

El papel de la competencia y los disturbios agropecuarios en el establecimiento y crecimiento de una especie leñosa invasora

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

Melina J. Aranda

Lic. en Cs. Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2014

Lugar de trabajo:

Cátedra de Dasonomía - Facultad de Agronomía, UBA



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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Cristina Noemí Mazía

Ing. Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Dra. en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Pedro Maximiliano Tognetti

Ing. Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Dr. en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

María Paula Tecco

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Dra. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Ignacio Martin Barberis

Ing. Agrónomo (Universidad Nacional de Rosario)

Ph.D. Department of Plant Sciences (University of Cambridge)

Martin Andrés Núñez

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Comahue)

Ph.D. in Ecology and Evolutionary Biology (Universidad of Tennessee)

Fecha de defensa de la tesis: 13 de marzo de 2020

“... el paisaje es sin duda anterior al hombre y, a pesar de tanto existir, todavía no se ha acabado. Será porque constantemente muda: hay épocas del año en el que el suelo es verde, en otras amarillo, y luego castaño, o negro. Y también rojo, en algunos sitios, que es de color de barro o de sangre sangrada. Pero eso depende de lo que en el suelo se ha plantado y cultiva...”

José Saramago (Levantado del suelo)

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis, al igual que una invasión biológica, es el resultado de un largo proceso en el cual influyeron factores que actuaron jerárquicamente e interaccionaron entre sí. Ahora no tengo más que agradecer a cada persona que hizo lo suyo para que lo lograra.

Gracias a Noemí y Pedro por las oportunidades, por la confianza que me tuvieron desde el primer encuentro y por haberme lanzado a esta aventura que disfruté tanto. Ellos no sólo me enseñaron sobre ecología, también me escucharon, me acompañaron, me comprendieron y me dieron espacio para crecer. Es muy grato trabajar con gente que siempre te motiva a mejorar. Gracias para siempre.

Gracias a mi gran compañera de doctorado Lucía Mochi, tuve mucha suerte de tenerla cerca, disfrutar y estresarnos juntas, y saber que siempre iba a contar con su apoyo. Ojalá sigamos compartiendo esto de hacer ciencia. También quiero darles mis gracias a Juan Fiorenza, Luis Pérez y Lucio Biancari por estar cada vez que necesité una mano y discutir ideas, siempre pasándola muy bien. También hubo mucha otra gente que me ayudó con el trabajo de campo, entre ellos Facundo Reula, Jazmín Dahe, Francisco Cirio, Marisel Arrieta, Viviana Bondaruk, Cecilia Campos, Mariana Petek, Josefina Lacasa, Nicolas Taranto, Florencia Spirito, Ágnes Albert y personas que seguramente olvido. Gracias a Victoria Piazza y Laureano Oliva por sus consejos en el último tramo. Gracias a Sofía Campana, con ella compartí los nervios, ansiedad y dudas del final.

El doctorado me hizo conocer mucha gente que quiero mantener cerca.

Gracias a todo el personal de la Estancia San Claudio, a Anita Revilla y AGROBOS S.A., y a la familia Cirio por permitirme hacer los experimentos en sus espacios, sin su colaboración hubiese sido mucho más difícil.

Gracias a Paula Tecco, Ignacio Barberis y Martín Núñez por sus comentarios positivos y aportes al manuscrito final.

Agradezco enormemente a la FAUBA, mi lugar desde hace muchos años. La calidad de gente y su profesionalismo la hacen única. En esta casa conocí docentes con mucha pasión que me inspiraron a seguir este camino. También tengo que darle las gracias a la EPG, el grupo de personas que la conforman hacen un gran trabajo y siempre colaboran para que todo sea más fácil.

Gracias a mi mamá y a mi papá por tanto amor, por la libertad y por estar siempre a mi lado. De ellos aprendí a perseverar y a hacer con dedicación. Gracias a Iván por su curiosidad y a mis abuelos ¿quién puede estudiar sin mate?

Gracias a Noelí por interesarse y querer que siempre le cuente más, gracias por ejecutar los dibujos y diagramas que creo, pero no tengo la habilidad de hacer.

Gracias a Alan, por acompañarme, por alentarme y creer en mí cuando yo no lo hacía.

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.

Melina J. Aranda

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO I. Introducción General	
1.1 El proceso de lignificación, un caso de invasiones biológicas	2
1.2 Controles de la lignificación	2
1.3 Invasión de leñosas en sistemas productivos	4
1.3.1 <i>Sistemas agrícolas</i>	4
1.3.2 <i>Sistemas ganaderos</i>	5
1.4 La lignificación de los agroecosistemas pampeanos	6
1.4.1 <i>Intensificación en el uso de la tierra</i>	6
1.4.2 <i>Invasión de <i>Gleditsia triacanthos</i></i>	7
1.5 Objetivos e hipótesis de trabajo	8
1.6 Metodología común	9
1.6.1 <i>Sitios de estudio</i>	9
1.6.2 <i>Generación de plantas</i>	10
1.7 Estructura de la tesis	11
CAPÍTULO II. Establecimiento de <i>G. triacanthos</i> en sistemas agrícolas	
2.1 Introducción	13
2.2 Materiales y métodos	15
2.2.1 <i>Diseño experimental</i>	16
2.2.2 <i>Recolección de datos y análisis estadístico</i>	17
2.3 Resultados	18
2.3.1 <i>Efecto de los tratamientos sobre la RFA y humedad del suelo</i>	18
2.3.2 <i>Supervivencia y biomasa</i>	18
2.3.3 <i>Contenido de almidón</i>	22
2.4 Discusión y conclusión	23
CAPÍTULO III. Establecimiento de <i>G. triacanthos</i> en sistemas ganaderos	
3.1 Introducción	28
3.2 Materiales y métodos	31
3.2.1 <i>Diseños experimentales</i>	31
3.2.2 <i>Análisis estadísticos</i>	32
3.3 Resultados	33
3.3.1 <i>Biomasa de pastos</i>	33
3.3.2 <i>Germinación y emergencia</i>	34
3.3.3 <i>Biomasa</i>	35
3.3.4 <i>Consumo y rebrote</i>	35
3.3.5 <i>Supervivencia</i>	36
3.4 Discusión y conclusión	38
CAPÍTULO IV. Influencia del estado de desarrollo y la disponibilidad de nutrientes sobre la tolerancia a la defoliación de <i>G. triacanthos</i>	
4.1 Introducción	42
4.2 Materiales y Métodos	44

4.2.1 <i>Diseño experimental</i>	44
4.2.2 <i>Análisis de datos</i>	44
4.3 Resultados	45
4.3.1 <i>Crecimiento</i>	45
4.3.2 <i>Rasgos de las plantas: Nitrógeno, Espinas, Ramificaciones y Almidón</i>	47
4.4 Discusión y conclusión	50
CAPÍTULO V. Resultados y conclusiones generales	
5.1 Relevancia del trabajo	53
5.2 Síntesis de resultados obtenidos	53
5.3 Vinculación entre resultados e hipótesis	54
5.4 Discusión integral	55
5.5 Aportes al marco teórico	58
5.6 Perspectivas futuras	58
BIBLIOGRAFÍA	60
APÉNDICE	75

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO I

Cuadro 1.1: Diferencias entre las plantas del tamaño **grandes** y **chicas** que se emplearon en los experimentos. Estas diferencias se generaron a partir de diferentes fechas de siembra. 11

CAPÍTULO II

Cuadro 2.1: Resultados de los efectos del Año, Cultivo y Manejo sobre las variables de *G. triacanthos*. Se presentan los valores del estadístico χ^2 , para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos de supervivencia y las variables de crecimiento. Interacciones triples o de mayor orden fueron eliminadas por no ser significativas y por ser difíciles de interpretar. 20

CAPÍTULO III

Cuadro 3.1: Resultados de los efectos de Pastoreo y Vecinos sobre las variables de la planta para los experimentos 1 y 2. Se presentan los valores del estadístico χ^2 , para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos de supervivencia y las variables de crecimiento. 37

CAPÍTULO IV

Cuadro 4.1: Resultados de los efectos de Defoliación, Tamaño y Fertilización sobre las variables de las plantas. Se presentan los valores del estadístico F , para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos. 49

APÉNDICE

Cuadro A1: Resumen de las prácticas de manejo aplicadas a cada cultivo. 75

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1.1: Mapa de la Región Pampeana con sus divisiones (adaptado de Soriano 1992). Las señalizaciones indican la ubicación de los sitios de estudios. 10

CAPÍTULO II

Figura 2.1: Precipitación (mm) mensual para la estación de crecimiento de 2015-2016 (línea azul-año húmedo) y de 2017-2018 (línea roja-año seco). La línea negra sólida representa la media mensual (base de datos 1976-2018, estación meteorológica local) y la línea punteada es el intervalo de confianza de 95%. 16

Figura 2.2 Supervivencia de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (A y B) y cultivos de soja (C y D). A la izquierda están los resultados del año húmedo (n=6) y a la derecha los resultados del año seco (n=3) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 19

