen en un espacio desocupado, de las especies que inducen cambios drásticos en la comunidad receptora y el ecosistema (Simberloff 2010). Hasta ahora pocos estudios han analizado en detalle el efecto de una especie invasora sobre la comunidad receptora y cómo cambia la comunidad entre distintos estadios del proceso de invasión (Alvarez & Cushman 2002; Strayer *et al.* 2006). La mayoría de los trabajos dedicados a estudiar el impacto de las especies invasoras sólo comparan áreas muy invadidas con áreas muy poco invadidas (Ehrenfeld 2003; Throop & Archer 2007). No obstante, considerando que la invasión de especies es un proceso no lineal y espacialmente heterogéneo, que puede comenzar con propágulos arribando en distintos lugares y momentos, son necesarios estudios que analicen diferentes estados de invasión para proveer una visión más completa de la secuencia de impactos observados en las comunidades (Parker *et al.* 1999; Lockwood *et al.* 2007). De esta forma, sería posible enriquecer la teoría ecológica general analizando qué aspectos diferencian la trayectoria sucesional (secundaria) de una comunidad de la trayectoria inducida por el avance de una invasión (Simberloff 2010).

Desde un enfoque biogeográfico, el avance de la invasión de árboles en un pastizal podría pensarse como una sucesión de estados, en el tiempo y en el espacio, similar al que ocurre en sabanas naturales (Archer *et al.* 1988; Archer 1995). Entre las etapas reconocibles del proceso de lignificación del pastizal se encuentran: 1) *estado pastizal no invadido*; 2) *estado pastizal invadido*, con la llegada de algunas semillas y emergencia de plántulas; 3) *estado sabana arbustiva*, dado por el crecimiento de renovales aislados en la matriz de pastizal; 4) *estado sabana arbórea de densidad baja*: dado por el crecimiento de árboles aislados en la matriz de pastizal; 5) *estado sabana arbórea de densidad mayor*: crecimiento de árboles y renovales, cercanos unos de otros, en la matriz de pastizal; 6) *estado parque*: consistiría en un mosaico de parches de bosque creciendo en una matriz de pastizal, que mantiene cierta continuidad; 7) *estado bosque medianamente denso*, con una cobertura arbórea predominante (copas de los árboles contiguas) pero todavía con áreas abiertas entre algunas copas de árboles y con una densidad de follaje media. En el estrato herbáceo habría renovales creciendo y vegetación herbácea relictual, de especies tolerantes a la sombra; 8) *estado bosque cerrado*: la cobertura arbórea es total y el autorraleo de renovales es estable; prácticamente ya sin vegetación herbácea original.

La heterogeneidad espacial de la vegetación (es decir la diferencia en la estructura y composición de la comunidad herbácea entre dos puntos del espacio) sería diferente en cada una de las etapas anteriores. En estadios iniciales de invasión la heterogeneidad original del pastizal podría aumentar debido al crecimiento de árboles aislados en la matriz de pastizal, cuyos círculos concéntricos de influencia incorporan nuevas fuentes de heterogeneidad sobre la comunidad herbácea y las propiedades del suelo (Zinke 1962; Archer 1995). En estadios avanzados de invasión, en cambio, la densidad de árboles sería un modulante fundamental de la comunidad herbácea, como suele ocurrir en sabanas altamente lignificadas (Scholes & Archer 1997). Según este análisis, el impacto de la invasión de árboles sobre la comunidad herbácea cambiaría entre los estados propuestos y sería reflejada por la heterogeneidad observada en la vegetación. Si bien en el caso de individuos aislados se puede suponer que al crecer en tamaño vaya aumentando su impacto (efecto ontogénico) por aumentar su círculo de influencia (Amiotti *et al.* 2000); y que en los estados de bosques el impacto aumentaría con la densidad de árboles, aún no está claro de qué manera se relaciona el efecto de individuos aislados (efecto *per cápita*) con el efecto de individuos agrupados (efecto de densidad), dado que faltan estudios que distinguan estos componentes del proceso de invasión (Parker *et al.* 1999; Strayer *et al.* 2006).

La invasión de árboles en un pastizal se puede visualizar como el proceso de una sabana en formación. Entonces, los efectos esperados de los árboles sobre la comunidad herbácea podrían asemejarse a lo observado en sabanas naturales. En estos sistemas, la comunidad herbácea debajo de los árboles suele estar dominada por especies invernales C₃, mientras que las áreas

abiertas sin canopy arbóreo son dominadas por especies estivales C_4 (Scholes & Archer 1997). También se ha observado que la diversidad herbácea es menor debajo de los árboles que en el pastizal abierto (Archer 1995). Más allá de estas tendencias, faltan estudios que analicen la relación entre la cobertura arbórea y la composición de grupos funcionales herbáceos. La falta de tales estudios no solo dificulta la generalización de patrones, sino que también restringe las posibilidades de relacionar los cambios en la composición (funcional) con los procesos del ecosistema (Tilman *et al.* 1997; Diaz & Cabido 2001).

En la Región de la Pampa Interior, los pastizales están actualmente restringidos a pastizales sucesionales o campos abandonados (Ghersa & León 1999). La sucesión secundaria post-agrícola ha sido ampliamente estudiada y se han encontrado claros patrones de recambio de especies herbáceas a lo largo del tiempo. Existe una fuerte dominancia de dicotiledóneas anuales en etapas tempranas, que luego son desplazadas por pastos anuales en estados intermedios y éstos a su vez por pastos perennes en etapas avanzadas (>20 años) de la sucesión (D'Angela *et al.* 1986; Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2010). Se ha observado frecuentemente que dichos pastizales son invadidos por árboles exóticos (Facelli & León 1986; Mazia *et al.* 2001). Sin embargo, aún no se sabe cómo la invasión de leñosas modifica la composición y dinámica de estos pastizales secundarios. En otras sucesiones post-agrícolas se ha observado que el incremento en la dominancia de especies leñosas favorece a especies exóticas tolerantes a la sombra (Meiners *et al.* 2002). En otros casos se ha observado que la riqueza de especies del pastizal varió con la densidad de árboles. A veces, el efecto de los árboles sobre la diversidad es positivo a bajas densidades, pero generalmente se hace negativo a densidades mayores, cuando se llega al estado de bosque cerrado con baja disponibilidad de luz (Briggs *et al.* 2002; Mitchell *et al.* 2007).

El objetivo de este capítulo es evaluar el grado de co-variación espacial entre la estructura y la composición de la comunidad herbácea sucesional y el grado de invasión por árboles exóticos. Con ese fin, se utilizaron dos enfoques complementarios. Por un lado, se buscó determinar cómo cambia la composición y estructura del pastizal en relación con la presencia de árboles aislados de diferente tamaño (efecto *per-cápita* ontogénico). Por otro lado, se caracterizaron los cambios en la comunidad herbácea en función de densidades crecientes de árboles establecidos (efecto poblacional). El estudio fue guiado por las siguientes hipótesis:

Hip. 2.1: La composición de la comunidad herbácea covaría predictiblemente con el nivel de invasión de árboles exóticos, de tal forma que debajo de los árboles aumenta la dominancia de los grupos funcionales menos representados en las comunidades ‘tardías’ y cuyo nicho fenológico es complementario al de las leñosas invasoras. Se predice entonces un aumento en la cobertura de especies invernales (C_3) y/o anuales, a expensas de las especies estivales (C_4) y/o perennes, en el estrato herbáceo de los parches invadidos por árboles.

Hip. 2.2: El efecto de la invasión de árboles sobre la estructura de la comunidad del pastizal aumenta a través del tiempo con el aumento del tamaño individual de los árboles establecidos (efecto *per cápita*) y con el incremento de la densidad de árboles establecidos (efecto poblacional). Se predice que el efecto ontogénico de árboles aislados se exprese como “círculos de influencia”, covariando la estructura de grupos funcionales y la diversidad de especies en relación con la distancia al tronco del árbol y el tamaño del árbol. Por otro lado, se predice una reducción progresiva de la diversidad de especies en la comunidad herbácea a medida que aumenta la densidad de árboles. Asimismo, se espera que el reemplazo de especies estivales (que co-dominan el pastizal) por especies invernales y anuales sea más evidente a medida que aumenta la densidad de árboles.

Por tratarse de un estudio observacional, este trabajo no permite atribuir causalidad entre los distintos grados de invasión de árboles y los cambios en la comunidad asociada. Sin embargo, la presencia de patrones claros generalmente son indicativos de la existencia de factores causales fuertes (Werner 1998), aunque éstos deben ser confirmados a partir de experimentos manipulativos (ver capítulo 5).

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Sitios de estudio

Se realizaron censos de vegetación durante dos estaciones de crecimiento completas (Diciembre 2005 – Septiembre 2007) en los dos sitios sucesionales presentados en el capítulo 1: el “sitio Acacia” invadido por *G. triacanthos* (acacia negra) y el “sitio Olmo”, invadido por *U. pumila* (olmo) -ver detalles en sección 1.4.2 -.

2.2.2 Diseño de muestreo

En Diciembre de 2005 se seleccionaron en cada sitio alrededor de 15 árboles aislados correspondientes *a priori* a las categorías de tamaño árbol pequeño, mediano o grande. Se consideró árbol aislado a aquel que estaba rodeado de pastizal en 10 metros a la redonda. A partir del tronco de cada árbol se marcaron en forma permanente dos transectas radiales de 8 metros de largo orientadas al azar pero con un ángulo mínimo de 120° entre ellas, para cubrir mejor la comunidad circundante. Sobre cada transecta se realizaron censos de cobertura por especie en marcos de 25cm X 100cm a las distancias 0.25, 0.5, 1, 2, 4 y 8 metros del tronco. Además, se localizaron al azar seis transectas de 8 metros en áreas de pastizal sin árboles.

Para evaluar la comunidad herbácea asociada a los bosques, en Diciembre de 2005 se seleccionaron en cada sitio quince parches de bosque, que *a priori* fueron asignados a tres categorías de densidad de árboles: baja, media y alta. En todos los casos se marcó una transecta de 8 metros de largo, orientadas al azar desde un tronco hacia el interior del parche de bosque. Sobre cada transecta se realizaron censos de cobertura por especie en marcos de de 25cm X 100cm a las distancias 0.5, 2, y 8 metros del tronco, para contemplar la posible heterogeneidad de la comunidad dentro de los bosques. Sin embargo, dichas distancias fueron luego promediadas para analizar la comunidad herbácea, dado que en los bosques la distancia al tronco no fue considerada como una fuente de heterogeneidad relevante.

En todos los parches se realizaron censos de vegetación utilizando la escala de abundancia - cobertura de Braun Blanquet. Los censos se realizaron durante dos ciclos fenológicos (primer ciclo: Diciembre de 2005 – Marzo de 2006; segundo ciclo: Septiembre y Diciembre de 2006- Marzo de 2007), de modo de representar una etapa inicial y final del crecimiento de las especies invernales (Sept-Dic) y estivales (Dic-Marz), respectivamente.

2.2.3 Caracterización de los estados de invasión

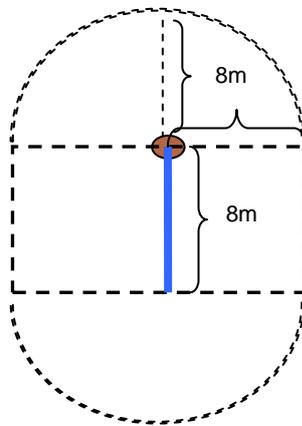
En ambos sitios de estudio coexisten distintos estados de invasión de árboles simultáneos (ver Foto 1.1). Por lo tanto, los parches seleccionados conformaron una cronosecuencia del proceso de invasión arbórea resumida para una misma especie invasora y con el mismo sustrato y condiciones climáticas. Con el fin de clasificar objetivamente los parches de acuerdo con el nivel de invasión de árboles, entre enero de 2006 y marzo de 2007 se cuantificaron por única vez una serie de variables estructurales incluyendo el área de copa, diámetro del tronco y densidad de árboles.

Las variables de clasificación utilizadas para árboles aislados fueron el tamaño de copa (m²) y el área basal (m²). El tamaño de copa se estimó asumiendo su área como

una elipse, cuya área se calcula como $A= a.b.\pi$, siendo las variables a y b dos radios perpendiculares de la elipse, uno de ellos correspondiente al eje más largo. Dichos radios se calcularon a partir de los diámetros de copa proyectada medida a campo para cada árbol aislado. El área basal individual se estimó a partir del perímetro del tronco ($C= 2\pi.r$) medido a campo, asumiendo el área basal como un cilindro circular de área $A= \pi.r^2$. El perímetro se midió a los 100 cm del suelo para olmo y a los 50 cm para acacia. Las distintas alturas se definieron según la altura a la cual estas especies empiezan a desplegar horizontalmente troncos secundarios cuando crecen aislados de otros árboles. Cuando un árbol poseía más de un tronco principal (lo cual ocurrió en la mayoría de los casos) se midió el perímetro para todos los troncos de un dado árbol, se calculó el área basal de cada tronco y luego se sumaron dichas áreas para estimar el área basal total del árbol bajo estudio.

Las variables de clasificación utilizadas para las transectas de bosques fueron la densidad de árboles (indiv/ha) y el área basal total de dicho parche (m^2/ha). La densidad se estimó contando el número de árboles adultos presentes a menos de 8 metros desde cualquier punto de la transecta, completando un área de $\sim 330 m^2$. Esto resultó en un área compuesta por un rectángulo de 8m x 16m para los bosques y un círculo de 8m de radio para los árboles aislados (Figura 2.1). El área basal total fue estimada calculando el área basal del árbol al cual se asoció la transecta y de otros 6 individuos tomados al azar. Con el promedio de las áreas basales individuales de estos 7 individuos se estimó el área basal total extrapolando este valor por el número de individuos adultos y luego relativizando al área circundante ($330 m^2$).

Figura 2.1. Representación del área considerada alrededor de cada transecta para cuantificar las características del parche de bosque.



Se realizaron análisis de ordenamiento por componentes principales (PCA) y clasificación (cluster analysis), para evaluar si los grupos definidos a priori se relacionaban con grupos naturales. Como resultado, se corrigió la categoría asignada a 3 parches y resultaron las categorías mostradas en el Cuadro 2.1. En cada sitio, los parches seleccionados conformaron un gradiente de áreas basales y áreas de copa (ver cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Características de las categorías de invasión de árboles resultantes, para cada especie invasora (correspondiente a cada sitio de estudio). Se muestran los valores promedio \pm error estándar.

	<i>Gleditsia triacanthos</i>	<i>Ulmus pumila</i>
Árboles aislados pequeños	n = 4	n = 5
Área basal individual (m ²)	0.003 \pm 0.0004	0.007 \pm 0.001
Área de copa (m ²)	7.99 \pm 1.60	8.15 \pm 1.84
Árboles aislados medianos	n = 6	n = 2
Área basal individual (m ²)	0.025 \pm 0.005	0.021 \pm 0.0001
Área de copa (m ²)	35.05 \pm 6.23	28.35 \pm 7.52
Árboles aislados grandes	n = 5	n = 5
Área basal individual (m ²)	0.118 \pm 0.018	0.075 \pm 0.003
Área de copa (m ²)	93.03 \pm 8.41	67.42 \pm 4.96
Parches de baja densidad	n = 4	n = 5
Área basal total (m ² /ha)	7.33 \pm 1.07	14.30 \pm 2.74
Densidad (indiv/ha)	420 \pm 28	527 \pm 17
Parches de mediana densidad	n = 3	n = 3
Área basal total (m ² /ha)	21.58 \pm 4.09	18.66 \pm 1.06
Densidad (indiv/ha)	935 \pm 138	917 \pm 20
Parches de alta densidad	n = 3	n = 4
Área basal total (m ² /ha)	64.93 \pm 21.83	34.17 \pm 7.07
Densidad (indiv/ha)	1641 \pm 156	2269 \pm 545

2.2.4 Análisis de datos

Para evaluar en cada sitio si la composición de especies cambió en función del nivel de invasión se utilizaron métodos multivariados, los cuales han sido recomendados para analizar el impacto de especies exóticas sobre la comunidad (Parker *et al.* 1999; Kendel *et al.* 2002). En particular, se utilizó el método NMDS –del inglés, *Nonmetric multidimensional scaling*- o escalamiento multidimensional no-métrico (Kenkel & Orloci 1986; Digby & Kempton 1987), que es apropiado para datos no normales (Biondini *et al.* 1985). El método de distancia utilizado fue el de Sorensen (Bray Curtis). Como matriz de ajuste de parámetros se usó la salida obtenida de los mismos datos analizados previamente por un análisis de correspondencias (DCA), con el objeto de obtener una solución final más adecuada (menor estrés), tal como se observó empíricamente en estudios de simulación que evaluaron distintos métodos de ordenamiento (Minchin 1987). Todos los análisis multivariados se realizaron con el programa PC-ORD 4.0 (Mc Cune & Mefford 1999). A efectos de simplificación sólo se analizaron los datos de los censos de diciembre de 2006, por considerarse la fecha más rica en especies, abarcando tanto el final de los ciclos de las especies invernales como el crecimiento de las especies estivales. Se analizaron todos los censos de árboles aislados y bosques en un mismo ordenamiento para poder integrar los cambios en la composición herbácea a lo largo del gradiente de invasión representado por árboles aislados de tamaños crecientes y bosques de diferentes densidades. Cada parche estuvo representado por la cobertura promedio de las especies presentes en los censos realizados a 0.5 y 2 metros de distancia al tronco, tanto para bosques como para árboles aislados y pastizales. La matriz de análisis incluyó 30 parches y alrededor de 20

especies (18 en sitio acacia y 20 en el sitio olmo). Se descartaron las especies presentes en <10% de los censos.

La diversidad de la comunidad fue estimada para cada censo usando la riqueza florística (número de especies) y el índice de Shannon-Weiner que tiene en cuenta la equitatividad. La estructura de la vegetación se analizó con la cobertura de los principales grupos funcionales de plantas herbáceas, definidos por la forma de vida (dicotiledónea o graminoide) y fenología (invernal o estival) de las especies. Por otro lado se comparó la cobertura de las especies nativas y las exóticas en las distintas categorías de invasión.

Estas variables fueron analizadas con análisis de varianza (ANVA) para medidas repetidas. Dado el diseño de muestreo realizado, se realizaron en forma separada los análisis de los datos de árboles aislados con sus distancias al tronco y por otro lado los datos de bosques y pastizal para comparar estos ambientes. Además, se realizaron análisis para cada estación de crecimiento por separado: diciembre de 2005 - marzo de 2006; septiembre - diciembre de 2006 - marzo de 2007. En el caso de árboles aislados, el diseño del análisis de varianza incluyó un modelo de parcelas divididas, cuya parcela principal fue la categoría de invasión y las parcelas anidadas (subparcelas) fueron representadas por las distancias al árbol. Todos los ANVA se realizaron con el módulo de modelos lineales generales de STATISTICA 7 (StatSoft 2004). Los supuestos del diseño de medidas repetidas fueron corroborados analizando la esfericidad, y en el caso en que no se cumpliera el supuesto se utilizaron los análisis corregidos por el método Greenhouse-Geisser (Kuehl 2000).

2.3 RESULTADOS

En general, los resultados de las dos estaciones de crecimiento estudiadas fueron similares. Por este motivo, aquí se presentan solamente los resultados del segundo año (2006-2007) que abarcaron tres fechas de muestreo. En los pocos casos en los que las tendencias difirieron entre años, se mencionan ambos resultados.

2.3.1 Sitio invadido por *Acacia negra*

2.3.1.1 Cambios en la composición de especies herbáceas

El ordenamiento de todos los censos de diciembre de 2006 mostró que la composición y abundancia de las especies herbáceas se correspondió con las categorías de invasión (Figura 2.2). La mejor solución del ordenamiento NMDS para el sitio acacia tuvo dos dimensiones, con un estrés final de 10.2. Esta solución resultó en una forma arqueada que separó los parches menos invadidos (arriba a la izquierda) de los censos de parches más invadidos por árboles (abajo a la derecha). Los componentes que más se correlacionaron positivamente con los bosques y árboles de tamaño grande fueron la cobertura de *Lolium multiflorum* y plántulas de *Gleditsia triacanthos* (eje 2, Figura 2.2). Además, a medida que aumentó la densidad de árboles, se incrementó la cobertura de broza arbórea y la presencia de plántulas de otro árbol exótico, *Ligustrum lucidum* (eje 1, Figura 2.2). A lo largo de ese mismo eje decrecieron la broza de herbáceas y las coberturas de *Bromus unioloides* y *Sorghum halapense* (eje 1, Figura 2.2). Los componentes más asociados con los pastizales y los árboles aislados de tamaño medio y chico fueron la cobertura de *Dactylis glomerata*, *Cyperus sp* y la broza herbácea (eje 2, Figura 2.2).

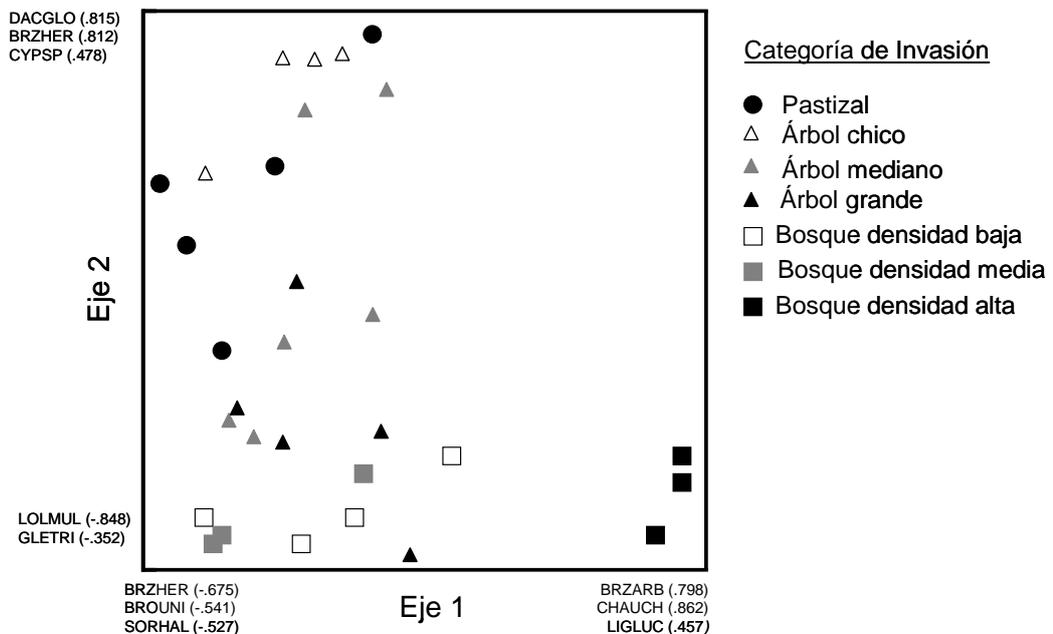


Figura 2.2. Ordenamiento resultante del análisis NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) del pastizal invadido por *Gleditsia triacanthos* (acacia negra). La solución mostrada tuvo un nivel de estrés = 10.2. Las especies que se muestran cercanas a los ejes son las que mostraron valores de correlación de Pearson más altos (indicado entre paréntesis). Para más detalles ver texto.

2.3.1.2 Efectos ontogénicos y poblacionales de la invasión

La diversidad de especies herbáceas asociada a árboles aislados fue menor debajo de árboles grandes (efecto tamaño (T): $F_{2,24} = 5.1$, $p = 0.013$; Figura 2.3 A) y en general aumentó con la distancia al tronco del árbol (efecto distancia (D): $F_{2,24} = 5.4$, $p = 0.011$; interacción TxD: $F_{4,24} = 2.23$, $p = 0.095$; Figura 2.3 B). En todos los casos, la diversidad aumentó hacia el verano (efecto fecha: $F_{2,48} = 25$; $p < 0.001$; Figuras 2.3 A,B). Por otro lado, la diversidad de especies fue significativamente menor en los bosques (cualquiera fuera su densidad) que en el pastizal (efecto ambiente (A): $F_{3,10} = 6.2$; $p = 0.011$; Figura 2.3 C). Adicionalmente, se observó que la diversidad herbácea debajo de los bosques y en el pastizal aumentó hacia el verano (efecto fecha (F): $F_{2,20} = 5.5$; $p = 0.012$; interacción FxA: $F_{6,20} = 1.7$; $p = 0.167$; Figura 2.3 C).

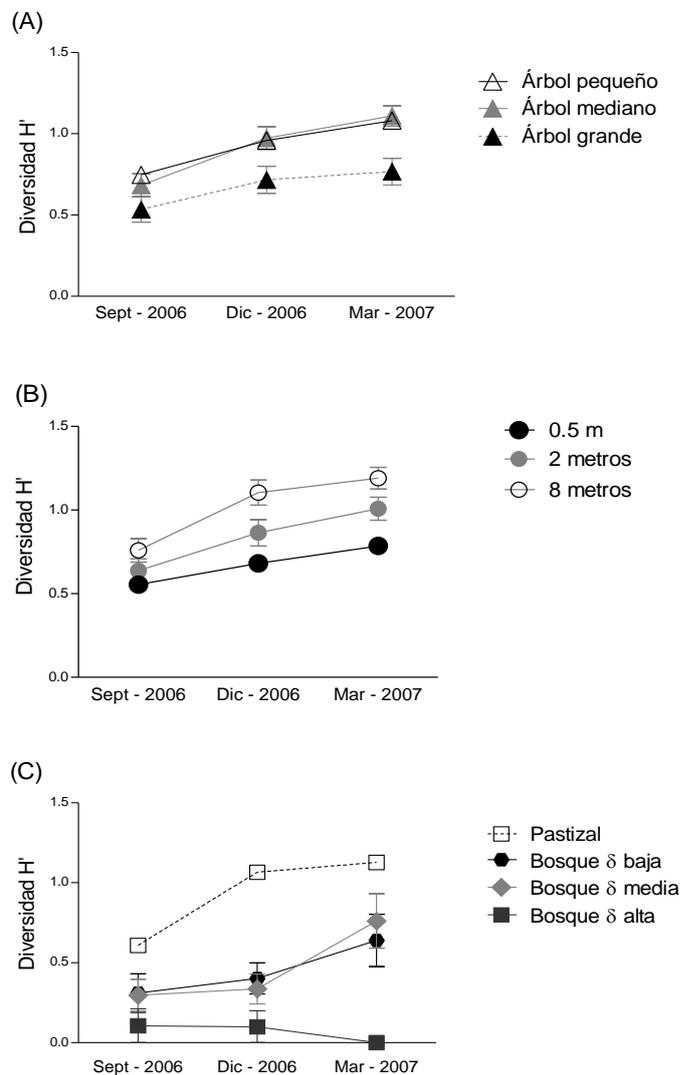


Figura 2.3. Cambios en la diversidad H' (de Shannon-Wiener) de especies herbáceas asociadas a árboles aislados (A y B) o bosques (C) de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra): A) Diversidad asociada a árboles aislados de diferentes tamaños; B) Diversidad asociada con parches a diferentes distancias del tronco de árboles aislados y C) Diversidad asociada a pastizales y a bosques de diferentes densidades. Las barras representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.

La cobertura herbácea fue modificada por el tamaño de los árboles establecidos, observándose una menor cobertura total a fines de verano (marzo) en parches asociados a árboles medianos y grandes, respecto a los árboles chicos (interacción tamaño árbol x fecha: $F_{4,48} = 3.5$; $p = 0.014$; Figura 2.4 A). Además, en marzo la cobertura vegetal fue menor cerca del tronco del árbol que fuera de la copa, a 8 metros del tronco (interacción distancia x fecha: $F_{4,48} = 3.6$; $p = 0.013$; Figura 2.4 B).

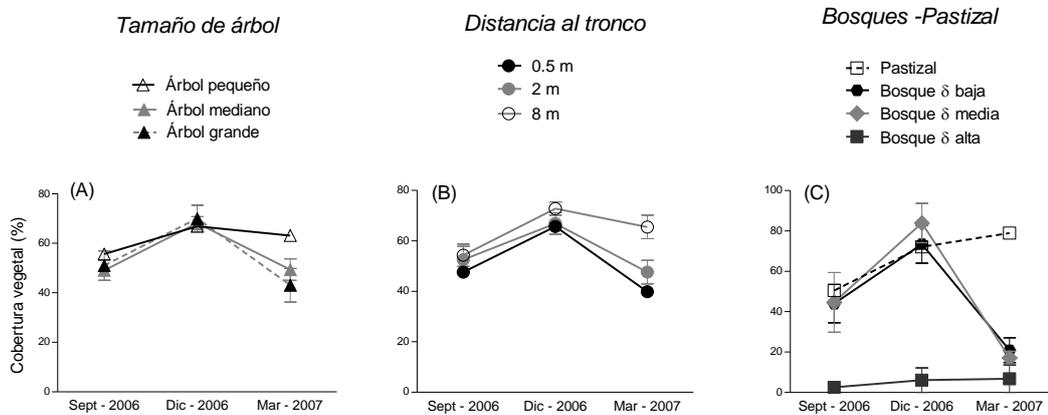


Figura 2.4. Dinámica de la cobertura vegetal herbácea asociada a árboles de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) según el tamaño de árboles aislados (A), la distancia al tronco del árbol (B) y la densidad de bosques (C). Los valores representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.

La abundancia de los distintos grupos funcionales herbáceos varió en forma considerable con el tamaño de los árboles aislados. En general, las especies perennes estuvieron más asociadas a árboles chicos y las anuales de invierno a árboles medianos y grandes. Las especies perennes de verano variaron con el tamaño del árbol ($F_{2,24} = 6.6$; $p = 0.005$), observándose una mayor cobertura de perennes estivales bajo los árboles chicos que bajo los de mayor tamaño (Figura 2.5 A), y en marzo tuvieron una mayor cobertura afuera de la copa lejos del tronco que cerca del mismo (interacción fecha x distancia: $F_{4,48} = 4.9$, $p = 0.002$; Figura 2.5 B). La cobertura de especies perennes de invierno disminuyó con el tamaño de árbol ($F_{2,24} = 3.6$; $p = 0.043$) siendo menor debajo de los árboles grandes (LSD, $p < 0.05$; Figura 2.5 E). Este grupo también aumentó con la distancia al tronco del árbol, mostrando una menor cobertura cerca del tronco (efecto distancia, $F_{2,24} = 3.8$; $p = 0.035$, Figura 2.5 E). La cobertura de las especies anuales de verano respondió a la interacción tamaño del árbol x fecha ($F_{4,48} = 3.9$; $p_{G-G} = 0.016$; Figura 2.5 G), pero no hubo efectos de la distancia al tronco (efecto distancia: $F_{2,24} = 0.42$; $p = 0.66$; Figura 2.5 H). Este grupo, principalmente representado por *Conium maculatum*, mostró mayores coberturas debajo de árboles chicos en primavera (septiembre) (Figura 2.5 G). Por otro lado, en primavera las especies anuales de invierno tuvieron mayor cobertura debajo de los árboles medianos y grandes que en los árboles chicos (interacción fecha x tamaño del árbol: $F_{4,48} = 9.1$; $p < 0.0001$; Figura 2.5 J). En primavera, este grupo también fue mayor cerca del tronco del árbol que lejos del mismo (interacción fecha x distancia: $F_{4,48} = 2.6$; $p = 0.046$; Figura 2.5 K).

La dinámica de la cobertura herbácea total varió significativamente entre pastizales y bosques (interacción fecha x ambiente: $F_{6,20} = 9.4$; $p < 0.0001$). En marzo, la cobertura en bosques de baja y media densidad fue significativamente menor que en los pastizales, mientras que la cobertura fue siempre muy baja en bosques de alta densidad (Figura 2.4 C). El análisis por grupo funcional mostró que las especies perennes, tanto de verano como de invierno, fueron menos abundantes en bosques de acacia negra que en el pastizal abierto. Las especies perennes de verano disminuyeron drásticamente en todos

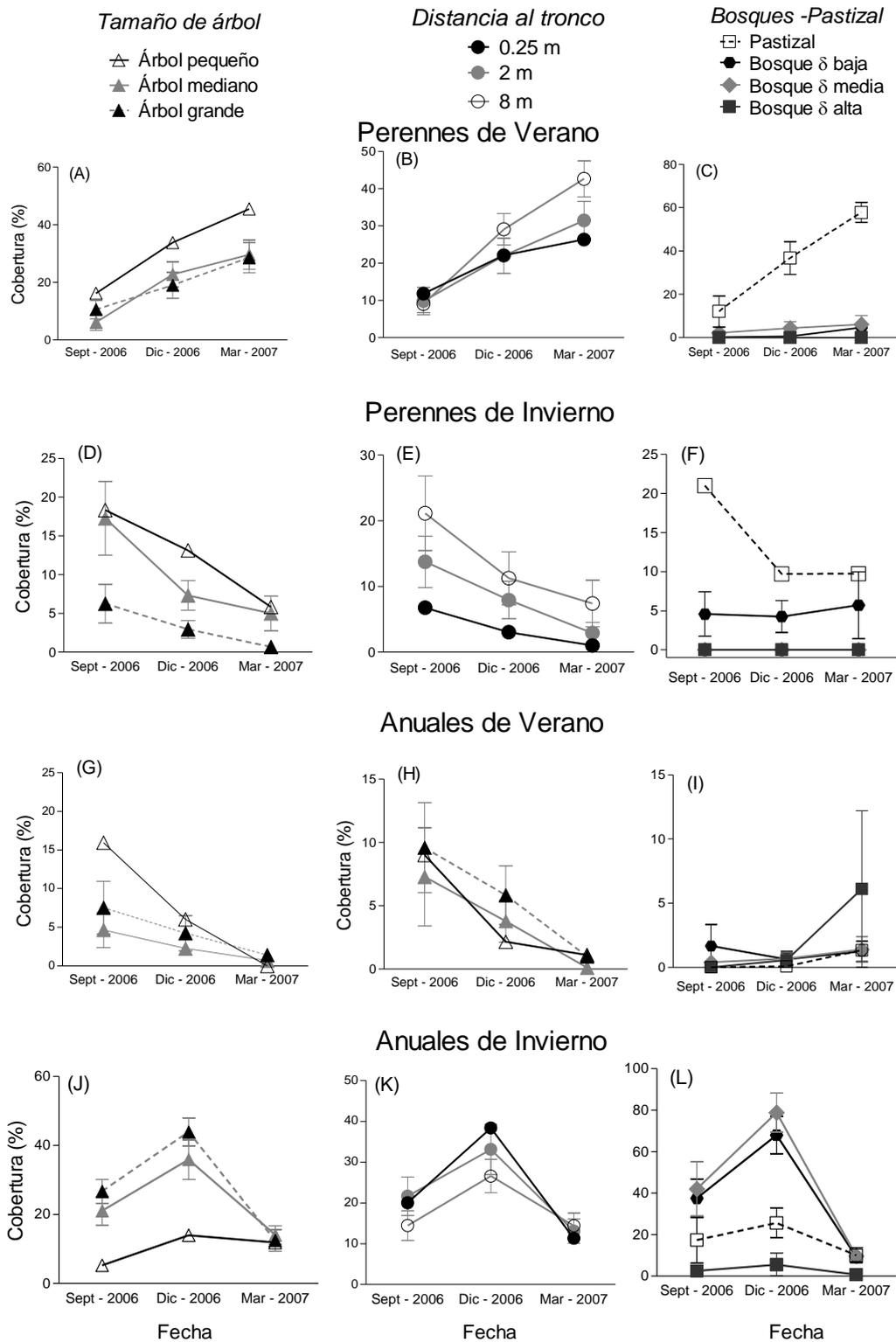


Figura 2.5. Dinámica de la comunidad herbácea asociada a árboles de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) según el tamaño de árboles aislados (primera columna), la distancia al tronco del árbol (segunda columna) y la densidad de bosques (tercer columna). Las variables representadas en las filas son: Cobertura de especies perennes de verano (A, B, C); Cobertura de especies perennes de invierno (D, E, F); Cobertura de anuales de verano (G, H, I) y Cobertura de anuales de invierno (J, K, L). Los valores representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.

los tipos de bosque respecto al pastizal y esto fue más evidente hacia el verano (interacción ambiente x fecha: $F_{6,20} = 15$, $p < 0.0001$; Figura 2.5 C). Las especies perennes de invierno también tuvieron una cobertura marcadamente menor en los bosques de densidades medias y altas respecto a la del pastizal, y con valores intermedios en los bosques de densidad baja (efecto ambiente: $F_{3,10} = 4.1$, $p = 0.04$; Figura 2.5 F). Las especies anuales de verano no difirieron entre pastizales y bosques (efecto ambiente: $F_{3,10} = 1.26$, $p = 0.33$; Figura 2.5 I). Por último, las especies anuales de invierno tuvieron mayor cobertura en los bosques de densidades baja y media que en el pastizal, y su cobertura más baja fue en los bosques de alta densidad. Estas diferencias fueron más evidentes en primavera (interacción fecha x ambiente: $F_{6,20} = 5$; $p = 0.003$; Figura 2.5 L).

2.3.2 Sitio invadido por *Olmo siberiano*

2.3.2.1 Cambios en la composición de especies herbáceas

El ordenamiento NMDS de todos los censos del sitio olmo de diciembre de 2006 mostró que los categorías de invasión de olmo se correspondieron con la composición de especies del estrato herbáceo, resultando en una solución de tres dimensiones cuyo estrés final fue de 7.8. Los primeros dos ejes ordenaron los censos según el nivel de la invasión de árboles, con los parches de pastizal y árboles pequeños ubicados arriba y a la derecha en el diagrama y los parches más invadidos abajo y a la izquierda (Figura 2.6 A). Los ejes 2 y 3 generaron un ordenamiento que separó en la esquina inferior derecha algunos censos de diversas categorías con alta cobertura de la especie *Festuca arundinacea* y broza herbácea, mientras que el eje 3 se correlacionó con parches con distinto nivel de invasión dominados por *Cynodon dactylon*, *Bromus unioloides* y *Geranium dissectum* (Figura 2.6 B). Los componentes más asociados con los bosques de densidad media y alta fueron la cobertura de *Lolium multiflorum* y la broza arbórea (Figura 2.6 A,B).