Figura 2.3 Biomasa seca total (g) de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (A y B) y cultivos de soja (C y D). A la izquierda están los resultados del año húmedo (n=6) y a la derecha los resultados del año seco (n=3) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 21

Figura 2.4: Contenido de almidón en biomasa seca (%) de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (A) y cultivos de soja (B) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 22

Figura 2.5: Supervivencia de *G. triacanthos* durante el año húmedo en función del contenido de almidón. Cada punto corresponde a una subparcela en cultivos de maíz (puntos negros) y cultivos de soja (puntos blancos), el contenido de almidón se midió en una planta por subparcela. Las líneas punteadas indican los límites de confianza superior e inferior. 23

Figura 2.6: Diagrama de efectos positivos (flechas verdes) y negativos (flechas rojas) de los factores evaluados sobre la supervivencia, el crecimiento y las reservas de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (izquierda) y soja (derecha). R: reservas de carbono. 26

CAPÍTULO III

Figura 3.1: Modelo de transición de los estados demográficos de las poblaciones de leñosas (desde semilla a árbol adulto) en sistemas ganaderos. Las flechas negras indican las transiciones entre diferentes estados demográficos de las leñosas con las tasas vitales correspondientes: G y E: germinación y emergencia; C: crecimiento; R: reproducción. Las flechas rojas indican interacciones planta-planta como la competencia entre leñosas y herbáceas o entre leñosas de igual o distinto estado demográfico. Las flechas azules indican los efectos directos (líneas continuas) o indirectos (líneas discontinuas) del ganado sobre la leñosas. Los asteriscos indican aquellas transiciones de un estado demográfico a otro y las interacciones que fueron estudiadas en este proyecto. Adaptado de Sankaran *et al.* (2004). 28

Figura 3.2: Biomasa seca aérea de pastos (kg/ha) de las parcelas bajo clausura y bajo pastoreo en dos momentos, al iniciar el experimento y luego de la aplicación de los tratamientos, para los experimentos 1 (A) y 2 (B). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. *n.s.*: Diferencias estadísticas no significativas. 34

Figura 3.3: Tasa de germinación de *G. triacanthos* en los experimentos 1 (A) y 2 (B) para los tratamientos correspondientes. Las barras de error corresponden al error estándar de la media. *n.s.*: Diferencias estadísticas no significativas. +: con, -: sin vecinos. 34

Figura 3.4: Biomasa de tallo, raíz y total (g) de *G. triacanthos* para los cuatros tratamientos de los experimentos 1 (A, B y C) y 2 (D, E y F). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. +: con, -: sin vecinos. 35

Figura 3.5: Probabilidad de consumo (A y C) y de rebrote (B y D) de *G. triacanthos* en las parcelas pastoreadas, para el experimento 1 según los tratamientos de tamaño (A y B), y para el experimento 2 según los tratamientos de vecinos (C y D). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. *n.s.*: Diferencias estadísticas no significativas. +: con, -: sin vecinos. 36

Figura 3.6: Supervivencia de *G. triacanthos* durante (A y C, Método Kaplan–Meier) y al final (B y D, Modelo lineal generalizado mixto) de los experimentos 1 (A y B) y 2 (C y D) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza (en A y C) y al error estándar de la media (en B y D). P: período de pastoreo. +: con, -: sin vecinos. 37

CAPÍTULO IV

Figura 4.1 Crecimiento relativo en diámetro (mm/mm, A), diámetro final (mm, B), crecimiento relativo en altura (cm/cm, C) y altura final (cm, D) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas para la interacción triple (Defoliación × Tamaño × Fertilización). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 46

Figura 4.2 Biomasa de tallo final y total (g, A), biomasa de raíz final (g, B), relación raíz gruesa/raíz fina (g/g, C) y relación tallo/raíz (g/g, D) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 47

Figura 4.3 Número de espinas total (A) y número de ramificaciones verdes por planta (B) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 48

Figura 4.4: Contenido de almidón (% en biomasa seca) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las

barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. 48

CAPÍTULO V

Figura 5.1: Modelo de filtros aplicado al proceso de invasión de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas (izquierda) y ganaderos (derecha). Los triángulos representan los individuos de *G. triacanthos*. Primero está el filtro de la dispersión, segundo el filtro de las condiciones abióticas (líneas rojas: variabilidad climática y manejo) y tercero el filtro de las condiciones bióticas (líneas verdes: herbivoría/pisoteo y competencia-facilitación). La diferencia en la cantidad de guiones que conforman las líneas discontinuas indica la importancia de los distintos filtros, para ello me basé en el efecto de los factores sobre la supervivencia de *G. triacanthos*. Figura adaptada de Funk *et al.* 2008 y Chaneton *et al.* 2012. 57

APÉNDICE

Figura A1: Correlaciones entre las variables de crecimiento (paquete “corrplot”, funciones cor y cor.mtest). B.: Biomasa. 76

Figura A2: Diseño especial de un bloque experimental. 76

RESUMEN

La lignificación de pastizales es un fenómeno global determinado por múltiples procesos que actúan a diferentes escalas espacio-temporales. En la región pampeana se ha observado un aumento progresivo en la presencia y abundancia de especies leñosas exóticas en agroecosistemas. Particularmente, *Gleditsia triacanthos* es una de las especies leñosas invasoras más abundante, agresiva y difícil de erradicar. Hasta el momento no se conoce cómo las actividades agropecuarias podrían contribuir a su expansión. En esta tesis de doctorado evalué en qué medida el manejo de los cultivos de maíz y soja y el pastoreo doméstico modulan el establecimiento de *G. triacanthos* en agroecosistemas pampeanos. Específicamente, estudié 1) el impacto de la competencia generada por el cultivo y los disturbios agrícolas asociados al manejo de cada cultivo, sobre la supervivencia y el crecimiento de *G. triacanthos* en años contrastantes; 2) los efectos directos del pastoreo (consumo y pisoteo) y el efecto indirecto mediado por la interacción herbáceas-leñosa sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos* de diferentes estados de desarrollo; 3) la tolerancia a la defoliación de *G. triacanthos* de distintos estados de desarrollo y con el agregado de nutrientes. Los resultados indicaron que la supervivencia disminuyó en el año seco. El cultivo favoreció la supervivencia, pero disminuyó el crecimiento. El manejo solo tuvo efecto negativo sobre la leñosa en cultivos de soja. La acumulación de reservas fue un buen predictor de la probabilidad de sobrevivir de las plantas. En sistemas ganaderos, las plantas fueron consumidas independientemente de su tamaño. Sin embargo, las plantas de mayor tamaño rebrotaron más luego del consumo y su supervivencia fue mayor independientemente del pastoreo. Además, encontré que las plantas compensaron en biomasa luego de cuatro defoliaciones. Este trabajo me permitió obtener tres conclusiones. Primero, la condición ambiental es el factor que más afecta a *G. triacanthos*. Segundo, los sistemas agrícolas son refugios de plantas, principalmente en años húmedos y cultivos de maíz. Tercero, los sistemas ganaderos con regímenes de pastoreo adecuado pueden ser una limitante para la expansión de esta invasora, pero se vuelve menos eficiente cuando las plantas son más grandes porque aumenta su tolerancia. Por último, este trabajo ayudó a comprender el proceso de invasión de *G. triacanthos* en agroecosistemas y aporta conocimiento para generar un control efectivo contra esta invasora.

Palabras clave: estado de desarrollo; *Gleditsia triacanthos*; invasiones; lignificación; manejo agrícola; pastoreo

The role of competition and agricultural disturbances in the establishment and growth of an invasive woody species

ABSTRACT

Woody invasion is a global phenomenon determined by multiple processes acting at different space-time scales. In the Pampean region, a progressive increase in the presence and abundance of exotic woody species in agroecosystems has been observed. *Gleditsia triacanthos* is one of the most abundant, aggressive and difficult to eradicate invasive woody species. It is not yet known how agricultural activities could contribute to its expansion. In this doctoral thesis I evaluated how the management of maize and soybean crops and domestic grazing modulate the establishment of *G. triacanthos* in Pampean agroecosystems. Specifically, I studied 1) the impact of competition generated by crops and agricultural disturbances associated with crop management on *G. triacanthos* survival and growth in contrasting years; 2) the direct effects of grazing (consumption and trampling) and the indirect effect mediated by the herbaceous-woody interaction on *G. triacanthos* germination, survival and growth in different developmental stages; 3) the tolerance to defoliation of *G. triacanthos* of different developmental stages and with fertilization. The results indicated that survival decreased in the dry year. The crop favored survival but decreased growth. Management only had a negative effect on this woody species in soybean crops. The accumulated reserves were a good predictor of the probability of plants survival. In livestock systems, plants were consumed regardless of developmental stage. However, larger plants sprouted more after consumption and their survival was greater regardless of grazing. In addition, I found that plants compensated after four defoliations. This work allowed me to draw three conclusions. First, environmental condition was the factor that most affected *G. triacanthos*. Second, agricultural systems are plant refuges, mainly in wet years and maize crops. Third, livestock systems with adequate grazing regimes may be a constraint to the expansion of this invader, but it becomes less efficient when the plants are larger because it increases their tolerance. Finally, this work helped to understand the process of invasion of *G. triacanthos* into agroecosystems and provides knowledge to generate effective control against this invader.

Key words: developmental stage; *Gleditsia triacanthos*; grazing; invasions; management; woody encroachment

CAPÍTULO I

Introducción general

1.1 El proceso de lignificación, un caso de invasiones biológicas

El continuo movimiento del hombre por el planeta favorece el transporte accidental y/o intencional de especies vegetales y animales (Mack *et al.* 2000, Ricciardi 2007). De esta manera, con asistencia humana, muchas especies superaron las barreras geográficas que históricamente limitaron su expansión y arribaron a regiones fuera de su rango geográfico original. Algunas de estas especies se establecieron y comenzaron a dispersarse exitosamente convirtiéndose en invasoras. Las invasiones biológicas alteran la composición y estructura de la comunidad, incluso pueden afectar el funcionamiento del ecosistema a través de cambios en la productividad, el ciclo de los nutrientes y del agua (Vitousek 1986). En general se reconoce a las invasiones biológicas como una de las principales causas del cambio global (Chapin *et al.* 2000) y una amenaza para la conservación de la biodiversidad (Catford *et al.* 2012).

La lignificación es un caso particular de invasiones biológicas y se refiere al establecimiento, desarrollo y propagación de especies de árboles o arbustos en pastizales (Archer 1994, Van Auken 2009). Estos casos, donde se agrega una nueva forma de vida al sistema, se diferencian del aumento en la densidad de especies leñosas nativas como ocurre en sabanas de África y pastizales de Norteamérica (término en inglés “woody encroachment”, Van Auken 2009). Estos procesos están ocurriendo a nivel global y afectan la preservación de los ecosistemas de pastizales y sabanas y los servicios que ellos proveen (Hughes *et al.* 2006, Eldridge *et al.* 2011, Chaneton *et al.* 2012, Ratajczak *et al.* 2012, Blaser *et al.* 2014). Se han estudiado distintas posibles causas de la lignificación de pastizales, pero en general los estudios se han concentrado más en sistemas naturales y menos en sistemas manejados por el hombre (Martin *et al.* 2012). Por lo tanto, aún falta conocer cuáles son los mecanismos que desencadenan el proceso de lignificación en sistemas productivos. El propósito de esta tesis es conocer cómo las actividades agropecuarias extendidas mundialmente, y presentes en la región pampeana, influyen sobre la lignificación de los pastizales. En particular voy a centrarme en cómo las interacciones bióticas (e.g. competencia, herbivoría), los disturbios (e.g. herbicidas, pasaje de maquinaria agrícola, pastoreo), el estado de desarrollo de la planta leñosa y la interacción entre estos factores regulan el establecimiento de una leñosa exótica invasora en sistemas agropecuarios de la región Pampeana.

1.2 Controles de la lignificación

La lignificación de sistemas naturales y antrópicos está controlada por procesos que ocurren a diferentes escalas (Catford *et al.* 2009, 2012, Milbau *et al.* 2009, González-Moreno *et al.* 2014). A escala regional, distintos aspectos del cambio global como el cambio climático, los cambios en los ciclos biogeoquímicos y los cambios en el uso de la tierra son algunos de los controles de la lignificación (Vitousek *et al.* 1997, Archer 2009, Eldridge *et al.* 2011, Ratajczak *et al.* 2012). El cambio climático involucra cambios en el régimen de precipitaciones, tanto en estacionalidad como en intensidad. Este cambio puede afectar la coexistencia entre herbáceas y leñosas, principalmente en ambientes semiáridos y subhúmedos donde la competencia por agua regula la abundancia de ambas formas de vida (Archer 2009). Donde los árboles coexisten con herbáceas su distribución está limitada por la disponibilidad hídrica y aumentos en la precipitación total o durante la estación de crecimiento podrían aumentar la tasa de establecimiento de las leñosas (Kulmatiski y Beard

2013). Por el contrario, períodos de sequía restringen las chances de establecimiento (Mack *et al.* 2000, Mazía *et al.* 2019). A escala global, el aumento en la concentración de CO₂ y las deposiciones de nitrógeno también podrían contribuir a explicar el proceso de lignificación (Bond y Migley 2000). No todas las plantas responden igual al enriquecimiento con CO₂ ya que depende del metabolismo fotosintético que poseen (Morgan *et al.* 2007). En particular las plantas C3 (árboles y arbustos) responden más al aumento de CO₂ que las plantas C4, mientras que las plantas C4 responden más al aumento de la temperatura (Reich *et al.* 2001, Morgan *et al.* 2007). También hay evidencias que mayores deposiciones de nitrógeno atmosférico en el suelo favorecen la expansión de leñosas (Köchy y Wilson 2001).

Los cambios en el uso de la tierra, debido al remplazo de áreas naturales por asentamientos o sistemas agrícolas y ganaderos pueden explicar el proceso de lignificación (Archer *et al.* 1995, Wigley *et al.* 2010, Grau *et al.* 2015). Los distintos usos de la tierra determinan la intensidad y frecuencia de los disturbios a escala local y por lo tanto su efecto sobre la vegetación residente (Hobbs 2000). Por ejemplo, el uso ganadero que utiliza los recursos vegetales genera cambios graduales sobre la estructura, composición y función de la comunidad vegetal (Hobbs 2000, Asner *et al.* 2004). En cambio, la agricultura extensiva que implica el remplazo de la vegetación residente por cultivos genera cambios bruscos en la comunidad vegetal (Hobbs 2000, Grau *et al.* 2015). Es decir, podría interpretarse que existe un gradiente de intensidad de uso que genera distintos niveles de disturbio y por lo tanto diferentes oportunidades para el establecimiento de las invasoras (Hobbs 2000). Además, las actividades humanas no solo modifican el régimen de disturbio, también aumentan la presión de propágulos de especies exóticas que pueden volverse invasoras (Hobbs 2000, Kueffer 2017).

A escala local las interacciones bióticas, los disturbios y el microclima son factores que influyen en el proceso de lignificación (Catford *et al.* 2009, 2012, Milbau *et al.* 2009, González-Moreno *et al.* 2014). En pastizales y sabanas se ha demostrado que la competencia generada por la comunidad herbácea reduce las chances de establecimiento de especies leñosas invasoras (Mazía *et al.* 2001, Ward y Esler 2011, Grellier *et al.* 2012). Por ejemplo, en sistemas pastoreados con alta carga y sin descansos el deterioro de la vegetación residente puede generar parches de suelo desnudo y permitir el establecimiento de especies invasoras (Bond 2008). En cambio, el efecto del pastoreo por herbívoros domésticos sobre la invasión de leñosas aún no está tan claro, ya que tiene efectos directos e indirectos que pueden favorecer y/o limitar el establecimiento de plantas leñosas (Bond 2008, Aranda *et al.* 2015).

En síntesis, para que una nueva especie forme parte de una comunidad debe superar una serie de filtros (Funk *et al.* 2008, Chaneton *et al.* 2012). La dispersión, las características abióticas y bióticas del sistema son los principales filtros limitantes. En primer lugar, para que una especie del pool regional forme parte de una comunidad local debe poder dispersarse y llegar a ese sitio. Posteriormente, aunque la especie llegue al sitio puede fracasar en su establecimiento si las condiciones abióticas no coinciden con sus requerimientos y tolerancias (nicho fundamental de la especie). Por último, las interacciones negativas con la comunidad residente pueden impedir el establecimiento de la invasora (nicho efectivo de la especie). La ausencia de interacciones positivas con las especies locales también puede ser un impedimento para el establecimiento de las especies invasoras (Richardson *et al.* 2000). Las actividades antrópicas y los disturbios asociados actúan sobre estos filtros y modifican las chances de invasión (Chaneton *et al.* 2012, Kueffer 2017, Lenda *et al.* 2018).

1.3 Invasión de leñosas en sistemas productivos

Aproximadamente el 40% de la superficie terrestre global está bajo uso agrícola o ganadero (Ellis y Ramankutty 2008, Ellis *et al.* 2010, Martin *et al.* 2012). El desarrollo de estas actividades productivas junto con el movimiento acrecentado por la globalización fueron determinantes en la incidencia de invasiones biológicas (Foley *et al.* 2005, Kueffer 2017), sin embargo, estos sistemas han sido muy poco estudiados en relación con su importancia (Martin *et al.* 2012). El aumento poblacional reciente no sólo impuso límites a la expansión de estos usos del suelo, sino también aumentó la demanda de alimentos (Tilman *et al.* 2011). Para suplir esta necesidad debió intensificarse el uso de la tierra y con ello vino aparejada una serie de herramientas de manejo (Tilman *et al.* 2011) que han contribuido al cambio en la composición y abundancia de las comunidades de vegetales (Baessler y Klotz 2006, Storkey *et al.* 2010). Las actividades productivas pueden tener efectos opuestos sobre el establecimiento de nuevas especies. Si bien el hombre ingresa accidental o intencionalmente (e.g. cultivo) nuevas especies a los sistemas antropizados, el manejo de la tierra puede actuar como una barrera para el establecimiento de estas especies (Kueffer 2017). A continuación, desarrollaré cuales son los aspectos del manejo de sistemas agrícolas y ganaderos que, habiendo propágulos disponibles, pueden influir sobre el establecimiento de leñosas en pastizales de todo el mundo.