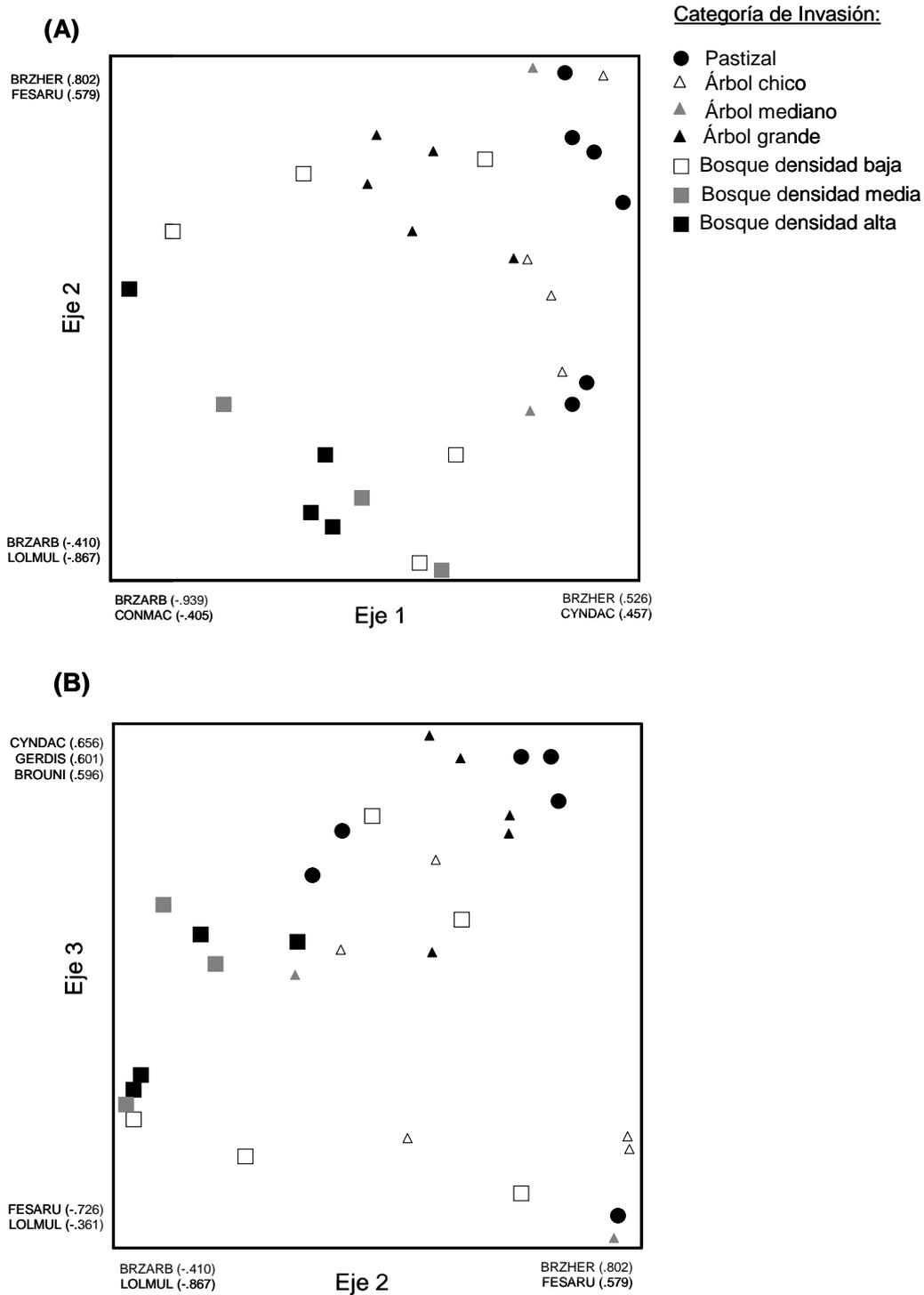


Figura 2.6. Ordenamiento resultante del análisis NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) de *Ulmus pumila* (olmo siberiano). (A) Eje 1 vs. Eje 2; (B) Eje 2 vs Eje 3. Los gráficos mostrados corresponden a la solución de 3 dimensiones recomendada, cuyo estrés total es 7.8. Las especies que se muestran cercanas a los ejes corresponden con las que tienen mayores r de correlación de Pearson (indicado entre paréntesis). Para más detalles ver texto.

2.3.2.1 Efectos ontogénicos y poblacionales de la invasión

El establecimiento de árboles aislados de Olmo afectó significativamente la diversidad del pastizal. La influencia del tamaño del árbol sobre la diversidad dependió de la distancia al tronco ($F_{4,18} = 4.6$; $p = 0.009$). Por un lado, la diversidad decreció con la distancia al tronco en árboles grandes, mientras que aumentó con la distancia en árboles chicos y medianos (Figura 2.7 A). Como resultado, hubo mayor diversidad herbácea en árboles grandes cerca del tronco (LSD, $p < 0.05$; Figura 2.7 A). Las diferencias de diversidad entre árboles grandes y medianos y chicos fueron evidentes en las fechas estivales (interacción tamaño x fecha: $F_{4,36} > 4.3$; $p = 0.006$; Figura 2.7 B). En cambio, la diversidad no difirió significativamente entre pastizales y bosques (efecto densidad: $F_{3,14} = 1.2$; $p = 0.3$; Figura 2.7 C).

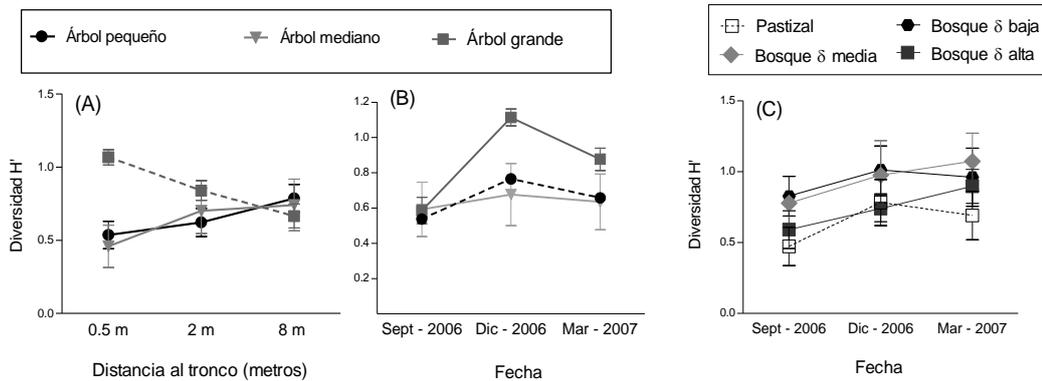


Figura 2.7. Diversidad H' (de Shannon-Wiener) de especies herbáceas asociadas a árboles aislados (A y B) o bosques (C) de *Ulmus pumila* (olmo siberiano): A) Cambios en la diversidad de parches de vegetación ubicados a diferentes distancias del tronco, según el tamaño de los árboles aislados; B) Cambios en la dinámica de la diversidad según el tamaño de los árboles; C) Diversidad asociada a pastizales y a bosques de diferentes densidades. Los puntos representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.

La cobertura herbácea asociada a árboles aislados de olmo cambió de acuerdo con el tamaño del árbol, la distancia al tronco y la fecha de muestreo (interacción triple: $F_{8,36} = 3$; $p = 0.010$). Los árboles medianos tuvieron mayor cobertura cerca del tronco (0.5-2m) durante la primavera (Figuras 2.8 A, B). Además, los árboles grandes tuvieron menor cobertura en parches lejanos al tronco del árbol a principios de primavera (LSD, $p < 0.05$, Figura 2.8 C). La cobertura asociada a los bosques varió significativamente con la densidad del bosque y la fecha (interacción: $F_{6,28} = 3.8$; $pG-G = 0.022$). La cobertura herbácea fue menor en los bosques de alta y media densidad que en los de baja densidad y en el pastizal, excepto en diciembre cuando las diferencias fueron solo evidentes para los bosques de alta densidad (LSD, $p < 0.05$; Figura 2.8 D).

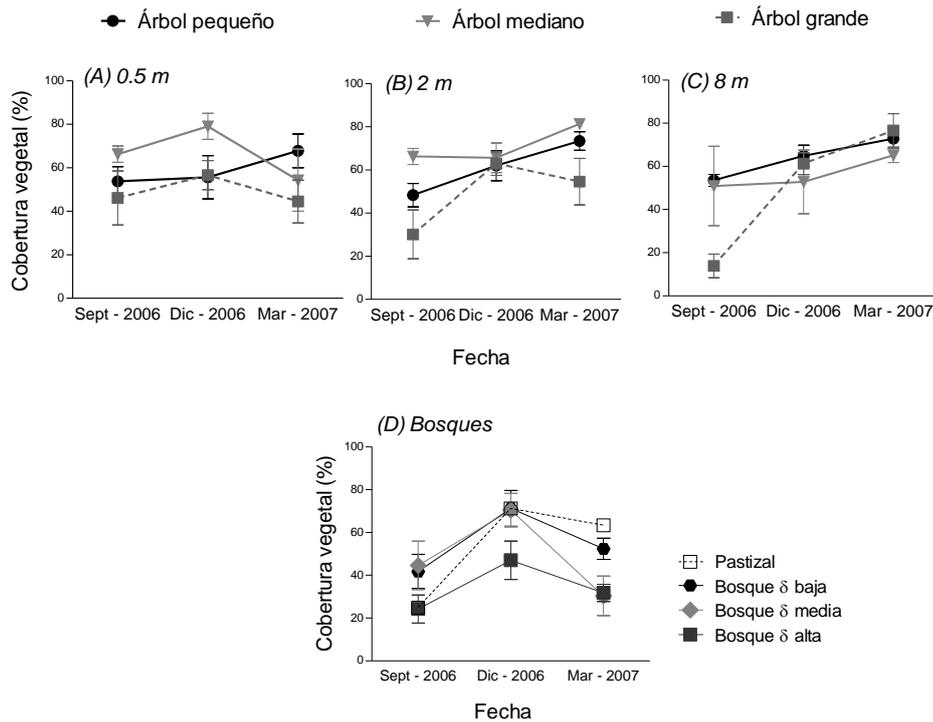


Figura 2.8. Cobertura vegetal asociada a parches de árboles aislados (A-C) o bosques (D) de *Ulmus pumila* (olmo siberiano): Cambios en la cobertura según la distancia al tronco y el tamaño del árbol aislado en las fechas de Setiembre de 2006 (A), Diciembre de 2006 (B) y Marzo de 2007 (C). Dinámica de la cobertura vegetal en bosques de diferentes densidades y en pastizales abiertos del sitio acacia (D). Los puntos representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.

La cobertura por grupo funcional herbáceo también covarió con los niveles de invasión de olmo siberiano. Las especies perennes de verano respondieron al tamaño del árbol aislado según la fecha (interacción: $F_{4,36} = 3.7$; $p = 0.012$; Figura 2.9 A), siendo mayor su cobertura bajo los árboles grandes en diciembre. Además, la cobertura de perennes de verano aumentó con la distancia al tronco, especialmente en verano (efecto distancia: $F_{2,18} = 4.3$; $p = 0.028$; Figura 2.9 B). Las especies perennes de invierno crecieron significativamente menos debajo de árboles grandes que bajo los de menor tamaño (efecto tamaño $F_{2,18} = 51.5$; $p < 0.0001$; Figura 2.9 D), y no fueron afectadas por la distancia al tronco ($p = 0.25$, Figura 2.9 E). Las especies anuales de verano se asociaron significativamente a árboles grandes (efecto tamaño: $F_{2,18} = 24.7$, $p < 0.0001$; Figura 2.9 G) y no hubo relación con la distancia al tronco ($p = 0.32$; Figura 2.9 H). Las especies anuales de invierno no respondieron significativamente al tamaño del árbol ni a la distancia al tronco ($p > 0.15$), a pesar de que en promedio su cobertura fue algo menor en árboles grandes y lejos del tronco (Figura 2.9 J, K).

Las perennes de verano tuvieron significativamente menor cobertura en los bosques que en el pastizal en las dos fechas estivales (interacción fecha x ambiente: $F_{6,28} = 7.7$; $p < 0.0001$; Figura 2.9 C). Las especies perennes de invierno no difirieron significativamente entre pastizales y bosques de diferente densidad ($p > 0.25$), a pesar de la tendencia a que los bosques de alta densidad tuvieran menor cobertura de este grupo durante la primavera (Figura 2.9 F). La cobertura de las especies anuales, tanto las de invierno como las de verano, no difirió entre pastizales y bosques, independientemente de la densidad de árboles ($p > 0.26$; Figuras 2.9 I, L). Sin embargo, en el primer año de estudio las especies anuales de invierno respondieron

significativamente a la interacción de la fecha con el ambiente ($F_{3,14} = 4.14$; $p = 0.026$), observándose una mayor cobertura en los bosques de densidad media en diciembre, respecto a los pastizales o bosques de densidad alta (LSD, $p < 0.05$; ver tendencias en la Figura 2.9 L).

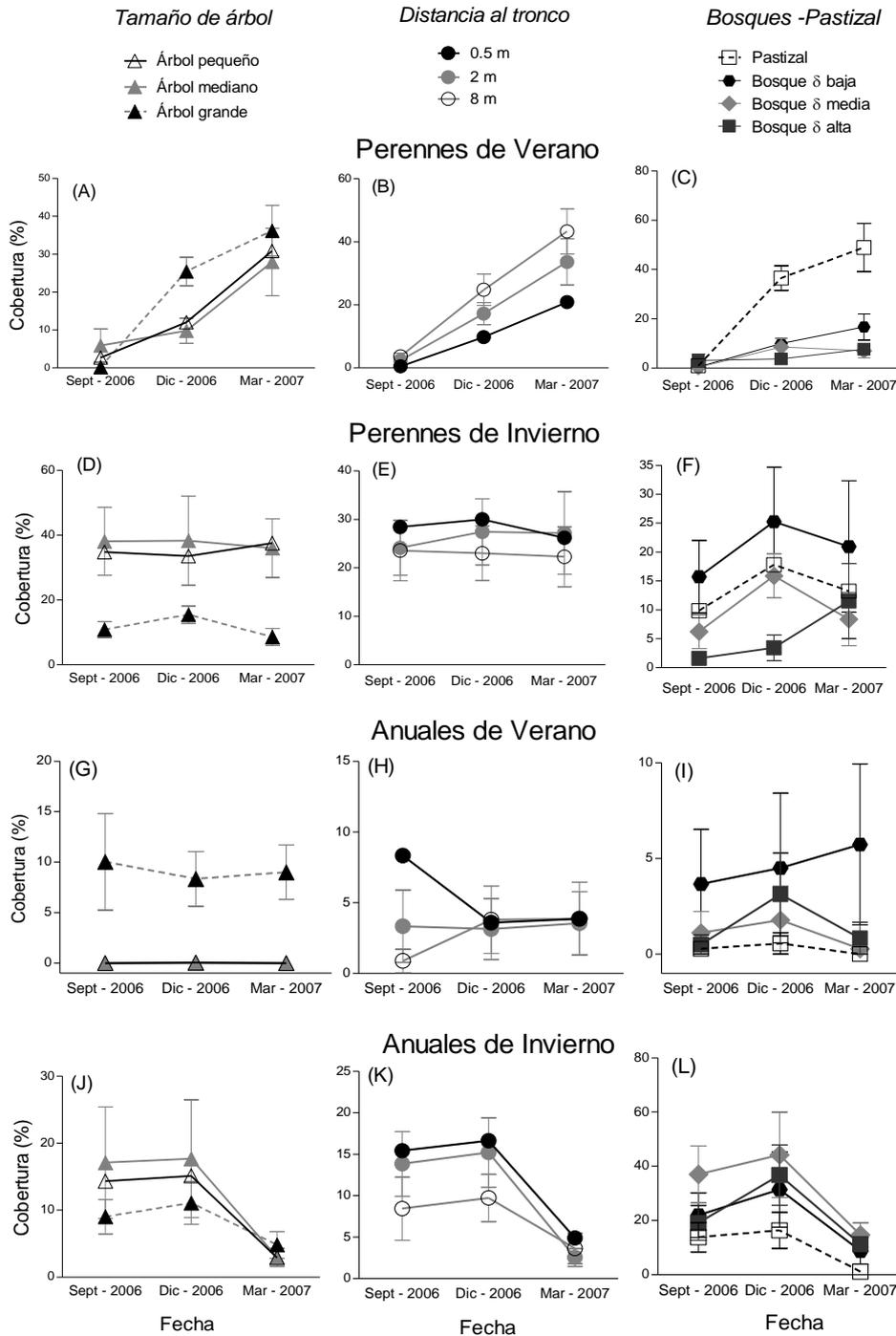


Figura 2.9. Dinámica de los cambios en la estructura de la comunidad herbácea asociada a árboles de *Ulmus pumila* (olmo siberiano) según el tamaño de árboles aislados (primera columna), la distancia al tronco del árbol (segunda columna) y la densidad de bosques (tercer columna). Las variables representadas en las filas son: Cobertura de especies perennes de verano (A, B, C); Cobertura de especies perennes de invierno (D, E, F); Cobertura de anuales de verano (G, H, I) y Cobertura de anuales de invierno (J, K, L). Los puntos representan el promedio \pm error estándar de 4-7 parches.

2.4 DISCUSIÓN

El avance de la invasión de árboles modificó la diversidad, composición, estructura y dinámica de ambos pastizales estudiados. Estos cambios tendrían importantes consecuencias sobre la trayectoria sucesional del sistema, por que implicaron una reversión de la composición herbácea a estados más tempranos de la sucesión post-agrícola en la que típicamente dominan especies anuales, y en particular *Lolium multiflorum* (D'Angela *et al.* 1986; Tognetti *et al.* 2010). El cambio en la abundancia de los grupos funcionales herbáceos tendría implicancias para el funcionamiento del ecosistema a través de una modificación en la estacionalidad de la productividad primaria, la que en presencia de los árboles deciduos se desplazaría hacia la primavera (Gamfeldt *et al.* 2008; Scherer-Lorenzen 2008). Estos cambios en la comunidad herbácea se acentuaron con el grado de invasión y el crecimiento de árboles individuales, aunque su magnitud varió entre los dos sitios y especies leñosas consideradas.

Una de las dificultades para estudiar los efectos de una invasión en ambientes sucesionales es cómo distinguir los efectos debidos al avance de la invasión de aquellos generados por la sucesión. En este estudio realicé dos consideraciones al respecto. Por un lado, partí del supuesto de que árboles aislados corresponderían a estadios tempranos de invasión, mientras que bosques densos a estadios más avanzados. Las invasiones, de hecho, permiten estudiar simultáneamente diferentes etapas del proceso en un mismo sitio debido a que son un proceso espacialmente heterogéneo. Así se evitan los problemas asociados a factores confundidos con el tiempo (como ocurre en estudios de largo plazo). Por otro lado, el conocimiento previo de los sitios y la sucesión vegetal en el sistema (Facelli *et al.* 1988; Omacini *et al.* 1995) me permitió tener confianza en cuanto a su homogeneidad en historia de uso, tipo de suelo y flora antes de la invasión de árboles. Por ende considero poco probable que los cambios observados en la comunidad asociada a distintos niveles de invasión se debieran a diferencias preexistentes entre parches invadidos y aquellos libres de árboles.

2.4.1 Covariación de la comunidad herbácea con el nivel de invasión de árboles

Los ordenamientos indican que los árboles y bosques conformaron un gradiente único de influencia sobre la comunidad herbácea. De acuerdo con la primera hipótesis planteada (hip 2.1), en este trabajo se observó que la composición de la comunidad herbácea covarió junto con los niveles de invasión de árboles en ambos sitios (Figuras 2.2 y 2.5). Tal como se predijo, en ambos casos, la invasión de árboles se asoció con un recambio de especies, aumentando la cobertura de especies invernales y disminuyendo la cobertura de las perennes de verano. En ambos sitios la especie invernal más beneficiada por la invasión fue *Lolium multiflorum*, mientras que la identidad de las especies estivales perjudicadas por la invasión dependió del sitio. En el sitio Olmo, la invasión redujo la dominancia de *Cynodon dactylon*, mientras que en el sitio Acacia, las principales especies de verano afectadas fueron *Dactylis glomerata* y *Sorghum halepense*. Dado que *Lolium multiflorum* es una especie típica de etapas tempranas a intermedias de la sucesión en pastizales pampeanos post-agrícolas (Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2010), la asociación entre esta especie y los árboles implicaría que el avance de la invasión en estos pastizales revierte la trayectoria sucesional de la comunidad herbácea, ya que la retrotrae hacia un estado más temprano dominado por especies anuales. Hasta el momento, muy pocos estudios habrían considerado el

impacto de las invasiones en el contexto de la sucesión vegetal (Yurkonis & Meiners 2004; Simberloff 2010).

Adicionalmente, el análisis de la covariación entre la invasión de árboles y la composición de la comunidad herbácea mostró la posible influencia de la invasión sobre otras especies no consideradas por la hipótesis inicial y que mostraron respuestas idiosincráticas a través del gradiente de invasión. En el sitio acacia se observó que la cobertura de *Cyperus sp* se asoció con árboles pequeños y medianos. Trabajos anteriores han sugerido que la asociación de graminoides con árboles aislados estaría modulada por el nivel de sombreado generado por los mismos, que sería mayor en árboles de mayor diámetro (Naumburg & DeWald 1999). Por otro lado, en el sitio olmo se observó una mayor cobertura de *Conium maculatum*, que es una dicotiledónea bianual exótica, asociada a los árboles grandes. Es interesante entonces notar que los árboles aislados indujeron respuestas de especies herbáceas individuales, además de los efectos sobre la abundancia de los grupos funcionales (ver debajo). Es probable que dichas especies tengan en alguna medida un nicho complementario al de los árboles exóticos, por ejemplo en el caso de *C. maculatum*, que tenga una complementariedad parcial en el uso del recurso luz con los árboles, dado que esta especie produce la mayor parte de su biomasa en primavera, para luego fructificar durante el verano.

Uno de los aspectos más destacables del análisis especie-especie es que en el sitio acacia se ha observado que la cobertura de plántulas del árbol exótico *Ligustrum lucidum* (ligustro) se asoció positivamente con los ambientes más invadidos por *Gleditsia triacanthos*. El cambio ambiental generado por los bosques de acacia podría favorecer directa o indirectamente a otras especies de árboles invasores (Siemann & Rogers 2003), comenzando entonces una sucesión de especies arbóreas, tal como ocurre en ecosistemas de sabana y bosque (Archer *et al.* 1988). Particularmente el ligustro es una especie que se dispersa a través del consumo de las semillas por aves (Ferrerías *et al.* 2008), con lo cual es factible que los bosques de acacia modifiquen la fauna de aves de los pastizales, atrayendo particularmente a las aves dispersoras de ligustro. Ya se ha observado que los bosques de árboles exóticos modifican la fauna de aves en la región pampeana (Sarasola & Negro 2006), pero son necesarios estudios que evalúen cuan factible es esta hipótesis de facilitación. Otro mecanismo posible de facilitación entre estos árboles es la mayor supervivencia de juveniles de ligustro debajo de árboles exóticos invasores, tal como se observó para *Pyracantha angustifolia* (Tecco *et al.* 2007). Futuros estudios podrían analizar cuán general o extrapolable es esta asociación acacia-ligustro así como sus mecanismos de asociación, dadas sus importantes implicancias para el ecosistema pampeano.

2.4.2 Efectos ontogénicos y de densidad de la invasión de árboles sobre la dinámica y estructura de la comunidad herbácea.

La estructura de grupos funcionales y la diversidad de especies de la comunidad herbácea covariaron con el tamaño de árboles aislados y la densidad de bosques, aproximadamente según lo propuesto en la segunda hipótesis de este capítulo. Sin embargo, los efectos particulares difirieron entre los dos sitios analizados.

2.4.2.1 Efectos ontogénicos

La diversidad de especies herbáceas reflejó círculos de influencia de los árboles aislados de ambas especies analizadas, aunque con diferentes sentidos. En el sitio Acacia la diversidad disminuyó al acercarse al tronco del árbol, mostrando además un

efecto ontogénico por disminuir con el tamaño del árbol. En cambio, en el caso del sitio Olmo, la diversidad fue mayor cerca del tronco de árboles grandes y en verano, respecto a otros tamaños, ubicaciones del parche y fechas. Dado que se esperaba que la diversidad disminuya con el tamaño del árbol y la cercanía al tronco (hip. 2.2), los resultados del sitio acacia coinciden con lo esperado pero no así los resultados del sitio olmo. Es factible que estas tendencias diferentes para cada especie de árbol invasor aquí analizado se deban a diferentes balances netos de los efectos positivos y negativos que un árbol puede tener sobre la vegetación herbácea (Callaway *et al.* 1991; Kennedy & Sousa 2006). Dado los resultados anteriores, se podría inferir que en el caso de *Gleditsia triachanthos* (acacia negra) el balance neto de la interacción con muchas especies herbáceas es negativo. Considerando que *Gleditsia* posee un canopeo más bajo y ancho que el de *Ulmus pumila* (olmo), posiblemente la competencia por luz es uno de los principales factores.

Los impactos *per cápita* (de árboles aislados) sobre la abundancia de grupos funcionales herbáceas también reflejan la tendencia anterior. En el sitio acacia, árboles aislados de tamaño mediano a grande tuvieron menor cobertura vegetal en verano, menor cobertura de especies perennes de verano y de invierno y mayor cobertura de anuales de invierno en primavera y verano temprano. Ambos grupos perennes también disminuyeron al acercarse al tronco del árbol. Por ende, los resultados del sitio acacia coinciden con lo esperado en la hip. 2.2. Dado que en el sitio acacia los efectos *per cápita* se expresaron no sólo con el tamaño del árbol sino también con la distancia al tronco, es factible que la competencia por los recursos del suelo (agua y nutrientes) también juegue un rol importante en el balance de la interacción entre árboles de acacia y las especies herbáceas, particularmente beneficiando a las anuales debajo del canopeo (Simmons *et al.* 2008).

En cambio, en el sitio olmo la cobertura vegetal primaveral en parches cercanos al tronco de árboles medianos fue mayor en septiembre y en diciembre, respecto a árboles pequeños y grandes. En lo que respecta a la estructura de grupos funcionales, se observaron círculos de influencia reflejados por una menor cobertura de perennes de verano en parches cercanos al tronco en verano. La disminución de pastos C₄ no se complementó en este caso con un aumento de pastos C₃, a diferencia de lo esperado (hip.2.2). Por otro lado, los efectos ontogénicos se reflejaron sólo en los efectos de árboles de tamaño grande, que aumentaron la cobertura de especies herbáceas anuales de verano y de perennes de verano (en diciembre) y disminuyeron la cobertura de perennes de invierno. Por ende, los efectos ontogénicos observados para el olmo no coinciden con lo esperado en la hipótesis 2.2, dado que los grupos funcionales no responden según lo esperado (aumento de anuales de invierno y disminución de perennes de verano), y los efectos sobre la cobertura herbácea y los grupos funcionales no se incrementaron con el tamaño del árbol. Sin embargo, los círculos de influencia de árboles aislados se expresaron en una de las variables más importantes predichas por la hipótesis, que consistió en la disminución de las perennes de verano con la cercanía al tronco del árbol. Según este trabajo, los árboles chicos de *Ulmus pumila* no tienen ningún efecto sobre la comunidad herbácea, los árboles medianos podrían aumentar la cobertura vegetal herbácea, y los árboles grandes modifican en varios aspectos la composición funcional de un pastizal sucesional. La mayor diversidad observada en árboles grandes en verano podría relacionarse con la mayor cobertura de perennes y anuales estivales, observada en árboles grandes. Estos resultados sugieren que hay especies herbáceas que se ven favorecidas por el establecimiento de los árboles de olmo, sea en su supervivencia o en su cobertura. En los siguientes capítulos se analizarán si estos efectos podrían relacionarse con los recursos disponibles (agua y luz, capítulo 3) o

con los efectos de facilitación dados por la disminución de la broza herbácea en el suelo (capítulo 4), que podría inhibir el crecimiento de varias especies herbáceas (Xiong & Nilsson 1999).

La misma estructura encontrada en el sitio acacia, donde se observan pastos C₃ debajo de árboles y especies perennes C₄ en áreas sin árboles es similar a la estructura generada por árboles individuales en sabanas naturales (Scholes & Archer 1997). Particularmente para *Gleditsia triacanthos*, se había observado el impacto negativo sobre especies C₄ o perennes de verano (Briggs *et al.* 2002). De esta forma, estos resultados confirman y extienden lo predicho por la hipótesis 2.2 de este capítulo, reflejando que los árboles aislados incorporarían nuevas fuentes de heterogeneidad espacial y temporal sobre el pastizal invadido, aunque las tendencias dependen del sitio y de la especie invasora. Dicha heterogeneidad se expresó como círculos de influencia de los árboles aislados, los cuales han sido raramente asociados a la invasión de árboles exóticos sobre pastizales (excepto en Amiotti *et al.* (2000)).

2.4.2.1 Efectos de densidad

El efecto de densidad de árboles en el sitio acacia coincidió nuevamente con lo predicho por la segunda hipótesis de este capítulo. La diversidad de especies herbáceas fue menor en bosques respecto al pastizal y en bosques de alta densidad fue drásticamente disminuída respecto a bosques de densidades menores. De esta forma, la diversidad del pastizal decreció al aumentar la densidad de árboles (hip. 2.2). En cambio, en el sitio olmo los efectos de densidad observados no coincidieron con lo esperado, dado que los bosques de olmo no modificaron la diversidad de especies respecto al pastizal.

En lo que respecta a cobertura vegetal y abundancia de grupos funcionales herbáceos, nuevamente el sitio acacia se comportó según lo esperado por la hipótesis 2.2, pero el sitio olmo lo hizo parcialmente. En el sitio acacia, la cobertura vegetal disminuyó drásticamente en bosques de densidad baja y media respecto al pastizal a finales de verano (marzo), lo cual se correspondió con disminuciones drásticas de la cobertura de las especies perennes pero aumentos en la cobertura de las especies anuales de invierno. Los bosques de alta densidad de acacia negra no tuvieron en ninguna fecha ningún tipo de cobertura herbácea, lo cual representa un cambio radical para la comunidad y el ecosistema invadido. Cabe destacar que hasta el momento no hay estudios que hayan mostrado este resultado. Dada la importancia de este efecto, sería necesario que futuros estudios evalúen a nivel regional si el estado final de invasión de acacia negra en los pastizales pampeanos se corresponde con la eliminación del estrato herbáceo o si la respuesta depende del “pool” de especies disponibles.

En el sitio olmo, los efectos sobre la cobertura herbácea y la estructura de grupos funcionales dependieron de la densidad del bosque. Los bosques de densidad alta disminuyeron la cobertura herbácea, por afectar principalmente a las especies perennes. Los bosques de olmo de densidad baja y media disminuyeron la cobertura vegetal a fines del verano (marzo), principalmente por disminuir la cobertura de especies perennes de verano. En particular, los bosques de densidad media mostraron en uno de los ciclos una mayor cobertura de anuales de invierno, como se esperaba. Por ende, los bosques de olmo decrecieron la cobertura de especies C₄, tal como fue predicho, y solo en un caso aumentaron la cobertura de especies C₃.

2.4.3 Conclusiones parciales.

En ambos gradientes de invasión analizados se ha observado que un individuo aislado de una especie invasora puede tener un efecto *per cápita* sustancial sobre la comunidad invadida (Parker *et al.* 1999) y que dicho efecto aumenta con el estado ontogénico o tamaño del individuo (Strayer *et al.* 2006). Los efectos *per cápita* han sido observados además en relación a la distancia al tronco de los árboles aislados, mostrando en consecuencia que los efectos competitivos de los árboles sobre la comunidad herbácea adquirirían un patrón espacial determinado por el tamaño del árbol y la distancia al tronco, lo cual quizás podría tener relación con la competencia por luz y por recursos del suelo, respectivamente. No obstante, la interacción de dichos efectos con otras interacciones presentes en la comunidad podrían relacionarse con los distintos patrones observados en cada gradiente.

Este trabajo sugiere que los pastizales sucesionales pampeanos invadidos por árboles exóticos se están comportando como sabanas, lo cual es novedoso para el conocimiento local y global. Esto implica que, en los dos casos analizados aquí, una especie invasora modificó la identidad del ecosistema. Por otro lado, dado que en todos los bosques de árboles exóticos analizados hubo una disminución de las especies perennes de verano (que era el principal grupo funcional de los pastizales pampeanos) es esperable que la formación de bosques, con su impacto en la estructura de grupos funcionales herbáceos, modifiquen las cadenas tróficas del suelo, el ciclado de nutrientes y el flujo de energía del ecosistema (Ehrenfeld & Scott 2001; Wardle *et al.* 2003).

CAPÍTULO 3

Consecuencias de la invasión de árboles para el funcionamiento de la comunidad herbácea

3.1 INTRODUCCIÓN

La invasión de especies exóticas está alterando el funcionamiento de diversos ecosistemas. Revisiones recientes sugieren algunas tendencias generales. Por ejemplo, se ha observado que las plantas invasoras tienden a aumentar en un 50-120% la productividad neta aérea de los ecosistemas invadidos (2003). Por otro lado, las especies invasivas leñosas tienen un mayor impacto que las herbáceas en los reservorios y ciclos de C y N (Liao *et al.* 2008). Sin embargo, faltan estudios que relacionen las respuestas observadas en los distintos niveles de organización, por ejemplo considerando el efecto de una invasora sobre la composición de la comunidad y los flujos de carbono y nutrientes en el ecosistema (Parker *et al.* 1999; Levine *et al.* 2003). Asimismo, no se conoce bien cómo varían esos efectos a lo largo del proceso de invasión, considerando la posible existencia de umbrales en la respuesta del ecosistema frente al aumento de densidad de la especie invasora (Ehrenfeld 2003; Strayer *et al.* 2006).

En el caso de la invasión de pastizales por especies arbóreas, es esperable que la adición de una nueva forma de vida de gran tamaño individual tenga efectos dominantes sobre la comunidad receptora a través del mayor aporte biomasa, de acuerdo con la hipótesis de la relación de masas (o “mass-ratio hypothesis”) (Grime 1998). Estudios recientes proponen que las leñosas invasoras actuarían como ingenieras físicas del ecosistema, desencadenando una cascada de efectos sobre la estructura y organización de la comunidad biótica y los procesos que ésta regula (Breshears 2006; Gutiérrez & Jones 2006; Mitchell *et al.* 2007). Los efectos de una invasión sobre la vegetación difieren según la estructura y composición de la comunidad biótica (Mason & French 2008), pero faltan estudios que analicen los cambios en el funcionamiento del ecosistema mediados por cambios en la composición de la vegetación (Levine *et al.* 2003). Además, si bien las invasiones biológicas pueden modificar la productividad primaria neta, falta explorar cómo dichos cambios impactan sobre las propiedades del suelo (Ehrenfeld 2003; Liao *et al.* 2008; McKinley & Blair 2008).

Las vías de impacto de una especie invasora pueden explorarse considerando la relación entre los nichos ecológicos de la invasora y los de las especies residentes (D'Antonio & Hobbie 2005). A primera vista, la coexistencia de árboles establecidos y especies herbáceas podría ser favorecida por una separación espacial del uso de los recursos, dado que los árboles tienen raíces más profundas y mayor altura de canopy que los pastos (Brown & Archer 1990; Sankaran *et al.* 2004). Sin embargo, dado que tanto la luz como el agua son recursos provistos con una direccionalidad que coincide con el eje vertical que separa espacialmente los canopeos y las raíces de herbáceas y árboles, se establecerían jerarquías en el uso del recurso en favor de los árboles en el caso de la luz y a favor de los pastos en el caso del agua del suelo. Por lo tanto el balance total de la interacción entre árboles y especies herbáceas dependería de cual recurso es el más limitante. Frecuentemente, la luz es el recurso más limitante en ambientes méxicos, por lo que los árboles tendrían un efecto negativo dominante sobre las herbáceas (Belsky 1994; Scholes & Archer 1997).

Por otra parte, la intensidad de la competencia entre árboles y herbáceas cambiaría a lo largo del año, de acuerdo con el patrón fenológico de las especies (capítulo 2). El impacto funcional de la invasión dependería entonces de la etapa de la estación de producción de biomasa considerada (Scholes & Archer 1997). Las especies herbáceas estivales tendrían una alta superposición de nichos con las leñosas respecto al recurso luz, lo que llevaría a un desplazamiento competitivo de ese grupo. En cambio, las

especies invernales serían menos afectadas por la invasión de árboles deciduos, dado que sus nichos (respecto al uso de la radiación incidente) serían temporalmente complementarios. Adicionalmente, las especies invernales podrían beneficiarse por la reducción de las especies de verano (capítulo 2), que suelen interferir en el crecimiento de las primeras a través de la acumulación de broza (Carson & Peterson 1990) -ver capítulo 4 de esta tesis-. Los cambios inducidos por la invasión de árboles en la abundancia relativa de los distintos grupos de herbáceas afectarían sobre la productividad primaria neta del pastizal y el ciclado de carbono en el ecosistema, y potencialmente el contenido y distribución de la materia orgánica del suelo (McNaughton *et al.* 1989; Jobbagy & Sala 2000).

Una de las principales limitaciones para el estudio del impacto de las invasiones es que la gran mayoría de los estudios comparan sólo sitios altamente invadidos con otros no invadidos, ignorando así la naturaleza temporal del proceso de invasión (Parker *et al.* 1999; Ehrenfeld 2003; Throop & Archer 2007). Para avanzar hacia un modelo general del papel funcional de las especies exóticas en los ecosistemas es necesario comprender mejor la dinámica de los efectos generados a lo largo de la invasión. Por ejemplo, ¿es necesario que la invasora se haga dominante para ejercer un impacto medible sobre los procesos del ecosistema (D'Antonio & Hobbie 2005)? ¿Cómo cambian los efectos de la invasión a través del tiempo (Strayer *et al.* 2006)? Parker *et al.* (1999) ha propuesto un modelo por el cual el impacto total de una invasora (I) se podría evaluar según la ecuación

$$I = R \times A \times E$$

donde R es el rango de distribución de la especie, A la abundancia y E el efecto *per cápita* o por unidad de biomasa de la invasora (Parker *et al.* 1999). Si bien este modelo tiene sentido común, supone que el efecto per-cápita es constante a cualquier densidad de la especie invasora (Parker *et al.* 1999; Richardson & van Wilgen 2004).

En este capítulo exploré la cascada de efectos generada por la invasión de árboles (ver Figura 1.1), analizando los cambios en las condiciones abióticas para la vegetación herbácea, su relación con la productividad primaria y algunas propiedades del suelo. Además, en este capítulo se analiza cómo varían esos efectos a lo largo del proceso de invasión, desde la presencia de árboles aislados hasta el establecimiento de grupos de árboles de distinta densidad. De esta forma se examinó el efecto *per cápita* (E) de los árboles a lo largo de un gradiente de invasión para dos especies exóticas que invadieron dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior.

El objetivo general de este trabajo fue evaluar los cambios en el funcionamiento de la comunidad herbácea y las propiedades del suelo a lo largo de un gradiente de invasión de árboles en dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior. Los objetivos particulares fueron 1) determinar cómo cambia la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNA) y las propiedades del suelo a través del gradiente de invasión y 2) analizar el efecto per-cápita de los árboles sobre la PPNA bajo diferentes densidades de la población de árboles.

Las hipótesis evaluadas fueron:

Hipótesis 3.1: La invasión de árboles disminuye la disponibilidad de luz (y otros recursos) para la comunidad herbácea durante la estación de follaje expandido, reduciendo la productividad primaria herbácea estival y modificando la estacionalidad de la productividad aérea total hacia una mayor PPNA en

invierno. Estos cambios se traducen con el tiempo en cambios negativos en la productividad herbácea total y en la fertilidad del suelo.

Hipótesis 3.2: El efecto *per cápita* de los árboles sobre la PPNA herbácea es constante, independientemente de la densidad de árboles establecidos en el parche. Considerando que no hay estudios previos que comparen el efecto per cápita en distintas densidades, utilicé esta hipótesis nula que es acorde con la ecuación de Parker *et al.* (1999). Sin embargo, una hipótesis alternativa plausible indica que el efecto per cápita sobre la productividad herbácea disminuye al aumentar la densidad de árboles, debido al aumento de la competencia intraespecífica entre individuos de la especie invasora.

Dado que este trabajo no es de naturaleza manipulativa, no permite inferir que la presencia de árboles sea la causa suficiente de los cambios analizados a lo largo del gradiente de invasión. Sin embargo, considerando que se analizan dos sitios diferentes y que cada sitio es homogéneo en historia de uso, tipo de suelo y flora, el estudio supone que los parches de leñosas con distinto nivel de invasión establecidos en cada sitio representan distintas etapas del proceso de invasión arbórea (cronosecuencia) que permiten inferir las consecuencias de la invasión sobre distintos atributos de pastizales sucesionales.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Sitios de estudio

El trabajo se llevó a cabo durante la estación de crecimiento Septiembre 2006 – Febrero 2007 en los dos sitios sucesionales presentados en el capítulo 1: el sitio “Acacia”, invadido por *G. triacanthos* (acacia negra) y el sitio “Olmo”, invadido por *U. pumila* (olmo) (ver detalles en sección 1.4.2). El período estudiado comprende los picos de la máxima productividad para las especies invernales y estivales del sistema (Paruelo *et al.* 1999). Durante este período, las precipitaciones y la temperatura fueron aproximadamente iguales al promedio para el sitio, siendo 1054 mm la precipitación caída entre abril de 2006 y marzo de 2007 (promedio para los últimos 23 años, 1005 ± 94.4 mm).

3.2.2 Diseño de muestreo

En cada sitio se seleccionaron 4 tipos de parches relacionados con el grado de invasión de árboles: pastizal abierto, árbol aislado, bosque de densidad media y bosque de densidad alta (Foto 3.1). Los pastizales correspondieron a áreas cubiertas por vegetación herbácea sucesional, sin árboles presentes en un radio de 12 metros. Los árboles aislados fueron individuos de acacia negra u olmo (según el sitio) de tamaño mediano a grande dispersos en la matriz del pastizal, situados a más de 8 metros de otros árboles - ver Cuadro 3.1-. Los bosques de densidades media y alta comprendieron parches de bosque con un promedio de 620 y 1820 individuos adultos por hectárea, respectivamente (Cuadro 3.1). Se tomaron al azar 5 repeticiones de cada tipo de parche, excepto en el pastizal que se utilizaron 6-7 réplicas (según el sitio). Dentro de un sitio,

los diferentes tipos de parche estuvieron parcialmente entremezclados, partiendo del foco de invasión principal. La distancia mínima entre dos parches fue de 50 metros.

A) Pastizal



B) Árbol aislado



C) Bosque de densidad media



D) Bosque de densidad alta



Foto 3.1. Niveles de invasión de árboles en el sitio Olmo, invadido por *Ulmus pumila* (olmo siberiano). Los mismos 4 niveles fueron analizados en el sitio Acacia. A) Pastizal abierto; B) Árbol aislado en la matriz de pastizal; C) Bosque de densidad media y D) Bosque de densidad alta.

Cuadro 3.1. Características de los parches de leñosas generados por la invasión de *Gleditsia triacanthos* y *Ulmus pumila* en dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior. Los valores representan el promedio \pm error estándar ($n = 5$). Los métodos de cuantificación de las variables fueron detallados en el capítulo 2 (sección 2.2.3).

	<i>Gleditsia triacanthos</i>	<i>Ulmus pumila</i>
Árbol aislado		
Área basal individual (m ²)	0.055 \pm 0.02	0.043 \pm 0.015
Área de copa de árbol (m ²)	55.80 \pm 13.15	43.11 \pm 12.63
Parches de baja densidad		
Área basal total (m ² /ha)	14.73 \pm 4.47	15.25 \pm 3.03
Densidad (indiv/ha)	637 \pm 162	603 \pm 86
Parches de alta densidad		
Área basal total (m ² /ha)	78.13 \pm 17.39	30.92 \pm 6.36
Densidad (indiv/ha)	1595 \pm 149	2002 \pm 500

En cada uno de los parches se realizaron cosechas de biomasa herbácea en tres momentos del año (septiembre, diciembre y marzo), abarcando los principales períodos de la estación de crecimiento: productividad primaveral y productividad estival (Paruelo

et al. 1999). La cosecha se realizó utilizando un marco de 1 x 0.25 m ubicado a 0.5 metros del tronco de un árbol, luego de aleatorizar su posición respecto a los puntos cardinales. La forma rectangular y la orientación radial respecto del tronco del árbol fueron elegidas para representar mejor la heterogeneidad de la vegetación a escala pequeña (Sala *et al.* 1981). Las cosechas sucesivas se realizaron evitando los micrositios cortados en fechas anteriores en cada parche.

Todo el material vegetal de cada marco fue cosechado en dos bolsas separadas: en una se cosechó la biomasa verde y muerta en pie cortando a 2 cm del suelo y en otra se recolectó el material muerto caído sobre el suelo (broza). Las muestras fueron colocadas en freezer (-15°C) hasta su procesamiento en el laboratorio. La biomasa en pie fue separada en los compartimentos verde y seco; el compartimento verde fue separado por especie mientras que el compartimento seco se separó por forma de vida en dicotiledóneas y monocotiledóneas. La broza fue también separada en esos mismos tres compartimentos. Los componentes arbóreos fueron descartados ya que el foco de atención estuvo puesto en la comunidad herbácea. Las muestras fueron secadas por 72 h en estufa a 70°C y pesadas (0.01 g).

3.2.3 Estimación de la productividad

En comunidades multiespecíficas con alta tasa de recambio de biomasa (e.g. pastizales húmedos), la simultaneidad de los procesos de producción, senescencia y descomposición dan lugar a subestimaciones de la PPNA calculada a partir de cosechas sucesivas de biomasa (error de subestimación). Este error aumenta con la diversidad de especies y grupos funcionales, pero es reducido mediante cosechas frecuentes y estimaciones de productividad por especie (Sala & Austin 2000). Sin embargo, al mismo tiempo aumentan los errores de estimación debidos a la acumulación de errores aleatorios, los cuales generan un sesgo positivo en el cálculo de la PPNA (errores de sobreestimación). Este tipo de error aumenta con la cantidad de compartimentos considerados en el cálculo de la PPNA (Sala & Austin 2000).

En este trabajo se realizaron tres cortes de biomasa y se calculó la productividad agrupando la biomasa verde en solo cuatro grupos funcionales con la intención de lograr un compromiso que lleve a reducir ambos tipos de errores de estimación (Sala & Austin 2000). La productividad se calculó utilizando la fórmula propuesta por Sala *et al.* (1981; Sala & Austin 2000), siendo

$$PPNA_t = \sum P_i + S_c + F_c$$

donde P_i es la productividad por grupo funcional 'i' (o incremento en la biomasa verde de ese compartimento) en el tiempo t, S_c corresponde a los incrementos en biomasa muerta en pie no explicados por disminuciones en la biomasa verde y F_c corresponde a los incrementos en la broza no explicados por disminuciones en la biomasa muerta en pie. En este caso se estimó S_c y F_c para los compartimentos de mono- y dicotiledóneas por separado.

Para calcular la productividad *primaveral* y *estival*, se agruparon las especies en dicotiledóneas y monocotiledóneas y se realizaron los cálculos para estos dos grupos por separado. Luego se sumaron las productividades de ambos y se dividió por el número de días abarcado por cada período. Para estimar la productividad *total* de un parche, se promediaron las productividades estimadas para ambos períodos analizados (sept-dic y dic-marzo, respectivamente). La productividad *por grupo funcional* se calculó agrupando todas las especies en dicotiledóneas y monocotiledóneas y dentro de cada grupo, en anuales y perennes. Se calculó para cada réplica la proporción de biomasa verde de especies anuales y perennes que había dentro de los grupos mono- y

dicotiledóneas, y se aplicaron las proporciones de la fecha anterior a la estimación de los compartimentos Sc y Fc de una dada fecha, obteniendo así estos compartimentos para los cuatro grupos funcionales de interés.

3.2.4 Variables microambientales y fertilidad del suelo

Para evaluar los posibles efectos de la invasión de árboles sobre el ambiente que percibe la comunidad herbácea, se cuantificaron las principales variables microambientales en los cuatro tipos de parche. En tres períodos del año (invierno, verano temprano y tardío) se estimó el porcentaje de luz fotosintéticamente activa (RFA) que queda remanente después de atravesar el canopeo arbóreo. Para ello en cada parche se midió la radiación incidente a 60 cm del suelo haciendo 2 mediciones por parche utilizando un sensor puntual LI-COR modelo 188-B y se relativizaron estos valores a la radiación medida en pastizales abiertos a 200cm del suelo (radiación total incidente). Adicionalmente se midió en verano (enero) e invierno (junio) la temperatura y el contenido volumétrico de agua en el suelo. La temperatura del suelo se midió con un termómetro digital que integró la temperatura de los primeros 8 cm de suelo. La humedad del suelo se midió por el método de Time Domain Reflectometry utilizando un sensor Theta Probe (Delta-T Services, Cambridge) que estimó la humedad volumétrica de los primeros 6 cm de suelo.

En enero de 2006 se extrajeron en cada parche dos muestras de suelo de 5 cm de diámetro y 20 cm de profundidad, las que fueron luego mezcladas en una sola muestra. En los parches con árboles las muestras se extrajeron a 0.5 metros del tronco de un árbol. Las muestras fueron analizadas en laboratorio (Cátedra de Edafología, Facultad de Agronomía, UBA) para determinar pH, contenido de carbono orgánico (método de Walkley-Black), contenido de nitrógeno total (digestión Kjeldhal), salinidad mediante conductividad eléctrica y contenido de fósforo extractable (método Bray-Kurtz).

3.2.5 Análisis de datos

Los datos de PPNA total y estacional obtenidos para cada sitio fueron analizados por separado mediante análisis de varianza (ANVA) de una vía, con el tipo de parche (4 niveles) como efecto principal. El mismo análisis se realizó para cada grupo funcional por separado y para los datos de las variables edáficas. Las variables microambientales fueron analizadas con ANVA de dos vías, usando como factores el tipo de parche y la fecha de medición. Las comparaciones entre tratamientos se realizaron en todos los casos por el método de la menor diferencia significativa (LSD) con un alfa = 0.05. Cuando fue necesario, se aplicó la transformación logarítmica para normalizar los datos y reducir la heterogeneidad de varianzas entre tratamientos. Todos los análisis de varianza se analizaron utilizando el programa estadístico INFOSTAT (InfoStat 2008).

Con el objeto de estandarizar los cambios en la PPNA a través del gradiente de invasión asociados a la cantidad de biomasa arbórea, se estimó el “tamaño del efecto” (o “effect size”) derivado de la presencia de árboles en cada parche invadido. El tamaño del efecto fue luego relacionado mediante una regresión no lineal con el área basal total de árboles en parche, que proveyó un estimador continuo y sintético del nivel de invasión leñosa (ver capítulo 2, sección 2.2.3). Esta aproximación permitió comparar el impacto relativo de ambas especies de árboles invasores. El tamaño del efecto de cada parche se calculó mediante el índice Log response ratio (LnRR) propuesto por Hedges *et al.* (1999),

$$\text{LnRR} = \ln (P) - \ln (A_i)$$

donde P es la PPNA promedio de los parches de pastizal analizados y A_i es la PPNA total del parche i invadido por árboles, ya fuese por un árbol aislado o un bosque de densidad media o alta. Dado que se espera que $P > A_i$ (es decir que la invasión de árboles disminuya la PPNA herbácea), el índice LnRR se hace más positivo cuanto mayor es el impacto de la invasión de árboles sobre la productividad herbácea.

Para analizar si el efecto *per cápita* de los árboles cambia con el nivel de invasión de árboles, se relativizó el tamaño del efecto total (LnRR) por la densidad de cada parche (medida según la sección 2.2.3) y se ajustó una regresión no lineal entre el efecto *per cápita* y el área basal total del parche. Las regresiones lineales y no lineales entre los tamaños del efecto y el área basal se realizaron con el programa GraphPad Prism 5 Software.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Características micro-ambientales

En ambos sitios estudiados el tipo de parche modificó el porcentaje de RFA disponible para la vegetación herbácea y esto dependió de la estación del año (interacción fecha x tipo de parche, *Gleditsia*: $F_{6,45} = 8.32$, $p < 0.0001$; *Olmo* $F_{6,52} = 5.41$, $p = 0.0002$). En ambos sitios el porcentaje de RFA en invierno disminuyó significativamente en bosques de alta densidad respecto al pastizal (LSD, $p < 0.05$; Figura 3.1 A,B). En verano, la disponibilidad de luz disminuyó significativamente en todos los ambientes invadidos por árboles respecto al pastizal ($p < 0.05$, LSD). En el sitio Acacia, la disponibilidad de luz en los parches invadidos se redujo en 91 – 98 % (Figura 3.1 A), mientras que en el sitio invadido por Olmo, el canopy arbóreo interceptó 70 – 94 % de la RFA incidente (Figura 3.1 B).

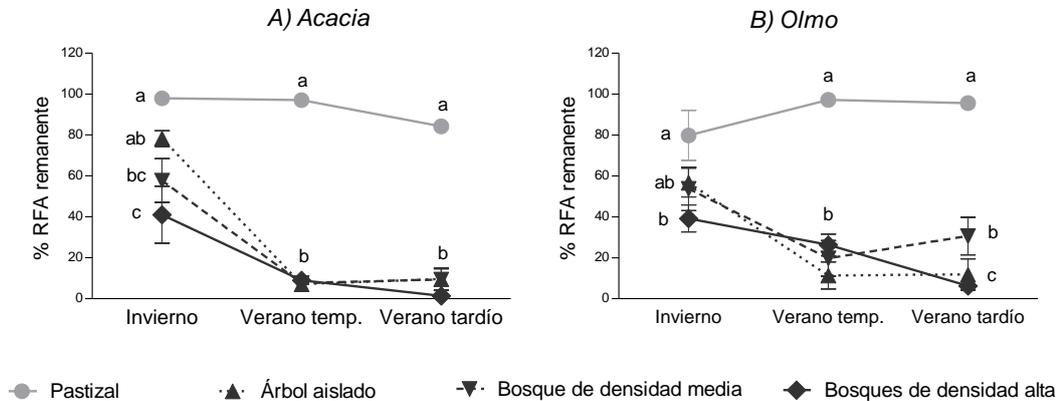


Figura 3.1. Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (RFA) medido a la altura del canopy herbáceo en pastizales abiertos y parches con distinto grado de invasión de árboles: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. Cada símbolo representa el promedio \pm error estándar de 5-7 parches. En cada panel, las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada fecha.

En el sitio Acacia el contenido de humedad del suelo varió según el tipo de parche y la fecha de muestreo (interacción fecha x tipo de parche, $F_{3,30} = 4.05$, $p = 0.016$). En invierno, no se detectaron diferencias significativas entre tipos de parche (15.5 ± 0.3 % humedad volumétrica promedio), mientras que en verano la humedad del suelo disminuyó significativamente en los bosques de alta densidad (14 ± 0.4 %) respecto del pastizal (18 ± 1.5 %; $p < 0.05$, LSD). En el sitio Olmo, la humedad del suelo cambió según el tipo de parche ($F_{3,34} = 3.19$, $p = 0.036$), siendo significativamente menor en los parches con árboles (24.2 ± 0.9 %; $p < 0.05$, LSD) que en el pastizal (26.5 ± 2.2 %). Además, la humedad del suelo fue significativamente menor en verano (21 %) que en invierno (28 %; efecto fecha: $F_{1,34} = 26.42$, $p < 0.0001$).

En el sitio invadido por Acacia la temperatura del suelo respondió a la interacción fecha x tipo de parche ($F_{3,30} = 11.04$, $p < 0.0001$). En invierno, la temperatura del suelo fue mayor en los tres ambientes invadidos por árboles (temp. promedio de 9.6°C) que en el pastizal (7.9°C , $p < 0.05$, LSD). En verano, los suelos de los bosques de densidad media tuvieron una temperatura levemente menor (19.8°C) que los de pastizal (21.6°C , $p < 0.05$, LSD). En el sitio Olmo, el tipo de parche afectó la temperatura del suelo en invierno ($F_{3,17} = 11.48$, $p = 0.0002$), siendo ésta mayor en bosques de densidad media y

alta (9,8° C) que en pastizales y árboles individuales (9,1° C, $p < 0.05$, LSD). En verano no hubo diferencias significativas entre parches del sitio olmo (temperatura promedio del suelo = 22,6° C).

3.3.2 Productividad primaria neta herbácea

La PPNA de ambos pastizales disminuyó de acuerdo con el nivel de invasión por árboles exóticos (Figura 3.2). La reducción de la PPNA asociada a la invasión, relativa al pastizal abierto, fue particularmente drástica en bosques de alta densidad (Acacia: 96%, Olmo: 73%), donde la productividad herbácea resultó extremadamente baja. En el sitio invadido por acacia, el efecto asociado con el tipo de parche fue altamente significativo ($F_{3,17} = 30.67$, $p < 0.0001$); allí la PPNA del estrato herbáceo fue significativamente menor debajo de árboles aislados y bosques de baja densidad que en el pastizal abierto (Figura 3.2 A). En el sitio de olmo, las diferencias de productividad entre tipos de parche fueron menos marcadas ($F_{3,18} = 3.42$, $p = 0.039$). La PPNA herbácea debajo de árboles aislados y bosques de baja densidad fue intermedia y solo se redujo significativamente respecto del pastizal ($p < 0.05$, LSD) en los bosques con alta densidad de olmos (Figura 3.2 B).

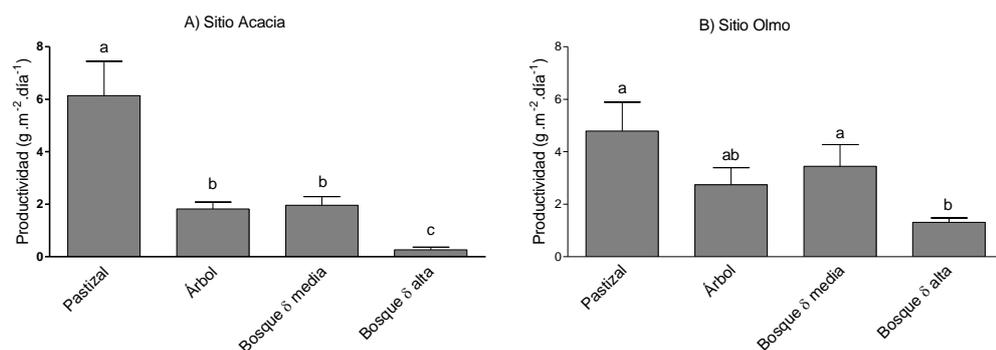


Figura 3.2. Productividad herbácea total en los distintos ambientes de invasión de árboles: A) sitio invadido por acacia negra o *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por olmo siberiano o *Ulmus pumila*. En cada panel las distintas letras simbolizan diferencias significativas por contraste LSD ($p < 0.05$). Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches.

La relación entre el nivel de invasión de árboles y las productividades estacionales fue diferente según el sitio considerado. En el sitio invadido por acacia, la productividad en primavera disminuyó drásticamente con la invasión de árboles ($F_{3,17} = 42$, $p < 0.001$). La PPNA herbácea en primavera cayó, en promedio, un 78% debajo de los árboles individuales y los bosques de baja densidad, y un 97% en los bosques de alta densidad (Figura 3.3 A). La productividad estival también decreció significativamente con el grado de invasión ($F_{3,17} = 4.76$, $p = 0.014$). La productividad estival bajo árboles aislados y bosques densos de acacia fue menor ($p < 0.05$, LSD) que en el pastizal abierto (Figura 3.3 A).

En el sitio invadido por olmo, en general, la productividad primaveral fue marginalmente afectada por la presencia de árboles ($F_{3,18} = 2.44$, $p = 0.09$), a pesar de que decreció marcadamente (79%) en los bosques de densidad alta respecto del pastizal (Figura 3.3 B). En cambio, la productividad estival no varió significativamente por el nivel de invasión de olmos.

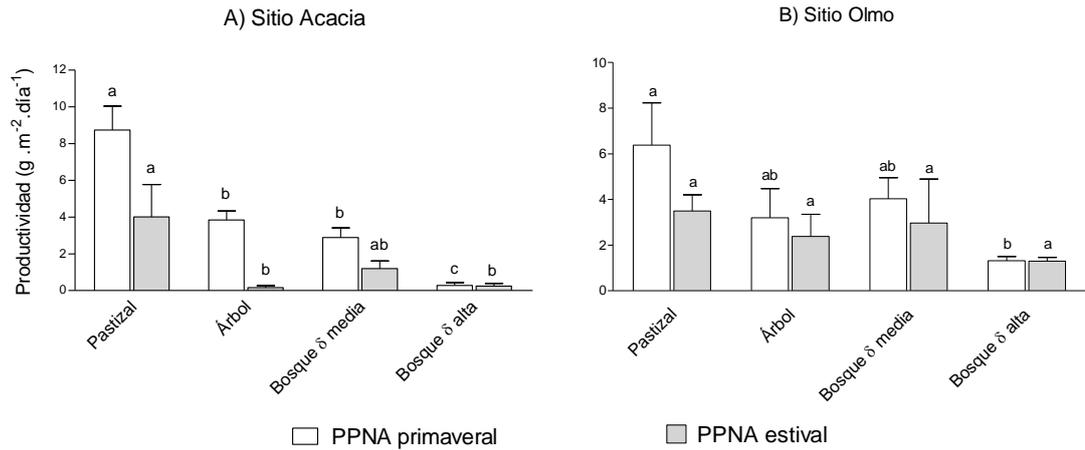


Figura 3.3. Productividad herbácea primaveral y estival en los distintos ambientes de invasión de árboles: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. En cada panel las distintas letras simbolizan diferencias significativas por contraste LSD ($p < 0.05$) entre los niveles de invasión para cada estación de productividad. Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches.

En el sitio invadido por acacia, los cuatro grupos funcionales fueron afectados significativamente por la invasión de árboles. La productividad de las dicotiledóneas - tanto anuales como perennes- fue menor en los tres ambientes con árboles que en el pastizal (para ambas variables $F_{3,17} = 4.3$, $p = 0.02$; Figura 3.4 A). Las dicotiledóneas más afectadas fueron *Carduus acanthoides* y *Ambrosia tenuifolia* (Cuadro 3.1). La productividad de los pastos perennes se redujo drásticamente (82%) debajo de árboles aislados ($p < 0.05$, LSD) y decreció aún más (98%) en los bosques de media y alta densidad ($F_{3,17} = 36.88$, $p < 0.0001$; Figura 3.4 A). Las principales especies afectadas fueron *Bromus catharticus* y *Dactylis glomerata* (primavera) y *Sorghum halepense* (verano) (ver Cuadro 3.1).

En cambio, la productividad de los pastos anuales (principalmente *Lolium multiflorum*) aumentó significativamente en los bosques de mediana densidad de acacia respecto al pastizal, fue intermedia en los árboles aislados y disminuyó drásticamente en los bosques de alta densidad ($F_{3,17} = 5.78$, $p = 0.0065$). En consecuencia, mientras que los pastos perennes dominaron el pastizal, los pastos anuales dominaron el estrato herbáceo con bajos niveles de invasión de acacia (Fig. 3.4 A).

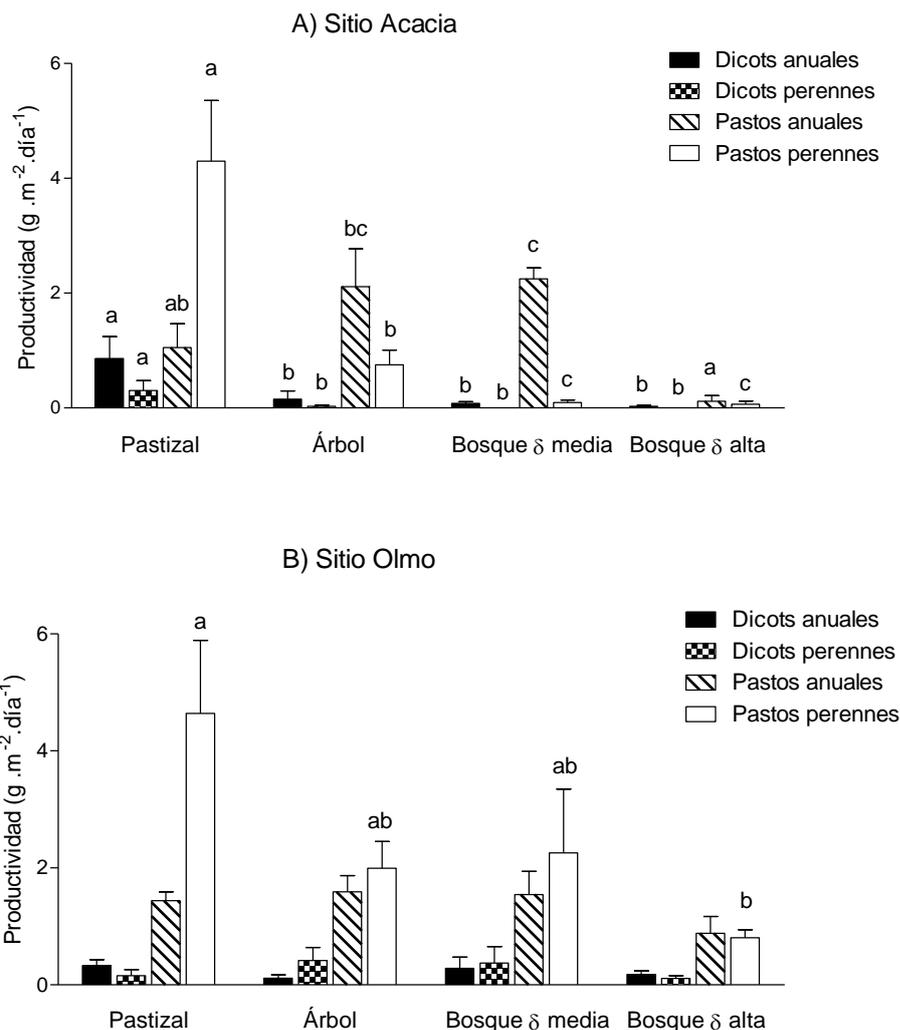


Figura 3.4. Productividad primaria neta herbácea por grupo funcional en los distintos ambientes de invasión de árboles: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. Dicots hace referencia a dicotiledóneas, pastos a monocotiledóneas. En cada panel las distintas letras simbolizan diferencias significativas por contraste LSD ($p < 0.05$). Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches.

En el sitio con olmos, solo la productividad de pastos perennes cambió significativamente con el nivel de invasión arbórea ($F_{3,18} = 3.04$, $p = 0.05$; para los otros grupos $F_{3,18} < 1,32$, $p > 0.30$), disminuyendo un 83% en los bosques de alta densidad respecto al pastizal (Figura 3.4 B). Esta respuesta fue explicada tanto por especies de crecimiento invierno-primaveral (*Bromus catharticus*, *Festuca arundinacea*), como por otras de crecimiento estival (*Cynodon dactylon*, *Sorghum halepense*) (Cuadro 3.2).

3.3.3 Efectos per-cápita de la invasión de árboles

La relación entre el área basal total de los árboles (ABT) y el tamaño del efecto sobre la PPNA herbácea resultó lineal y positiva para ambas especies (Figura 3.5 A). La invasión de Acacia abarcó un rango más amplio de áreas basales que la invasión de olmo y se correlacionó significativamente ($F_{1,12} = 18.8$, $p = 0.001$) con el cambio relativo en la PPNA. La invasión de Olmo estuvo débilmente asociada con las diferencias en PPNA ($R^2 = 0.10$; $F_{1,13} = 1.4$, $p = 0.25$), pero el análisis de residuales

Cuadro 3.2. Biomasa de las principales especies (g/0.25m²), para los cuatro tipos de parche en los dos sitios de estudio. Los valores son promedios ± e.e. Las abreviaturas para los grupos funcionales son DA: dicotiledóneas anuales, DP: dicotil. perennes, MA: monocotil. anuales y MP: monocotil. perennes. Valores menores a 0.01 (g/0.25m²) fueron excluidos para facilitar la lectura.

	Grupo Funcional	Pastizal		Árbol aislado		Bosque densidad media		Bosque densidad alta	
		Sitio Acac.	Sitio Olmo	Sitio Acac.	Sitio Olmo	Sitio Acac.	Sitio Olmo	Sitio Acac.	Sitio Olmo
<u>Cosecha Primav. temp..</u>									
<i>Carduus acanthoides</i>	DA		0,5±0,4				0,1±0,1		0,2±0,1
<i>Geranium dissectum</i>	DA		2,1±1,0		3,7±1,6		1,2±0,5		1,6±0,9
<i>Ambrosia tenuifolia</i>	DP	0,8±0,4							
<i>Lolium multiflorum</i>	MA	2,2±1,6	3,9±2,2	15,5±4,7	4,1±2,8	26,5±6,5	5,2±3,1	0,8±0,3	3,1±2,1
<i>Bothrioc. laguroides</i>	MP								
<i>Bromus unioloides</i>	MP	18,7±6,5	1,7±1,0	1,9±1,3	4,3±2,3	0,3±0,3	3,4±1,9	0,2±0,2	12±1,1
<i>Cynodon dactylon</i>	MP		0,4±0,2				0,1±0,1		0,1±0,1
<i>Dactylis glomerata</i>	MP	15,5±15,1		9,6±9,6		0,4±0,4	2,5±2,0		
<i>Deyeuxia viridiflavescens</i>	MP		4,5±2,3		31,9±24,6		2,5±1,9		
<i>Festuca arundinacea</i>	MP				1,8±1,8		5,2±5,0		3,0±3,0
<i>Sorghum halepense</i>	MP								
<u>Cosecha Verano temp.</u>									
<i>Carduus acanthoides</i>	DA	2,4±1,5							0,5±0,5
<i>Geranium dissectum</i>	DA	5,3±5,0	4,3±1,6		3,5±1,4		2,8±1,1		5,0±2,4
<i>Ambrosia tenuifolia</i>	DP	1,0±0,5		0,1±0,1	0,6±0,6				
<i>Lolium multiflorum</i>	MA	18,4±7,6	5,6±5,5	49,0±15,3	18,3±11,3	52,2±5,4	32,2±15,9	0,4±0,4	14,1±6,6
<i>Bothrioc. laguroides</i>	MP		1,2±1,2						
<i>Bromus unioloides</i>	MP	60,4±22,4	19,7±9,3	1,5±1,0	31,2±19,1		2,2±1,41	1,3±1,1	8,2±3,8
<i>Cynodon dactylon</i>	MP		33,3±8,2		6,4±2,5		5,1±3,0		0,9±0,8
<i>Dactylis glomerata</i>	MP	26,3±26,3		11,5±7,0			1,4±1,4		
<i>Deyeuxia viridiflavescens</i>	MP		2,5±1,8		4,8±4,8		4,5±3,7		0,6±0,6
<i>Festuca arundinacea</i>	MP		27,7±26,1		22,3±18,7		10,5±10,5		
<i>Sorghum halepense</i>	MP	8,2±2,4	5,1±3,1	1,4±1,4					
<u>Cosecha Verano tardío</u>									
<i>Carduus acanthoides</i>	DA	6,4±6,4		0,1±0,1		0,3±0,2		0,3±0,2	0,3±0,3
<i>Geranium dissectum</i>	DA		1,32±1,1						
<i>Ambrosia tenuifolia</i>	DP	5,0±3,1			0,1±0,1				
<i>Lolium multiflorum</i>	MA	0,4±0,4		0,3±0,2		0,1±0,05			0,2±0,2
<i>Bothrioc. laguroides</i>	MP		9,4±7,5						
<i>Bromus unioloides</i>	MP	7,7±5,2	0,9±0,7	1,3±0,8	3,2±2,0	2,0±1,8	2,7±1,7		2,7±1,4
<i>Cynodon dactylon</i>	MP	0,3±0,3	61,3±14,6		15,3±4,8	0,5±0,5	5,8±3,91		1,4±0,9
<i>Dactylis glomerata</i>	MP	6,7±5,6		4,7±3,7	0,3±0,3	0,1±0,1	0,7±0,74		0,3±0,3
<i>Deyeuxia viridiflavescens</i>	MP	1,4±1,4	2,5±2,5		7,3±4,9		1,3±1,2		0,9±0,8
<i>Festuca arundinacea</i>	MP		27,9±22,8		16,3±11,5		20,1±19,9		
<i>Sorghum halepense</i>	MP	101,3±35,	15,6±8,5	9,2±8,9	20,5±12,5	0,1±0,1			

indicó la presencia de un dato extremo de LnRR a bajos niveles de ABT de olmo. Cuando se removió ese dato la relación entre LnRR y ABT fue significativa ($F_{2,12}=14.9$, $p = 0.0041$, Figura 3.5 A). Ese dato extremo podría explicarse por el hecho de que el estrato herbáceo en ese parche estuvo exclusivamente ocupado por el pasto exótico *Festuca arundinacea*. Para un dado valor de área basal, la magnitud relativa de los efectos de Acacia sobre la PPNA fueron en general mayores que los de Olmo (Figura 3.5 A). Sin embargo, la comparación de pendientes entre ambas especies indicó que no fueron significativamente diferentes ($F_{1,24}= 0.55$, $p = 0.46$), indicando que en promedio un incremento del área basal leñosa de 10 m²/ha estuvo asociado con una reducción del 35% en la PPNA de la vegetación herbácea (LnRR = 0.43).

El efecto *per cápita* varió significativamente con el nivel de invasión representado por el ABT de los árboles, ajustando significativamente a una relación inversa para ambas especies de árboles (Fig. 3.5 B; Acacia: $F_{1,12} = 15.28$, $p = 0,001$; Olmo: $F_{1,12} = 12.48$, $p = 0,0041$). La regresión inversa refleja que el efecto *per cápita* es alto para individuos aislados (áreas basales muy bajas) y disminuye drásticamente en los bosques, independientemente de su densidad (áreas basales medias o altas). Adicionalmente, el rango de efectos *per cápita* observados para individuos aislados de acacia fue mayor que el correspondiente a individuos aislados de olmo (Figura 3.5 B). Los resultados anteriores se confirman al analizar el efecto *per cápita* para los tipos de parche usadas anteriormente, mostrando que para ambas especies leñosas el efecto *per cápita* varió significativamente con el tipo de parche ($p \leq 0.0001$, Acacia: $F_{2,11}=37.8$; Olmo: $F_{2,11}=25.6$), siendo mayor para árboles aislados de ambas especies que para individuos formando bosques ($p < 0.05$, LSD, Fig. 3.5 C). No obstante, para ambas especies no hubo diferencias significativas en el efecto *per cápita* entre parches de distinta densidad (Fig. 3.5 C; $p > 0.05$, LSD).

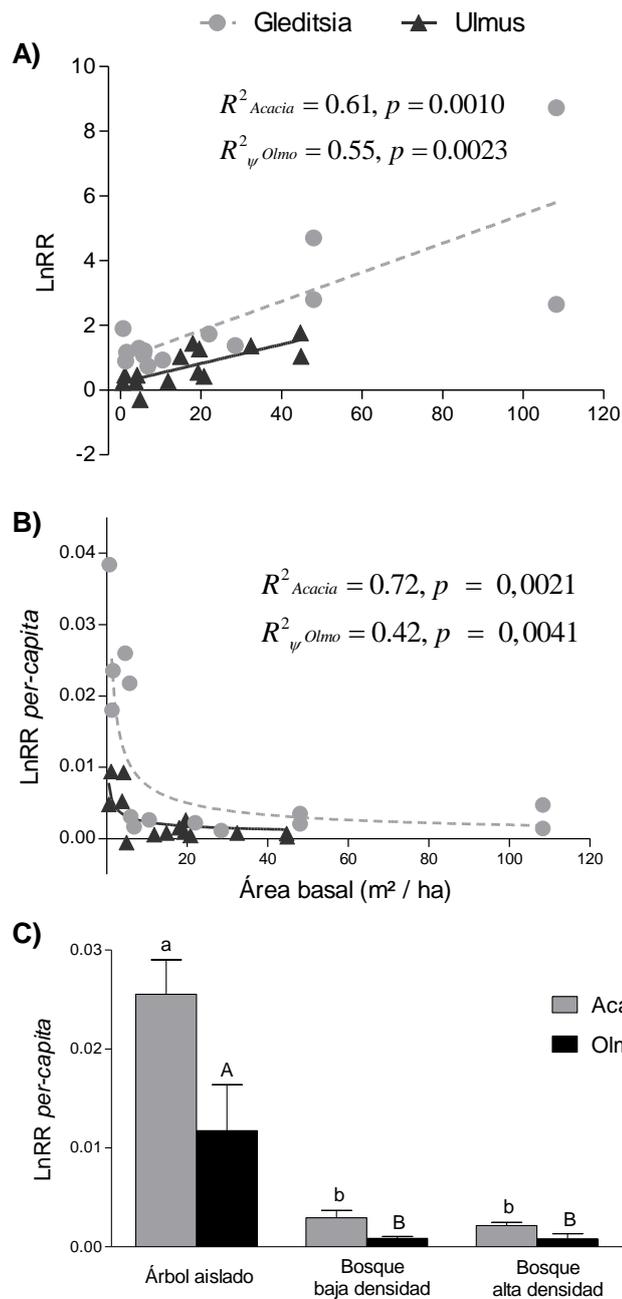


Figura 3.5. Análisis de los tamaños de los efectos (*LnRR* o effect size en inglés) de la invasión de árboles sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) herbácea para *Gleditsia triacanthos* y para *Ulmus pumila*. A) Ajuste lineal entre el tamaño del efecto total del parche en función de su área basal leñosa, resultando en las funciones $y=0.045x + 0.95$ para *Gleditsia* y $y=0.029x + 0.23$ para *Ulmus*. B) Ajuste inverso ($y=a \cdot x^{-b}$) entre el tamaño del efecto *per cápita* (por individuo de árbol invasor) en función del área basal leñosa del parche. Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-7 parches. El símbolo ψ indica que se muestran ecuaciones ajustadas con un dato menos, considerado un outlier (ver texto).

3.3.4 Propiedades del suelo

En ambos sitios, los cambios observados en las propiedades del suelo a lo largo del gradiente de invasión estuvieron asociados a los parches de mayor densidad de árboles

(Cuadro 3.3). En el sitio Acacia se encontró una caída del 20% en el contenido de carbono orgánico del suelo en los bosques de alta densidad respecto del pastizal abierto ($F_{3,15} = 3.12$, $p = 0.058$). Por otro lado, en el sitio invadido por Olmo, se registraron diferencias significativas en el pH del suelo ($F_{3,18} = 4.90$, $p = 0.0116$), explicadas por una leve alcalinización en los bosques de alta densidad. Otras variables edáficas, incluyendo nutrientes y conductividad eléctrica, no cambiaron significativamente ($p > 0.20$) a lo largo del gradiente de invasión de árboles (ver Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Valores promedio (\pm error estándar) de las propiedades del suelo evaluadas a través del gradiente de invasión de árboles en cada pastizal sucesional. Las filas resaltadas en negrita indican diferencias significativas entre las celdas marcadas con letras distintas dentro de cada fila ($p < 0.05$).

		<i>Pastizal abierto</i>	<i>Árbol aislado</i>	<i>Bosque densidad media</i>	<i>Bosque densidad alta</i>
Carbono orgánico (%)	<i>Acacia</i>	3.40 \pm 0.18 a	3.38 \pm 0.19 a	3.40 \pm 0.16 a	2.71 \pm 0.20 b
	<i>Olmo</i>	2.60 \pm 0.12	2.59 \pm 0.18	2.77 \pm 0.07	2.69 \pm 0.11
pH	<i>Acacia</i>	6.51 \pm 0.31	6.03 \pm 0.12	6.02 \pm 0.14	6.22 \pm 0.04
	<i>Olmo</i>	6.00 \pm 0.11 a	5.99 \pm 0.05 a	5.95 \pm 0.20 a	6.74 \pm 0.27 b
Conductividad eléctrica (dS/m)	<i>Acacia</i>	0.49 \pm 0.06	0.47 \pm 0.05	0.58 \pm 0.13	0.40 \pm 0.03
	<i>Olmo</i>	0.32 \pm 0.06	0.29 \pm 0.07	0.42 \pm 0.08	0.48 \pm 0.10
Fósforo extractable (p.p.m.)	<i>Acacia</i>	7.59 \pm 1.92	5.75 \pm 0.65	7.70 \pm 1.90	17.06 \pm 8.29
	<i>Olmo</i>	7.50 \pm 1.08	4.71 \pm 0.58	6.77 \pm 1.76	7.39 \pm 0.64
Nitrógeno total (%)	<i>Acacia</i>	0.266 \pm 0.015	0.274 \pm 0.018	0.262 \pm 0.010	0.233 \pm 0.020
	<i>Olmo</i>	0.230 \pm 0.009	0.234 \pm 0.014	0.240 \pm 0.014	0.228 \pm 0.020
Relación C / N	<i>Acacia</i>	12.84 \pm 0.60	12.41 \pm 0.55	12.98 \pm 0.22	11.77 \pm 0.80
	<i>Olmo</i>	11.35 \pm 0.48	11.08 \pm 0.54	11.67 \pm 0.57	12.01 \pm 0.73

3.4 DISCUSIÓN

Este trabajo mostró que la invasión de árboles en pastizales sucesionales de la Pampa Interior estuvo asociada con cambios drásticos en el funcionamiento del ecosistema, los que implicaron una reducción sustancial de la PPNA del estrato herbáceo, el desplazamiento de la PPNA hacia la estación invierno-primaveral y al menos de un sitio, la reducción de la fertilidad del suelo en los estadios más avanzados de la invasión de árboles. Estos resultados se suman a otros estudios que muestran el impacto de la invasión de plantas exóticas sobre atributos del ecosistema (Ehrenfeld 2003; Liao *et al.* 2008). Sin embargo, aquí se demostró que si bien la influencia de árboles fue considerable desde etapas tempranas (árboles aislados), el impacto sobre el ecosistema se incrementó a medida que aumentó la densidad y el área basal de árboles establecidos. De ese modo, el presente trabajo contribuye a mejorar la comprensión de la dinámica temporal de los impactos de las invasiones, un aspecto hasta ahora poco estudiado (Parker *et al.* 1999; Strayer *et al.* 2006).