1.3.1 *Sistemas agrícolas*

En sistemas agrícolas hay dos grupos de factores que pueden influir en el proceso de invasión: la interacción cultivo-leñosa y los disturbios asociados al manejo del cultivo (Poggio *et al.* 2004). Por un lado, distintos aspectos del cultivo y del manejo definen la estructura del canopeo y la disponibilidad de recursos para el establecimiento de una nueva especie (Maddonni *et al.* 2001). Por ejemplo, el índice de área foliar (IAF) y el ángulo de inserción de las hojas del cultivo determinan si el canopeo es más o menos cerrado y la llegada de radiación a los estratos inferiores (Maddonni y de la Fuente 2003). Además, la densidad y la fecha de siembra en conjunto modulan la evolución del IAF, y el ambiente abiótico dentro del canopeo del cultivo (Baeumer y Bakermans 1974, Worthington *et al.* 2013). Es decir, cultivos con distinta estructura y/o manejo van a generar ambientes con diferente disponibilidad de recursos para el establecimiento de una invasora. Estos aspectos se explican con más detalle en el Capítulo II.

Por otro lado, los disturbios asociados al manejo del cultivo también pueden modular el establecimiento de una planta leñosa. Por ejemplo, el uso exclusivo de herbicidas para controlar malezas en cultivos transgénicos puede afectar a las plantas leñosas en sus etapas iniciales. Sin embargo, las plantas también pueden tener mecanismos de resistencia y tolerancia que disminuyen el impacto de los herbicidas (Baucom y Mauricio 2004). Los mecanismos que confieren resistencia involucran rasgos genéticos que previenen que la planta sea afectada por el herbicida y han sido ampliamente estudiados (Christoffers 1999, Mallory-Smith y Retzinger 2003, Owen y Zelaya 2005). En cambio, la tolerancia es la habilidad de una planta para compensar el daño del herbicida (Baucom y Mauricio 2004), sin embargo, es de destacar que algunos autores no hacen la distinción entre resistencia y tolerancia. Además de los herbicidas hay otros insumos utilizados a lo largo del ciclo del cultivo que podrían afectar el proceso de invasión como el empleo de fertilizantes. Asumiendo que los nutrientes agregados con la fertilización son limitantes para el

crecimiento del cultivo y de la leñosa, la tasa de crecimiento de cada forma de vida y el momento de aplicación, en conjunto, determinarán quien se apropie del recurso limitante (Teoría de los recursos fluctuantes, Davis *et al.* 2000, Blackshaw y Brandt 2008).

1.3.2 Sistemas ganaderos

En sistemas ganaderos se conoce que el ganado puede simultáneamente favorecer y controlar el establecimiento de leñosas mediante distintos mecanismos, pero aún no queda claro cuál es el efecto neto. Por un lado, el ganado puede dispersar semillas, fertilizar mediante sus heces y disminuir las interacciones de competencia generadas por el consumo de las plantas vecinas (Levine *et al.* 2004, Bond 2008, Aranda *et al.* 2015, Tjelele *et al.* 2015). Por otro lado, el ganado también puede consumir y pisotear la planta leñosa y por lo tanto disminuir sus chances de establecimiento (Roques *et al.* 2001, Grellier *et al.* 2012, Macias *et al.* 2014, Vadigi y Ward 2014, Smit *et al.* 2015). Además, los efectos del pastoreo varían con el estado de desarrollo de la leñosa (Sankaran *et al.* 2004, Bond 2008). Estos aspectos se explican con más detalle en el Capítulo III.

A su vez, las plantas pueden tener estrategias que disminuyan el impacto que los herbívoros generan sobre su desarrollo. Se distinguen tres tipos de mecanismos de defensa cuya importancia varía entre especies (Mauricio 2000, Boege y Marquis 2005). El primer mecanismo es el de *escape*, que consiste en reducir la probabilidad que la planta sea encontrada por un herbívoro (Allcock y Hik 2004). Segundo, la *resistencia* reduce la calidad de la planta como alimento y por lo tanto la presión de consumo (Rausher 1992). Tercero, la *tolerancia* es la capacidad de la planta de recuperarse luego de un evento de consumo (Crawley 1983, Rosenthal y Kotanen 1994). A medida que avanza el estado de desarrollo de una planta leñosa, se modifica la importancia relativa de estos mecanismos (Boege y Marquis 2005, Boege *et al.* 2011). En general, el mecanismo de escape a la herbivoría es menos importante cuando las plantas son de mayor tamaño (Boege y Marquis 2005). En cambio, las plantas más grandes son más tolerantes respecto a las más chicas por tener mayor cantidad de yemas y reservas acumuladas que aumentan la capacidad de rebrotar (Boege 2005). Para la resistencia no hay un patrón claro y los cambios con el estado de desarrollo dependerían del tipo de resistencia (Barton y Koricheva 2010).

Finalmente, las decisiones de manejo ganadero determinarán tanto el efecto de los herbívoros como la respuesta de las plantas herbáceas y leñosas. La intensidad y la frecuencia de pastoreo van a definir la presión de consumo sobre la pastura o pastizal, su capacidad de recuperación y la liberación de parches (Augustine y McNaughton 1998, Moleele 1998, Asner *et al.* 2004). Además, la carga ganadera cambia el comportamiento alimenticio, mayor densidad de herbívoros disminuye la selectividad y aumenta el consumo de las especies menos palatables (Archer 1995, Augustine y McNaughton 1998, Allred *et al.* 2012). A su vez, aumentan las chances de consumo y/o pisoteo de las plántulas leñosas que serán menos tolerantes con daños más intensos y frecuentes (Haukioja y Koricheva 2000). Todos estos efectos también van a depender de la identidad de las especies y las interacciones herbívoros-herbáceas-leñosas, por ejemplo, a igual carga animal con especies herbáceas muy palatables, la presión de consumo sobre las leñosas será menor (Archer 1995).

1.4 La lignificación de los agroecosistemas pampeanos

1.4.1 Intensificación en el uso de la tierra en la región pampeana

La región pampeana, ubicada en el centro-este de Argentina, es una llanura muy amplia constituida por sedimentos no consolidados que se caracteriza por tener clima templado húmedo y vegetación natural de pastizal (Moscatelli 1991, Soriano 1992, Oyarzabal *et al.* 2018). Esta combinación de propiedades determina que sea una de las áreas en el mundo con mayor aptitud para la producción de grano y carne (Moscatelli 1991, Hall *et al.* 1992, Satorre 2005). Actualmente, esta región contribuye con más del 80% de la producción nacional de soja, trigo y maíz (Rótolo *et al.* 2015), y contiene más de la mitad del stock ganadero del país, principalmente para la producción de carne y leche (Observatorio Ganadero 2013, Subsecretaría de Ganadería 2017). El manejo agrícola y ganadero implica la generación de disturbios de diferente escala espacial y temporal y que impactan diferencialmente sobre las probabilidades de invasión de especies leñosas en los agroecosistemas pampeanos.

A partir de la década del '90 la llegada de nuevas tecnologías agrícolas permitió el uso más intensivo de la tierra (Viglizzo *et al.* 2001, Satorre 2005, de la Fuente y Suárez 2008). Primero se expandió aceleradamente la técnica de siembra directa en remplazo de la labranza convencional, que generó a su vez el aumento en el uso de insumos químicos (Satorre 2005, Oesterheld 2008). Por un lado, la eliminación del arado determinó que la aplicación de herbicidas sea la principal herramienta para el control de las malezas (de la Fuente y Suárez 2008). Por otro lado, la siembra directa favoreció el uso de los fertilizantes, ya que al mantenerse la humedad del suelo se volvió más eficiente el agregado de nutrientes (Satorre 2005). Posteriormente se incorporaron cultivos transgénicos con resistencia a herbicidas, específicamente, la soja se transformó en el cultivo más importante de la región (Aizen *et al.* 2009, Lacelli y Ybran 2016). También, con la adopción masiva de la siembra directa se generalizó el uso del doble cultivo trigo-soja (Satorre 2005). Otro cambio fue la eliminación de las rotaciones, ya que el área ganada por la agricultura no es retornada a la ganadería (Rearte 2011).

La transformación del sistema agropecuario tuvo consecuencias en la producción ganadera del país (Rearte 2011). En primer lugar, debido a la expansión de la agricultura (principalmente del cultivo de soja), se redujo el área dedicada a la producción ganadera (Rearte 2011). A su vez, hubo un desplazamiento de la actividad desde la región pampeana hacia las regiones extra pampeanas (Pruel *et al.* 2006, Observatorio Ganadero 2013). Sin embargo, la región pampeana continúa siendo la más importante respecto al número de cabezas (Observatorio Ganadero 2013, Subsecretaría de Ganadería 2017). En segundo lugar, tras el achicamiento del área y la necesidad de aumentar la eficiencia productiva, hubo una intensificación en el uso de la tierra (Rearte 2011). Es decir, dejaron de predominar los sistemas exclusivamente pastoriles cuya dieta consiste únicamente en el pasto cosechado por los animales, y se incorporó la práctica de corral de engorde (*feed-lot*) con alimentos conservados (silajes, henos, granos, etc.; Rearte 2011).