Este estudio partió del supuesto que el mosaico de invasión presente en cada sitio representa diferentes estadios a lo largo del proceso de invasión de árboles sobre pastizales sucesionales. Si bien analicé dos sitios con el objeto de aumentar la generalidad de los patrones analizados, cabe tener cierta precaución al atribuir a la invasión de árboles las diferencias observadas en el funcionamiento del pastizal en distintos niveles de cobertura leñosa, por tratarse de un estudio observacional que no tiene la capacidad de atribuir causalidad a las correspondencias observadas (Werner 1998). Sin embargo, la presencia de patrones claros y notables generalmente indican la presencia de factores causales fuertes (Werner 1998), y bajo este argumento interpreté los resultados como indicios de los efectos de la invasión sobre el pastizal sucesional. Parece improbable que las diferencias tan marcadas en la PPNA de parches vecinos con distinto grado de invasión leñosa se deban a diferencias preexistentes en la vegetación o el suelo a la escala del estudio dentro de cada pastizal. También he supuesto que los árboles aislados corresponden a etapas tempranas de la invasión y los bosques más densos a etapas más tardías, reemplazando así el tiempo con el espacio (Pickett 1989). Si bien aquí también hay que tener precaución, el conocimiento previo del sistema permite sostener este supuesto, dado que los bosques de alta densidad tendrían más de 15-20 años de antigüedad y los árboles aislados menos de 12 años de edad.

3.4.1 Cambios en la productividad herbácea con la invasión de árboles

Los cambios observados en los primeros estadios de invasión involucraron reemplazos en los grupos funcionales herbáceos dominantes y variaciones en la estacionalidad de la producción de biomasa del pastizal. Estos cambios sustentan la idea de que las leñosas invasoras actuarían como un “filtro” ambiental sobre las especies herbáceas, seleccionando a favor de algunas y excluyendo a otras (Mason & French 2008). En estadios iniciales o intermedios de invasión, la presencia de árboles disminuyó el aporte de pastos perennes -principal grupo funcional del pastizal (ver capítulo 2)- a la productividad herbácea y se mantuvo el aporte de pastos anuales. Además, en estadios intermedios de invasión de árboles, la productividad herbácea se desplazó principalmente a la primavera, dado que los pastos anuales estuvieron representados casi exclusivamente por *Lolium multiflorum*, una especie invierno-primaveral. Estos resultados son coherentes con otros estudios (Carson & Peterson 1990; Guo & Brown 1997) en los cuales el impacto de los árboles no fue igual sobre

todas las especies herbáceas, impactando más en las especies perennes (cuya estación de crecimiento es principalmente estival) y menos sobre las especies anuales (principalmente primaverales). Este patrón podría reflejar un solapamiento diferencial de nichos temporales respecto al uso del recurso luz, que sería menos importante para las especies que completan su ciclo de vida a fines de primavera cuando los árboles acaban de expandir su follaje. Similares resultados han sido informados para forestaciones con álamos en pastizales pampeanos, donde la PPNA herbácea fue menor en la estación cálida y mayor en la estación fría respecto del pastizal adyacente (Clavijo *et al.* 2005; Jobbágy *et al.* 2006). Estos resultados son entonces coherentes con la hipótesis de coexistencia entre pastos y árboles por separación de nichos fenológicos, que si bien es una de las principales hipótesis de coexistencia, ha tenido reiteradas objeciones para otros sistemas, especialmente sabanas semiáridas (Scholes & Archer 1997; Sankaran *et al.* 2004). No obstante, este trabajo sugiere que la coexistencia entre pastos y árboles por separación de nichos fenológicos podría ser el mecanismo operante en sistemas méxicos, en estadios intermedios de invasión de árboles.

Al analizar lo que ocurriría en estadios más avanzados de invasión arbórea, se puede inferir que los cambios anteriores serían transitorios dado que en bosques de alta densidad las especies invierno-primaverales y la productividad primaveral también fueron afectadas negativamente. Bajo niveles avanzados de invasión arbórea se produjo el colapso de la PPNA herbácea en ambos pastizales, implicando que en estadios finales de la invasión, la coexistencia entre árboles y herbáceas se vio seriamente comprometida. Fue en esos parches donde el efecto ambiental de los árboles fue más drástico, disminuyendo la luz disponible incluso en invierno y la humedad del suelo en verano. El colapso de la productividad herbácea con altas densidades de árboles es consistente con lo observado en sabanas naturales, aunque en esos casos se atribuyó el efecto de los árboles a la competencia por recursos del suelo (Scholes & Archer 1997). Es posible que en niveles altos de densidad arbórea (>1600 árboles por hectárea), el solapamiento temporal en el uso del recurso luz de los árboles con *Lolium multiflorum* (la especie herbácea que mejor se acopló a la coexistencia con los árboles) sea suficiente para impactar considerablemente su producción de biomasa. Futuros estudios junto con los resultados de un experimento manipulativo (ver capítulo 5) podrán ayudar a determinar cuál es el principal mecanismo que limitó la coexistencia entre pastos y árboles en parches de alta densidad en etapas avanzadas de la invasión.

3.4.2 Análisis de los componentes del impacto a lo largo del gradiente de invasión

Se ha propuesto que el impacto total (I) de una especie invasora depende su rango (R), su abundancia (A) y su efecto *per cápita* (E) mediante la ecuación $I=RxAxE$ (Parker *et al.* 1999). En este trabajo evalué los componentes A y E de dos especies invasoras y encontré que E no fue constante sino que disminuyó marcadamente con la densidad. Así, el mayor impacto asociado con el avance de la invasión estuvo relacionado con el aumento de la densidad de árboles (A) y no con E, los efectos *per cápita* de los árboles. De hecho, el efecto *per cápita* de árboles aislados fue mucho mayor que el de árboles formando bosques. Adicionalmente, para ambas especies no hubo diferencias en el efecto *per cápita* entre parches de distinta densidad, mostrando entonces que los mayores efectos observados en etapas más avanzadas de la invasión se debieron a efectos acumulativos de la densidad (A creciente). Estos resultados implican que la ecuación del impacto global de una especie invasora propuesta por Parker *et al.* 1999 debería ser modificada para representar más fielmente la realidad, por la ecuación

$$I = R \times A \times E (A)$$

donde el efecto *per cápita* E sería función de la densidad (o abundancia A) de la población invasora. En este estudio la función que relaciono E con A fue la función inversa, siendo A estimada por el área basal total de los árboles. Futuros estudios podrían corroborar si esta función es válida para otras especies invasoras en otros sistemas.

En este trabajo se detectaron algunas diferencias entre las especies invasoras analizadas en cuanto a los componentes (A y E) de su impacto sobre la PPNA total herbácea. Los efectos *per cápita* E fueron mayores para Acacia que para Olmo, tanto para árboles aislados como para árboles formando bosques. El mayor tamaño del efecto *per cápita* E de árboles aislados de acacia podría deberse a que los árboles maduros de acacia alcanzan mayores áreas basales y áreas de copa que los árboles maduros de olmo (cuadro 3.1), lo cual implicaría una mayor explotación de recursos en la vecindad del árbol. Por otro lado, el sistema radical más superficial de acacia podría contribuir a explicar las diferencias en la magnitud del efecto *per cápita* entre las especies estudiadas, dado que le permitiría explotar en mayor medida los recursos de las capas superficiales del suelo, en las cuales compiten con las especies herbáceas (Callaway 2007). Asimismo, Acacia alcanzó valores de tamaño del efecto total mucho mayores que Olmo, lo cual podría tener relación con que Acacia alcanzó mayores áreas basales finales en el avance de la invasión (ABT, Figura 3.5). Estos resultados implican que la naturaleza de los componentes I, E y A puede variar entre distintas especies invasoras tanto por caracteres intrínsecos de la especie, como por atributos de la comunidad invadida.

3.4.3 Cambios en las propiedades del suelo

A lo largo de ambos gradientes de invasión analizados, se detectaron cambios en la fertilidad del suelo en el estadio más avanzado de invasión de árboles. La invasión de acacia negra mostró una disminución del contenido de materia orgánica en el suelo superficial (0-20cm de profundidad) que es coherente con el efecto encontrado para la invasión de árboles en otros sistemas de pastizal (Jackson *et al.* 2002; Mitchell *et al.* 2007), pero no con McKinley & Blair (2008) que encontró consistentes aumentos del carbono orgánico en el suelo de pastizales méxicos invadidos por *Juniperus virginiana*; ni con Amiotti *et al.* (2000) que no encontró efectos sobre el carbono orgánico debidos a la invasión de pinos. Si bien parece depender en alguna medida de la especie de árbol invasor, es factible que el cambio en aporte de biomasa herbácea generado por la invasión de árboles haya afectado el contenido de materia orgánica del suelo. En pastizales, la descomposición del carbono orgánico de las raíces de la vegetación herbácea aporta componentes significativos (Ca, Mg) para el proceso de humificación que ocurre en el estrato superior del suelo, mientras que no ocurriría lo mismo con las raíces más profundas de los árboles (Amiotti *et al.* 2000; Guo *et al.* 2007). De esta forma la invasión de árboles podría disminuir la entrada de carbono lábil al suelo, a través del colapso de la productividad herbácea observado en etapas avanzadas de invasión. Adicionalmente, la disminución de materia orgánica observada en bosques de alta densidad de acacia podría tener íntima relación con la disminución de humedad en el suelo observada en verano en los mismos sitios. Sin embargo, en este trabajo no se estudió lo que ocurre a mayores profundidades en el suelo, y no se puede descartar de que la invasión de árboles promueva una redistribución de la materia orgánica en el perfil del suelo, quizás llevándola a horizontes más profundos (Jobbágy & Jackson 2000). Por otro lado, queda pendiente evaluar el rol de la broza arbórea en la

disminución de la materia orgánica del suelo, dado que dicho aporte tendría menor relación C/N respecto a la broza de especies herbáceas (Siemann & Rogers 2003; Mitchell *et al.* 2007) y por ende este cambio en la calidad de broza también podría tener un rol importante en el impacto de los árboles sobre las propiedades del suelo. Futuros estudios podrían completar el panorama del efecto de la invasión de acacia negra en los suelos pampeanos, y así poder proyectar consecuencias a más largo plazo de este proceso de invasión.

Por otro lado, la invasión de olmo tendió a alcalinizar la capa superficial del suelo (0-20cm de profundidad). Este constituye un resultado novedoso, dado que contrasta con lo publicado acerca del efecto de los árboles sobre el pH del suelo causado la invasión de pinos (Amiotti *et al.* 2000) o en general con la implantación de árboles en pastizales pampeanos (Jobbágy *et al.* 2006), que muestran tendencias generales hacia la acidificación. Sin embargo, estas diferencias podrían deberse a estar viendo “dos caras de la misma moneda”. La biomasa de leñosas inmoviliza más cationes que las plantas herbáceas, y particularmente calcio, que es muy escaso en tejidos de plantas herbáceas (Jobbágy & Jackson 2004). Si bien la absorción de cationes desde el suelo a los árboles puede producir acidificación en el suelo -por liberación de protones, como necesario balance de cargas- tal como es el caso de Amiotti *et al.* (2000; Jobbágy *et al.* 2006) en este caso podría predominar el proceso opuesto. Es decir, que la descomposición de la broza y la leña de los árboles libere cationes al suelo, y por necesario balance de cargas se produciría alcalinización. Este resultado es novedoso para el conocimiento actual, porque implicaría que los pastizales invadidos por árboles (excluyendo pinos) no funcionarían de la misma manera que las forestaciones, dado el hecho de que en las últimas se extrae la biomasa leñosa y en el caso de la invasión de árboles la misma se deposita sobre el suelo. Sin embargo, para avanzar en este sentido sería necesario analizar si a profundidades mayores se observa la misma tendencia alcalina, o si por el contrario, ocurre alcalinización en superficie y acidificación en capas más profundas. Este último caso podría ocurrir como resultado de la redistribución de los cationes dentro del perfil del suelo, como fue sugerido para forestaciones de *Eucalyptus sp.* en la región pampeana (Jobbágy & Jackson 2003).

3.4.4 Conclusiones parciales

La invasión de árboles en pastizales modificó la disponibilidad de luz y la humedad del suelo, desde estadios tempranos de invasión. Esto se reflejó en cambios en la productividad herbácea en estadios intermedios de invasión, que consistieron en el reemplazo de las especies dominantes del pastizal, cambios en la estacionalidad y disminuciones de la productividad total. En los estadios finales de invasión analizados, el efecto de la invasión de árboles estaría acompañado de un colapso de la productividad herbácea y en modificaciones de la fertilidad del suelo. Dada la invasión de árboles sobre pastizales, este trabajo sustenta la idea de que interacciones bióticas pueden ser más importantes que controles abióticos regionales en la productividad primaria neta herbácea (Heisler & Knapp 2008).

Una implicancia de estos resultados para el manejo es que pastizales invadidos por densidades bajas o intermedias de árboles exóticos deciduos podrían ser apropiados para un uso pastoril o silvo-pastoril, por proveer de sombra al ganado y beneficiar la productividad herbácea invierno-primaveral, que suele limitar la productividad secundaria de pastizales naturales pampeanos (Jacobo *et al.* 2006). En cambio, si se permite que la invasión de árboles progrese hacia estadios de alta densidad arbórea, las consecuencias para el manejo silvo-pastoril serían negativas debido a la reducción de la

productividad herbácea. Por otro lado, con altos niveles de invasión habría importantes consecuencias de largo plazo en la fertilidad del suelo, que todavía no se pueden comprender totalmente.

CAPÍTULO 4

Efecto de la invasión de árboles sobre el
reclutamiento de especies herbáceas

4.1 INTRODUCCIÓN

La comprensión de los impactos de las invasiones sobre las comunidades ha sido uno de los principales focos de la ecología en los últimos años (Alvarez & Cushman 2002; Mason & French 2008). Sin embargo, muy pocos estudios han analizado los mecanismos por los cuales las invasoras modifican la dinámica de la comunidad residente (Pimentel *et al.* 2000; Levine *et al.* 2003). En particular, no está claro aún si las invasoras exitosas modifican los factores de estructuración que operan en la comunidad invadida o si generan nuevos mecanismos de interacción (Callaway & Aschehoug 2000; Levine 2000).

Las comunidades vegetales son estructuradas por: 1) las tolerancias de las especies a los factores abióticos, 2) interacciones positivas y negativas entre plantas, 3) interacciones indirectas dentro y entre niveles tróficos y 4) procesos estocásticos (Lortie *et al.* 2004). El establecimiento de una especie exótica puede modificar estos factores, afectando de ese modo la estructura de las comunidades receptoras. La invasión de árboles en pastizales puede causar modificaciones importantes en las condiciones abióticas y bióticas que inciden sobre las especies residentes (Breshears 2006; Gutiérrez & Jones 2006; Mitchell *et al.* 2007). La modificación ambiental inducida por los árboles excluiría a aquellas especies intolerantes al nuevo ambiente, mientras que podría beneficiar a las especies cuyo nicho se ajusta mejor a las nuevas condiciones (Yurkonis *et al.* 2005; capítulos 2 y 3). Sin embargo, aún hay pocos trabajos que hayan analizado en detalle los mecanismos por los cuales la invasión de leñosas puede inducir el reemplazo de especies herbáceas en el pastizal (Mitchell *et al.* 2007).

El mecanismo más citado por el cual las invasoras impactarían sobre las comunidades receptoras es la competencia por recursos (Tilman 1997; Bruno *et al.* 2002). Además, otros mecanismos como la alelopatía o la acumulación de broza podrían también mediar las interacciones entre árboles y plantas herbáceas (Hiero & Callaway 2003; Richardson & van Wilgen 2004). La acumulación de broza en el suelo es un mecanismo frecuente de interacción entre especies, generalmente actuando en forma negativa sobre el reclutamiento de plántulas (Xiong & Nilsson 1999). Adicionalmente, si la invasora modifica las condiciones microclimáticas a nivel del suelo, como ocurre en el caso de los árboles, puede afectar la germinación y emergencia de las especies herbáceas (Burton & Bazzaz 1991; Breashears *et al.* 1998). Estos cambios ambientales impactarían diferencialmente en el éxito reproductivo y la abundancia de propágulos en el suelo de las distintas poblaciones (Holmes & Cowling 1997). En el caso de los árboles, se genera además un foco de arribo de semillas de especies cuya dispersión es mediada por aves (Archer 1995) (Mitchell *et al.* 2007).

En general, faltan estudios que analicen cómo cambian esos mecanismos con el estado de avance de la invasión (Parker *et al.* 1999; Strayer *et al.* 2006). En el caso de la invasión de árboles en pastizales, diferentes mecanismos podrían operar en distintos estados del avance de la invasión, dado que se corresponden incluso con diferentes escalas espaciales (Chaneton 2005). Es decir, que los mecanismos de interacción operantes entre un árbol aislado y el estrato herbáceo no serían los mismos que operan en el caso de bosques establecidos de diferente densidad (Riginos *et al.* 2009). En este capítulo exploré en qué medida el impacto de los árboles a escala local se relaciona con un cambio en el rol de la broza y en la disponibilidad de propágulos, a medida que avanza el proceso de invasión desde árboles aislados hasta bosques cerrados. La importancia de la competencia por luz como modulador de los cambios en la estructura de la comunidad herbácea es analizada en detalle en el capítulo 5 de esta tesis.

La invasión de árboles podría modificar el rol de la broza en los procesos de reclutamiento de especies y la estructuración de la comunidad. La broza del suelo puede favorecer el reclutamiento mediante la amortiguación de las variaciones microambientales, aunque también puede disminuir la supervivencia de las plántulas (Violle *et al.* 2006; Fayolle *et al.* 2009). En pastizales el efecto neto de la broza podría considerarse negativo dado que la alta densidad de plantas en una estación suele estar seguida de bajas densidades en la estación siguiente, debido a mecanismos físicos de inhibición (Guo & Brown 1997; Xiong & Nilsson 1999). Por otro lado, la calidad de la broza acumulada también controlaría la composición y riqueza de especies de plántulas, lo cual toma importancia al considerar que al avanzar la invasión de árboles en pastizales, puede limitarse la broza herbácea y aumentar la broza arbórea (Chaneton *et al.* 2001). Son factibles tanto efectos positivos de la broza arbórea, debidos a la amortiguación de las variaciones térmicas e hídricas, así como también efectos negativos mediados por la liberación de compuestos alelopáticos o por la impedancia mecánica sobre el reclutamiento (Lodhi 1978; Sydes & Grime 1981). Sin embargo, no se conoce de qué manera los cambios en la calidad y cantidad de la broza a lo largo de gradientes de invasión de leñosas afectan el reclutamiento de plantas herbáceas.

Se ha observado que la broza acumulada por las gramíneas inhibe la germinación y constituye un mecanismo común de competencia por interferencia entre especies herbáceas (Facelli & Pickett 1991; Chaneton *et al.* 2001). Dado que los pastizales pampeanos poseen una marcada estacionalidad en la productividad (Paruelo *et al.* 1999), es predecible que la broza acumulada por especies perennes de verano afecte negativamente el reclutamiento de especies anuales invernales (Jacobo *et al.* 2006; Perelman *et al.* 2007). La invasión de árboles disminuye la productividad herbácea y principalmente la estival (capítulo 3). Por lo tanto, a través de cambios en la biomasa herbácea producida, la invasión de árboles modificaría la cantidad de broza depositada sobre el suelo y así la interacción entre especies. Específicamente, los árboles disminuirían la competencia por interferencia generada por la broza de pastos perennes de verano sobre las especies invernales (Figura 4.1 I). Por ejemplo, es factible que la asociación positiva entre los árboles y *Lolium multiflorum* (capítulos 2 y 3) observada en etapas intermedias de invasión se deba a una suma de mecanismos que involucran tanto la complementariedad de nichos temporales, como la facilitación indirecta (Brooker *et al.* 2008) que operaría por la disminución de la broza de los pastos estivales (Figura 4.1 I). En estadios más avanzados de la invasión, la interacción entre *Lolium multiflorum* y los árboles podría cambiar. Dado que bajo altas densidades de árboles la luz disponible en primavera tardía y verano es muy baja (capítulo 3), la competencia por luz al final del ciclo de *Lolium multiflorum* podría perjudicar su fructificación y reproducción por semillas, induciendo una limitación del reclutamiento por una reducción en la disponibilidad de semillas de esta especie (Figura 4.1 II). De esta forma el balance de la interacción entre una dada especie residente (en este caso *Lolium multiflorum*) y la especie invasora cambiaría a lo largo del gradiente de invasión.

El objetivo general de este capítulo fue evaluar cómo cambian algunos controles locales del establecimiento de especies herbáceas a través del gradiente ambiental generado por el avance de la invasión de árboles. La hipótesis general de trabajo fue que el reclutamiento de especies herbáceas en etapas tempranas de la invasión de árboles estaría limitado por la acumulación de broza, mientras que al avanzar la invasión la falta de luz y la disponibilidad de semillas serían los principales factores limitantes del reclutamiento, pudiendo tener la broza arbórea un rol secundario.

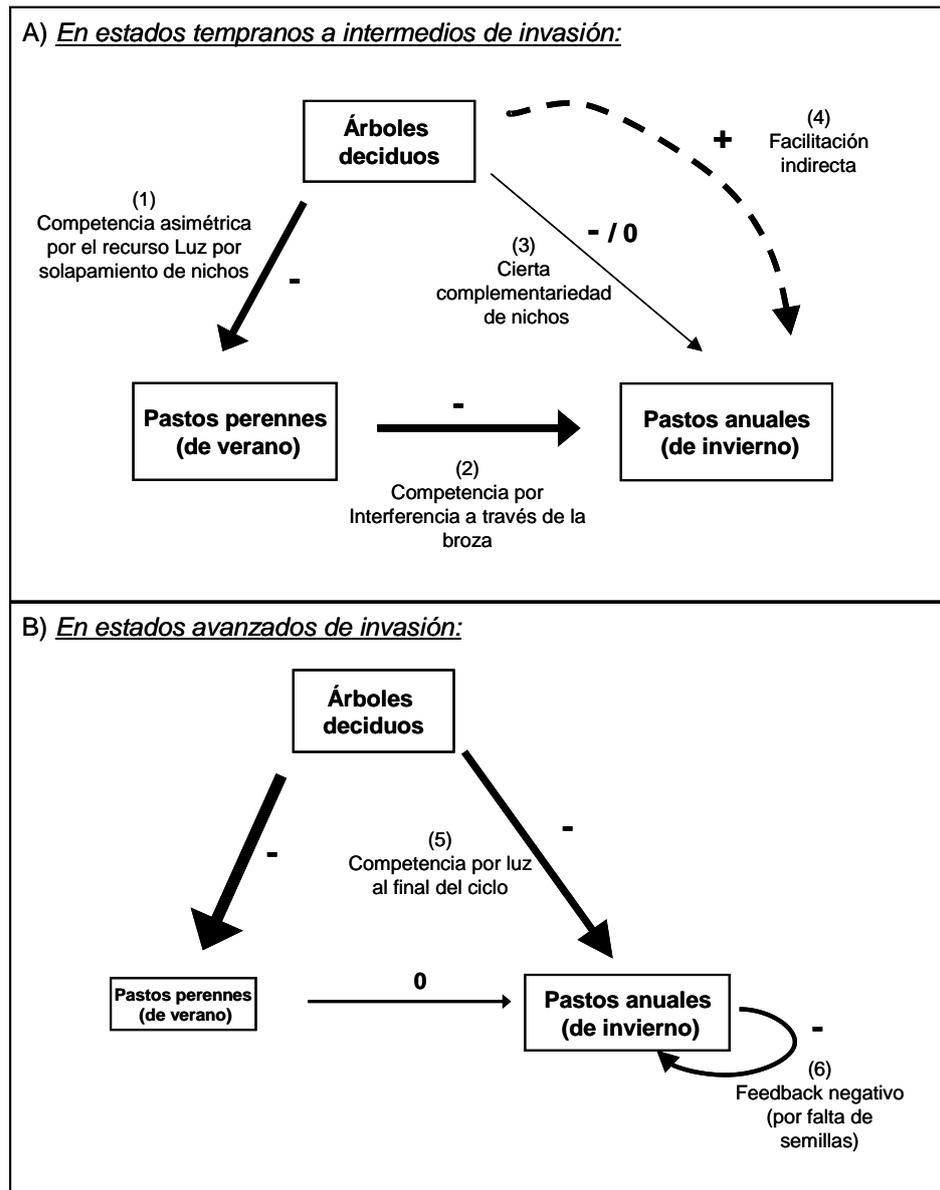


Figura 4.1. Mecanismos de interacción entre árboles deciduos y los principales grupos funcionales herbáceos en pastizales sucesionales de la Pampa Interior, a lo largo del gradiente de invasión: **A)** En estadios tempranos o intermedios de invasión, (1) la competencia asimétrica por luz con los pastos perennes de verano afectaría su crecimiento y por ende disminuiría la inhibición (2) que estas ejercen con su broza sobre el reclutamiento de los pastos anuales de invierno. Considerando que la competencia (3) entre árboles deciduos y pastos anuales de invierno sería reducida por existir cierta complementariedad de nichos temporales respecto al uso de el recurso luz, resultaría (4) que los árboles ejercerían una facilitación indirecta sobre los pastos anuales de invierno, aumentando su biomasa debajo de los árboles. **B)** En estadios avanzados de invasión de árboles, dada la alta densidad de árboles, (5) la competencia asimétrica por luz entre los árboles y el final del ciclo de los pastos anuales sería considerable, disminuyendo la producción local de semillas viables (6).

Específicamente, se postularon las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 4.1: La especie *Lolium multiflorum* es tolerante al ambiente generado por los árboles, dada la relativa complementariedad de su nicho fenológico (en el uso del recurso luz) con el de los árboles y además se vería favorecida indirectamente por la caída de las gramíneas perennes. Se predice entonces que

esta especie mostrará un reclutamiento máximo a niveles intermedios de invasión.

- Hipótesis 4.2: El avance de la invasión de árboles modifica el espesor y composición del mantillo del suelo (por cambios en la productividad, capítulo 3) y de este modo modifica el efecto neto de la broza sobre la emergencia de plántulas. En las primeras etapas de la invasión, la broza de pastos actúa como barrera al establecimiento de especies herbáceas. En etapas más avanzadas la broza de árboles facilita sobre la supervivencia de plántulas de especies tolerantes a la sombra, como *Lolium multiflorum*, ya que previene el estrés hídrico del suelo. Por ende, para *L. multiflorum* se predice una inversión en el rol neto de la broza sobre su reclutamiento a lo largo del gradiente de invasión, siendo positivo el efecto de remover la broza en los primeros estadios y negativo en los estadios más avanzados.
- Hipótesis 4.3: En los estadios finales de invasión de árboles la baja disponibilidad de semillas es un control importante del reclutamiento de las especies inicialmente favorecidas por la invasión. Para una especie herbácea que tolera el ambiente creado por los árboles (e.g. *L. multiflorum*) al avanzar la invasión disminuye la interferencia generada por la broza de herbáceas, pero aumenta la competencia por recursos (luz y agua) con los árboles, con lo cual se predice una disminución del desempeño individual y la reproducción.

Para evaluar estas hipótesis, se consideró la dinámica del reclutamiento de la comunidad herbácea en respuesta a la manipulación de la cobertura de la broza a través de un gradiente de invasión de árboles en los sitios acacia y olmo descritos en el capítulo 1. La respuesta de los pastos invernales anuales y el papel de la disponibilidad de semillas fue evaluada enfocando la atención sobre *Lolium multiflorum*, especie que dominó la comunidad en los parches invadidos (capítulos 2 y 3).

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Diseño experimental

Los experimentos realizados en cada sitio tuvieron el mismo diseño general, excepto por algunas diferencias que se detallan más adelante. En ambos sitios, el experimento se estableció como un diseño factorial con parcelas divididas con tres factores principales: 1) nivel de invasión; representado por tres estados contrastantes de invasión de árboles (pastizal sin invadir, árbol aislado y bosque); 2) broza: con o sin remoción de la broza del suelo y 3) adición de semillas: con o sin adición de semillas de *Lolium multiflorum* (*Lm*). Los factores broza y adición fueron anidados (sub-parcelas) dentro del factor invasión (parcela principal). Cada combinación de tratamientos tuvo 5 réplicas (Foto 4.1).

En cada sitio se eligieron cinco parches de cada nivel de invasión (ver capítulo 2) y en cada uno se delimitó una parcela de 50x50cm ubicada a un metro del tronco más cercano en los tratamientos con árboles. Dentro de cada parcela se delimitaron 4 subparcelas de 20 x 20 cm (resultando en 0.04 m²), separadas por franjas de 5 cm, las cuales representaron las unidades experimentales. Los niveles de los factores broza y adición de semillas fueron asignados al azar a estas subparcelas. La selección de los

parches en cada sitio fue al azar de modo que las réplicas estuvieran a una distancia mínima de 30 metros entre si. En cada sitio, en el tratamiento de adición de semillas se sembraron semillas de *L. multiflorum* recolectadas del mismo sitio un año antes del experimento. Se adicionaron 300 semillas por subparcela (= 7500 semillas/m²), una única vez al comienzo del experimento. Al momento de ser sembradas las semillas tenían un poder germinativo > 60%. El tratamiento de remoción de broza fue aplicado al inicio del experimento y fue mantenido dos veces por año. Toda la broza presente (en suelo y muerta en pie) en las subparcelas designadas al tratamiento sin broza fue retirada manualmente sin alterar la superficie del suelo ni las plantas establecidas. La composición de la capa de broza cambió a lo largo del gradiente de invasión (ver Resultados).

En el sitio Acacia se consideraron cuatro niveles de invasión resultantes del análisis realizado en el capítulo 2 de esta tesis. Dichos niveles fueron: pastizal, árbol aislado (mediano a grande, según caracterización realizada en capítulo 2), bosque de densidad media (aproximadamente 685 árboles/ha) y bosque de densidad alta (aproximadamente 1640 árboles/ha, ver Foto 4.1 B). Entonces, el diseño en este sitio comprendió 4 niveles de invasión x 2 de broza x 2 de semillas x 5 repeticiones, totalizando 80 subparcelas (unidades experimentales). Las mediciones realizadas en este sitio sobre *Lolium multiflorum* (ver variables de respuesta más abajo) fueron realizadas en dos años consecutivos (2006 y 2007). Las lluvias de esos años fueron 1038mm y 945mm, respectivamente.

A) parche de pastizal



B) Parche de bosque de alta densidad



Foto 4.1. Vista general de las subparcelas a las que se asignaron los tratamientos de remoción de la broza (con o sin) y adición de semillas (con o sin), en dos parches correspondientes a diferentes niveles de invasión de árboles: A) pastizal (sitio Olmo) y B) Bosque de alta densidad (sitio Acacia).

En el sitio Olmo se consideraron los tres niveles de invasión mencionados arriba para el factor nivel de invasión: pastizal (Foto 4.1 A), árbol aislado (mediano a grande, según caracterización realizada en capítulo 2), bosque (promedio de 1440 árboles/ha). Los primeros dos niveles contaron con 5 réplicas, mientras que los bosques incluyeron 6 réplicas. Como se observó en los capítulos 2 y 3, en general las diferencias entre los bosques de densidad media y alta no fueron muy marcadas en este sitio, con lo cual a los fines de este experimento, no se diferenciaron distintos niveles de densidad dentro de la categoría bosque. No obstante, los bosques abarcaban parches de distintas densidades (entre 490 y 3700 árboles/ha) seleccionados al azar entre la población total de parches invadidos disponibles en el sitio (ver capítulo 2). El diseño abarcó así tres niveles de invasión x 2 niveles de broza x 2 niveles de semillas x 5-6 réplicas (según nivel de invasión), para un total de 64 subparcelas.

4.2.2 Variables de respuesta

Se caracterizaron las diferencias en la estructura de la broza asociada a los distintos parches a través de su espesor, composición y peso seco. El espesor fue medido en ambos sitios durante la instalación de los experimentos, usando una regla para medir la altura de la capa de broza en las subparcelas del tratamiento “sin broza”, promediando las alturas de dichas subparcelas en cada parche. La broza retirada del sitio Acacia fue llevada a laboratorio y separada en sus componentes principales (broza de dico- y monocotiledóneas, broza árbol y chauchas). Éstos fueron secados a estufa (60°C) durante 48 hs y pesados.

Para evaluar los efectos de los tratamientos sobre las especies presentes en el banco de semillas del suelo en cada sitio se contaron los individuos emergidos de todas las especies en una fecha invernal y otra estival. En el sitio acacia las fechas fueron Septiembre y Diciembre de 2006 y Diciembre de 2007. En el sitio olmo las fechas de medición fueron Julio y Diciembre de 2007.

Para analizar los efectos sobre *Lolium multiflorum*, se cosechó la biomasa de esta especie en cada subparcela al final de su estación de crecimiento (Diciembre). La biomasa fue separada en reproductiva y vegetativa y secada en estufa a 60°C durante 48 horas. El reclutamiento temprano y final por año se estimó con el número de individuos de esta especie medido en el campo en los meses de Septiembre y Diciembre. El crecimiento individual se estimó con la biomasa total (aérea) por individuo y la biomasa reproductiva por individuo.

4.2.3 Análisis de datos

Las diferencias en espesor y composición del mantillo se analizaron mediante análisis de varianza (ANVA) de una vía, considerando únicamente el factor invasión de árboles.

Las variables de riqueza de especies, abundancia de plántulas y todas las variables de desempeño poblacional e individual de *Lolium* se analizaron mediante ANVA para un diseño de parcelas divididas utilizando el programa Infostat (InfoStat 2008). En los casos en que fue necesario se transformaron las variables a $\text{Log}(X+1)$ o $\sqrt{x+0.5}$, para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedacia. Cuando se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) se realizaron comparaciones entre tratamientos utilizando el test de LSD de Fisher. Para analizar las variables de crecimiento individual de *Lolium* se excluyeron los micrositios que no poseían individuos de esta especie. Se utilizó un nivel de significancia de $\alpha=0.05$, pero con respecto a las variables de densidad en algunos casos en los que el supuesto de homocedacia fue violado aún con las variables transformadas, se utilizó el nivel de significancia a $\alpha=0.02$ para la prueba de Levene, asumiendo entonces una postura más conservadora de modo que sólo los efectos fuertemente significativos fueron considerados.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Caracterización del mantillo del suelo

El espesor de la broza disminuyó significativamente con la invasión de árboles en ambos sitios (Acacia, $F_{3,15} = 19.01$, $p < 0.0001$, Olmo: $F_{2,13} = 18.38$, $p = 0.0002$, Figura 4.2). En el caso del sitio acacia, el espesor del mantillo se redujo progresivamente a medida que aumentó el nivel de invasión de árboles (Figura 4.2 A).

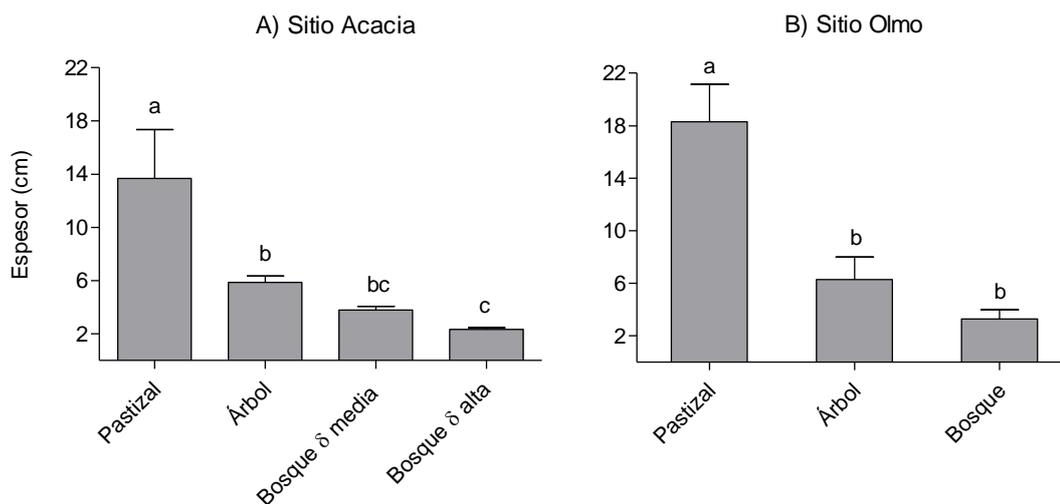


Figura 4.2. Espesor del mantillo a través del gradiente de invasión de árboles en los sitios analizados: A) sitio Acacia, B) sitio Olmo. En cada panel, distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras muestran el promedio \pm error estándar de 5-6 parches.

El peso total del mantillo no difirió significativamente entre ambientes ($p = 0.22$). Sin embargo, la composición del mantillo cambió significativamente a lo largo del gradiente de invasión de árboles (Figura 4.3). La broza de herbáceas monocotiledóneas decreció con el avance de la invasión ($F_{3,16} = 89.05$, $p < 0.0001$) hasta desaparecer en los bosques de alta densidad, pero no fue diferente entre los parches de árboles aislados y los bosques de densidad media (LSD, $p < 0.05$). La broza de dicotiledóneas no fue afectada significativamente por la invasión ($p = 0.30$). La broza de árbol (hojas y ramas) y las chauchas contribuyeron al mantillo de los ambientes invadidos entre un 64% y 98%, aunque su masa parcial y total no cambió con el nivel de invasión (LSD, $p > 0.05$).

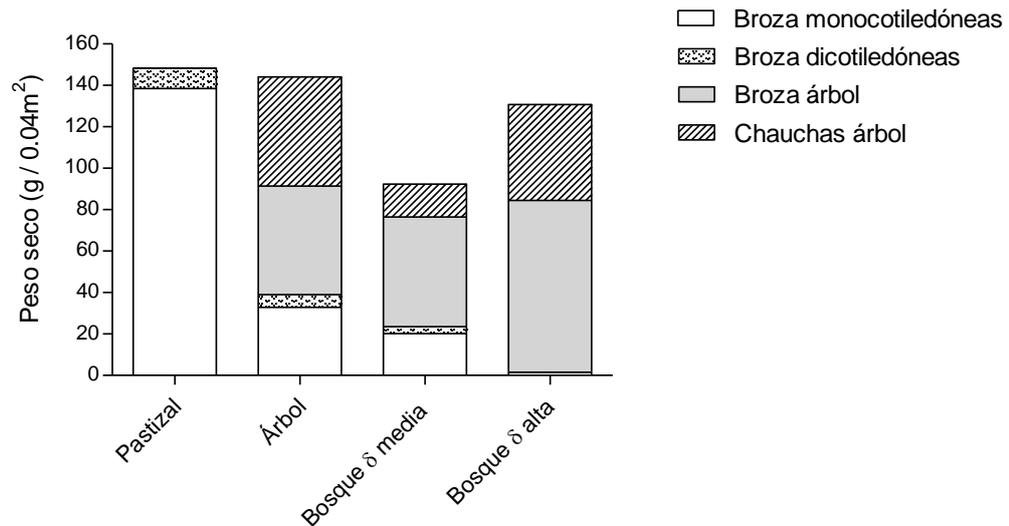


Figura 4.3. Biomasa de los diferentes componentes del mantillo recolectado en los parches con distinto nivel de invasión en el sitio Acacia. La broza de árbol incluyó hojas y ramas.

4.3.2 Reclutamiento de especies herbáceas

Tanto la riqueza total de especies herbáceas emergidas, como la densidad total de plántulas (sin incluir a *Lolium multiflorum* que es analizada por separado) disminuyeron en los ambientes invadidos respecto al pastizal en ambos sitios (Figuras 4.4 y 4.5). En el sitio Acacia, la riqueza de especies a principios de primavera (Sept-2006) disminuyó gradualmente con la invasión de árboles pero no fue afectada por la presencia de broza (efecto ambiente $F_{3,48} = 41.21$, $p < 0.0001$; efecto broza $F_{1,48} = 0.94$, $p = 0.33$; Figura 4.4 A). A principios de verano (Dic-2006) se observó el mismo patrón general entre ambientes (efecto ambiente: $F_{3,48} = 73.21$, $p < 0.0001$), mientras que la presencia de broza redujo significativamente la riqueza de especies emergidas, excepto en los bosques de alta densidad (interacción ambiente x broza $F_{3,48} = 9.64$, $p < 0.0001$; Figura 4.4 B).

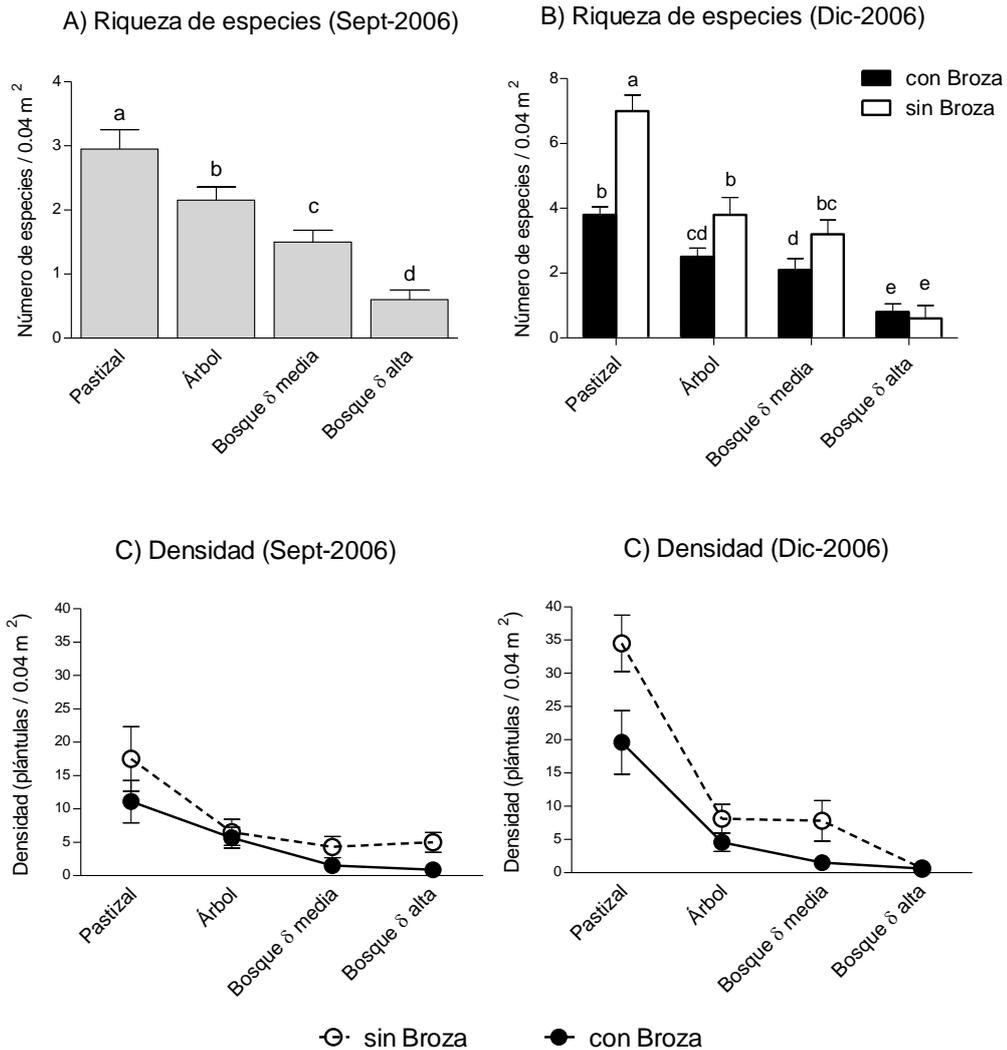


Figura 4.4. Emergencia de plántulas en los diferentes ambientes generados por la invasión de árboles en el sitio Acacia: A) Riqueza de especies emergidas a la fecha de Septiembre de 2006 y B) en Diciembre de 2006; C) Abundancia total de plántulas (sin incluir a la especie *Lolium multiflorum* que es analizada aparte) en Septiembre y D) Diciembre de 2006. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.

La densidad total de plántulas emergidas decreció con el nivel de invasión en ambas fechas ($F_{3,48} > 16$, $p < 0.0001$) y la remoción de broza aumentó significativamente la densidad de plántulas en ambas fechas (efecto broza: $F_{1,48} > 8.9$, $p < 0.0046$) a través de todo el gradiente de invasión (Figura 4.4 C, D).

En el sitio olmo, la riqueza de especies emergidas al final de la primavera (Diciembre de 2007) respondió significativamente a la interacción entre el grado de invasión y la presencia de broza ($F_{2,39} = 3.99$, $p = 0.026$). La remoción de la broza debajo de árboles tuvo un efecto negativo sobre la riqueza de especies, mientras que en pastizales tendió a aumentar la riqueza (Figura 4.5 A). La densidad de plántulas fue significativamente menor en los sitios invadidos por árboles ($F_{2,39} = 7.34$, $p = 0.002$; Figura 4.5 B), mientras que la presencia de broza no tuvo efectos ($F_{1,39} = 0.58$, $p = 0.45$). Por otro lado, en el sitio Olmo la abundancia de plántulas disminuyó en un 30% en los micrositios con adición de semillas de *Lolium multiflorum* (factor adición: $F_{1,39} = 5.04$, $p = 0.030$).

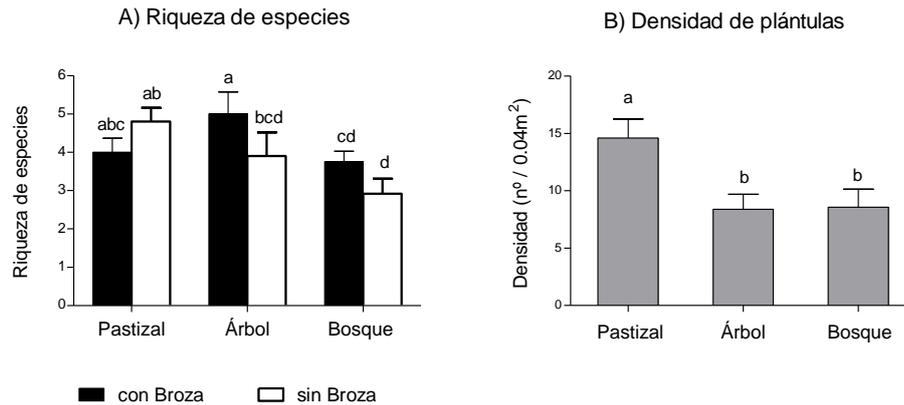


Figura 4.5. Emergencia de plántulas en los diferentes ambientes generados por la invasión de árboles en el sitio Olmo en Diciembre de 2007: A) Riqueza de especies emergidas y B) Abundancia total de plántulas (sin incluir a *Lolium multiflorum*). En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.

4.3.3 Desempeño de *Lolium multiflorum*

En el sitio Acacia el reclutamiento de *Lolium* en 2006 respondió significativamente a la interacción entre el grado de invasión y la presencia de broza (Septiembre: $F_{3,48} = 9.05$, $p < 0.0001$; Diciembre $F_{3,48} = 7.20$, $p = 0.0004$; Figura 4.6 A y B), independientemente de la adición de semillas (interacciones $p > 0.15$). El reclutamiento fue mayor en árboles aislados y bosques de densidad media, bajo niveles naturales de broza, pero la remoción de broza redujo la densidad de *L. multiflorum* borrando las diferencias entre ambientes. La remoción de broza no afectó el reclutamiento en el pastizal, ni en bosques de alta densidad (Figuras 4.6 A y B). Al final del ciclo de vida (Diciembre 2006), la menor densidad se observó en los bosques de densidad alta (Figura 4.6 B). Los resultados para el año 2007 (diciembre) fueron similares (factor ambiente: $F_{3,48} = 6.40$, $p < 0.0001$; Figura 4.6 C), aunque no hubo interacción con la presencia del mantillo ($p = 0.84$).

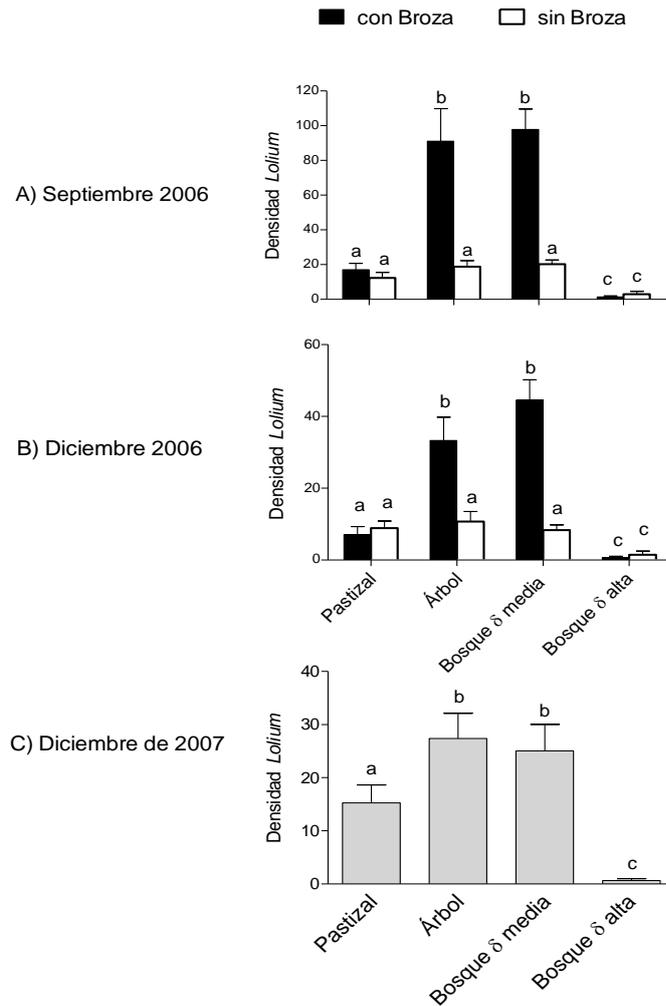


Figura 4.6. Reclutamiento de *Lolium multiflorum* (*Lm*) en los distintos ambientes de invasión de árboles del sitio Acacia, estimada en diferentes momentos: A) Septiembre de 2006, correspondiente a una etapa intermedia de su ciclo de vida, B) Diciembre de 2006, al final de su ciclo de vida y C) Diciembre de 2007, al final de su ciclo de vida. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.

En 2006 la biomasa total de *L. multiflorum* respondió significativamente a la interacción entre el ambiente de invasión y la presencia de broza ($F_{3,48} = 3.92$, $p = 0.014$). En los micrositios con broza, la biomasa de *L. multiflorum* fue menor en los bosques de alta densidad que en los otros ambientes, mientras que la remoción de broza redujo la biomasa ($F_{1,48} = 29.01$, $p > 0.0001$) y eliminó las diferencias entre ambientes (Figura 4.7 A). En 2007 la biomasa total de *Lolium* solo cambió significativamente con el nivel de invasión de árboles ($F_{3,48} = 10.35$, $p < 0.0001$, efecto broza: $F_{1,48} = 3.22$, $p = 0.079$) decreciendo al aumentar el nivel de invasión (Figura 4.7 B).

El crecimiento individual de *Lolium* cambió significativamente con el nivel de invasión en el sitio Acacia (2006: $F_{3,33} = 5.56$, $p = 0.0034$; 2007: $F_{3,32} = 9.25$, $p = 0.0001$; Figura 4.8 A). En 2006 la menor biomasa por individuo ocurrió en los bosques de densidad media y la mayor en los pastizales (LSD, $p > 0.05$; Figura 4.8 A). En el año 2007, se observó un patrón similar pero mucho más evidente que en 2006, siendo la biomasa individual en los bosques de alta densidad significativamente mayor que en los

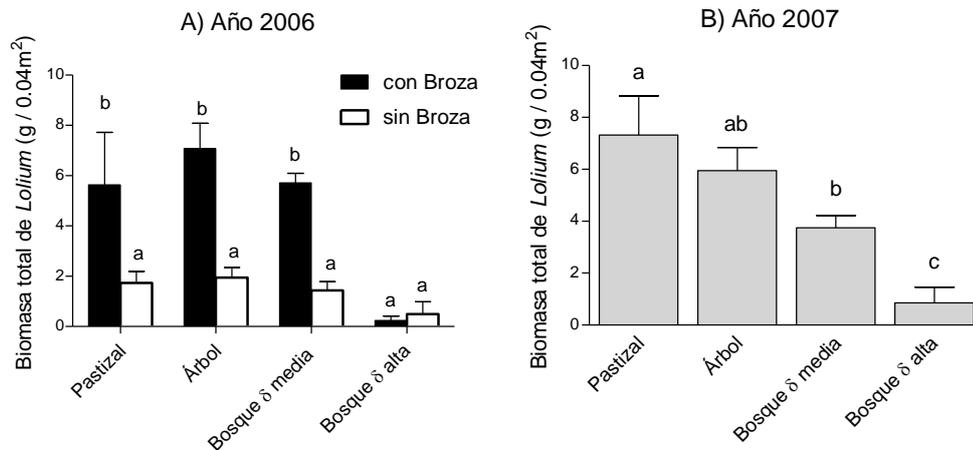


Figura 4.7. Producción de biomasa de *Lolium multiflorum* a través del gradiente de invasión en el sitio Acacia en A) 2006 y B) 2007. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.

estadios intermedios de invasión (LSD, $p > 0.05$, Figura 4.8 A). Por último, la asignación de recursos a reproducción fue también afectada significativamente por el nivel de invasión (2006: $F_{3,33} = 58.15$, $p < 0.0001$; 2007: $F_{3,32} = 21.71$, $p < 0.0001$), siendo la asignación a reproducción mayor en los parches de pastizal que en los ambientes invadidos (LSD, Figura 4.8 B).

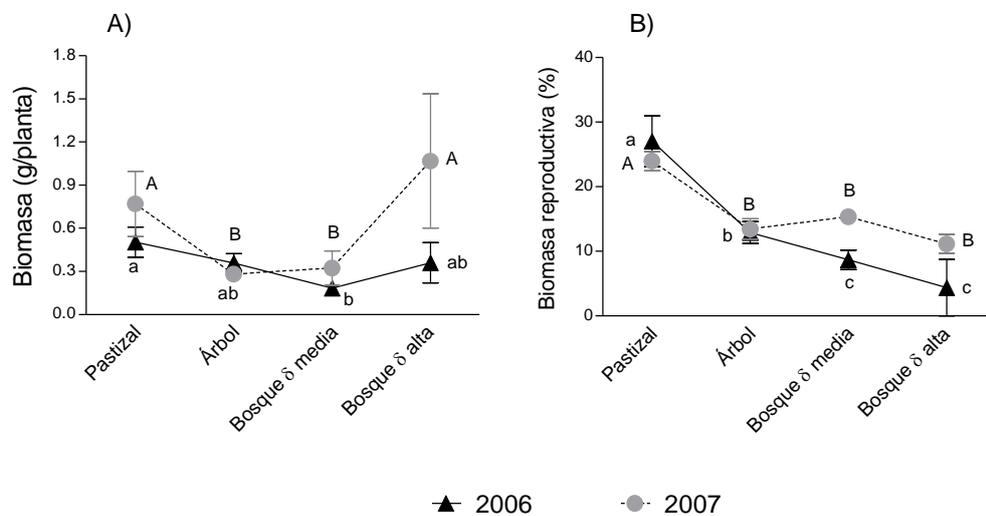


Figura 4.8. Crecimiento individual de *Lolium multiflorum* a través del gradiente de invasión de árboles del sitio Acacia, en 2006 y 2007. A) Biomasa total por individuo; B) Porcentaje de biomasa reproductiva respecto al total. Las barras de error corresponden al error estándar de 5-6 parches y las letras diferentes indican diferencias significativas por contrastes LSD dentro de cada año.

En el sitio Olmo, la densidad de plántulas *Lolium* difirió (sept-2006) con el nivel de invasión, siendo mayor en los bosques que en el pastizal y bajo árboles aislados ($F_{2,39} = 6.73$, $p = 0.0031$). La adición de semillas aumentó el reclutamiento de plántulas en los ambientes considerados ($F_{1,39} = 43.01$, $p < 0.0001$; Figura 4.9 A). La densidad final de *Lolium* dependió de la interacción entre la adición de semillas y el grado de invasión ($F_{2,39} = 3.47$, $p = 0.041$). En los árboles aislados y especialmente en los bosques, la

adición de semillas resultó en un aumento significativo de la densidad, mientras que no tuvo efecto en el pastizal (Figura 4.9 B). En general, la densidad final de *Lolium* aumentó significativamente con la invasión de árboles ($F_{2,39} = 31.22, p < 0.0001$; Figura 4.9 B). La densidad de *L. multiflorum* en el sitio Olmo no respondió a la remoción de broza ($p > 0.26$).

En el sitio Olmo la biomasa total de *Lolium* por micrositio fue significativamente mayor en los ambientes invadidos por árboles (factor ambiente: $F_{2,39} = 6.25, p = 0.0044$) y aumentó significativamente en los tratamientos con adición de semillas (factor adición: $F_{1,39} = 15.48, p = 0.0003$; Figura 4.9 C).

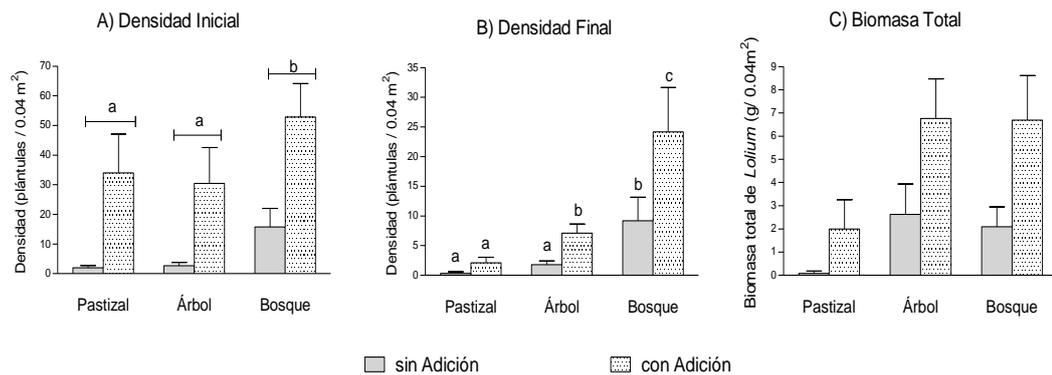


Figura 4.9. Desempeño poblacional de *Lolium multiflorum* (*Lm*) en los distintos ambientes de invasión de árboles del sitio Olmo, en los tratamientos con y sin adición de semillas de *Lolium*. A) Biomasa total de *Lm* por micrositio; B) Número de individuos de *Lm* al inicio y C) al final de su ciclo de vida. En cada panel distintas letras implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.

El crecimiento individual fue significativamente menor en los bosques respecto a los árboles ($F_{2,12} = 7.68, p = 0.0071$; Figura 4.10). Adicionalmente hubo una interacción significativa entre la broza y la adición de semillas ($F_{1,12} = 6.91, p = 0.02$). La remoción de broza aumentó el tamaño de las plantas, pero la adición de semillas canceló ese efecto (LSD; Figura 4.10 B).

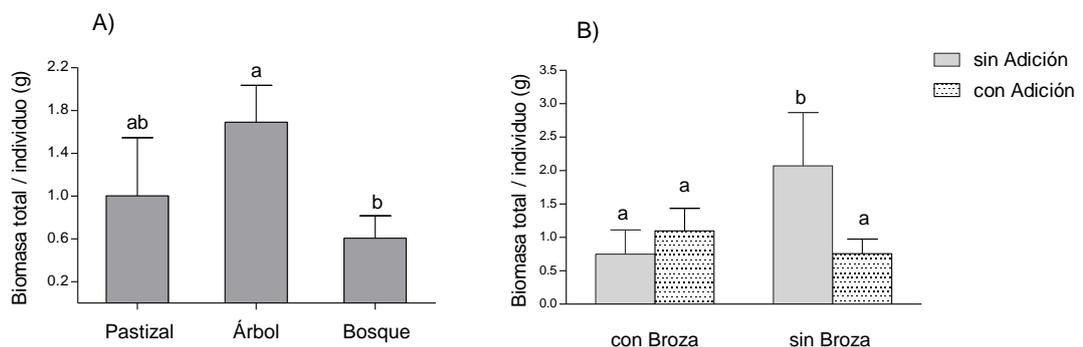


Figura 4.10. Desempeño individual de *Lolium multiflorum* (*Lm*) en el sitio Olmo, estimada por la biomasa total por individuo. A) Efecto del nivel de invasión; B) Efecto de la interacción de los tratamientos de remoción de broza y adición de semillas. En cada panel letras diferentes implican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0.05$). Las barras representan el promedio \pm el error estándar de 5-6 parches.

4.4 DISCUSIÓN

En este capítulo analicé la importancia de algunos factores que regularían el cambio en la estructura de la comunidad herbácea a medida que avanza la invasión de árboles exóticos en pastizales sucesionales. Los resultados indican que la invasión alteró las condiciones de reclutamiento de la comunidad herbácea y en particular de una especie anual clave en la respuesta de la comunidad. De esta forma, la presencia de leñosas exóticas modificó los procesos de ensamble de la comunidad según el grado de invasión, aunque los detalles dependieron de la especie invasora analizada. Los efectos de la invasión fueron mediados por la acumulación de broza de diferente calidad y, en un sitio, por la reducción del banco de semillas de *L. multiflorum*.

4.4.1 Emergencia de plántulas a lo largo del gradiente de invasión.

La invasión de árboles modificó los patrones de emergencia de plántulas en la comunidad invadida. De acuerdo con la primera hipótesis (Hip. 4.1), la riqueza y abundancia de las especies emergidas del banco de semillas (excepto *L. multiflorum*) tendió a disminuir con la invasión de árboles. En el sitio Acacia la disminución fue gradual a mayores niveles de invasión, y en el sitio Olmo, la densidad de plántulas claramente disminuyó con la invasión, aunque los efectos sobre la riqueza dependieron de la presencia o no de broza. Dado que el reclutamiento de especies depende principalmente de la luz y la temperatura en el suelo superficial (Fayolle *et al.* 2009), es probable que en estos casos la falta de luz debida a la captación de la misma por el dosel arbóreo sea la limitación eco-fisiológica preponderante para la germinación y emergencia de especies en los ambientes invadidos (Tewksbury & Lloyd 2001). En cambio, el reclutamiento de *Lolium multiflorum* aumentó con la invasión de árboles, tal como proponía la hipótesis 4.1. La baja abundancia de *Lolium* en el pastizal es coherente con lo observado en estudios previos de la sucesión, por los cuales se sabe que *Lolium* es una especie abundante en estados sucesionales tempranos, pero luego es desplazada por pastos perennes (Omacini *et al.* 1995). De esta forma, los resultados de este capítulo refuerzan la idea de que la invasión de árboles revierte el estado sucesional de la comunidad herbácea, llevándolo a una composición similar a la de etapas más tempranas de la sucesión post-agrícola.

4.4.2 Modulación del rol de la broza a lo largo del gradiente de invasión

Los árboles modularon el rol de la broza como control del reclutamiento de especies herbáceas. Dado que la presencia de árboles disminuye la productividad herbácea (ver capítulo 3) y por ende la acumulación de broza sobre el suelo, se postuló que la invasión de árboles modificaría la composición y estructura del mantillo y su papel en el reclutamiento de especies herbáceas, siendo este negativo en el pastizal sucesional y al inicio de la invasión, pero positivo o neutro para las especies tolerantes a la sombra en los ambientes más invadidos (Figura 4.1). Efectivamente, la invasión de árboles modificó la cantidad y calidad de la broza en los distintos ambientes de invasión. Se comprobó que en ambos pastizales la riqueza de especies y la densidad de plántulas herbáceas estuvo limitada por la broza acumulada, como fue observado en estudios anteriores (Carson & Peterson 1990; Chaneton *et al.* 2001). Adicionalmente, en concordancia con la segunda hipótesis (4.2), el efecto de la broza sobre la comunidad herbácea (excluyendo a *Lolium multiflorum*) cambió con el nivel de invasión aunque el

patrón fue diferente para cada sitio. En el sitio Acacia, en todos los ambientes invadidos la remoción de broza aumentó la riqueza de especies y densidad de plántulas emergidas. En cambio, en el sitio Olmo, la remoción de broza en los ambientes invadidos afectó negativamente la riqueza de especies emergidas y no afectó la densidad de plántulas. Los diferentes resultados encontrados para cada sitio reflejan diferentes balances de los efectos simultáneos de competencia y de facilitación que en general actúan entre árboles establecidos y especies herbáceas (Callaway *et al.* 1991). Considerando que la humedad del suelo y la disponibilidad de luz suelen modular el balance competencia-facilitación (Holmgren *et al.* 1997), es posible que las diferencias en fisonomía de las dos especies exóticas estudiadas y su efecto sobre el ambiente abiótico estén relacionadas con los distintos resultados encontrados. La reducción de la luz generada por la broza y el canopeo de acacia (ver capítulo 3) podrían generar un efecto neto competitivo sobre las especies herbáceas. En cambio, en el caso del olmo, donde la reducción de la luz es menor (capítulo 3), la broza podría tener efectos positivos sobre la supervivencia de plántulas derivados de la retención de humedad y el amortiguamiento térmico. Alternativamente, diferencias en la cantidad y estructura de la broza depositada por distintos árboles podría dar cuenta de las diferencias observadas en el impacto de la broza sobre el reclutamiento (Facelli & Pickett 1991). Futuros experimentos deberían estar orientados a evaluar los mecanismos precisos que explicarían que el rol diferencial de la broza en ambientes invadidos por distintas especies arbóreas.

En general las plantas anuales son muy sensibles a los efectos de la broza, y *Lolium multiflorum* no fue la excepción (Violle *et al.* 2006). Sin embargo, la modulación por parte de los árboles del rol de la broza sobre *Lolium multiflorum* fue diferente en cada sitio. En el sitio Acacia, *Lolium* se vio beneficiada por los niveles naturales de broza en el suelo en estados intermedios de invasión de árboles. Estas tendencias se observaron al final del primer año en la biomasa total de esta especie y su densidad, aunque en el segundo año dicha respuesta se diluyó, probablemente porque el tratamiento de remoción de la broza fue aplicado con menor frecuencia que en el primer año. Este efecto positivo de la broza podría relacionarse con el hecho de que en los ambientes invadidos la cantidad de broza es baja o moderada, con lo cual podría beneficiar la supervivencia de plántulas, por disminuir el estrés hídrico y la amplitud térmica a nivel del suelo (Breashears *et al.* 1998). En cambio, a diferencia de lo esperado (hipótesis 4.2), *Lolium* no respondió a la remoción de broza en los ambientes de pastizal del sitio Acacia. Dado este resultado, no se puede afirmar que la broza de las especies perennes en el pastizal limiten el reclutamiento de esta especie (ver Figura 4.1 A). En el sitio Olmo, la broza no afectó la biomasa total ni el reclutamiento de *Lolium*, pero se observó un efecto negativo de la broza sobre el crecimiento individual. Dado que este efecto no dependió del ambiente de invasión, tampoco sería posible atribuirlo a la competencia por broza de las perennes de verano. En conclusión, los resultados de este trabajo sugieren fuertemente que los pastos perennes de verano interfieren (a través de la broza) con la mayor parte de las especies herbáceas, pero no limitan el establecimiento de los pastos anuales de invierno, representados por *Lolium multiflorum* en ambos sistemas, tal como se propuso inicialmente (ver Figura 4.1 A). Entonces, la facilitación de pastos anuales por los árboles sería mediada por la reducción drástica del reclutamiento (ver capítulos 2 y 3) y por ende de la capacidad competitiva de las especies dominantes en el pastizal abierto (Foster & Gross 1998).

4.4.3 Dinámica específica de *Lolium multiflorum* a lo largo del gradiente

El establecimiento de árboles exóticos actúa como un “filtro” ambiental para la flora local –herbácea– solamente permitiendo la coexistencia con herbáceas tolerantes a la sombra o cuyos nichos fenológicos se acoplan mejor a la dinámica del follaje de los árboles. Dado que en la región pampeana no había árboles nativos, es esperable que las especies tolerantes a la sombra sean también exóticas. *Lolium multiflorum* es exótica en la región pampeana, tolerante a la sombra (Marañón & Bartolome 1993) y además al ser una especie anual invierno-primaveral, despliega la mayor parte de su ciclo de vida durante el período en que los árboles deciduos no tienen hojas. Incluso el establecimiento de sus plántulas durante el otoño podría ser facilitado por los árboles (Figura 4.6). En ambos sitios, *Lolium* pudo coexistir con el avance de la invasión de árboles, aunque modificó atributos individuales y poblacionales a través del gradiente de invasión (Figura 4.11). En ambos sitios esta especie alcanzó su máxima densidad en los parche de bosque, aunque la biomasa individual cayó respecto al pastizal. Sin embargo, el modo en que modificó dichos atributos a lo largo del gradiente mostró algunas diferencias entre los dos sitios analizados (Figura 4.11).

En los pastizales del sitio Acacia, *Lolium* tuvo un buen desempeño poblacional e individual, pero con bajo reclutamiento, con lo cual la población estuvo conformada por menos individuos pero de mayor tamaño. En ambientes intermedios de invasión (árboles aislados y bosques), *Lolium* mantuvo la biomasa poblacional, aunque dominada por un alto número de individuos de menor tamaño (Figura 4.11 A). Este patrón sugiere un ajuste en el crecimiento debido a un aumento de la competencia intraespecífica, ya que otras especies tuvieron escasa densidad en estos ambientes. Finalmente, en los estadios finales de invasión de Acacia, se redujo drásticamente la densidad y biomasa total de *Lolium multiflorum*, y la biomasa por individuo se incrementó. Es interesante notar que en este estadio de invasión, esta población se vio limitada por su reclutamiento pero no su crecimiento individual. Por otro lado, a pesar de que en dicho tipo de ambiente las plantas asignaron menos recursos a la reproducción, no encontré limitaciones al reclutamiento debidas a la falta de semillas, a diferencia de lo esperado por la tercera hipótesis (4.3). Esto implica que las condiciones microambientales estarían limitando la abundancia poblacional de esta especie en los bosques de alta densidad de acacia. Es posible que el estrés hídrico en estadios tempranos del ciclo de vida (de acuerdo con la menor humedad del suelo observada en el capítulo 3) o la falta de luz pudieran reducir el establecimiento de nuevos individuos al iniciarse la estación de crecimiento. Los pocos individuos reclutados crecerían en un ambiente con baja competencia herbácea, alcanzando tamaños más grandes. Esto contribuiría a abastecer el banco local de semillas. Por lo tanto, la falta de micrositios seguros para el establecimiento sería la principal limitante para *L. multiflorum* en bosques de alta densidad.

En cambio, en el sitio Olmo, en las zonas de pastizal la población de *Lolium multiflorum* tuvo baja biomasa, bajo reclutamiento y moderado crecimiento individual (Figura 4.11 B). En este pastizal el reclutamiento estuvo limitado tanto por semillas como por la disponibilidad de micrositios. El aumento de la densidad de árboles modificó los parámetros de crecimiento poblacional e individual de esta especie. En árboles aislados se mantuvo el bajo reclutamiento pero aumentó el desempeño individual, y por ende la biomasa poblacional, mientras que en bosques aumentó el reclutamiento y disminuyó el desempeño individual (Figura 4.10 B). Es notable que estas tendencias para el sitio olmo podrían corresponderse con lo observado en estadios intermedios de la invasión por acacia negra (comparar Figuras 4.11 A y B). Es decir,

que dado que el gradiente de invasión de Olmo analizado alcanzó menores niveles de cobertura basal arbórea respecto al alcanzado por la invasión de acacia (Cuadro 2.1; Figura 3.5), parece factible que ambos modelos formen parte de un modelo más general, representado en este trabajo por el gradiente de invasión de acacia negra, que es más amplio.

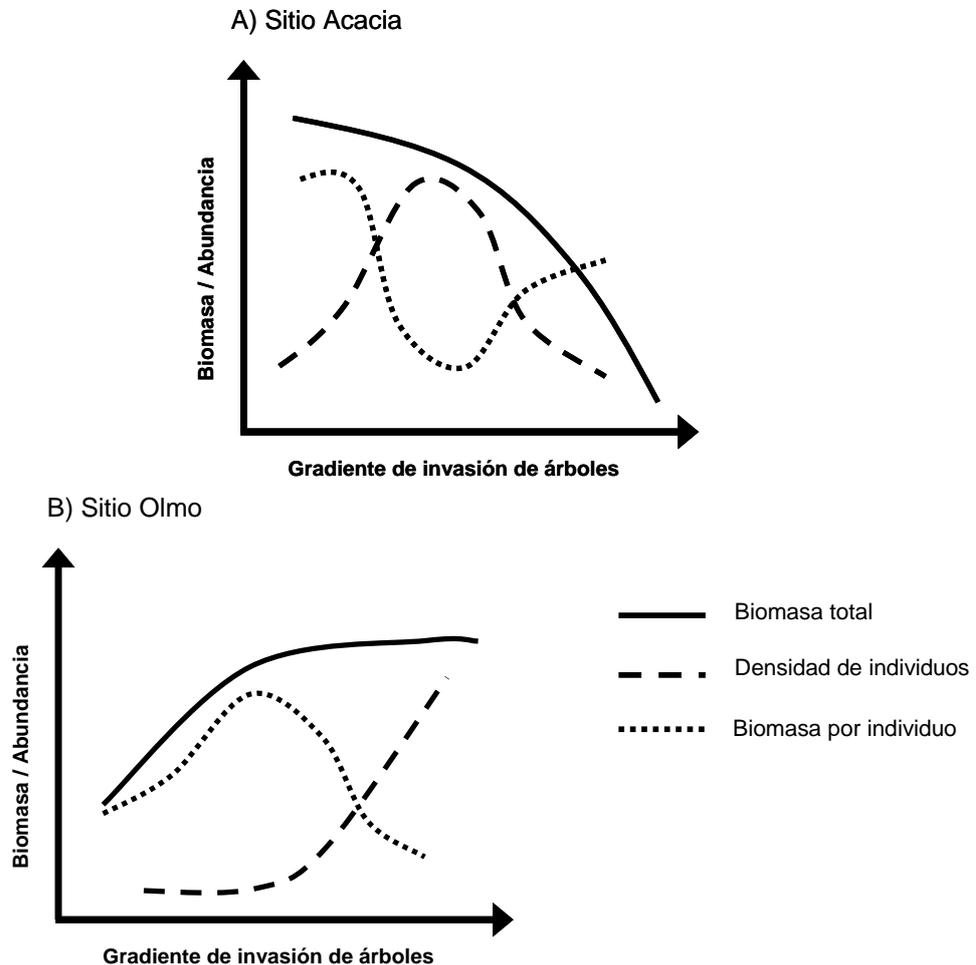


Figura 4.11. Integración de la dinámica de *Lolium multiflorum* a lo largo del gradiente de invasión de árboles en dos pastizales sucesionales de la Pampa Interior: A) sitio invadido por *Gleditsia triacanthos* y B) sitio invadido por *Ulmus pumila*. Las líneas continuas se refieren a la biomasa total poblacional por micrositio. Las líneas punteadas se refieren al desempeño o biomasa por individuo. Las líneas entrecortadas se refieren a la densidad de individuos al final de la estación de crecimiento.

A diferencia de lo observado en el sitio acacia, en el sitio olmo tanto la biomasa total como el reclutamiento de *Lolium multiflorum* mostraron una respuesta positiva a la adición de semillas, indicando en consecuencia una limitación en la disponibilidad de semillas de esta especie en todo el sitio. Este resultado es llamativo dado que el desempeño de *Lolium* aumentó en los ambientes invadidos. Sin embargo, la limitación del reclutamiento y la biomasa por la disponibilidad de semillas podría deberse a la historia sucesional del sitio que implicaría una disminución drástica en el aporte de propágulos de esta especie al suelo (Tognetti *et al.* 2010) y quizás a una baja viabilidad de las semillas producidas en los ambientes invadidos.

Por ende, la hipótesis 4.3 que postulaba que el desempeño individual de *Lolium* decrecería a los largo del gradiente se cumplió solo para el sitio Acacia (Figura 4.11). Por otro lado, la limitación en la disponibilidad de semillas al final del gradiente no fue

observada solo en dicho estadio de invasión, dado que en el sitio Olmo, dicha limitación se observó en todo el gradiente de invasión.

4.4.3 Conclusiones parciales

El rol de las interacciones entre especies como mecanismo por el cual las especies invasoras se expanden ha sido ampliamente estudiado (ver Mitchell *et al.* 2006), pero mucho menos se sabe acerca de si los impactos de las invasoras actúan modificando las interacciones entre las especies residentes (Levine *et al.* 2003). Este trabajo sugiere que la particular interacción entre *Lolium* y los árboles resultaría de varios mecanismos modulados por los árboles que actúan diferencialmente sobre esta especie y sobre el resto de las herbáceas. Al parecer la competencia por la competencia por interferencia de las perennes de verano en el pastizal actuaría principalmente sobre el resto de las herbáceas y no sobre *Lolium* (Figuras 4.4 y 4.5). Al contrario, en estados intermedios de invasión de acacia negra, la broza favorecería el reclutamiento y biomasa de *Lolium*. Sin embargo, dadas las variaciones a lo largo del gradiente de *Lolium*, que aumenta su reclutamiento con la invasión, y del resto de las herbáceas (que disminuye con la invasión), se infiere que la competencia por luz podría ser el principal factor de modulación de la interacción entre los árboles y las especies herbáceas. Con *Lolium multiflorum* habría una relativa complementariedad de nichos y con el resto de las herbáceas principalmente una superposición del mismo en el uso del recurso luz, y quizás también en el uso del agua del suelo. Finalmente, los resultados de este capítulo ofrecen un análisis detallado para afirmar que la interacción entre árboles exóticos y la gramínea *Lolium multiflorum* constituye un ejemplo en el cual una invasora facilita la persistencia de otra especie exótica en comunidades sucesionales (Simberloff & Von Holle 1999).

CAPÍTULO 5

Controles de los efectos de la invasión de árboles sobre la comunidad herbácea

5.1 INTRODUCCIÓN

La llegada y expansión de especies exóticas invasoras modifica los procesos de estructuración de comunidades y ecosistemas (Thompson *et al.* 1995; Williamson 1996; Davis & Thompson 2000; Crooks 2002; Shea & Chesson 2002; Sax *et al.* 2007). Modificando las interacciones entre especies residentes e interactuando directa o indirectamente con las mismas, las especies exóticas son capaces de alterar las reglas básicas del ensamblado de la comunidad (Melbourne *et al.* 2007). Además, los efectos de las invasoras sobre el tipo de especies presentes (o grupos funcionales) cambian la arquitectura de la cadena trófica, con cambios resultantes en los stocks disponibles de nutrientes y energía (Ehrendfeld & Scott 2001). Sin embargo, hasta el momento muy pocos estudios han analizado en detalle el efecto del avance de una especie invasora sobre la comunidad receptora y mucho menos aún los mecanismos particulares por los cuales las especies invasoras impactan sobre las comunidades residentes (Alvarez & Cushman 2002; Levine *et al.* 2003).