Las actividades agrícolas y ganaderas involucran disturbios con consecuencias sobre los ecosistemas, la invasión de especies exóticas es una de las más relevantes (Chaneton *et al.* 2001). Distintos trabajos han evaluado el efecto de las prácticas agrícolas sobre la invasión de especies exóticas, principalmente herbáceas (Vitta *et al.* 2004, de la Fuente *et al.* 2006, Scursoni y Satorre 2010, Tognetti y Chaneton 2015). Además, estudios descriptivos y relevamientos de escala regional sugieren una mayor incidencia de especies leñosas (por

ejemplo, *Gleditsia triacanthos*, *Fraxinus americana* y *Melia azedarach*) en parcelas cultivadas bajo siembra directa y en campos abandonados (Ghersa *et al.* 2002, de la Fuente *et al.* 2006), mientras que su incidencia en sistemas ganaderos no ha sido estudiada aún, al menos en la región pampeana (pero ver Macías *et al.* 2014). Si bien estas especies leñosas ya estaban disponibles en la región, sólo se establecían y persistían en bordes de caminos y en áreas disturbadas (Chaneton *et al.* 2004). Específicamente, esta tesis se ocupa de la invasión de *G. triacanthos*.

1.4.2 Invasión de *Gleditsia triacanthos*

Gleditsia triacanthos L. pertenece a la familia Fabaceae, es originaria de los bosques del centro y este de E.E.U.U., donde crece en climas húmedos y subhúmedos (Blair 1990). Es una especie dioica y caducifolia, resistente a la sequía y salinidad, de crecimiento moderadamente rápido y con reproducción vegetativa y sexual (Blair 1990). Respecto a su morfología, tiene hojas compuestas, ramas con espinas de gran tamaño y en promedio alcanza una altura de 25 m (Blair 1990, Csurhes y Kriticos 1994). Los individuos producen semillas a partir de los 7-10 años, con un óptimo reproductivo entre los 25-75 años (Blair 1990). El fruto es una vaina larga, marrón, achatada y retorcida que contiene las semillas y una sustancia dulce que la hace muy apetecible para los herbívoros (Addlestone *et al.* 1998). Las semillas tienen un tegumento impermeable y son viables por un largo periodo de tiempo (Blair 1990). Se considera una especie sucesional temprana (Parrish y Bazzaz 1982), lo que significa que tiene ciertas características que le confieren capacidad invasora.

Gleditsia triacanthos invade ecosistemas en Argentina y otros países como Sudáfrica (Henderson 1992), Uruguay (Nebel y Porcile 2006), Australia (Csurhes y Kriticos 1994) y España (Dana *et al.* 2001). En Argentina se estableció en un amplio rango de ambientes (Fernández *et al.* 2017) como los pastizales de la pampa interior (Mazía *et al.* 2001, 2010; Ghersa *et al.* 2002), las sierras de Córdoba (Marco y Páez 2000, Tecco *et al.* 2015), Las Yungas (Sirombra y Mesa 2010) y los pastizales y sabanas de Entre Ríos (Maranta 2001). Trabajos previos demostraron que la competencia de la vegetación herbácea limita las chances de invasión (Mazía *et al.* 2001, 2010, Chaneton *et al.* 2004, Aranda *et al.* 2015) y que los cambios en el régimen de disturbios constituyen algunos de los factores que facilitan la lignificación de los pastizales (Mazía *et al.* 2010, 2019). Un trabajo reciente demostró que existiría adaptación local y plasticidad fenotípica en poblaciones de *G. triacanthos* provenientes de distintos ambientes de Argentina (Tognetti *et al.* 2019). Además, en sitios invadidos de Córdoba se encontró que el ganado vacuno consumió las plantas de *G. triacanthos* y disminuyó su tasa de crecimiento relativo respecto a la situación de clausura (Capó *et al.* 2016). Resultados similares fueron encontrados bajo condiciones controladas de defoliación y competencia (Aranda *et al.* 2015). Otros trabajos han estudiado las consecuencias de su invasión sobre distintos aspectos del ecosistema. Por ejemplo, se observó que su presencia en las riberas afecta la producción primaria de arroyos pampeanos (Giorgi *et al.* 2014), el tamaño y descomposición de las partículas disueltas en el agua (Gantes *et al.* 2011) y la distribución de un mamífero autóctono, el coipo (*Myocastor coypus*) (Leggieri 2010). En la región pampeana en particular, invade sistemas agrícolas y ganaderos, bordes de caminos y los márgenes de los cursos de agua (Ghersa *et al.* 2002, Leggieri 2010).

A partir de los antecedentes anteriormente desarrollados surgen las siguientes preguntas ¿Cuál es el impacto del manejo agrícola sobre el establecimiento de leñosas en sistemas de producción de soja y maíz? ¿Qué efecto tienen las labranzas y la aplicación de fertilizantes y herbicidas? ¿este efecto varía entre años? ¿Qué impacto tiene el pastoreo?

¿afecta por igual plantas de diferente estado de desarrollo? ¿Cómo responden las leñosas frente estos disturbios? El propósito de esta tesis fue responder estas preguntas mediante experimentos manipulativos *in situ* y *ex situ* que permitieron evaluar las interacciones planta-planta (cultivo-leñosa en sistemas agrícolas y herbácea -leñosa en sistemas ganaderos) y el efecto de los disturbios (químicos: agroquímicos y mecánicos: cosecha en sistemas agrícolas y pastoreo en sistemas ganaderos) sobre el establecimiento y crecimiento de plantas de *G. triacanthos* en distintos estados de su desarrollo ontogénico.

1.5 Objetivos e hipótesis de trabajo

Objetivo general: Evaluar en qué medida diferentes prácticas de manejo asociadas a las actividades agrícola y ganadera modulan el establecimiento, supervivencia y crecimiento de *Gleditsia triacanthos* en agroecosistemas pampeanos.

Objetivos específicos:

- 1) Estudiar los efectos de la competencia generada por el cultivo y de los disturbios químicos y mecánicos asociados al manejo del cultivo de maíz y soja, sobre la supervivencia y el crecimiento de plantas de *G. triacanthos* bajo distintas condiciones climáticas.
- 2) Estudiar el efecto del pastoreo por herbívoros domésticos y de la competencia generada por la vegetación herbácea residente sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de plantas de *G. triacanthos* de diferente estado de desarrollo en sistemas de uso ganadero.
- 3) Evaluar la tolerancia a la defoliación de *G. triacanthos* de distintos estados de desarrollo y con el agregado de nutrientes.

Hipótesis

En sistemas de uso agrícola

Hipótesis 1: El filtro impuesto por un contexto climático seco reduce la probabilidad de establecimiento y persistencia de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas.

Se predice que en años secos la supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos* será menor respecto a un año promedio o húmedo.

Hipótesis 2: El éxito de establecimiento y persistencia de *G. triacanthos* en un cultivo depende del tipo de cultivo (maíz o soja) que determina la arquitectura del canopeo, y del manejo agrícola, que en conjunto influyen sobre la interacción cultivo-leñosa.

Se predice que la supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos* será mayor en el cultivo de maíz respecto al cultivo de soja debido a que 1) al tener hojas erectófilas posee un menor coeficiente de atenuación lumínica que el cultivo de soja. Por lo tanto, a un mismo IAF la entrada de la luz debajo del canopeo del maíz será mayor; y 2) el uso generalizado de la fertilización y menor uso de herbicidas en el cultivo de maíz, redundarán de manera positiva sobre el establecimiento y crecimiento de *G. triacanthos*.

En sistemas de uso ganadero

Hipótesis 3: El ganado doméstico, al consumir selectivamente la biomasa de herbáceas, relaja la competencia y afecta indirectamente el establecimiento de *G. triacanthos*.

Se predice que el pastoreo tendrá un efecto positivo indirecto sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos*.

Hipótesis 4: El pastoreo a través del consumo y pisoteo representa una barrera biótica que limita de manera directa el establecimiento de *G. triacanthos*; la magnitud de este efecto se reduce con el tamaño de la planta.

Se predice que el ganado doméstico podrá pisar o incluir en el bocado de alimentación a las plantas de *G. triacanthos* y esto disminuirá su supervivencia y crecimiento, principalmente en plantas chicas.

Tolerancia

Hipótesis 5: La tolerancia a la defoliación de *G. triacanthos* depende del estado de desarrollo y de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, ya que ambos inciden sobre las reservas disponibles que facilitan el rebrote.

Se predice que el efecto negativo de la defoliación será menor en las plantas de *G. triacanthos* de mayor tamaño, debido a su mayor capacidad de rebrote. Además, se predice que la fertilización disminuirá el impacto negativo de la defoliación sobre el crecimiento.