La búsqueda de los posibles mecanismos podría encontrarse en la relación entre los nichos fundamentales de las especies residentes y las especies invasoras. Una combinación particular de factores físicos (temperatura, humedad) y biológicos (enemigos naturales, recursos alimentarios) en un punto particular del tiempo y de espacio definen un “punto” del nicho. El nicho ecológico de una especie es la respuesta que una especie tiene a un punto del nicho y el efecto que la especie tiene sobre ese punto del nicho (Chesson 2000; Shea & Chesson 2002). Dado que los principales factores que caracterizan al nicho ecológico son los recursos, enemigos naturales y ambiente físico, el efecto de la invasora sobre éstos es lo que determinaría su impacto sobre la comunidad invadida (Shea and Chesson 2002). Usando este concepto para relacionar los nichos de herbáceas y árboles, ambos grupos pueden responder al ambiente en el cual coexisten, pero los árboles ejercerían un efecto más drástico sobre el ambiente físico, llevándolo a un nuevo estado (desde la percepción de las herbáceas), debido a los efectos sobre los recursos y condiciones (bióticas y abióticas) del ambiente. Si este nuevo estado no es compatible con el crecimiento exitoso y la supervivencia de las especies herbáceas residentes, entonces la expansión de árboles exóticos se correlacionaría con la disminución de la biomasa y la disponibilidad de propágulos de esas especies en las zonas invadidas.

En general, el mecanismo más comúnmente aceptado por el cual las invasoras ejercen su impacto es la competencia por recursos (Rice & Nagy 2000; Levine *et al.* 2003). En el caso de la invasión de árboles en ambientes no boscosos, el sombreado generado por el canopy arbóreo sería un factor clave de los efectos sobre la comunidad herbácea (Marañón & Bartolome 1993; Mitchell *et al.* 2007). Especies herbáceas intolerantes a la sombra pueden responder al sombreado con etiolación, disminución del macollaje y consecuentemente menor floración (Iason & Hester 1993). En cambio, otras especies pueden ser facilitadas por el microclima generado por el canopy arbóreo, por ejemplo a través de la amortiguación de temperaturas extremas y conservación de la humedad del suelo (Callaway *et al.* 1991; Marañón *et al.* 2009). Incluso se han observado efectos del canopy arbóreo sobre la composición genética de algunas especies herbáceas (Vandepitte *et al.* 2009). En comunidades sucesionales, la reducción de la intensidad lumínica inducida por los árboles puede modular el patrón de recambio de especies, como se observó en un estudio de sucesión desde brezales a bosques de abedules (Hester *et al.* 1991). La respuesta a la luz en parte dependerá de la

composición funcional de las especies herbáceas, dado que por ejemplo, si son C₄ se podrían ver más afectadas por falta de luz (Percy & Ehleringer 1984).

Por otro lado, cambios en las condiciones del suelo podrían ser también un mecanismo importante por el cual los árboles modifican la vegetación herbácea en pastizales. La modificación de la disponibilidad de nutrientes generalmente posee un rol secundario pero considerable (Hester *et al.* 1991; Marañón *et al.* 2009). La competencia por agua podría también ser importante. Debajo del canopeo arbóreo el sombreado disminuye la evaporación del suelo (aumentando la disponibilidad de agua) pero la competencia con las raíces de los árboles disminuye este recurso, debido al consumo de los árboles (Callaway *et al.* 1991). Por ende, sólo las especies herbáceas que puedan tolerar no solo el sombreado sino también los umbrales de humedad generados por los árboles podrán crecer debajo del canopeo arbóreo (Holmgren *et al.* 1997). Sin embargo, en ambientes méxicos se suele postular que la escasez de agua es infrecuente y por ende la interacción entre herbáceas y árboles estaría modulada fundamentalmente por la competencia por luz (Belsky 1994; Holmgren *et al.* 1997; Scholes & Archer 1997). Por otro lado, otra vía es el cambio que genera la especie invasora sobre la biota del suelo, que puede beneficiar a patógenos para las especies residentes pero que no afectan a la invasora (Callaway *et al.* 2004). También se han propuesto mecanismos de feedback entre la invasora y la biota del suelo a través de las cuales la especie invasora se beneficiaría a si misma e impediría la regeneración de las nativas (Reinhart & Callaway 2006).

Por último, dado que el avance de una invasión es un proceso que involucra al tiempo, la búsqueda de los posibles mecanismos debería distinguir entre los efectos actuales y los efectos históricos. Los efectos actuales hacen referencia al rol de factores ambientales como la disponibilidad de luz, la humedad y la temperatura, que afectarían diferencialmente el desempeño de las especies herbáceas debajo de los árboles y podrían generar los patrones a campo. En cambio, los efectos históricos hacen referencia a causas del patrón actual que se encuentran en efectos de largo plazo, involucrando el efecto ambiental en varias generaciones herbáceas, que habría quedado plasmado en la disponibilidad actual de propágulos del suelo. Es decir, la respuesta de la composición y estructura de la vegetación herbácea a los cambios ambientales inducidos por los árboles pueden involucrar varias generaciones (herbáceas), dada una factible *inercia* que la vegetación pueda tener frente a cambios moderados o dinámicos en el ambiente físico (Milchunas & Lauenroth 1995). Dado que en ambientes méxicos los pastizales suelen ser multi-específicos, el desarrollo anterior podría relacionarse con la estabilidad del ecosistema (Tilman & Downing 1994). Se ha observado que la invasión de árboles en pastizales disminuye la diversidad de especies (Briggs *et al.* 2002; Zalba & Villamil 2002)(capítulo 2) y por ende podría disminuir la estabilidad del ecosistema (Tilman & Downing 1994).

En esta tesis se ha observado que la invasión de árboles modifica la composición de la comunidad herbácea (capítulo 2), su funcionamiento (capítulo 3), y el desempeño de una dada población (capítulo 4), de acuerdo con el modelo de cascada de efectos planteada inicialmente (Figura 1.1). Sin embargo, aún no está claro cual es la escala de tiempo que subyace a los cambios en el pastizal invadido, y cual es el grado de inercia (o resistencia al cambio) de la comunidad herbácea. El objetivo de este capítulo es evaluar la importancia relativa del ambiente lumínico generado por los árboles respecto al efecto histórico asociado al banco de propágulos del suelo como principales factores que modulan el balance de especies en un pastizal sucesional invadido por árboles. En este trabajo se puso a prueba la hipótesis que el sombreado generado por el canopeo de árboles exóticos durante primavera – verano es el principal factor que promueve el

desplazamiento de pastos perennes estivales y favorece el reestablecimiento de especies anuales e invernales, típicas de etapas más tempranas de la sucesión, cuyo ciclo no se superpone tanto con el follaje del árbol (caducifolio). En el contexto de esta hipótesis, las diferencias en la composición herbácea observadas entre parches invadidos por árboles y parches de pastizal abierto no estarían determinadas por diferencias preexistentes en la vegetación establecida y el banco de propágulos del suelo, sino por cambios ambientales derivados del establecimiento de árboles. Alternativamente, el efecto de los árboles podría requerir de varios ciclos fenológicos para observar una respuesta en la vegetación herbácea, con lo cual la modificación ambiental inducida por los árboles no generaría cambios notables en el corto plazo y la estructura funcional reflejaría la historia del parche y su banco de propágulos.

Para poner a prueba esta hipótesis, se estableció un experimento de trasplantes recíprocos de panes de vegetación herbácea entre parches de pastizal abierto y parches vecinos invadidos por *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) y se manipuló el nivel de radiación simulando la sombra de los árboles en parches de pastizal. Se predijo que: 1) Los panes de pastizal transplantados al bosque responderán de igual manera que los panes de pastizal sombreados, convergiendo funcionalmente hacia una mayor cobertura de pastos anuales de invierno; 2) Los panes del bosque transplantados a pastizales abiertos alcanzarán la misma estructura de la comunidad circundante, siendo los pastos anuales de invierno reemplazados por pastos perennes, sobre todo estivales; 3) El grado de convergencia del pan transplantado con la comunidad receptora dependerá de la composición inicial del mismo. Panes mixtos con propágulos de bosque y pastizal convergerán más rápidamente hacia una u otra estructura que panes puros provenientes del ambiente opuesto.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1 Sitios de estudio

El sitio de estudio fue el pastizal sucesional invadido por *G. triacanthos* (acacia negra) descrito en la sección 1.4.2-.

5.2.2 Diseño experimental

En Abril de 2007 se instaló un experimento de trasplantes recíprocos de panes de comunidad herbácea. El experimento incluyó dos factores principales combinados en bloques completos (n=6): 1) parche de origen (4 niveles): pastizal (p), bosque (bo), mixto (m) y control in situ (is); 2) ambiente destino (3 niveles): Pastizal (PA), bosque (BO) o pastizal sombreado artificialmente (PS) (Figura 5.1).

Las distintas combinaciones de parche de origen y ambiente destino se generaron aplicando las manipulaciones que se detallan a continuación a panes de comunidad herbácea (y suelo) de 50 x 50 x 20 cm (prof.): Las combinaciones p-PA, p-PS y bo-BO consistieron en un tratamiento de trasplante en el lugar que se llevó a cabo levantando el pan de comunidad y volviéndolo a colocar en el mismo parche de ambiente pero distante por lo menos 1 metro del micrositio de extracción. Las combinaciones bo-PA y p-BO consistieron en panes de comunidad que fueron transplantados desde parches de bosque a parches de pastizal abierto y viceversa. El origen mixto (m) se generó componiendo el pan de vegetación con pedazos de panes de 23 x 23 cm aprox. provenientes de parches de bosque y pastizal e intercalándolos a modo de tablero de

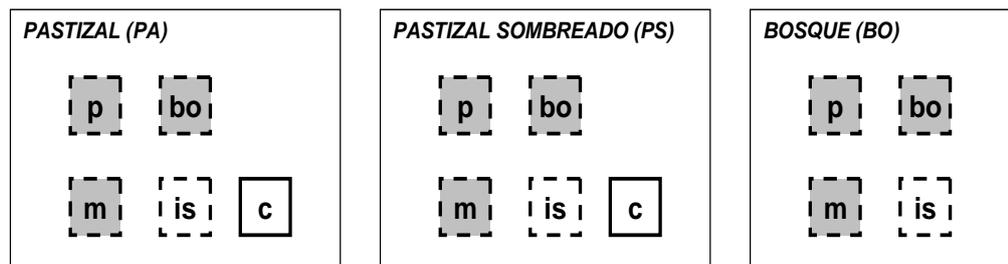


Figura 5.1. Diseño experimental de un bloque del experimento de trasplantes recíprocos de panes de comunidad entre pastizales y bosques de *Gleditsia triacanthos*. Los cuadrados grandes representan los tres tipos de ambiente destino: Pastizal, Bosque y Pastizal sombreado artificialmente. Los cuadrados pequeños representan los orígenes de los panes de comunidad herbácea, siendo p: pastizal, bo: bosque, m: mixto, is: in situ y c: control. El fondo gris indica que dichos panes fueron trasplantados, mientras que el fondo blanco indica que los panes no fueron trasplantados. Los bordes entrecortados muestran los panes cuya vegetación inicial fue cortada a 5 cm del suelo al inicio del experimento, mientras que los bordes continuos indican que no se cortó la vegetación inicial. Ver texto para la descripción de los tratamientos.

ajedrez. El tratamiento in situ (is) correspondió a un pan de pastizal o bosque que permaneció como control sin manipular en su lugar de origen y fue utilizado para evaluar el efecto propio de la manipulación (trasplante) de los panes de vegetación. Dentro de cada ambiente destino, la distancia mínima entre los panes de los distintos orígenes fue de 1m entre si en los ambientes de pastizal o bosque y de 2 metros en el pastizal sombreado, con el objeto de que el sombreado de una parcela no actúe sobre una parcela aledaña.

El ambiente destino Bosque correspondió a parches de bosque de acacia de baja o mediana densidad (ver capítulo 2). El ambiente destino de Pastizal fue definido por áreas sin árboles a 15 metros a la redonda. El ambiente destino Pastizal Sombreado fue generado artificialmente con el objetivo de simular la sombra generada por un bosque de densidad media con follaje deciduo (de acacia) durante todo el año. Para ello los panes de vegetación de distinto origen fueron cubiertos con un techo construido con capas de tela de media sombra y sostenido por 4 estacas de hierro de 2 metros de alto. Para simular correctamente la cantidad de radiación disponible para la vegetación herbácea en las estaciones con y sin follaje arbóreo, se realizaron en distintos momentos del año mediciones a campo de la radiación interceptada por el dosel en parches de bosque de acacia. Los bosques de densidad baja y media de acacia interceptaron en promedio (n=8) el 73% de la radiación fotosintéticamente activa incidente en verano y el 30% en invierno. Para simular esta dinámica, se utilizaron tres capas de media sombra de 35% de intercepción (RFA) en verano y solo una capa en invierno, enrollando las otras dos capas en el lado sur del techo al final de la temporada de crecimiento en abril. El área cubierta por el techo fue de 1.5 x 1.5m de lado y 4 estacas sostuvieron el techo de la media sombra a 80 cm de altura, con uno de los lados perpendiculares al norte y con el área experimental ubicada en el centro del cuadrado (Foto 5.1). Durante el primer año del experimento se ajustó la altura de los techos de acuerdo a los cambios en la altura de la vegetación, con el fin de no impedir físicamente el crecimiento de las plantas. En los bloques donde la vegetación de alguna parcela tocaba el techo, se subió la tela de media sombra del lado sur, llegando hasta 2m en algunos casos. Para disminuir la entrada de luz difusa debajo de los techos, los costados de los techos fueron cubiertos con media sombra de 60 cm de alto colocada desde la media sombra superior. El borde también incluyó 3 capas de tela a los lados norte, este y oeste, 2 de las cuales fueron enrolladas durante el otoño-invierno, siguiendo la misma dinámica estacional aplicada a las capas

superiores. En los bloques donde la altura del lado sur superaba los 1.2 metros, se agregó también un borde de 60 cm al lado sur.



Foto 5.1. Fotografía de uno de los bloques del ambiente destino Pastizal sombreado.

El diseño en bloques consistió en vincular recíprocamente dentro de cada bloque los tratamientos de origen y los ambientes destino de los panes transplantados. Adicionalmente, en cada bloque los ambientes de pastizal y pastizal sombreado estuvieron cercanos entre sí (menos de 15 metros) y se encontraban en un área estructural y florísticamente homogénea respecto de la comunidad herbácea.

Antes de realizar los trasplantes, la cobertura vegetal de todas las parcelas (incluidas las “in situ”) fue cortada a 5 cm de altura; además se removieron las chauchas de acacia y parte de la broza. Estas manipulaciones iniciales se realizaron para facilitar la manipulación de los panes y para homogeneizar la estructura vertical, disminuyendo el posible efecto histórico de la broza acumulada en cada uno (que fue analizado en el capítulo 4). Dada la relativa corta duración del estudio (3 años), esta manipulación permitiría focalizar la atención sobre la respuesta de distintos grupos funcionales al ambiente sin impedimentos evidentes a la emergencia generada por la broza acumulada (Figuras 4.3, 4.4, 4.5). Para evaluar los posibles efectos del disturbio inducido por el corte, se dejó en los ambientes pastizal y pastizal sombreado una parcela intacta que no fue cortada ni transplantada, y que fue evaluada al igual que las demás durante los primeros dos años del experimento. Este control no fue aplicado en los ambientes de bosque, dada la baja cobertura herbácea en los panes de bosque la fecha de instalación del experimento (abril). Este quinto tratamiento representó un control (c) completo de las manipulaciones y fue considerado en los análisis preliminares (ver más abajo).

5.2.3 Mediciones de vegetación y ambiente

Todas las mediciones se realizaron en el cuadrado central de 40 x 40cm de cada pan de comunidad manipulado (de 50 x 50 cm), para evitar efectos de borde. Para analizar las respuestas de la vegetación a los distintos orígenes y destinos se realizaron censos de vegetación durante 3 años a fin de primavera y fin del verano, con el fin de abarcar los picos del crecimiento de las especies herbáceas invernales y estivales, respectivamente. Los censos se realizaron en las siguientes fechas: Noviembre de 2007, Marzo de 2008, Diciembre de 2008, Marzo de 2009 y Enero de 2010.

Se utilizó el método de estimación puntual (o *quadrat point*) que permite cuantificar la cobertura y composición de la comunidad herbácea con un mínimo de perturbaciones de la parcela de medición (Greig-Smith 1983; Ghersa & Martinez-Ghersa 1991). En cada parcela se tomaron 30 puntos al azar, utilizando un puntero láser montado sobre un trípode de 70 cm de altura que era movilizado a lo largo de los 4 lados de la parcela. En cada parcela se dispararon la mitad de los puntos sobre el estrato alto del canopeo herbáceo (70 cm) y la otra mitad sobre el estrato bajo del mismo que de otro modo son enmascaradas por el estrato superior. Esto permitió incluir especies ubicadas solo en el estrato inferior del canopeo. En los pocos casos en que algunas especies presentes en el parche no fueron tocadas por el láser, se completó la lista de especies con valores de cobertura 5%, 2.5%, 1% o 0.01% (*i.e.* 5% = 1.5 toques).

Se cuantificaron algunas variables ambientales para caracterizar cada ambiente destino. Se midió la radiación incidente (RFA) a 50 cm del suelo para caracterizar el ambiente lumínico que percibe el canopeo herbáceo en cada parcela, y luego se relativizaron estos valores a la radiación medida en pastizales abiertos a 150cm del suelo (radiación total incidente). Estas mediciones se realizaron en dos períodos del año, correspondientes a estaciones con y sin follaje arbóreo (Noviembre y Mayo, respectivamente). Se utilizó una barra de medición de RFA (Servicios Cavadevices, Buenos Aires) que integra la radiación incidente en un metro de longitud, aunque dados los tamaños de los tratamientos, se tomaron solo 50 cm y se taparon con bolsas negras los otros 50 cm. Por otro lado, en tres momentos del año (Diciembre de 2008 y Febrero y Octubre de 2009) se midió la humedad gravimétrica del suelo en cada uno de los tres ambientes destino. Esta medición no se realizó en los panes individuales de cada origen para no disturbar los sectores de medición. Para ello se extrajo una muestra de suelo de 2 cm de diámetro x 10 cm de profundidad en cada parche, que fue colocada en heladera y llevada a laboratorio para determinación del contenido de humedad expresado por % de peso fresco. Para ello se midió el peso húmedo y el peso seco, luego de ser secada la muestra en estufa a 105°C.

5.2.4 Análisis de datos

Los datos de censos de cada parcela se llevaron a % de cobertura por especie según la proporción de puntos tocados por cada especie respecto a los 30 puntos medidos en cada parcela. Luego estos datos fueron elaborados para generar variables sintéticas que caractericen atributos de la comunidad herbácea. Se calculó la riqueza de especies de cada parcela y su diversidad utilizando el índice de Shannon-Wiener. La estructura de la vegetación se caracterizó con la cobertura de los principales grupos funcionales, definidos por la forma de vida (dicotiledónea, gramínea o ciperácea) y fenología (invernal o estival) de las especies presentes. Por otro lado, se analizaron los cambios en la cobertura de las especies nativas y las exóticas en las distintas parcelas. Todas estas variables fueron calculadas para las 5 fechas de muestreo disponibles.

Los datos se analizaron mediante ANVA considerando un diseño de parcelas divididas en bloques y medidas repetidas, cuya parcela principal (main plot) fue el factor ambiente y las sub-parcelas anidadas (subplots) estuvieron representadas por los panes de distinto origen. Se realizaron dos tipos de análisis. Primero, para evaluar si el disturbio asociado al método de transplante tuvo algún efecto sobre las variables de interés, se llevaron a cabo ANVA con el factor ambiente y los tratamientos: transplantado en el mismo ambiente, is y c (ver Figura 5.1). Esos análisis se realizaron para los primeros 4 censos (2 años). En el segundo análisis, se evaluaron los efectos de interés asociados a los tratamientos de transplantes recíprocos en las 5 fechas de censos.

Se realizaron ANVA con medidas repetidas con los panes de origen pastizal, bosque y mixto y los 3 ambientes destino (pastizal, bosque y pastizal sombreado). Cuando no se cumplía el supuesto de esfericidad, se realizaron análisis de varianza para cada fecha por separado. Los análisis de varianza (ANVA) que no requerían medidas repetidas fueron realizados en INFOSTAT (InfoStat 2008) y los que requerían el diseño de medidas repetidas se realizaron utilizando STATISTICA (Statsoft Inc. 1999).

5.3 RESULTADOS

La radiación (RFA) remanente para la vegetación herbácea respondió significativamente a la interacción de la fecha con el ambiente ($F_{2,96} = 4.33, p = 0.003$), dado que en pastizales no varió entre fechas y en bosques y pastizales sombreados fue mayor en otoño respecto a las fechas estivales (Figura 5.2 A). Adicionalmente, en todas las fechas la radiación remanente fue mayor en pastizales respecto a bosques y pastizales sombreados, los cuales no difieren entre sí (factor ambiente: $F_{2,48} = 92.09, p < 0.0001$). Por otro lado, la humedad gravimétrica del suelo superficial varió marginalmente entre ambientes ($F_{2,15} = 2.64, p = 0.10$) y dependió significativamente de la fecha de muestreo, siendo menor en las fechas de verano y particularmente en los bosques (Figura 5.2 B; interacción fecha x ambiente: $F_{4,30} = 0.97, p = 0.43$).

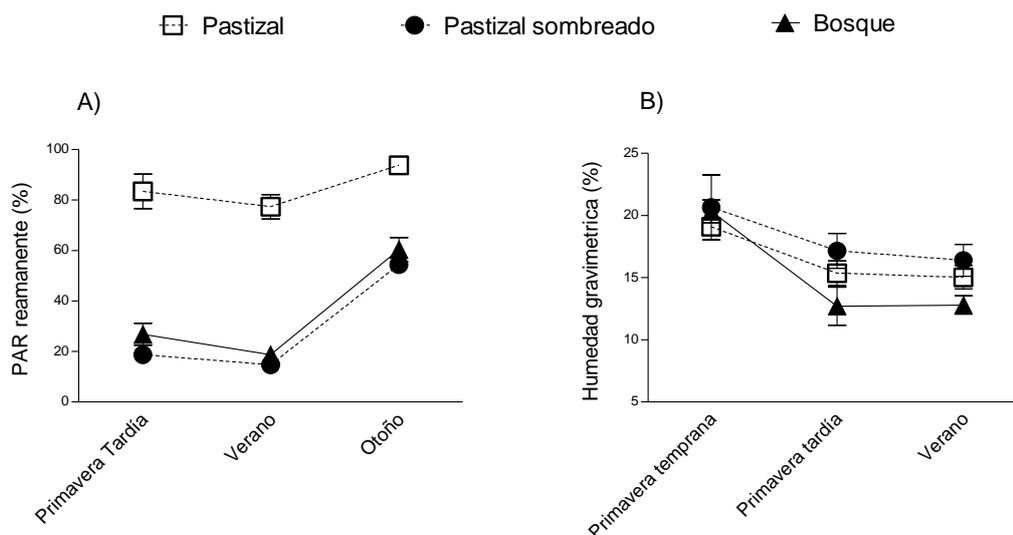


Figura 5.2. Variación estacional en los ambientes de pastizal, bosque y pastizal sombreado de las variables microclimáticas: A) Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (RFA) remanente para la vegetación herbácea; B) Humedad en los primeros 10 cm de profundidad de suelo. Cada símbolo representa el promedio \pm error estándar (n=6).

El análisis de los efectos de la manipulación mostró que hubo efectos significativos en los primeros dos censos realizados, correspondientes a Noviembre de 2007 y Marzo de 2008 (ver Apéndice, Cuadro 7.2). En dichas fechas hubo efectos significativos del grado de manipulación sobre la diversidad y riqueza de especies y sobre la proporción de dicotiledóneas invernales y pastos estivales (Cuadro 7.2; Figura 7.1). Adicionalmente los efectos sobre la riqueza y la diversidad se observaron en mayor medida en pastizales y pastizales sombreados que en bosques, con lo cual generaban un efecto confundido con el ambiente destino (Figura 7.1). El efecto sobre las dicotiledóneas invernales se debió a un aumento considerable en la cobertura de las especies exóticas bianuales

Carduus acanthoides y *Hirschfeldia incana*, principalmente (Cuadro 7.2). Dado que los efectos anteriores desaparecieron en las fechas siguientes de medición, las primeras dos fechas de censos realizados fueron descartadas del análisis principal de este estudio que se describe a continuación.

El análisis de los atributos de la comunidad en las distintas combinaciones de ambientes de origen y destino mostró que la diversidad y la riqueza de especies no fueron afectadas significativamente ni por el origen del pan ni por el ambiente destino en el ciclo Diciembre 08- Febrero 09 ($p > 0.10$, Cuadro 5.1). Sin embargo, en la última fecha medida (Enero de 2010) el ambiente destino afectó la diversidad de especies ($F_{2,30} = 6.86$, $p = 0.0035$), siendo esta mayor en el pastizal que en el bosque y el pastizal sombreado (LSD, Figura 5.3.A). En esta fecha la riqueza varió marginalmente en el mismo sentido (Cuadro 5.1; Figura 5.3 B). La cobertura de las especies exóticas y nativas no fue afectada significativamente por los ambientes de origen y destino ($F_{2,30} < 2$, $p > 0.20$, Cuadro 5.1).

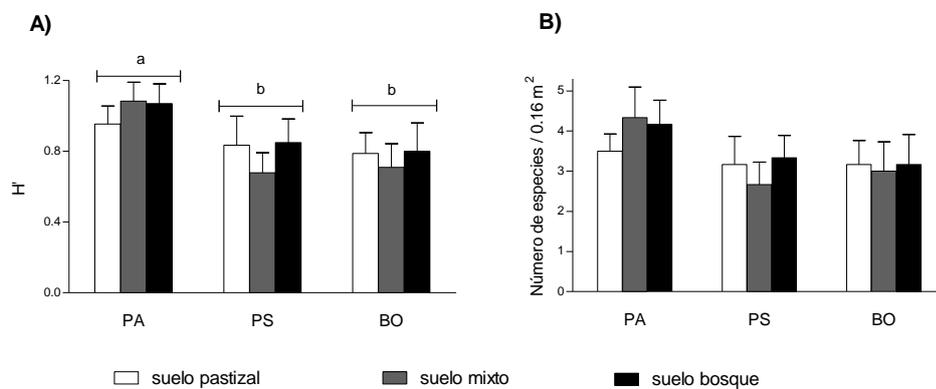


Figura 5.3. Diversidad de especies por el índice de Shannon-Weiner (A) y riqueza de especies (B) en los ambientes de pastizal (P), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), estimada en enero de 2010. Las barras representan el promedio \pm error estándar ($n=6$). Diferentes letras corresponden a diferencias significativas por test LSD.

El análisis por grupo funcional mostró que la cobertura de los grupos estivales no fue modificada por los tratamientos ($F_{2,30} < 2.60$, $p > 0.10$, Cuadro 5.1; Figura 5.4 A a F). La cobertura de las especies ciperáceas tampoco respondió a los tratamientos (Cuadro 5.1), a pesar de que tendieron a tener mayor cobertura en los panes provenientes del bosque creciendo en ambientes sombreados (Figura 5.4 G a I).

Cuadro 5.1. Tablas de los ANVA realizados para las variables de la vegetación. El factor ambiente tuvo los niveles PA, PS y BO, y el factor origen los niveles p, bo y m, Los valores representan los *F*; ** indica $p < 0.001$, * $p < 0.05$ y # indica $p < 0.10$ (significancia marginal). S= riqueza; H'=diversidad; cExot=cobertura (c) de especies exóticas, cNat= cobertura de especies nativas; Cyp= Cyperáceas, M= monocotiledóneas, I= invernales, E= estivales, D= dicotiledóneas; Ca= *Cardus acanthoides*; Lm= *Lolium multiflorum*; Fa= *Festuca arundinacea*. En todos los casos los grados de libertad (*g.l.*) del error son igual a 30.

Modelo	<i>g.l.</i>	S	H'	cExot	cNat	cCyp	cMI	cME	cDI	cDE	Ca	Lm	Fa
<i>Diciembre de 2008</i>													
Ambiente	2	0.19	0.10	1.40	0.99	0.89	2.96#	2.60	3.55*	2.19	7.62**	8.94**	0.63
Origen	2	0.93	0.60	0.46	0.59	1.21	1.59	1.26	0.55	0.58	1.29	3.24#	0.68
Ambiente x Origen	4	0.69	0.99	0.95	0.91	0.89	1.16	0.51	1.56	0.49	1.67	1.10	1.16
<i>Febrero de 2009</i>													
Ambiente	2	0.43	1.29	1.23	0.03	0.79	10.6**	1.69	0.52	0.89	0.14	9.99**	7.02**
Origen	2	0.12	0.15	0.55	1.55	1.34	0.15	1.09	0.07	0.08	2.34	4.59*	1.94
Ambiente x Origen	4	1.43	0.52	0.92	0.54	0.84	0.7	1.07	1.69	0.78	1.56	0.68	0.49
<i>Enero de 2010</i>													
Ambiente	2	2.77#	6.86**	1.73	0.74	0.78	3.77*	1.86	1.32	2.27	0.33	0.71	3.74*
Origen	2	0.21	0.40	0.40	0.97	1.93	0.33	0.22	0.13	0.04	0.20	0.01	0.01
Ambiente x Origen	4	0.33	0.55	0.64	0.87	1.43	0.54	0.89	1.08	0.53	0.73	0.39	0.01

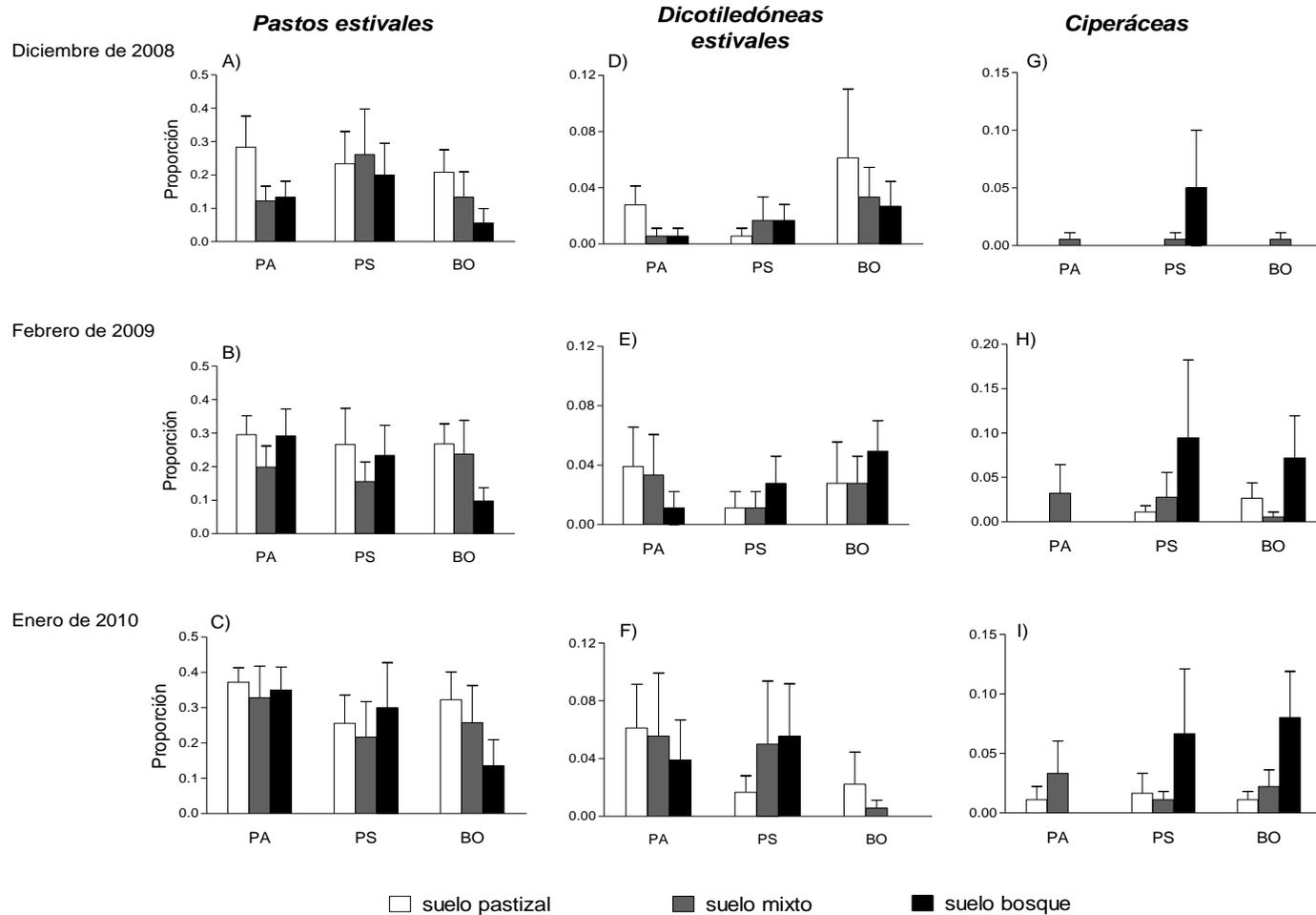


Figura 5.4. Cobertura relativa de pastos y dicotiledóneas estivales y de ciperáceas en los ambientes destino pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), estimada a partir de la proporción de toques de los censos realizados en Diciembre de 2008; Febrero de 2009 y Enero de 2010. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6).

Los grupos invernales respondieron significativamente al ambiente destino en algunos casos (Cuadro 5.1). Las dicotiledóneas invernales respondieron significativamente al ambiente destino en Diciembre de 2008 ($F_{2,30} = 3.55, p = 0.04$), mostrando una disminución significativa en el ambiente de bosque respecto al pastizal ($p < 0.05$, LSD, Figura 5.5). En cambio, en esa misma fecha (Diciembre de 2008) los pastos invernales fueron marginalmente más abundantes en el pastizal sombreado y en los bosques que en el pastizal ($F_{2,30} = 2.96, p = 0.06$, Figura 5.5). No obstante, en las siguientes fechas de medición los pastos invernales tuvieron significativamente mayor cobertura en los pastizales sombreados respecto a los otros ambientes destino (Febrero de 2009: $F_{2,30} = 10.63, p = 0.0003$; Enero de 2010: $F_{2,30} = 3.77, p = 0.035$; Cuadro 5.1; Figura 5.5).

Las respuestas anteriores se pueden relacionar directamente con el comportamiento de algunas de las especies más importantes en el sistema. La respuesta de las dicotiledóneas invernales estuvo dominada por *Carduus acanthoides*, que creció abundantemente en el pastizal, independientemente de los ambientes de origen de la parcela de suelo (Figura 5.6 A; Cuadro 5.1). En cambio respecto a los pastos invernales, las especies que dominaron la respuesta dependieron de la fecha. En Diciembre de 2008 *Lolium multiflorum* creció más abundantemente en los parches de bosque que en el pastizal abierto (Figura 5.6 C; Cuadro 5.1). Además esta especie respondió al origen del propágulo, mostrando mayor cobertura en los panes provenientes del bosque respecto los de pastizal (LSD; Cuadro 5.1). Este efecto se intensificó en la fecha de Febrero de 2009, haciéndose significativo (Cuadro 5.1; Figura 5.6 D). En cambio, la mayor cobertura de pastos invernales en los pastizales sombreados fue determinada, sino también por *Festuca arundinacea*, que en las últimas dos fechas mostró mayor cobertura en dicho ambiente respecto a los pastizales o bosques (Cuadro 5.1; Figura 5.6 B).

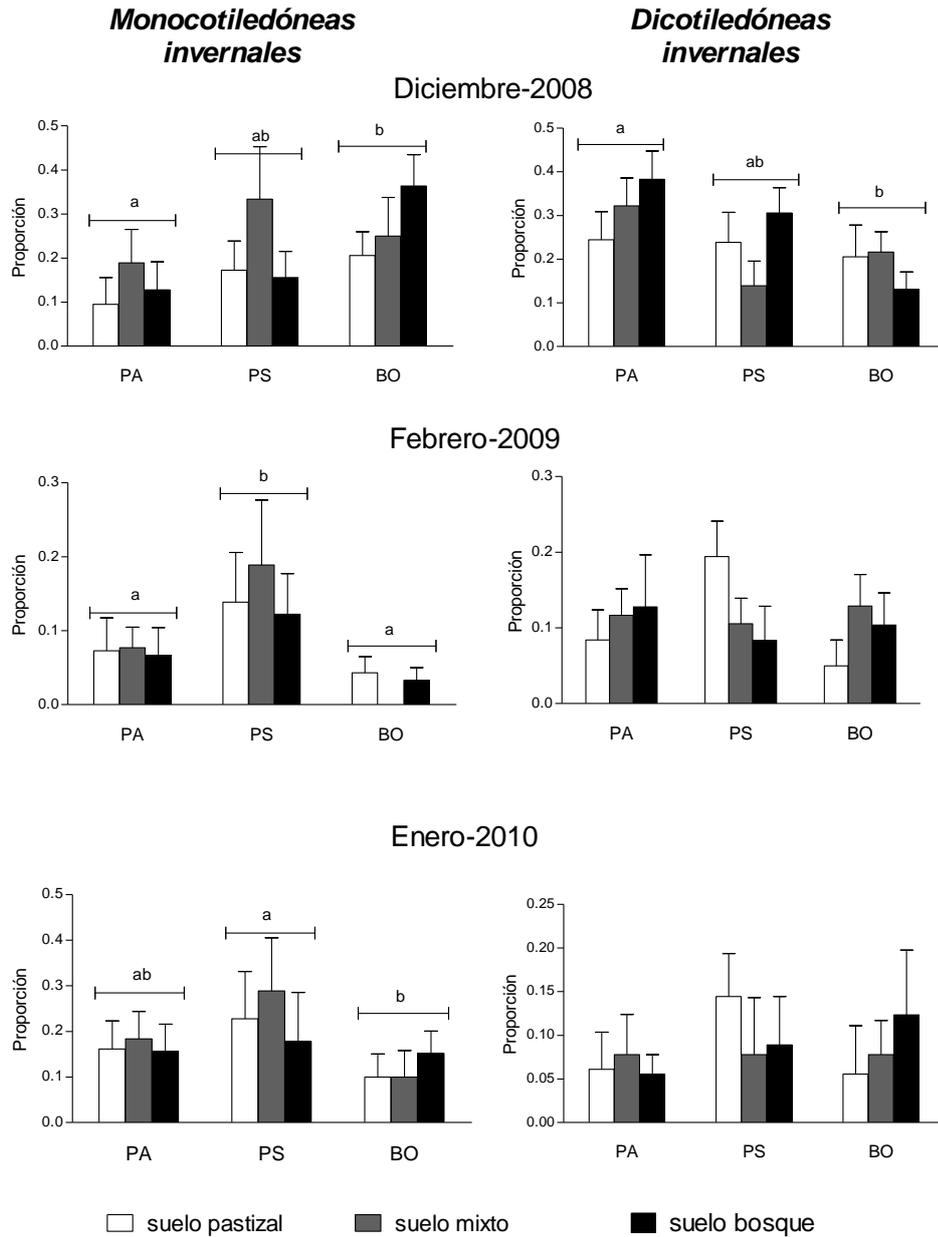


Figura 5.5. Cobertura relativa de monocotiledóneas y dicotiledóneas invernales en los ambientes destino pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), estimada a partir de la proporción de toques de los censos realizados en Diciembre de 2008; Febrero de 2009 y Enero de 2010. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6). En cada panel, diferentes letras corresponden a diferencias significativas por test LSD en cada grupo funcional.