1.6 Metodología común

1.6.1 Sitios de Estudio

Los experimentos de campo para el objetivo 1 (Hipótesis 1 y 2) se desarrollaron en la Estancia San Claudio de la Universidad de Buenos Aires ubicada en el Partido de Carlos Casares (Figura 1.1), centro oeste de la provincia de Buenos Aires (35° 53'57"S; 61°12'7"O). Los experimentos de campo para el objetivo 2 (Hipótesis 3 y 4) se realizaron en dos campos privados, “El Milagro” (perteneciente a la empresa AGROBOS, 35°49'56,6"S; 60°25'15"O) y “Los Mellizos” (perteneciente a la Flia. Cirio, 35°52'20,15"S; 60°19,50'29"O), ubicados en los partidos 25 de Mayo y Gral. Alvear, respectivamente (Figura 1.1), provincia de Buenos Aires. Todos los sitios pertenecen a la Región Pampeana, específicamente a la subdivisión Pampa Interior (Matteucci 2012, Oyarzabal *et al.* 2018). El clima es templado subhúmedo, con temperaturas medias de 24°C en enero y 8°C en julio, y con una precipitación anual que varía entre 900 y 1100 mm (Matteucci 2012). Datos históricos revelan cambios en el régimen de precipitaciones desde la década del '70 en la Pampa Interior, con aumentos de 100 mm cada 10 años en el promedio anual y mayores concentraciones en el semestre más cálido (Taboada *et al.* 2009). Para la región se describieron ciclos plurianuales alternados de bajas y de altas precipitaciones anuales que causan inundaciones periódicas (Taboada *et al.* 2009). El modelado del paisaje muestra el dominio del proceso eólico, sólo parcialmente modificado por modelado fluvial, y predominan como geformas las dunas. Hay lagunas, algunas de embalses por médanos y otras pertenecientes a un sistema lacustre septentrional de la cuenca del Salado, muchas son temporales (Matteucci 2012).

La cubierta vegetal natural de la región es del tipo estepa gramínea o pseudoestepa, o pastizal psamófilo con 60 a 80% de cobertura, en las depresiones y lagunas se desarrollan pajonales (Oyarzabal *et al.* 2018). Como en toda la región pampeana, la vegetación prístina no tenía especies arbóreas (Chaneton *et al.* 2012), sin embargo, actualmente quedan muy pocos relictos de comunidades nativas (Tognetti *et al.* 2010, Tognetti y Chaneton 2015). El desarrollo de la agricultura y la ganadería extensiva fragmentó el paisaje comprometiendo la disponibilidad de propágulos de especies nativas (Chaneton *et al.* 2001, 2012). Además, se

incorporaron especies exóticas al sistema, de las cuales algunas se naturalizaron y otras se volvieron invasoras (Chaneton *et al.* 2001, Tognetti *et al.* 2010). El paisaje actual consiste en áreas de gran extensión ocupadas con cultivos agrícolas, pastizales seminaturales o enriquecidos con forrajeras para ganadería, y parches boscosos de exóticas (Chaneton *et al.* 2001, 2012).

Para el objetivo 3 (Hipótesis 5) se realizó un experimento bajo condiciones controladas. Este se desarrolló en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la UBA, ubicado en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

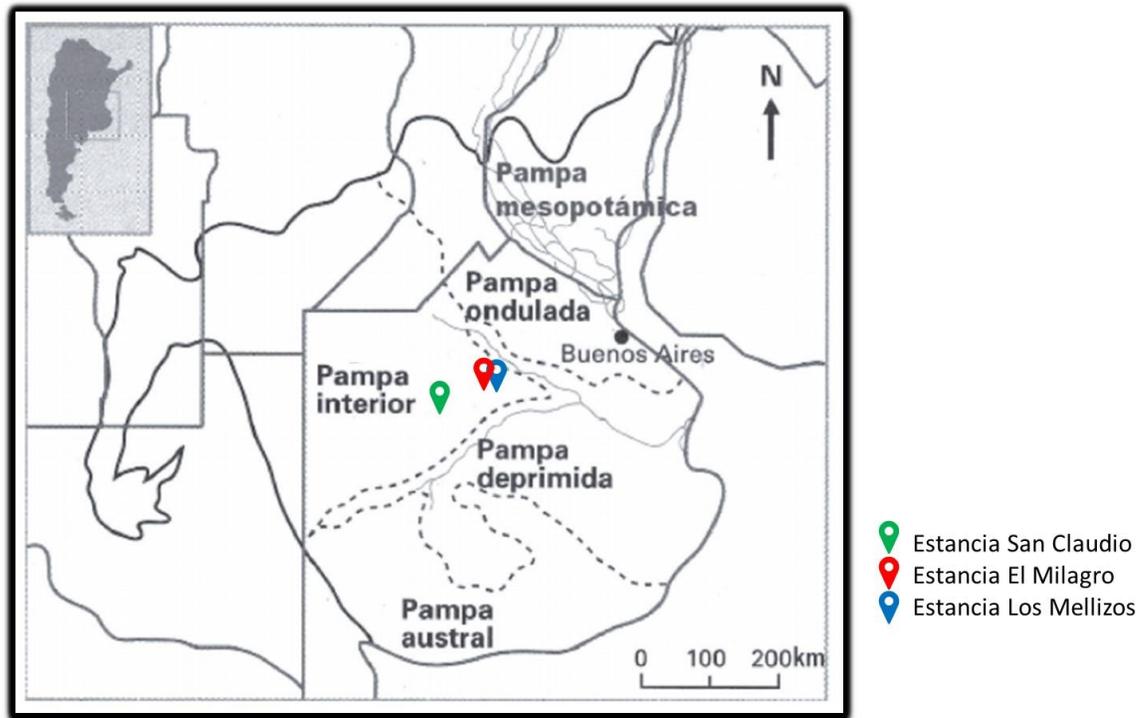


Figura 1.1: Mapa de la Región Pampeana con sus divisiones (adaptado de Soriano 1992). Las señalizaciones indican la ubicación de los sitios de estudios.

1.6.2. Generación de plantas

Para todos los ensayos, se generaron plantas que fueron sometidas a diferentes condiciones experimentales y la preparación de las plantas de *G. triacanthos* se realizó de la misma manera entre experimentos. Las semillas se recolectaron en el sitio de estudio Estancia San Claudio, se escarificaron mediante abrasión con papel de lija, y luego se sembraron en un sustrato compuesto por 2/3 de tierra y 1/3 de arena en contenedores (100 cm³). Esta tarea se repitió cada vez que se deseó obtener una nueva cohorte. Las cohortes que fueron sembradas en otoño se dispusieron en un invernáculo hasta la primavera para evitar que las plántulas se dañaran por heladas.

En los experimentos de los objetivos 2 (hipótesis 3, 4) y 3 (hipótesis 5) se manipuló el tamaño de las plantas de *G. triacanthos*, para ello se utilizaron plantas provenientes de dos cohortes sembradas en distintos momentos. La diferencia en la fecha de siembra generó diferencias en el estado de desarrollo y tamaño de las plantas (Cuadro 1.1).

Tamaño	Grandes	Chicas
Momento de siembra	Verano/Otoño	Primavera
Edad al inicio del experimento	8 meses o más	2-4 meses
Hojas	Solo verdaderas	Cotiledones y primeras hojas verdaderas
Espinas	Si	No
Tallo	Lignificado	No lignificado
Tamaño	Altura y diámetro basal mayores (~15 cm de altura, 2,4 mm de diámetro)	Altura y diámetro basal menores (~10 cm de altura, 1,8 mm de diámetro)

Cuadro 1.1: Diferencias entre las plantas **grandes** y **chicas** que se emplearon en los experimentos. Estas diferencias se generaron a partir de diferentes fechas de siembra.

1.7 Estructura de la tesis

Esta tesis cuenta con cinco capítulos, el presente capítulo como introducción, tres capítulos que contienen datos originales generados a través de los experimentos manipulativos y un capítulo final de discusión general e integración de los resultados anteriores. Los tres capítulos de resultados tienen una estructura común, con una introducción, metodología detallada, resultados obtenidos, discusión y conclusiones. El Capítulo II desarrolla el Objetivo 1 y las Hipótesis 1 y 2 y se titula “Establecimiento de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas”. En este capítulo muestro los resultados obtenidos de dos experimentos manipulativos similares que realicé en 2015-2016 y 2017-2018, donde evalué el establecimiento de plantas de *G. triacanthos* en cultivos de maíz y soja en condiciones de producción. El Capítulo III desarrolla el Objetivo 2 y las Hipótesis 3 y 4, y se titula “Establecimiento de *G. triacanthos* en sistemas ganaderos”. En este capítulo muestro los resultados de dos experimentos de campo donde evalué el efecto del pastoreo sobre el establecimiento de plantas de *G. triacanthos*. También evalué la importancia del tamaño de las plantas para su capacidad de rebrote y el efecto de los vecinos. El Capítulo IV desarrolla el Objetivo 3 y la Hipótesis 5 y se titula “Influencia del estado de desarrollo y la disponibilidad de nutrientes sobre la tolerancia a la defoliación de *G. triacanthos*”. En este capítulo muestro los resultados de un experimento en macetas donde evalué la tolerancia a la defoliación de plantas de *G. triacanthos* de distinto tamaño. En el mismo experimento observé el efecto de la fertilización. Finalmente, el Capítulo V contiene una visión general e integradora del trabajo, y expone la relevancia y significado de los principales hallazgos de la tesis.