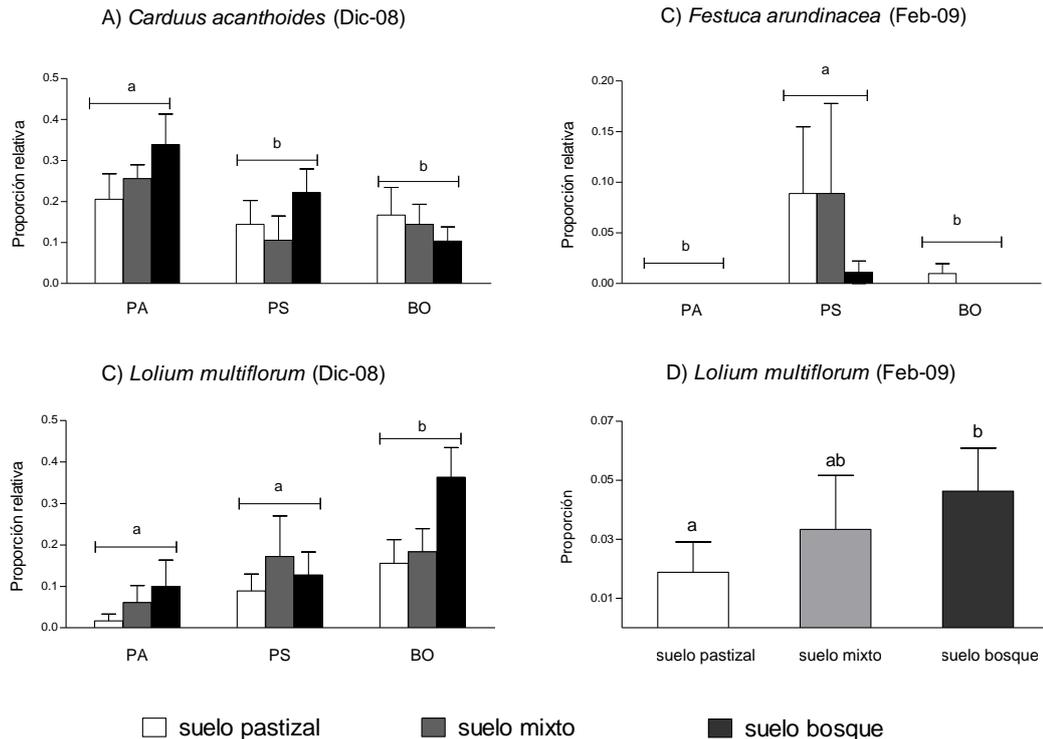


Figura 5.6. Proporción relativa (al total de la cobertura) de las especies A) *Carduus acanthoides*, B) *Festuca arundinacea*, C) *Lolium multiflorum* en los ambientes destino pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS), combinados con los distintos ambientes de origen (pastizal, mixto y bosque). En el panel D) se muestra el efecto del origen del pan observado sobre la cobertura de la especie *Lolium multiflorum* en Febrero de 2009. Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6). En cada panel, diferentes letras corresponden a diferencias significativas por test LSD.

5.4 DISCUSIÓN

En este trabajo se observó que el ambiente aéreo generado por los árboles es uno de los principales factores determinantes del efecto de los árboles sobre las herbáceas. En la ecología de invasiones en general faltan estudios que analicen cuales son los caracteres que actúan como *drivers* (o modulador) del efecto sobre la estructura de la comunidad de las especies invasoras (D'Antonio & Hobbie 2005). Este estudio muestra que la dinámica del uso del recurso luz que imponen los árboles deciduos podría actuar como modulador de las respuestas mostradas por la comunidad herbácea (Cuadro 5.1).

Varias respuestas de la vegetación al ambiente son coherentes con lo planteado por la hipótesis de este trabajo, por la cual el ambiente lumínico inducido por los árboles sería el principal determinante de las diferencias en la vegetación observada entre parches invadidos y pastizales abiertos. La diversidad del pastizal fue disminuida por el sombreado artificial y el ambiente generado por el bosque. Este resultado implica que el ambiente aéreo generado por los bosques, principalmente relacionado con la disponibilidad de luz, sería una modificación ambiental suficiente para impedir el crecimiento de algunas especies herbáceas presentes en el pastizal. Una de las especies que se ve perjudicadas por el sombreado arbóreo es *Carduus acanthoides*. Siendo una especie con una cobertura considerable en los pastizales al fin del verano, en este estudio ha disminuido su cobertura en bosques y pastizales sombreados. Considerando

que es una de las especies más invasoras de la región pampeana y del globo, esta asociación negativa entre árboles deciduos y esta especie es para destacar.

Además, la hipótesis planteada indicaba que las especies invernales, particularmente las anuales, se verían favorecidas en su interacción con los árboles deciduos, dada cierta complementariedad de nichos en el uso del recurso luz. En este trabajo se observaron respuestas en las especies invernales al ambiente, aunque dependientes de dos especies que responderían levemente diferente al ambiente lumínico generado por los árboles. Por un lado, se observó que el ambiente generado por el sombreo artificial en pastizales favoreció a la invasora *Festuca arundinacea*; lo cual sugiere que esta especie requiere el ambiente de suelo (agua, nutrientes) presente en el pastizal pero puede tolerar el sombreo moderado. Por otro lado, se observó una mayor cobertura de *Lolium multiflorum* en ambientes de bosque, cualquiera sea el origen del pan, en la fecha de diciembre de 2008 (pico de producción de *Lolium*). En general, los panes provenientes del bosque tendieron a tener mayor cobertura de *Lolium* (Figura 5.6 D). De esta forma, este estudio sugiere que el banco de semillas del suelo de bosques posee como principal especie a *Lolium multiflorum*. En otros sistemas del globo esta especie es característica de bosques (Marañón & Bartolome 1993), con lo cual es factible que con el avance de la invasión de árboles, *Lolium multiflorum* se vuelva una especie frecuentemente asociada a los bosques de acacia negra en la región pampeana. Por ende, se puede inferir que el sombreo estival favorece a las especies invernales, pero los recursos y propágulos disponibles en el suelo cumplen un rol importante en modular qué especies son capaces de asociarse con la invasión de árboles.

Respecto a la importancia del origen del suelo, en este trabajo no se observaron efectos considerables del origen del pan transplantado, exceptuando la asociación de *Lolium multiflorum* con los suelos de bosques. Incluso cuando se pusieron juntos parches de suelo de pastizal y bosque debajo de cada ambiente destino (en los panes mixtos), no hubo efectos sobre las variables consideradas. Este resultado es importante, ya que muestra que en general los panes de distintos orígenes se comportaron igual dentro de cada ambiente destino. Entonces, la disponibilidad inicial de propágulos no habría sido una limitante importante para la composición de la comunidad herbácea, que convergió con la de la comunidad vecina por inmigración desde los bordes de la parcela. Este resultado es coherente con lo observado en el capítulo 4, en el cual el agregado de semillas no tuvo un efecto significativo sobre el reclutamiento. Un aspecto a resaltar de los resultados aquí observados es que el suelo de bosque pudo ser recolonizado por las especies presentes en el pastizal. Esto implicaría que las condiciones preexistentes del suelo, tanto respecto a la biota como a los recursos, no impidieron la restauración del pastizal, y viceversa. Este resultado sugiere que el origen del suelo no permite explicar los patrones de vegetación observados a lo largo del gradiente de invasión (capítulos 2 y 3). Más bien, los efectos encontrados en este experimento hasta el momento sugieren que el impacto de la invasión de árboles sobre la comunidad herbácea estaría principalmente modulado por el ambiente aéreo generado por la invasión de árboles, de acuerdo con la hipótesis planteada.

No obstante, la hipótesis de este capítulo postulaba además que los pastos de verano se verían perjudicados por el ambiente generado por los árboles y en especial por la reducción de la disponibilidad de la luz. Los resultados hasta el momento no siguen esta tendencia esperada, dado que las especies estivales no mostraron respuestas significativas ni al ambiente destino ni al origen del suelo. Este resultado es llamativo, dadas las reiteradas veces que se vio en esta tesis una correlación negativa entre las especies perennes de verano y el nivel de invasión de árboles (capítulos 2 y 3). La falta de respuesta de los pastos perennes podría relacionarse con un nivel importante de

inercia de este grupo funcional, de acuerdo a la hipótesis alternativa planteada en este capítulo. De esa forma, el efecto de los árboles podría requerir de varios ciclos fenológicos para generar una respuesta en este grupo herbáceo. Cabe considerar que los resultados de composición, productividad y reclutamiento discutidos en los capítulos 2, 3 y 4 fueron estudiados después de muchos años de la presencia de los árboles. No se sabe cuanto tiempo pudo haber tomado el desplazamiento de los pastos perennes dominantes en el pastizal sucesional. El tiempo de respuesta de estos grupos podría ser más lento que la ventana temporal (3 años) abarcada por este estudio. Por ende, es posible que este experimento requiera transcurrir un tiempo más prolongado para comprobar si la composición de especies es modelada por la presencia de árboles y en particular por el ambiente lumínico que generan. De todas formas, los resultados hasta el momento sugieren que los pastos perennes de verano poseen mayor inercia que otros grupos funcionales herbáceos, lo cual podría relacionarse con la mayor longevidad de sus estructuras y de sus ciclos de vida. Por ende, las comunidades vegetales dominadas por este grupo funcional, como son los pastizales sucesionales pampeanos, podrían poseer mayor resistencia frente a cambios ambientales (Tilman & Downing 1994).

CAPÍTULO 6

Discusión general

6.1 SÍNTESIS DE LOS RESULTADOS PRINCIPALES

El proceso de expansión de árboles en la región pampeana ofrece una excelente oportunidad para estudiar cómo la llegada de una nueva forma de vida a una comunidad puede modificar el ensamble de especies y el funcionamiento del ecosistema. A pesar de ser un fenómeno extendido en toda la región, todavía se desconocían los efectos de esta transformación sobre los componentes bióticos y abióticos del ecosistema (Ghersa & León 2002) salvo unos pocos trabajos (Amiotti *et al.* 2000; Zalba & Villamil 2002). En esta tesis se ha hecho un análisis exhaustivo sobre diversos efectos y las vías de acción por las cuales la invasión de árboles modifica la comunidad herbácea y su funcionamiento a lo largo de dos gradientes de invasión. Globalmente, esta tesis indica que los árboles exóticos están actuando como ingenieros del ecosistema en los pastizales invadidos, modificando niveles de organización crecientes a medida que avanza la invasión, y creando neo-ecosistemas en los estadios finales de invasión.

Los principales patrones encontrados coinciden en general con las hipótesis planteadas, aunque hubo algunas diferencias entre los dos gradientes de invasión analizados. La hipótesis 1.1 propuso que la composición de la comunidad herbácea covariaría predictiblemente con el nivel de invasión de árboles exóticos, de tal forma que debajo de los árboles aumentaría la dominancia de los grupos funcionales menos representados en las comunidades sucesionales ‘tardías’ y cuyo nicho fenológico es complementario al de las leñosas invasoras. Se esperaba entonces un aumento en la cobertura de especies invernales (C_3) y/o anuales, a expensas de las especies estivales (C_4) y/o perennes, en el estrato herbáceo de los parches invadidos por árboles. En general, lo observado coincidió con esta tendencia, debido a que ambos gradientes de invasión se asociaron positivamente con la cobertura de la especie anual de invierno *Lolium multiflorum* y negativamente con especies perennes de verano como *Dactylis glomerata* y *Sorghum halepense* en el sitio acacia y *Cynodon dactylon* en el sitio Olmo (Figura 2.2 y 2.6). De esta forma, la composición de la comunidad herbácea covarió con el grado de invasión de árboles, según lo predicho por un modelo de solapamiento de nichos en el uso temporal de los recursos (MacDougall *et al.* 2009). Además la hipótesis 1.2 proponía que el efecto de la invasión de árboles sobre la estructura de la comunidad del pastizal aumentaría con el tamaño individual de los árboles establecidos (efecto *per cápita*) y con la densidad de árboles establecidos (efecto poblacional). Ambos efectos revelarían un desarrollo en el tiempo del impacto de la invasión, un aspecto aún muy poco estudiado (Levine *et al.* 2003; Strayer *et al.* 2006). Se esperaba entonces que el efecto ontogénico de árboles aislados se expresara como “círculos de influencia”, covariando la estructura de grupos funcionales y la diversidad de especies en relación con la distancia al tronco del árbol y con el tamaño del árbol. Los dos sitios analizados mostraron efectos relativos al tamaño del árbol y a la distancia al tronco, pero en general éstos no fueron en el mismo sentido. Los árboles aislados de acacia siguieron las tendencias propuestas por la hipótesis, dado que tuvieron menor diversidad de especies, cobertura vegetal y de especies perennes de verano cerca que lejos del tronco. Además, estas variables decrecieron, mientras que la cobertura de especies anuales de invierno aumentó debajo de árboles de tamaño mediano y grande (Figura 2.3, 2.4, 2.5). En cambio, los efectos *per cápita* del olmo no se ajustaron totalmente a los patrones predichos y en general fueron más complejos por la interacción entre el tamaño del árbol y la distancia al tronco (Figuras 2.6, 2.7). Sin embargo, en ciertos aspectos los árboles de olmo indujeron los mismos patrones que los árboles de acacia, siguiendo la tendencia predicha por la hipótesis 1.2. En ambos sitios se observaron los círculos de

influencia dados por una menor cobertura de perennes de verano cerca del tronco de árboles aislados, así como efectos comunes dados por una menor cobertura de especies perennes de invierno en árboles grandes respecto a los de menor tamaño. Estos resultados mostrarían que el establecimiento de individuos aislados de una nueva forma de vida (arbórea) en pastizales representa la adición al sistema de una nueva fuente de heterogeneidad, modificando el ambiente percibido por la vegetación herbácea, que se refleja en impactos sobre la composición funcional de la comunidad, de acuerdo a la superposición temporal del uso de los recursos con los árboles.

Por otro lado, se esperaba una reducción progresiva de la diversidad de especies de la comunidad herbácea a medida que aumenta la densidad de árboles, patrón claramente observado para el sitio acacia (Figura 2.3 C). En cambio, la densidad de olmos no correlacionó con la diversidad de especies herbáceas (Figura 2.7 C). Asimismo, se esperaba que el reemplazo de especies estivales (que co-dominan el pastizal) por especies invernales y anuales fuera más evidente con el aumento de la densidad de árboles. Dicha predicción coincidió con lo observado parcialmente en ambos sitios, dado que la cobertura de especies perennes de verano disminuyó drásticamente en los bosques (cualquiera sea su densidad). En el sitio acacia, las especies perennes de invierno mantuvieron cierta cobertura en bosques de baja densidad, las anuales de invierno aumentaron su cobertura en bosques de mediana y baja densidad, y finalmente ningún grupo pudo crecer en bosques de alta densidad de acacia (Figura 2.5). En el gradiente de densidad de olmo se observó también una disminución de las especies perennes de invierno en bosques de alta densidad, y en uno de los años hubo un aumento de las anuales de invierno en bosques de mediana densidad. Por lo tanto, es posible concluir un modelo general para ambos sitios, por el cual el aumento de la densidad de árboles impacta secuencialmente sobre los distintos grupos funcionales herbáceos. Bosques con baja densidad de árboles (~500 indiv/ha) disminuyeron drásticamente la cobertura de especies perennes de verano, mientras que aquellos de densidades intermedias (~900 indiv/ha) favorecieron a las especies anuales de invierno. En densidades intermedias o altas también se vieron afectadas negativamente las especies perennes de invierno, y en el caso de la invasión de acacia negra, se llega al colapso total de la comunidad herbácea en los estadios finales de invasión (~1600 indiv/ha). Estos resultados sugieren que el impacto de la invasión de árboles sobre la composición funcional de la comunidad herbácea depende del área basal establecida por los árboles.

La hipótesis 2.1 postuló que la invasión de árboles disminuye la disponibilidad de luz (y otros recursos) para la comunidad herbácea durante la estación de follaje expandido, reduciendo la productividad primaria herbácea estival y modificando la estacionalidad de la productividad aérea total hacia una mayor PPNA en invierno. Estos cambios se traducirían con el tiempo en cambios negativos en la productividad herbácea total y en la fertilidad del suelo. Esta hipótesis fue apoyada por los resultados del gradiente de invasión de acacia, pero se cumplió parcialmente en el gradiente de olmo. En el sitio acacia se observó una disminución gradual de la productividad estival a través del gradiente de invasión por la caída de la productividad de pastos perennes de verano. Además, en los ambientes intermedios de invasión, la productividad de pastos anuales (primaverales) fue mayor que en el pastizal (Figura 3.4). En cambio, en el gradiente de invasión de olmo, aunque la disponibilidad de luz en verano se redujo en todos los ambientes invadidos, la disminución de la productividad estival (por pastos de verano), y en consecuencia sobre la PPNA total herbácea, se observó solamente en los bosques de alta densidad, sin que mediara un cambio definido en la productividad primaveral. Por otro lado, la hipótesis 2.2 proponía que el efecto *per cápita* de los

árboles sobre la PPNA herbácea sería constante, independientemente de la densidad de árboles establecidos en el parche. Esta hipótesis no se cumplió en ambos sitios, dado que el efecto *per cápita* sobre la PPNA disminuyó drásticamente en los bosques respecto al registrado para los árboles aislados. Es decir que el efecto per-cápita sobre la productividad herbácea disminuyó al aumentar la densidad de árboles, probablemente debido al aumento de la competencia intraespecífica entre individuos de la especie invasora. En total, los resultados del capítulo 3 fueron consistentes con la idea de que la invasión reduce la PPNA herbácea y que la magnitud del impacto, independientemente de la leñosa invasora, depende del área basal acumulada por los árboles.

Acerca de los mecanismos por los cuales la invasión de árboles exóticos modificaría la estructura y funcionamiento del pastizal sucesional, se postuló en la hipótesis 3 que el reclutamiento de especies herbáceas en etapas tempranas de la invasión estaría limitado por la acumulación de broza, mientras que al avanzar la invasión la falta de luz y la disponibilidad de semillas serían los principales factores limitantes del reclutamiento. Esta hipótesis se cumplió solo parcialmente en ambos gradientes de invasión analizados. Si bien el reclutamiento de herbáceas se vio favorecido por la remoción de broza en estadíos tempranos de invasión de árboles, al avanzar la invasión el reclutamiento total disminuyó independientemente de la broza (Figuras 4.4 y 4.5). Este patrón sugiere fuertemente que la disminución de luz perjudicaría el establecimiento de la mayoría de las especies del pastizal. El comportamiento de *Lolium multiflorum*, una especie clave en estos sistemas sucesionales (Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2010), fue diferente según el sitio. En el sitio acacia su biomasa total (Figura 4.7) y su reclutamiento (Figura 4.6) se vio favorecido por los niveles naturales de broza en el suelo. En cambio, en el sitio Olmo el reclutamiento de esta especie estuvo limitado por la disponibilidad de semillas (Figura 4.9) y su biomasa por individuo fue perjudicada por la broza en el suelo (Figura 4.10), a lo largo de todo el gradiente de invasión. Al menos en el sitio acacia, la broza podría ser un mecanismo por el cual la invasión de acacia favorece diferencialmente a *Lolium* respecto al resto de las especies.

Por último, la hipótesis 4 postuló que el sombreado generado por el canopeo de árboles exóticos durante primavera – verano promueve el desplazamiento de pastos perennes estivales y favorece el reestablecimiento de especies anuales e invernales, típicas de etapas más tempranas de la sucesión, cuyo ciclo no se superpone tanto con el follaje del árbol (caducifolio). Esta hipótesis se cumplió parcialmente en el contexto del experimento de simulación de la sombra que produce el canopeo arbóreo y del trasplante recíproco de panes entre pastizal y bosque. La luz fue un modulador importante del acoplamiento de las especies invernales a la dinámica del follaje de árboles deciduos, pero, a diferencia de lo esperado, las especies perennes de verano no fueron desplazadas por el sombreado en el lapso de tiempo que duró el estudio (3 años). A partir de estos resultados, se infiere que la inercia del principal grupo funcional que compone a los pastizales sucesionales es mayor que la de los grupos funcionales invernales (más complementarios a los árboles). El patrón confirma que las diferencias observadas en la composición funcional de la comunidad herbácea serían por el efecto de la invasión de árboles mediada por la luz, pero que otros factores, como los efectos sobre el agua del suelo, serían importantes especialmente en el desplazamiento de los pastos perennes de verano.

6.2 MOTIVACIÓN INICIAL: INTEGRACIÓN DE LOS IMPACTOS Y MECANISMOS OPERANTES DURANTE EL PROCESO DE INVASIÓN DE ÁRBOLES

Pastizales de diversas regiones del planeta están siendo invadidos por especies leñosas exóticas y todavía se sabe poco acerca de sus impactos a largo plazo (Briggs *et al.* 2005; Bond 2008; Simberloff *et al.* 2009). La invasión de árboles representa una oportunidad para estudiar cómo una especie invasora modifica distintos niveles de organización del ecosistema invadido, lo cual ha sido escasamente estudiado (Parker *et al.* 1999; Mack 2003; Mitchell *et al.* 2007). En esta tesis se propuso un modelo hipotético por el cual los árboles inducen una cascada de efectos a través de modificar el ambiente (recursos y condiciones abióticas) percibido por la vegetación herbácea. Esos cambios ambientales afectarían en forma diferencial la demografía de las poblaciones, y así la composición y estructura de la comunidad herbácea. A su vez, estos cambios en la comunidad repercutirían sobre la productividad primaria neta del estrato herbáceo y finalmente sobre atributos del ecosistema como la acumulación de carbono en el suelo (ver Figura 1.1). Los estudios realizados permiten concluir que efectivamente la invasión de árboles genera una cascada de efectos sobre los pastizales invadidos, que involucra distintos niveles de organización biológica creciente a medida que avanza la invasión. El establecimiento de árboles pequeños aislados no tuvo consecuencias sobre la comunidad, exceptuando la zona vecina al tronco (<50 cm) en ambos gradientes. Los árboles medianos y grandes (ver Cuadro 2.1) modificaron variables demográficas de la especie *Lolium multiflorum* e impactaron diferentes aspectos de la estructura de la comunidad herbácea y su productividad primaria neta. Los efectos anteriores se mantuvieron o aumentaron con la formación de bosques de baja y mediana densidad. Finalmente en las etapas más avanzadas de la invasión se impactaron aspectos de la fertilidad del suelo. El grado de modificación del sistema invadido dependió de la especie invasora, dado que en general los efectos de *Gleditsia* fueron más drásticos que los de *Ulmus* (Figura 3.5). De todos modos, en esta tesis se cumplió para dos especies analizadas, la predicción de que especies invasoras que representen un alto grado de novedad funcional respecto a la comunidad residente generarán un profundo impacto sobre el ecosistema invadido, por poseer caracteres no presentes hasta el momento (Levine *et al.* 2003; Mack 2003; Díaz *et al.* 2007). Además, este trabajo sugiere que la cantidad de niveles de organización modificados en el ecosistema invadido aumentan con el grado de invasión (Parker *et al.* 1999; Strayer *et al.* 2006).

Esta tesis abarcó relaciones poco estudiadas en general, analizando por ejemplo cómo las respuestas específicas a nivel de especie producen la morfología (fisonomía) y comportamiento (función) del ecosistema (Roberts 1987; Thompson *et al.* 2001). Aquí se observó que entre la flora de las comunidades invadidas, en ambos pastizales estudiados hubo una especie (*Lolium multiflorum*) que jugó un papel central en la respuesta de la comunidad herbácea a la invasión de árboles. En ambos sitios la cobertura y biomasa de esta especie se correlacionó positivamente con el avance de la invasión de árboles (Figuras 2.2 y 2.6, Cuadro 3.2). También se observó un mayor reclutamiento de individuos de *Lolium* en los ambientes invadidos (Figuras 4.6 y 4.9). Estas respuestas de *L. multiflorum* fueron claves en los cambios inducidos por la invasión en la dinámica de la comunidad herbácea y su productividad. El principal mecanismo que habría inducido esta respuesta diferencial de *Lolium* a la invasión de árboles sería la partición temporal en el uso del recurso luz que naturalmente ocurre entre esta especie y los árboles deciduos (dada por complementariedad de nichos). Los árboles exóticos modifican el ambiente físico que percibe la vegetación herbácea (por

ejemplo la disponibilidad de luz) y eso actúa como filtro sobre el pool local de especies (herbáceas) permitiendo o inhibiendo su coexistencia con los árboles. En este sentido, la introducción de estas leñosas implica un cambio en las reglas de ensamble de la comunidad sucesional.

Los mecanismos por los cuales se generan los patrones anteriores podrían cambiar a lo largo del proceso de invasión de árboles. Inicialmente, en esta tesis se propuso que los árboles modificarían la comunidad herbácea a través de diferentes mecanismos cuya importancia relativa cambiaría a lo largo del gradiente de invasión. Esos mecanismos involucrarían la competencia por luz, la modulación del rol de la broza sobre el reclutamiento y la disponibilidad de propágulos (Figura 4.1). En estados tempranos e intermedios de invasión de árboles, la competencia por luz desplazaría competitivamente en primer lugar a las especies herbáceas perennes de verano (cuyos nichos temporales se solapan con el de los árboles) y luego por el mismo mecanismo se verían afectadas las especies perennes de invierno. En estados tempranos e intermedios de invasión la broza en el suelo también jugaría un rol secundario en limitar el reclutamiento de las especies herbáceas. En el caso de árboles cuyo canopeo es denso (como el Olmo), la competencia por luz además podría limitar la viabilidad de las semillas producidas de especies anuales de invierno, como *L. multiflorum*, dada la limitación por semillas observada en este sitio. En cambio, la interacción de los árboles de *Gleditsia* y *L. multiflorum* (principal especie anual de invierno) en estados intermedios de invasión se habría centrado en su relativa complementariedad de nichos y en un rol positivo de la broza en el suelo para esta especie. En esta tesis se analizó cuales podrían ser los controles que hacen que en los bosques más densos de acacia (correspondientes a su estadio final de invasión) no crezca ninguna especie herbácea, lo cual es general a este estadio en la Región Pampeana (observación personal). Se vio que en dichos parches el reclutamiento de todas las especies herbáceas fue casi nulo (Figura 4.4), incluyendo *Lolium multiflorum* (Figura 4.6), que tuvo buen desempeño individual en estos sitios pero muy bajo número de individuos. Además, se comprobó que la disponibilidad de semillas no es la principal limitante, al menos para *Lolium*. Considerando estos resultados y la capa de biomasa extremadamente delgada y broza presente en este nivel de invasión (Figuras 2.4 C y 4.2 respectivamente), es factible que el principal limitante al reclutamiento de especies herbáceas invernales sea el estrés abiótico por heladas o falta de agua, y en segundo lugar la disponibilidad de propágulos, dado el colapso de la comunidad herbácea. Se puede concluir entonces que en los pastizales sucesionales analizados la competencia por interferencia (a través de la broza) es la principal limitante del reclutamiento de herbáceas, y que la invasión de árboles modifica este control dado el impacto sobre las especies perennes. En ambientes invadidos por árboles la competencia por recursos sería el principal limitante del reclutamiento herbáceo, beneficiando a especies anuales de invierno cuyos nichos fenológicos son complementarios al de los árboles. En estadios finales de invasión de acacia (área basal > 100 m²/ha), se propone que el principal control estaría dado por el estrés abiótico por heladas o sequía.

Respecto a los mecanismos que controlarían los efectos sobre el suelo, es factible que los impactos de las especies invasoras sobre las propiedades del ecosistema observados en esta tesis hayan ocurrido a través de los efectos en la estructura de la vegetación (Levine *et al.* 2003). En el caso de la invasión de *Gleditsia*, se observó una disminución de la materia orgánica superficial del suelo en los estadios finales de invasión, donde se produjo el colapso de la comunidad herbácea con niveles de PPNA herbácea hasta un 90% menor que en los pastizales adyacentes. Es muy plausible que la falta de biomasa herbácea limite la materia orgánica del suelo superficial por la

reducción drástica del aporte de carbono lábil presente en la broza aérea y subterránea herbácea (Archer *et al.* 1988). De esta forma, la vía de acción de los árboles de acacia sobre la fertilidad del suelo sería principalmente indirecta, a través de los efectos sobre la comunidad herbácea (ver cascada de efectos en Figura 1.1). En cambio, en la invasión de *Ulmus*, el impacto sobre el suelo se observó en una alcalinización en superficie, que tendría relación con un uso diferencial de cationes entre los árboles y las especies herbáceas (Amiotti *et al.* 2000; Guo *et al.* 2007). Si esto fuera así, la vía de acción de los árboles de Olmo sobre las propiedades del suelo podría ser principalmente por una vía directa relacionada con la fisiología del sistema radical (Figura 1.1 F). En conclusión, las distintas especies de leñosas exóticas pueden tener diferencias en los mecanismos operantes y efectos resultantes al invadir el mismo tipo de comunidad invadida.

6.3 IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN Y EL MANEJO DE LOS RECURSOS NATURALES

La invasión de árboles modifica distintos niveles de organización biológica en los ecosistemas pampeanos. Esta tesis alimenta la idea de que los árboles invasores actúan como ingenieros del ecosistema en la región pampeana, dado que, al igual que otras especies ingenieras, modifican el ambiente abiótico que percibe la comunidad residente (Gutiérrez & Jones 2006), modifican las reglas de ensamblado de la comunidad receptora (Eisenhauer *et al.* 2009) y por ende su composición y estructura (Badano & Cavieres 2006), modifican el funcionamiento del ecosistema invadido y por último las propiedades del ecosistema a largo plazo (Crooks 2002). En consecuencia, se puede afirmar que la invasión de árboles en la región pampeana genera Neo-Ecosistemas (Hobbs *et al.* 2006).

Esta visión tiene importantes implicancias para la conservación y el manejo de los recursos naturales brindados por ecosistemas sucesionales post-agrícolas y otros pastizales remanentes. Dado el drástico cambio que la comunidad y el ecosistema de los pastizales sucesionales estudiados han sufrido con la invasión de árboles, es posible que una vez alcanzados los estados más avanzados de invasión, la restauración del ecosistema sea muy costoso y probablemente inviable (Jackson & Hobbs 2009). Considerando que en muchas zonas de la región pampeana la invasión de árboles está avanzando a altas tasas, esta tesis sugiere que, de existir algún esfuerzo de restauración en lo que respecta a este problema, lo más conveniente sería destinar dicho esfuerzo a controlar la invasión en estados tempranos, dado que en estadios más avanzados las consecuencias serían en gran medida irreversibles.

Se han observado algunas asociaciones entre la invasión de árboles y otras especies exóticas, que tienen importantes implicancias para la conservación que vale la pena resaltar. En primer lugar, la asociación entre la invasión de árboles y *Lolium multiflorum* en los dos pastizales sucesionales analizados aquí muestra que este fenómeno modifica la composición de especies de la comunidad herbácea de forma tal que la revierte a un estado sucesional más temprano, representado por pastos anuales exóticos (Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2010). Este resultado no había sido observado hasta el momento y modifica la comprensión de las trayectorias sucesionales que se esperan a partir de la invasión de árboles en campos abandonados y otras sucesiones presentes en la región pampeana (Davis *et al.* 2001; Simberloff 2010). En segundo lugar, en el sitio acacia se observó una asociación positiva de la invasión de *Gleditsia triacanthos* con juveniles de *Ligustrum lucidum*, otra leñosa invasora que representa una amenaza adicional para los agro-ecosistemas pampeanos. El ligustro es

fuertemente invasor en todo el país (Ghersa *et al.* 2002; Aragon & Groom 2003), y una de las características más destacables es que es de función perenne, con lo cual es esperable que los bosques de ligustro tengan un marcado impacto sobre el ecosistema herbáceo. De esta forma, es factible que estemos presenciando el comienzo de un proceso de sucesión de árboles exóticos, por el cual *Gleditsia* sería una especie arbórea pionera, por ser capaz de invadir pastizales y poseer altas tasas de crecimiento, y facilitaría el establecimiento de ligustro, que actuaría como una especie más tardía en la sucesión de árboles con tasas de crecimiento más lentas y mayor tolerancia a la sombra (Aragon & Groom 2003).

Desde el punto de vista del manejo, los resultados de esta tesis sugieren al menos dos implicancias para destacar. La invasión de árboles impacta la productividad potencial de los pastizales invadidos, en forma creciente y gradual a mayores niveles de invasión arbórea. Si bien favorece en términos relativos la productividad primaveral, debe tenerse en cuenta que la productividad herbácea total disminuyó con la invasión de árboles en ambos pastizales estudiados. Esto es un resultado fundamental dado que buena parte de los pastizales remanentes pampeanos se utilizan para producción ganadera. Por otro lado, en esta tesis se vio que la invasión de árboles modifica la fertilidad del suelo. Según la especie del árbol invasor, el efecto se reflejó en disminuciones de la materia orgánica o en aumentos en el pH del suelo superficial debajo de bosques densos. En ambos casos sería recomendable analizar si estos efectos se mantienen a mayores profundidades del perfil del suelo, para así alcanzar un panorama más completo de las consecuencias de la invasión de árboles sobre los suelos pampeanos. Dado que la fertilidad pampeana tiene íntima relación con la historia de pedogénesis de sus suelos, y que esta se relaciona en gran medida con la histórica densa cobertura y alta productividad del estrato herbáceo (Bilenca & Miñarro 2004), es factible que tanto los cambios en la productividad herbácea como en las propiedades del suelo estén indicando que la invasión de árboles en la Región Pampeana va a modificar en forma permanente la típica fertilidad del suelo y por ende su aptitud para distintos usos.

Por último, cabe discutir que el avance de la invasión de árboles en el contexto del aumento de CO₂ atmosférico podría representar un mecanismo natural de secuestro de carbono, aunque en el balance total del ecosistema podría haber pérdidas de carbono debido a una menor acumulación en el suelo, tal como se observó en el capítulo 3 (Jackson *et al.* 2002). Un análisis global de las implicancias de la invasión de árboles en pastizales pampeanos debería analizar y tener en cuenta estas implicancias para evaluar el impacto sobre los servicios del ecosistema tanto local como globalmente, dado que podrían presentarse conflictos de intereses que sólo las cuantificaciones de los impactos sobre los servicios podrían resolver (de Wit *et al.* 2001).

La posibilidad de hacer una evaluación completa del problema de la invasión de árboles en la Región Pampeana se ve fuertemente limitado por la falta de estudios a nivel regional que cuantifiquen el área actual invadida por árboles exóticos, así como también por estudios que brinden proyecciones acerca de su tasa de expansión. Estudios que permitan conocer la extensión de este fenómeno y los ambientes a los cuáles se restringe, permitirían analizar los tipos de manejo asociados al establecimiento de árboles y bosques exóticos, aquellos que podrían favorecer su expansión y los que podrían controlarla. Un aspecto necesario a futuro es analizar la representatividad de los principales efectos de la invasión de árboles observados aquí. Los impactos sobre la productividad herbácea tendrían importantes implicancias a largo plazo que aún no se han evaluado, y fundamentalmente, los impactos de los estadíos más avanzados de

invasión sobre la fertilidad del suelo serían un indicio importante de la magnitud de los cambios que la invasión de árboles puede generar sobre los ecosistemas pampeanos.

6.4 RELEVANCIA PARA EL ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LAS INVASIONES BIOLÓGICAS Y EL CAMBIO GLOBAL

6.3.1 Contribuciones para un modelo general del impacto de una especie invasora

Algunos aspectos de esta tesis constituyen un aporte directo hacia el modelo propuesto por Parker *et al.* (1999), que permitiría cuantificar el impacto total (I) de una especie invasora mediante la siguiente fórmula:

$$I = R \times A \times E$$

donde R representa el rango geográfico o área ocupada por la especie, A es la abundancia promedio por unidad de área y E es el efecto *per cápita* medido por individuo o por unidad de biomasa. Dicha fórmula ha sido muy citada desde su publicación, dado que es de gran utilidad conceptual para comprender los factores generales que controlarían el impacto de una invasora (Richardson & van Wilgen 2004; Lockwood *et al.* 2007), pero muy pocos estudios han analizado la naturaleza de sus componentes y la interacción entre ellos (Parker *et al.* 1999; Byers *et al.* 2002). En esta tesis se observó sobre diversos niveles de organización que un individuo aislado de una especie invasora puede tener un efecto sobre la comunidad invadida (capítulos 2, 3 y 4), dando sentido entonces al efecto *per cápita* (E) de la ecuación de Parker *et al.* (1999). Además se observó que dicho efecto puede aumentar con el estado ontogénico o tamaño del individuo (capítulo 2), tal como sugirió Strayer *et al.* (2006). En consecuencia, para avanzar en la elaboración de un índice de impacto general para una especie invasora, la cuantificación del factor E debería contemplar cómo varía el efecto *per cápita* con el tamaño del individuo. Por otro lado, en el capítulo 3 se analizó que el efecto *per cápita* E depende de manera no lineal de la abundancia local A (Figura 3.5 B, C). Este aporte es de suma importancia para el avance en la comprensión de los impactos de las especies invasoras, ya que este índice de impacto permitiría comparar el impacto de diferentes invasoras entre sí o el impacto de una misma invasora en diferentes localidades (Parker *et al.* 1999; Ehrenfeld 2003; Strayer *et al.* 2006; Throop & Archer 2007). Mediante el desarrollo de índices cuantitativos de este tipo es más factible distinguir a aquellas especies invasoras más perjudiciales para los servicios del ecosistema y así dirigir los escasos esfuerzos de conservación y manejo hacia esas especies (Byers *et al.* 2002).

6.3.2 Rol de las especies invasoras frente al impacto del cambio climático sobre los ecosistemas

Los impactos del cambio climático sobre los ecosistemas suelen ser subestimados. Sin embargo, diversas predicciones se han desarrollado sobre el impacto del cambio climático sobre las comunidades y ecosistemas, y vale la pena analizar en el contexto esta tesis a algunas de ellas (Jones *et al.* 1998; Cramer *et al.* 2001). Por ejemplo, se ha propuesto reiteradamente que el aumento de CO₂ en la atmósfera favorecería a las plantas C₃ frente a las C₄ (Mooney *et al.* 1991; Bond 2008). En tiempos geológicos pasados (Mioceno tardío), disminuciones en la concentración atmosférica de CO₂ habrían generado el patrón contrario, favoreciendo la expansión de especies C₄ (Cerling *et al.* 1993). El caso de estudio de esta tesis, la invasión de árboles (C₃) en pastizales

(dominados por especies C4), es en si mismo un fenómeno que se condice con esta predicción (Archer *et al.* 1995; Bond & Midgley 2000; Polley *et al.* 2002) y ha tenido sustento experimental, mostrando que a mayores concentraciones de CO₂ aumenta considerablemente la biomasa leñosa (Morgan *et al.* 2007). Los resultados de esta tesis sugieren, además, que los efectos que la invasión de árboles genera en la comunidad herbácea coinciden con la dirección predicha por el impacto del cambio climático en los ecosistemas, dado que las especies perennes de verano (C4) son reemplazadas por especies anuales de invierno (C3) a medida que avanza la invasión de árboles (capítulos 2 y 3). De esta forma no sólo la invasión en si misma, sino también sus consecuencias, coinciden con lo predicho para los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas, siendo exóticos los grupos beneficiados estudiados en esta tesis (árboles exóticos y *Lolium multiflorum*).

Cabe resaltar que este no es la única predicción por la cual las especies invasoras forman parte de patrones esperados bajo el cambio climático global. Se ha analizado que la mayoría de los factores de cambio global podrían beneficiar a las invasiones biológicas (Dukes & Mooney 1999), generando entonces una interacción entre los factores de cambio global (Sala *et al.* 2000). Sería muy interesante analizar si, en general, las especies invasoras constituyen uno de los principales mecanismos por los cuales el cambio climático (y el cambio global en general) está impactando sobre los ecosistemas.