CAPÍTULO II

Establecimiento de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas

2.1 Introducción

La producción agrícola extensiva ocupa gran parte de los pastizales del mundo y se basa en el reemplazo de la vegetación natural por una cantidad reducida de especies generalmente anuales y muy productivas (e.g. cultivos; Pongratz *et al.* 2008, Havlík *et al.* 2012). Además, estos cultivos reciben un manejo agrícola que consiste en agregar subsidios que maximizan los rendimientos (Satorre 2005). Estos cambios en las interacciones bióticas y en el régimen de disturbios pueden favorecer el establecimiento de leñosas y desencadenar el proceso de lignificación (Chaneton *et al.* 2012). A pesar que los sistemas agrícolas son los ambientes con mayor presencia, riqueza y abundancia de especies no nativas (González-Moreno *et al.* 2014) aún no fue lo suficientemente estudiado cuales son los mecanismos que influyen en el proceso de invasión de leñosas en cultivos extensivos (Kueffer 2017).

La invasión de leñosas en sistemas agrícolas está controlada por distintos factores que actúan a distintas escalas (Catford *et al.* 2009, 2012, Milbau *et al.* 2009, González-Moreno *et al.* 2014). A escala regional, las condiciones climáticas promedio y su variabilidad determinan la disponibilidad de recursos para las plantas y consecuentemente la probabilidad de establecimiento de invasoras (Davis *et al.* 2000, Parepa *et al.* 2013). La variabilidad climática estacional o interanual puede generar ventanas de tiempo donde la comunidad local no esté consumiendo la totalidad de los recursos y queden disponibles para las invasoras (Davis *et al.* 2000, Diez *et al.* 2012, Parepa *et al.* 2013). Por ejemplo, se ha visto que en años más húmedos hay mayor reclutamiento de invasoras por un aumento en el contenido hídrico disponible y por favorecer la asimilación de nutrientes (Eskelinen y Harrison 2014). Asimismo, las condiciones climáticas pueden interactuar con otros factores que influyen en el proceso de invasión, tal como ocurre con la actividad antrópica (González-Moreno *et al.* 2014).

A escala local, las interacciones biológicas pueden determinar el establecimiento de las leñosas. La tasa de crecimiento de los cultivos anuales en general y de maíz y la soja en particular son mayores a la de una planta leñosa (Lambers y Poorter 1992), esto genera una interacción de competencia asimétrica ventajosa para el cultivo (Vitta y Satorre 1999, Mohler *et al.* 2001). La estructura del canopy definirá la intensidad de la interacción cultivo-leñosa que es función de distintos factores como la identidad del cultivo (especies, híbridos o variedades) y el arreglo espacial definido al momento de siembra (Flénet *et al.* 1996, Maddonni *et al.* 2001). Por un lado, la cantidad de luz que llega a los estratos inferiores y queda disponible para el resto de las plantas depende de la identidad del cultivo (Maddonni y Otegui 1996, Maddonni *et al.* 2001). Existen diferencias en el coeficiente de atenuación lumínica entre cultivos con hojas erectófilas (maíz) y planófilas (soja), por lo tanto, la disminución vertical del PAR será mayor en el último caso (Andrade *et al.* 2005). Además, entre cultivos varía la densidad óptima de siembra según su sensibilidad a la competencia intraespecífica (Kruk y Satorre 2003). Los cultivos sensibles a la competencia intraespecífica, como el maíz, a alta densidad de siembra muestran menor tasa de fotosíntesis y crecimiento individual (Maddonni y Otegui 2004). En cambio, cultivos menos sensibles como la soja, a alta densidad de siembra compensan el crecimiento mediante ramificaciones (Carpenter y Board 1997). Estas diferencias entre cultivos determinan diferentes densidades de siembra óptima, que es en promedio 9 plantas/m² para el maíz (Toledo 2016) y 30 plantas/m² para la soja (Cirilo *et al.* 2012). En general, cultivos con mayor índice de área foliar (IAF), mayor ángulo de inserción de las hojas y/o sembrados a mayor densidad, cierran

el canopeo más pronto (Sinclair y Muchow 1999, Maddonni y de la Fuente 2003, Andrade *et al.* 2005), lo que reduce el establecimiento y crecimiento de especies de malezas.

El manejo de malezas en lotes agrícolas también puede afectar el establecimiento de leñosas en sistemas cultivados. El control de malezas actual consiste casi exclusivamente en la aplicación de herbicidas (Satorre 2005, de la Fuente y Suárez 2008, Oesterheld 2008). Además, la baja variedad de cultivos y los cultivos transgénicos resistentes al glifosato reducen el control químico de malezas a un número acotado de principios activos (Vitta *et al.* 2004, Puricelli y Tunesca 2005). Sin embargo, las dosis y principios activos dependen además del nivel de infestación, de la identidad de las malezas y de las condiciones ambientales (Diez de Ulzurum 2003). Debido a que no todas las especies son igualmente susceptibles a los herbicidas, este manejo genera cambios en la comunidad de malezas, principalmente en su composición y abundancia (Tunesca y Puricelli 2001, Vitta *et al.* 2004). Particularmente, el uso generalizado de herbicidas favoreció la aparición de malezas resistentes (Jasieniuk *et al.* 1996, Rajcan y Swanton 2001, Vila-Aiub *et al.* 2008, Délye *et al.* 2013), y aumentó la importancia relativa de las malezas perennes como las leñosas (Buhler *et al.* 1994, Ghera *et al.* 2002, de la Fuente *et al.* 2006). En general los herbicidas controlan malezas anuales, y no son tan efectivos sobre especies perennes ya establecidas. Esto se debe a que algunas malezas perennes tienen capacidad de rebrotar y recuperarse con el tiempo (Ziska y Teasdale 2000, Papa 2002, Papa *et al.* 2010).

La capacidad de rebrote de una especie leñosa, un aspecto relacionado con la *tolerancia*, depende de las reservas de carbohidratos no estructurales (azúcares y almidón) y del banco de yemas de la planta (Knox y Clarke 2005). Estas estrategias les permiten establecerse y persistir bajo determinado régimen de disturbios. Por ejemplo, las reservas acumuladas en la base del tallo y raíces y la presencia de yemas tanto aéreas como subterráneas (e.g en *Eucalyptus* sp.) les permiten rebrotar y tolerar la remoción de biomasa por herbivoría, fuegos y huracanes, entre otros (Loescher *et al.* 1990, Bellingham y Sparrow 2000, Bond y Midgley 2001, Dietze *et al.* 2014). Los herbicidas más empleados en la actividad agrícola en general no afectan las reservas de las raíces y además se aplican en dosis insuficientes para controlar especies leñosas (Green *et al.* 1992, Papa. 2002, Papa *et al.* 2010). Por lo tanto, si el control de malezas se limita al uso de herbicidas para especies herbáceas, no son aplicados correctamente o no se alternan con otras herramientas de control, es probable que las leñosas se establezcan y persistan en cultivos agrícolas.

Otros insumos utilizados en el manejo de los cultivos también podrían influir sobre el proceso de lignificación, aunque el conocimiento actual es escaso. Por ejemplo, la aplicación de fertilizantes varía según el cultivo y el ambiente. El cultivo de maíz es muy dependiente de la fertilización, principalmente nitrogenada, mientras que el cultivo de soja es escasamente fertilizado (García 2004, Melgar y Torres Duggan 2009). A su vez, el momento de la aplicación y la dosis modifica la interacción cultivo-maleza. Cuando la dosis empleada es excesiva o se realiza cuando el cultivo no está lo suficientemente desarrollado para captar el recurso aportado, aumenta la disponibilidad de ese recurso para otras especies (Evans *et al.* 2003). Otros aspectos del manejo, como el control de plagas y enfermedades que afectan la captación de radiación por parte del cultivo, también modifican la interacción cultivo-maleza. Por ejemplo, la presencia de un herbívoro del cultivo que afecte su crecimiento podría relajar la magnitud de la competencia cultivo-maleza y favorecer el establecimiento de malezas (Baeumer y Bakermans 1974). Sin embargo, no hay trabajos que indaguen sobre la influencia del manejo agrícola sobre la lignificación de pastizales.