Por último, frecuentemente se discute si las especies invasoras son ‘conductoras’ (o *drivers*) o ‘pasajeras’ (*passengers*) de la pérdida de diversidad y otros impactos en los ecosistemas (Gurevitch & Padilla 2004; MacDougall & Turkington 2005). Las especies que actuarían como conductoras serían aquellas especies exóticas que poseen características que las benefician en la interacción con las otras especies de la comunidad (ej: mayor habilidad competitiva), con lo cual excluyen a las especies nativas y pasan a modular la estructura de las comunidades. En cambio, el modelo que caracteriza a las invasoras como pasajeras propone que la dominancia de las exóticas sería la consecuencia indirecta de la modificación y degradación del hábitat que lleva a la pérdida de especies nativas (Didham *et al.* 2005; MacDougall & Turkington 2005). Un punto de vista más general considera a ambos modelos como casos extremos de un gradiente a lo largo del cual varía la importancia relativa de los mecanismos involucrados según el caso considerado (Didham *et al.* 2005). Recientemente Simberloff (2010) ha propuesto que, en ambientes sucesionales, aquellas especies invasoras que se vuelven parte de la sucesión de la misma forma que lo harían las especies nativas corresponderían a la categoría de pasajeras, mientras que las que generan grandes cambios y cambian radicalmente la comunidad actuarían como conductoras. Los árboles invasores que fueron foco de estudio en esta tesis se corresponderían perfectamente con la categoría de especies conductoras (*drivers*) según ambas definiciones propuestas hasta el momento. Sin embargo, dada la concordancia del comportamiento de muchas especies invasoras con las predicciones del impacto del cambio climático sobre las comunidades, es posible que la distinción entre especies conductoras y pasajeras dependa de la escala de análisis. Procesos de escala global determinan la redistribución de especies en todo el planeta, dado que los disturbios y la actividad antrópica beneficiarían a las exóticas y restringen el rango de las nativas, incluyendo al cambio climático, el uso de la tierra y la fragmentación del hábitat (Sala *et al.* 2000). Por otro lado, la invasión de especies impacta procesos locales de ensamble de las comunidades y coexistencia de especies, luego de que las restricciones globales ya han actuado, y en consecuencia afectan la organización del ecosistema (Mitchell *et al.* 2006). Por ende, es posible que las especies invasoras estén actuando como pasajeras

en procesos de escala global, pero conductoras en procesos de escala local. Futuros estudios podrían evaluar la aplicabilidad de esta idea, que desde mi punto de vista puede aumentar nuestra comprensión del cambio global actual y enriquecer la ecología en general.

APÉNDICE

Cuadro 7.1. Especies herbáceas presentes en el sitio invadido por acacia negra o *Gleditsia triacanthos* y/o en el sitio invadido por olmo siberiano o *Ulmus pumila*. Las formas de vida consideradas fueron monocotiledóneas (monoc.), que incluyeron a las gramíneas y gramínoideas; ó dicotiledóneas (dicot.) incluyendo a todas las hierbas. El ciclo de vida se consideró anual o perenne, incluyendo dentro de la categoría de anuales a aquellas especies que pueden ser anuales o bianuales, como *Conium maculatum*. La estacionalidad se categorizó en estival o invernal, incluyendo dentro de las primeras a aquellas especies de crecimiento primavero-estival y cuya floración ocurre en el mismo período. En la categoría invernal se incluyeron aquellas especies de crecimiento invierno-primaveral y cuya floración ocurre en éste período. El origen se refiere a exótica ó nativa respecto a la Región Pampeana (Cabrera 1976). Las últimas dos columnas se refieren a la presencia (√) ó ausencia de la especie en los sitios Acacia u Olmo, respectivamente.

Especie	Forma de vida	Ciclo de vida	Estacionalidad	Origen	Sitio Acacia	Sitio Olmo
<i>Ambrosia tenuifolia</i>	dicot.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Ammi viznaga</i>	dicot.	anual	invernal	exótica	√	
<i>Anagallis arvensis</i>	dicot.	anual	invernal	exótica		
<i>Araujia sp.</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa	√	√
<i>Baccharis pingraea</i>	dicot.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Bidens subalternans</i>	dicot.	anual	estival	nativa	√	√
<i>Bothriochloa laguroides</i>	monoc.	perenne	estival	nativa		√
<i>Bowlesia incana</i>	dicot.	anual	invernal	nativa	√	
<i>Bromus unioloides</i>	monoc.	perenne	invernal	nativa	√	√
<i>Carduus acanthoides</i>	dicot.	anual	invernal	exótica	√	√
<i>Carex bonariensis</i>	monoc.	perenne	invernal	nativa	√	
<i>Cirsium vulgare</i>	dicot.	anual	invernal	exótica	√	√
<i>Conium maculatum</i>	dicot.	anual	invernal	exótica	√	√
<i>Conyza blakeii</i>	dicot.	anual	estival	nativa	√	√
<i>Cynodon dactylon</i>	monoc.	perenne	estival	exótica	√	√
<i>Cyperus sp</i>	monoc.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Dactylis glomerata</i>	monoc.	perenne	estival	exótica	√	√
<i>Deyeuxia viridiflavescens</i>	monoc.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Eryngium eburneum+horridum</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Festuca arundinacea</i>	monoc.	perenne	invernal	exótica	√	√
<i>Geranium dissectum</i>	dicot.	anual	invernal	nativa	√	√
<i>Hirschfeldia incana</i>	dicot.	anual	invernal	exótica	√	√
<i>Juncus sp.</i>	monoc.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Lactuca serriola</i>	dicot.	anual	invernal	exótica	√	
<i>Leersia hexandra</i>	monoc.	perenne	estival	nativa		√
<i>Lolium multiflorum</i>	monoc.	anual	invernal	exótica	√	√
<i>Nothoscordum inodorum</i>	monoc.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Oxalis sp</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Oxypetalum solanoides</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Paspalidium paludivagum</i>	monoc.	perenne	estival	nativa	√	
<i>Paspalum distichum</i>	monoc.	perenne	estival	nativa		√
<i>Phyla canescens</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Physalis viscosa</i>	dicot.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Plantago tomentosa</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa	√	√
<i>Setaria geniculata</i>	monoc.	perenne	estival	nativa	√	√
<i>Sida rhombifolia</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Solanum pilcomayense</i>	dicot.	anual	estival	nativa	√	√
<i>Solidago chilensis</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa		√
<i>Sonchus oleraceus</i>	dicot.	anual	invernal	exótica		√
<i>Sorghum halepense</i>	monoc.	perenne	estival	exótica	√	√

<i>Stipa neesiana</i>	monoc.	perenne	invernal	nativa	√	√
<i>Taraxacum officinale</i>	dicot.	perenne	invernal	exótica		√
<i>Verbena gracilescens</i>	dicot.	perenne	invernal	nativa	√	√

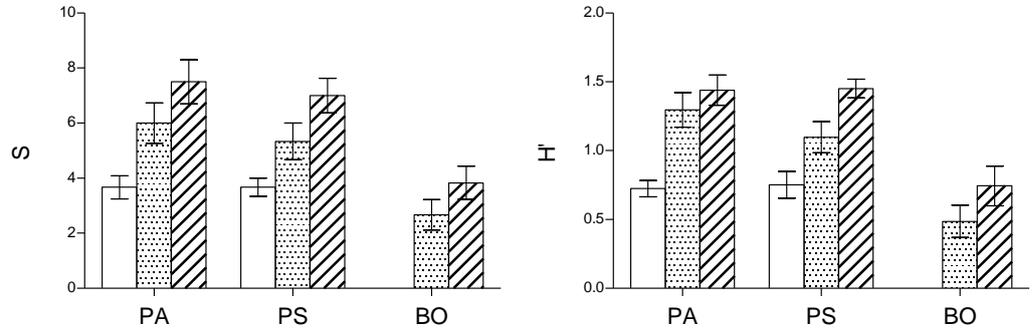
Cuadro 7.2. Tablas de los ANVA realizados para las variables de la vegetación. El factor ambiente tuvo los niveles PA, PS y BO, y el factor manipulación tuvo los niveles *is*, *c*, *T*. El nivel *T* consistió en los panes transplantados dentro del mismo ambiente (p-PA, bo-BO, p-PS). El nivel *is* es un control del corte de la vegetación inicial, y el nivel *c* es un control total de la manipulación y el corte (ver Esquema 5.1). Referencias: Los valores representan los *F*; *** indica $p < 0.001$, ** indica $p < 0.01$, * $p < 0.05$ y # indica $p < 0.10$. S= riqueza; H'=diversidad; p= proporción de toques, como índice de cobertura; Cyp= Ciperáceas, M= monocotiledóneas, I= invernales, E= estivales, D= dicotiledóneas; *Hi* = *Hirschfeldia incana*; *Ca*= *Cardus acanthoides*.

Modelo	<i>g.l.</i>	S	H'	pCyp	pMI	pME	pDI	pDE	<i>Hi</i>	<i>Ca</i>
<i>Noviembre de 2007</i>										
Ambiente	2	20.5***	31.6***	3.18#	14.2***	3.31#	1.69	5.96**	0.38	1.51
Manipulación	2	34.6***	43.7***	2.91	13.35**	10.52***	7.13**	1.04	4.02*	5.74**
Ambiente x Manip.	3	0.3	0.85	1.52	0.35	1.17	0.36	0.6	0.71	0.12
<i>Marzo de 2008</i>										
Ambiente	2	2.64	7.31**	6.09**	9.01**	23.63***	1.73	2.73	0.66	1.73
Manipulación	2	8.90**	8.96**	0.46	3.79*	1.23	21.7***	0.89	5.8**	12.2***
Ambiente x Manip.	3	0.68	0.92	0.14	0.99	1.17	0.92	3.17*	1.00	1.55
<i>Diciembre de 2008</i>										
Ambiente	2	1.94	4.01*	0.69	16.8***	26.01***	1.71	0.24	0.88	2.78
Manipulación	2	1.89	1.7	1.35	4.06*	0.35	5.31*	0.28	2.09	3.21
Ambiente x Manip.	4	0.19	0.59	1.06	0.63	0.16	0.4	0.48	1.06	0.03

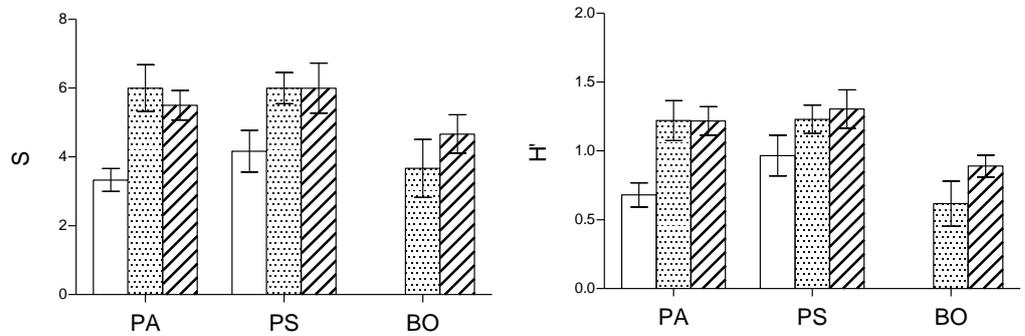
Riqueza específica

Diversidad

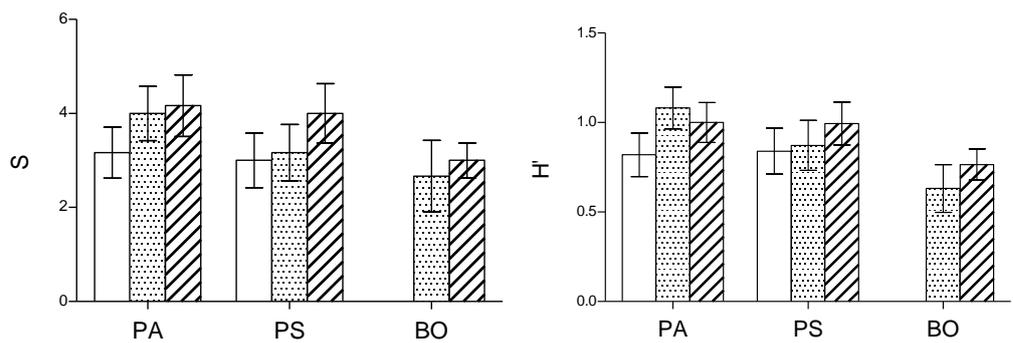
Noviembre de 2007



Marzo de 2008



Diciembre de 2008



□ Intacto (c)

▤ Cortado (is)

▨ Transplantado en el lugar (T)

Figura 7.1. Evaluación del efecto causado por el disturbio durante la instalación del experimento, evaluado en las fechas de Noviembre de 2007, Marzo y Diciembre de 2008, sobre la riqueza y diversidad de especies en los ambientes de pastizal (PA), bosque (BO) y pastizal sombreado (PS). Las barras representan el promedio \pm error estándar (n=6).

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez M.E. & Cushman J.H. (2002) Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. *Ecological Applications*, 12, 1434-1444
- Amiotti N.M., Zalba P., Sanchez L.F. & Peinemann N. (2000) The impact of single trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology*, 81, 3283-3290
- Anand M. & Orlóci L. (2000) On hierarchical partitioning of an ecological complexity function. *Ecological Modelling*, 132, 54-62
- Aragon R. & Groom M. (2003) Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitat types. *Revista de biología tropical*, 51, 59-70
- Archer S. (1989) Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *The American Naturalist*, 134, 545-561
- Archer S. (1990) Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of Biogeography*, 17, 453 - 462
- Archer S. (1995) Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, 2, 83-99
- Archer S., Scifres C. & Bassham C.R. (1988) Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*, 58, 111 - 127
- Archer S., Schimel D.S. & Holland E.A. (1995) Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29, 91-99
- Badano E.I. & Cavieres L.A. (2006) Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Diversity and Distributions*, 12, 388-396

- Belsky A.J. (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients and tree-grass competition. *Ecology*, 75, 922-932
- Bilenca D. & Miñarro F. (2004) *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Biondini M.E., Bonham C.D. & Redente E.F. (1985) Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio*, 60, 25-36
- Bond W.J. (2008) What Limits Trees in C₄ Grasslands and Savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 641-659
- Bond W.J. & Midgley G.F. (2000) A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology*, 6, 865-869
- Breashears D.D., Nyhan J.W., Heil C.E. & B. P W. (1998) Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Science*, 159, 1010-1017
- Breshears D.D. (2006) The grassland–forest continuum: trends in ecosystem properties for woody plant mosaics? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 96-104
- Briggs J.M., Hoch G.A. & Johnson L.C. (2002) Assessing the rate, mechanisms, and consequences of the conversion of tallgrass prairie to *Juniperus virginiana* forest. *Ecosystems*, 5, 578-586
- Briggs J.M., Knapp A.K., Blair J.M., Heisler J.L., Hoch G.A., Lett M.S. & McCarron J.K. (2005) An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience*, 55, 243-254
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B. & Michalet R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18-34
- Brown J.R. & Archer S. (1990) Water relations of a perennial grass and seedling vs adult woody plants in a subtropical savanna, Texas. *Oikos*, 57, 366-374
- Bruno J., Stachowicz J. & Bertness M.D. (2002) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trend. Ecol. Evolut.*, 18, 119-125
- Burton P.J. & Bazzaz F.A. (1991) Tree seedling emergence on interactive temperature and moisture gradients and in patches of old-field vegetation. *American Journal of Botany*, 78, 131-149
- Byers J.E., Reichard S., Randall J.M., Parker I.M., Smith C.S., Lonsdale W.M., Atkinson I.A.E., Seastedt T.R., Williamson M., Chornesky E. & Hayes D. (2002) Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology*, 16, 630-640

- Cabrera A.L. (1976) Regiones Fitogeograficas Argentinas. In: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardineria*, pp. 1-85. Editorial ACME, Buenos Aires
- Callaway R.M. (2007) *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer Netherlands.
- Callaway R.M. & Aschehoug E.T. (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521-522
- Callaway R.M., Nadkarni N.M. & Mahall B.E. (1991) Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in Central California. *Ecology*, 72, 1484-1499.
- Callaway R.M., Thelen G.C., Rodriguez A. & Holben W.E. (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427, 731-733
- Carson W.P. & Peterson C.J. (1990) The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia*, 85, 8-13
- Cerling T.E., Wang Y. & Quade J. (1993) Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, 361, 344-345
- Clavijo M.d.P., Nordenstahl M., Gundel P.E. & Jobbágy E.G. (2005) Poplar Afforestation Effects on Grassland Structure and Composition in the Flooding Pampas *Rangeland Ecology & Management*, 58, 474-479
- Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A. & Young-Molling C. (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7, 357-373
- Crawley M.J. (2005) Learning from the Aliens. *Science* 310, 623-624
- Crooks J.A. (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97, 153-166
- Chaneton E.J. (2005) Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. In: *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León*. (eds. Oesterheld M, Aguiar MR, Ghera CM & Paruelo JM), pp. 19-42 Editorial Facultad de Agronomía., Buenos Aires
- Chaneton E.J. & Facelli J.M. (1991) Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, 93, 143-155
- Chaneton E.J., Mazía C.N., Machera M., Uchitel A. & Ghera C.M. (2004) Establishment of honey locust (*Gleditsia triacanthos*) in burned pampean grasslands. *Weed Technology*, 18, 1325-1329.
- Chaneton E.J., Omacini M., Trebino H.J. & Leon R.J.C. (2001) Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales Acad. Nac. de Cs. Ex. Fis y Nat*, 53, 121-140

- Chapin F.S., Matson P.A. & Mooney H.A. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer.
- Chapin III F.S. (1993) Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: *Scaling physiological processes. Leaf to Globe*. (eds. Ehleringer y JR & Field CB). Academic Press.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 31, 343-366
- D'Angela E., León R.J.C. & Facelli J.M. (1986) Pioneer stages in a secondary succession of a pampean subhumid grassland. *Flora*, 178, 261-270
- D'Antonio C.M. & Hobbie S. (2005) Plant species effects on ecosystem processes: insights from invasive species. In: *Insights from invasive species*. (eds. Sax D, Stackowich J & Gaines. S). Sinauer, Sunderland, MA.
- D'Antonio C.M. & Meyerson L.A. (2002) Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. *Restoration Ecology*, 10, 703-713
- Daehler C.C. (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34, 183-211
- Darwin C. (1839) *The Voyage of the Beagle*. Hayes Barton Press.
- Davis M.A., Grime P. & Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528-534
- Davis M.A. & Thompson K. (2000) Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: A proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 226-230
- Davis M.A., Thompson K. & Grime J.P. (2001) Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity & Distributions*, 7, 97-102
- de Wit M.P.N., Crookes D.J.N. & van Wilgen B.W.N. (2001) Conflicts of interest in environmental management: estimating the costs and benefits of a tree invasion. *Biological Invasions*, 3, 167-178
- Denslow J.S. & Hughes F. (2004) Exotic plants as ecosystem dominants. *Weed Technology* 18, 1283-1287
- Diaz S. & Cabido M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem process. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16, 646-655
- Díaz S., Lavorel S., Chapin F.S., Tecco P.A., Gurvich D.E. & Grigulis K. (2007) Functional Diversity — at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. In: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, pp. 81-91
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M. & Gemmill N.J. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20, 470-474

- Digby P.G.N. & Kempton R.A. (1987) *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall, London.
- Dukes J.S. & Mooney H.A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 135-139
- Ehrenfeld J.G. (2003) Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, 503-523
- Ehrenfeld J.G. & Scott N. (2001) Invasive species and the soil: effects on organism and ecosystem processes. *Ecological Applications*, 11, 1259-1260
- Eisenhauer N., Straube D., Johnson E., Parkinson D. & Scheu S. (2009) Exotic ecosystem engineers change the emergence of plants from the seed bank of a deciduous forest. *Ecosystems*, 12, 1008-1016
- Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. The university of Chicago press, Chicago and London.
- Ellis E.C. & Ramankutty N. (2008) Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 439-447
- Facelli J.M. & León R.J.C. (1986) El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa. Un enfoque experimental. *Phytoecoenología*, 14, 263 - 274
- Facelli J.M., Montero C.M. & Leon R.J.C. (1988) Effect of different disturbance regimen on seminatural grasslands from the subhumid pampa. *Flora*, 180, 241-249
- Facelli J.M. & Pickett S.T.A. (1991) Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, 72, 1024-1031
- Fayolle A., Violle C. & Navas M.-L. (2009) Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings. *Oecologia*, 159, 817-825
- Ferreras A.E., Torres C. & Galetto L. (2008) Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments*, 72, 1573-1580
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A.I., Prentice C., Ramankutty N. & Snyder P.K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science*, 309, 570-574
- Foster B.L. & Gross K.L. (1998) Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 79, 2593-2602
- Gamfeldt L., Hillebrand H. & Jonsson P.R. (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89, 1223-1231
- Ghersa C.M., de la Fuente E., Suarez S. & Leon R.J.C. (2002) Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agric. Ecosyst. & Environ*, 88, 271-278

- Ghersa C.M. & León R.J.C. (1999) Successional changes in agroecosystems of the Rolling Pampa. In: *Ecosystems of the World 16* (ed. Walker L). Elsevier, Amsterdam
- Ghersa C.M. & León R.J.C. (2002) Ecología del Paisaje Pampeano: consideraciones para su manejo y conservación. In: *Ecología de pastizales*, pp. 471-553
- Ghersa C.M. & Martínez-Ghersa M.A. (1991) A field method for predicting yield losses in maize cused by Johnsongrass (*Sorghum halepense*). *Weed Technology*, 5, 279-285
- Greig-Smith P. (1983) *Quantitative plant ecology*. Blackwell, Oxford.
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910
- Guo L., Wang M. & Gifford. R. (2007) The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to a pine plantation. *Plant and Soil*, 299, 251-262
- Guo Q. & Brown J.H. (1997) Interactions between winter and summer annuals in the Chihuahuan Desert. *Oecologia*, 111, 123-128
- Gurevitch J. & Padilla D.K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19, 470-474
- Gurvich D.E., Tecco P. & Diaz S. (2005) Plant invasions in undisturbed ecosystems: The triggering attribute approach. *Journal of Vegetation Science*, 16, 723-728
- Gutiérrez J.L. & Jones C.G. (2006) Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience*, 56, 227-236
- Hannah L., Carr J.L. & Lankerani A. (1995) Human disturbance and natural habitat: a biome analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4, 128-155
- Hedges L.V., Gurevitch J. & Curtis P.S. (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80, 1150-1156
- Heisler J.L. & Knapp A.K. (2008) Temporal coherence of aboveground net primary productivity in mesic grasslands. *Ecography*, 31, 408-416
- Hester A.J., Miles J. & Gimingham C.H. (1991) Succession from heather moorland to birch woodland. I. Experimental alteration of specific environmental conditions in the field. *Journal of Ecology* 79, 303-315
- Hibbard K.A., Schimel D.S., Archer S., Ojima D.S. & Parton W.J. (2003) Grassland to woodland transitions: integrating changes in landscape structure and biogeochemistry. *Ecological Applications*, 13, 911-926
- Hierro J.L. & Callaway R.M. (2003) Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256, 29-39
- Hobbs R.J., Arico S., Aronson J., Baron J.S., Bridgewater P., Cramer V.A., Epstein P.R., Ewel J.J., Klink C.A., Lugo A.E., Norton D., Ojima D.S., Richardson D.M., Sanderson E.W., Valladares F., Vilà M., Zamora R. & Zobel M. (2006) Novel

ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecol. Biogeogr.*, 15, 1-7

- Holmes P.M. & Cowling R.M. (1997) Diversity, composition and guild structure relationships between soil-stored seed banks and mature vegetation in alien plant-invaded South African fynbos shrublands. *Plant Ecology*, 133, 107-122
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78, 1966-1975
- Hudson W.H. (1918) *Far away and long ago-a childhood in Argentina*. Eland (Reprinted 1982) London.
- Iason G.R. & Hester A.J. (1993) The response of heather (*Calluna vulgaris*) to shade and nutrients - predictions of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Journal of Ecology* 81, 75-80
- InfoStat (2008) InfoStat. In: *FCA* (ed. InfoStat G), Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Jackson R.B., Banner J.L., Jobbágy E.G., Pockman W.T. & Walls D.H. (2002) Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418, 623-626
- Jackson R.B., Jobbágy E.G., Avissar R., Baidya Roy S., Barrett D., Cook C.W., Farley K.A., Le Maitre D., McCarl B.A. & Murray B.C. (2005) Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science*, 310, 1944-1947
- Jackson S.T. & Hobbs R.J. (2009) Ecological restoration in the light of ecological history. *Science*, 325, 567-569
- Jacobo E.J., Rodríguez A.M., Bartoloni N. & Deregibus V.A. (2006) Rotational grazing effects on rangeland vegetation at a farm scale. *Rangeland Ecology & Management*, 59, 249-257
- Jobbágy E.G. & Jackson R.B. (2004) The uplift of soil nutrients by plants: biogeochemical consequences across scales. *Ecology*, 85, 2380-2389
- Jobbágy E.G. & Jackson R.B. (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 423-436
- Jobbágy E.G. & Jackson R.B. (2003) Patterns and mechanisms of soil acidification in the conversion of grasslands to forests. *Biogeochemistry*, 64, 205-229
- Jobbágy E.G. & Jackson R.B. (2004) Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biology*, 10, 1299-1312
- Jobbágy E.G. & Sala O.E. (2000) Controls of grass and shrub aboveground production in the patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10, 541-549
- Jobbágy E.G., Vasallo M., Farley K.A., Piñeiro G., Garbulsky M.F., Noretto M.D., Jackson R.B. & Paruelo J.M. (2006) Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, 2, 109 -124
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386

- Jones T.H., Thompson L.J., Lawton J.H., Bezemer T.M., Bardgett R.D., Blackburn T.M., Bruce K.D., Cannon P.F., Hall G.S., Hartley S.E., Howson G., Jones C.G., Kampichler C., Kandeler E. & Ritchie D.A. (1998) Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 280, 441-443
- Kendel N.C., Derksen D.A., Thomas A.G. & Watson P.R. (2002) Review: Multivariate analysis in weed science research. *Weed Science*, 50, 281-292
- Kenkel N.C. & Orloci L. (1986) Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67, 919-928
- Kennedy P. & Sousa W. (2006) Forest encroachment into a Californian grassland: examining the simultaneous effects of facilitation and competition on tree seedling recruitment. *Oecologia*, 148, 464-474
- King W.M. & Wilson B.J. (2006) Differentiation between native and exotic plant species in a dry grassland: realized responses to perturbation and comparison with fundamental responses. *Austral Ecology*, 31, 984-995
- Kuehl R.O. (2000) *Design of experiments statistical principles of research design and analysis*. Pacific grove, Duxbury.
- León R., Rusch G. & Oesterheld M. (1984) Los pastizales pampeanos, impacto agropecuario. *Phytocoenologia*, 12, 201-218
- Levine J.M. (2000) Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern *Science*, 288, 852 - 854
- Levine J.M., Adler P.B. & Yelenik S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7
- Levine J.M., Vilá M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K. & Lavorel S. (2003) Mechanisms underlying the exotic plant invasions. *Proc. Royal Society Lond.*, 270, 775-781
- Liao C., Peng R., Luo Y., Zhou X., Wu X., Fang C., Chen J. & Li B. (2008) Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist*, 177, 706-714
- Lockwood J.L., Hoopes M.F. & Marchetti M.P. (2007) *Invasion ecology*. Blackwell publishing.
- Lodhi M.A.K. (1978) Allelopathic effects of decaying litter of dominant trees and their associated soil in a lowland forest community. *American Journal of Botany*, 65, 340-344
- Lonsdale W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I. & Callaway R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433-438
- Lövel G.L. (1997) Global change through invasion. *Nature*, 338, 627-628
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Landmarks in Biology, Princeton.

- MacDougall A.S., Gilbert B. & Levine J.M. (2009) Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97, 609-615
- MacDougall A.S. & Turkington R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystem? *Ecology*, 86, 42-55
- Mack R.N. (2003) Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions. *Int. J. Plant Sci.*, 164, 185 - 196
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M. & Evans H. (2000) Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications*, 10, 689-710
- Marañón T. & Bartolome W.J. (1993) Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus agrifolia* woodland and adjacent grassland. *Journal of Ecology*, 81, 673-682
- Marañón T., Pugnaire F.I. & Callaway R.M. (2009) Mediterranean-climate oak savannas: the interplay between abiotic environment and species interactions. *Web Ecology*, 9, 30-43
- Mason T.J. & French K. (2008) Impacts of a woody invader vary in different vegetation communities. *Diversity and Distributions*, 14, 829-838
- Mazia C., Chaneton E.J., Ghera C.M. & León R.J.C. (2001) Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia*, 128, 594-602
- Mazia C.N., Chaneton E.J., Machera M., Uchitel A., Feler M.V. & Ghera C.M. (2010) Antagonistic effects of large- and small-scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions*, en prensa
- Mc Cune B. & Mefford M.J. (1999) *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.*, Oregon, USA.
- McKinley D. & Blair J. (2008) Woody plant encroachment by *Juniperus virginiana* in a mesic native grassland promotes rapid carbon and nitrogen accrual. *Ecosystems*, 11, 454-468
- McKinney M.L. & Lockwood J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *TREE*, 14, 450-453
- McNaughton S.J., Oesterheld M., Frank D.A. & Williams K.J. (1989) Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341, 142-144
- Meiners S.J., Pickett S.T.A. & Cadenasso M.L. (2002) Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *Ecography*, 25, 215-223
- Melbourne B.A., Cornell H.V., Davies K.F., Dugaw C.J., Elmendorf S., Freestone A.L., Hall R.J., Harrison S., Hastings A., Holland M., Holyoak M., Lambrinos J., Moore K. & Yokomizo H. (2007) Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, 10, 77-94

- Milchunas D.G. & Lauenroth W.K. (1995) Inertia in plant community structure: State changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecol. Appl.*, 5, 452-458
- Minchin P. (1987) An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69, 89-107
- Mitchell C.E., Agrawal A.A., Bever J.D., Gilbert G.S., Hufbauer R.A., Klironomos J.N., Maron J.L., Morris W.F., Parker I.M., Power A.G., Seabloom E.W., Torchin M.E. & Vázquez D.P. (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 726-740
- Mitchell R.J., Campbell C.D., Chapman S.J., Osler G.H.R., Vanbergen A.J., Ross L.C., Cameron C.M. & Cole L. (2007) The cascading effects of birch on heather moorland: a test for the top-down control of an ecosystem engineer. *Journal of Ecology*, 95, 540-554
- Molofsky J. & Augspurger C.K. (1992) The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, 73, 68-77
- Mooney H.A., Drake B.G., Luxmoore R.J., Oechel W.C. & Pitelka L.F. (1991) Predicting ecosystem responses to elevated CO₂ concentrations. *BioScience*, 41, 96-104
- Morgan J.A., Milchunas D.G., LeCain D.R., West M. & Mosier A.R. (2007) Carbon dioxide enrichment alters plant community structure and accelerates shrub growth in the shortgrass steppe. *PNAS* 104 14724-14729
- Naumburg E. & DeWald L.E. (1999) Relationships between *Pinus ponderosa* forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. *Forest Ecology and Management*, 124, 205-215
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.R., Douglas M.E. & Fausch K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 18-24
- Omacini M., Chaneton E.J., Leon R.J.C. & Batista W.B. (1995) Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 6, 309-316
- Omacini M., Tognetti P., Trebino H.J. & Chaneton E.J.E.P. (2005) La sucesión postagrícola en la Pampa Interior: invasión y dominancia de especies exóticas durante 20 años. In: *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León*. (eds. Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM & Paruelo JM), pp. 215-234. Editorial Facultad de Agronomía., Buenos Aires
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M., Goodell K., Wonham M., Kareiva P.M., Williamson M., Von Hole B., Moyle P.B., Byers J.E. & Goldwasser L. (1999) Impacts: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1, 3-19
- Parodi L.R. (1942) ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonariense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva? *Rev. Cent. Est. Agronomía*, 30, 387 - 390

- Paruelo J.M., Garbulsky M.F., Guerschman J.P. & Oesterheld M. (1999) Caracterización regional de los recursos forrajeros de las zonas templadas de Argentina mediante imágenes satelitarias. *Rev. Arg de Prod. Animal*, 19, 125-131
- Pearcy R.W. & Ehleringer J. (1984) Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell and Environment*, 7, 1-13
- Perelman S.B., Chaneton E.J., Batista W.B., Burkart S.E. & León R.J.C. (2007) Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 95, 662-673
- Pickett S.T.A. (1989) Space for time substitution as an alternative to long term studies. In: *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives* (ed. Likens GE), pp. 110-135. Springer-Verlag, New York
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50, 53-65
- Polley H.W., Johnson H.B. & Tischler C.R. (2002) Woody invasion of grasslands: evidence that CO₂ enrichment indirectly promotes establishment of *Prosopis glandulosa*. *Plant Ecology*, 164, 85-94
- Reinhart K.O. & Callaway R.M. (2006) Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170, 445-457
- Reinhart K.O., Gurnee J., Tirado R. & Callaway R.M. (2006) Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications*, 16, 1821-1831
- Rejmanek M. & Richardson D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655-1661
- Ricciardi A. (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21, 329-336
- Ricciardi A. & Cohen J. (2007) The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biological Invasions*, 9, 309-315
- Rice K.J. & Nagy E.S. (2000) Oak canopy effects on the distribution patterns of two annual grasses: the role of competition and soil nutrients. *Am. J. Bot.*, 87, 1699-1706
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions *Diversity and Distributions*, 6, 93-107
- Richardson D.M. & van Wilgen B.W. (2004) Invasive alien plants in South Africa: how well do we understand the ecological impacts? *South African Journal of Science*, 100, 45-52
- Riginos C., Grace J.B., Davi J.A. & Young T.P. (2009) Local versus landscape-scale effects of savanna trees on grasses. *Journal of Ecology*, 97, 1337-1345
- Roberts D.W. (1987) A dynamical system perspective on vegetation theory. *Vegetatio*, 69, 27-33

- Sala O.E. & Austin A.T. (2000) Methods of estimating aboveground net primary productivity. In: *Methods in Ecosystem Science* (eds. Sala OE, Jackson RB, Mooney HA & Howarth RH), pp. 31-43. Springer, New York
- Sala O.E., Deregibus V.A., Schlichter T. & Alippe H. (1981) Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management*, 34, 48-51
- Sala O.E., Stuart Chapin III F., Armesto J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., LeRoy Poff N., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770 - 1774
- Sankaran M., Ratnam J. & Hanan N.P. (2004) Tree-grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters*, 7, 480-490
- Sarasola J.H. & Negro J.J. (2006) Role of exotic tree stands on the current distribution and social behaviour of Swainson's hawk, *Buteo swainsoni* in the Argentine Pampas *Journal of Biogeography*, 33, 1096-1101
- Sax D.F. & Gaines S.D. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18, 561-563
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I. & Rice W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22 465-471
- Scherer-Lorenzen M. (2008) Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Functional Ecology*, 22, 547-555
- Schnabel A. & Hamrick J.L. (1995) Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: the scale and pattern of pollen gene flow *Evolution*, 49, 921-931
- Scholes R.J. & Archer S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517-544
- Shea K. & Chesson P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 170-176
- Siemann E. & Rogers W.E. (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology*, 91, 923-931
- Simberloff D. (2003) Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions*, 5
- Simberloff D. (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 81-102
- Simberloff D. (2010) Invasions of plant communities – more of the same, something very different, or both? *Am. Midl. Nat.*, 163, 219-232

- Simberloff D., Nuñez M.A., Ledgard N.J., Pauchard A., Richardson D.M., Sarasola M., Wilgen B.W.V., Zalba S.M., Zenni R.D., Bustamante R., Peña E. & Ziller S.R. (2009) Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*, 9999
- Simberloff D. & Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21-32
- Simmons M.T., Archer S.R., Teague W.R. & Ansley R.J. (2008) Tree (*Prosopis glandulosa*) effects on grass growth: An experimental assessment of above- and belowground interactions in a temperate savanna. *Journal of Arid Environments*, 72, 314-325
- Smith D.L. & Johnson L. (2004) Vegetation-mediated changes in microclimate reduce soil respiration as woodlands expand into grasslands. *Ecology*, 85, 3348-3361
- Soriano A., León R.J.C., Sala O.E., Lavado R.S., Deregibus V.A., Cauhépé M.A., Scaglia O.A., Velázquez C.A. & Lemcoff J.H. (1991) Chapter 19: Rio de la Plata grasslands. In: *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. (ed. Coupland RT), pp. pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam
- Stachowicz J.J. & Tilman D. (2005) Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation and ecosystem functioning. In: *Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography*. (eds. Sax DF, Stachowicz JJ & Gaines SD)
- StatSoft I. (2004) STATISTICA (data analysis software system). In: www.statsoft.com
- Strayer D.L., Eviner V.T., Jeschke J.M. & Pace M.L. (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 645-651
- Sydes C. & Grime J.P. (1981) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: II. An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 69, 249-262
- Tecco P.A., Díaz S., Gurvich D.E., Perez-Harguindeguy N., Cabido M. & Bertone G.A. (2007) Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science*, 10, 211-218
- Tewksbury J.J. & Lloyd J.D. (2001) Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127, 425-434
- Thompson J.N., Reichman O.J., Morin P.J., Polis G.A., Power M.E., Sterner R.W., Couch C.A., Gouch L., Holt R., Hooper D.U., Keesing F., Lovell C.R., Milne B.T., Molles M.C., Roberts D.W. & Strauss S.Y. (2001) Frontiers of Ecology. *BioScience*, 5, 15-24
- Thompson K., Hodgson J.G. & Rich T.C.G. (1995) Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 18, 390 - 402
- Throop H.L. & Archer S. (2007) Interrelationship among shrub encroachment, land management, and litter decomposition in a semidesert grassland. *Ecological Applications*, 17, 1809-1823

- Tilman D. (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81-92
- Tilman D. & Downing J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E. (1997) The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302
- Tognetti P.M., Chaneton E.J., Omacini M., Trebino H.J. & León R.J.C. (2010) Exotic vs. native species dominance over 20 years of modern plant succession on set-aside farmland. *Biological Conservation*, 143, 2494-2503
- Trebino H.J., Chaneton E.J. & León R.J.C. (1996) Flooding, topography, and successional age as determinants of species diversity in old-field vegetation *Canadian Journal of Botany*, 74, 582-588
- Vandepitte K., Roldán-Ruiz I., Leus L., Jacquemyn H.J. & Honnay O. (2009) Canopy closure shapes clonal diversity and fine-scale genetic structure in the dioecious understorey perennial *Mercurialis perennis*. *Journal of Ecology*, 97, 404-414
- Violle C., Richarte J. & Navas M.-L. (2006) Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology*, 94, 196-205
- Vitousek P.M. (1990) Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57, 7-13
- Von Holle B. & Simberloff D. (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology*, 3212–3218
- Walker B.H. (1985) Structure and function of savannas: An overview. In: *Ecology and Management of the World's Savannas*. (eds. Tothill JC & Mott JJ), pp. 83-91. Australian Academy of Science, Canberra.
- Wardle D.A., Yeates G.W., Williamson W. & Bonner K.I. (2003) The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups. *Oikos*, 102, 45-56
- Werner E.E. (1998) Ecological experiments and a research program in community ecology. In: *Experimental Ecology. Issues and perspectives*. (eds. Resetarits W & Bernardo J), Oxford
- Williamson M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall edn.
- Xiong S. & Nilsson C. (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87, 984-994
- Yurkonis K.A. & Meiners S.J. (2004) Invasion impacts local species turnover in a successional system. *Ecology Letters*, 7, 764-769
- Yurkonis K.A., Meiners S.J. & Wachholder B.E. (2005) Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *Journal of Ecology*, 93, 1053-1061

Zalba S.M. & Villamil C.B. (2002) Woody plant invasion in relictual grasslands.
Biological invasions, 4, 55-72

Zinke P.J. (1962) The pattern of influence of individual forest trees on soil properties.
Ecology, 43, 130-133