El objetivo de este capítulo fue estudiar los efectos de la competencia generada por el cultivo y de los disturbios químicos y mecánicos asociados al manejo del cultivo, sobre la supervivencia y el crecimiento de plantas de *G. triacanthos* en sistemas de uso agrícola cultivados con maíz y soja y en años con distintas condiciones climáticas. Mediante experimentos de campo pongo a prueba dos hipótesis. 1) El filtro impuesto por un contexto climático seco reduce la probabilidad de establecimiento y persistencia de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas; prediciendo que en años secos la supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos* serán menor respecto a un año promedio o húmedo. 2) El éxito de establecimiento y persistencia de *G. triacanthos* en un cultivo depende del tipo de cultivo (maíz o soja) que determina la arquitectura del canopeo, y del manejo agrícola, que en conjunto influyen sobre la interacción cultivo-leñosa. Se predice que la supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos* serán mayor en el cultivo de maíz respecto al cultivo de soja debido a que el primero tiene una estructura de canopeo más abierta y su manejo implica el uso generalizado de fertilizantes y menos herbicidas respecto al manejo de los cultivos de soja. Es importante destacar que no forma parte de este trabajo evaluar el efecto de *G. triacanthos* sobre los cultivos, por ejemplo, en el rendimiento. Ese enfoque corresponde al estudio tradicional de malezas, en cambio, aquí me centré en los controles del establecimiento y no en el impacto de las invasiones.

2.2 Materiales y métodos

Los experimentos se desarrollaron durante las estaciones de crecimiento (de octubre a abril) de los años 2015-2016 y 2017-2018. Para esos periodos las precipitaciones acumuladas difirieron entre años. El registro de la estación meteorológica local fue 582 mm para el ciclo 2015-2016 y 506 mm para 2017-2018. A pesar de que en ambos años las precipitaciones fueron menores al promedio histórico (760 mm, registro de la estación meteorológica local), en febrero de 2016 las precipitaciones fueron muy superiores a la media mensual (base de datos 1976-2018, estación experimental), por lo que llamaré al periodo 2015-2016 como “año húmedo” (Figura 2.1). Además, las precipitaciones de diciembre, enero y febrero del periodo 2017-2018 fueron muy inferiores a las medias mensuales (base de datos 1976-2018, estación meteorológica local), y a partir de ahora llamaré a este periodo “año seco” (Figura 2.1). Es importante mencionar que eventos como los que ocurrieron en febrero de 2016 y en enero y febrero de 2018 ocurren con una periodicidad menor a 10 años, considerando una base de datos más de 40 años (1976-2018, estación meteorológica local).

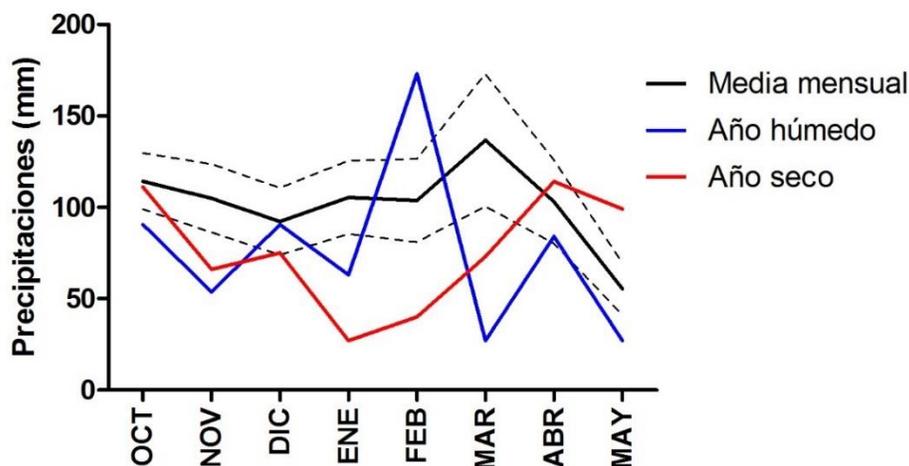


Figura 2.1: Precipitación (mm) mensual para la estación de crecimiento de 2015-2016 (línea azul-año húmedo) y de 2017-2018 (línea roja-año seco). La línea negra sólida representa la media mensual (base de datos 1976-2018, estación meteorológica local) y la línea punteada es el intervalo de confianza de 95%.

2.2.1 Diseño experimental

En diciembre de 2015 (año húmedo) y 2017 (año seco) instalé el mismo experimento en cultivos de maíz y soja que fueron cultivados aplicando las prácticas agronómicas corrientes para la región (Andrade *et al.* 2005, Manuel-Navarrete *et al.* 2009, Satorre 2011; ver en Apéndice Cuadro A1). El diseño experimental incluyó 6 y 3 bloques en cada cultivo en los años húmedo y seco, respectivamente. Los bloques correspondieron a diferentes lotes, lo que me permitió controlar heterogeneidad ambiental asociada a suelos y topografía, así como a la heterogeneidad en el manejo de cada cultivo explicada por la fecha de siembra, los genotipos sembrados o las fechas de aplicación de agroquímicos, lo que es muy común en situaciones de producciones mayores a las 500 ha. Esta variabilidad entre unidades de manejo fue incluida como efecto aleatorio (Crawley 2007, ver abajo)

En cada bloque delimité dos parcelas de 20×30 m distanciadas a 50 m entre sí, y en cada una de estas parcelas delimité dos subparcelas de 5×5 m distanciadas a 5 m entre sí, este arreglo corresponde a un diseño de parcelas divididas en bloques (ver en Apéndice Figura A1). A cada parcela dentro de un bloque le asigné al azar un nivel del tratamiento “manejo”: con o sin manejo agrícola. Las parcelas sin manejo agrícola fueron delimitadas para limitar el tránsito de la maquinaria y así evitar la aplicación de herbicidas, fertilizantes y pesticidas. Con el fin de reducir el efecto deriva se consideró dejar áreas buffer de 7,5 m en los bordes, esto explica la diferencia de tamaño entre parcelas y subparcelas. Las parcelas con manejo agrícola recibieron todas las aplicaciones post-emergencia corrientes correspondientes a cada cultivo (ver en Apéndice Cuadro A1). Cada subparcela dentro de cada parcela fue asignada al azar a un nivel del tratamiento “presencia del cultivo”: con o sin cultivo. En las subparcelas sin cultivo, luego de la emergencia de los cultivos, removí manualmente todas las plántulas de maíz y soja. Esta práctica simuló fallas en la siembra o emergencia del cultivo y no controló otras especies, como las malezas. En las subparcelas con cultivo las plantas de maíz y soja cumplieron todo su ciclo de vida. Por lo tanto, el experimento completo incluyó un diseño factorial (2×2) con parcelas divididas en bloques

aleatorios, donde los factores principales fueron “presencia del cultivo” (en subparcelas) anidado dentro de “manejo” (en parcelas, ver en Apéndice Figura A1).

A comienzos de diciembre, luego de la siembra y emergencia de los cultivos, en cada subparcela transplanté 20 (en el año húmedo) o 10 (en el año seco) plántulas de *G. triacanthos* (diámetro basal: $2,2 \pm 0,4$ mm, altura: $9,1 \pm 2,1$ cm) distribuidas regularmente. Esto determino un total de 430 y 120 plántulas en cada cultivo en el año húmedo y en el año seco, respectivamente. Cada plántula fue enumerada con una etiqueta de plástico para poder monitorear individualmente su supervivencia y crecimiento. Para evitar confundir efectos por plantas muertas en el trasplante, una semana después del trasplante replacé las plántulas muertas por el trasplante. Al finalizar los ciclos de los cultivos todas las plantas de *G. triacanthos*, independientemente de los tratamientos, quedaron expuestas a la cosecha realizada con la maquinaria usual para cada cultivo (ver en Apéndice Cuadro A1).

2.2.2 Recolección de datos y análisis estadístico

En diciembre de 2017 y en enero y marzo de 2018 hice mediciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y de humedad del suelo para caracterizar la disponibilidad de estos recursos. La RFA fue medida cerca del mediodía (11:00–13:00 hs) durante días despejados de nubes usando un medidor de luz (Spectrum®, USA). En cada momento, registré para cada subparcela la RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por encima del canopeo (valor máximo) y tomé 5 mediciones al nivel del suelo. Después, a través de la relación PAR arriba/PAR debajo del canopeo, estimé la proporción de RFA (pRFA) que llega al estrato inferior, este valor tiene una relación inversa con la cobertura. La humedad del suelo se estimó a partir de dos submuestras por subparcela que se recolectaron con un barreno de 3 cm de diámetro hasta los 10 cm de profundidad. El contenido gravimétrico de agua en el suelo (% g/g) fue calculado como la relación del peso perdido luego de que la submuestra fuera secada a 105 °C, las dos submuestras se promediaron para obtener un valor por subparcela.

En mayo de 2016 y 2018, luego de la cosecha mecánica de los cultivos, coseché manualmente todas las plantas de *G. triacanthos* vivas para registrar la supervivencia y crecimiento. A cada planta se le midió el diámetro basal y la altura, posteriormente se secaron a 60°C y finalmente se pesó la biomasa aérea y de raíces. Además, al finalizar el experimento del año húmedo, elegí una planta al azar por subparcela para analizar su contenido de almidón, el principal compuesto de almacenamiento de carbono (Sauter y van Cleve 1994). El contenido de almidón fue determinado usando el kit enzimático Total Starch Assay Kit (AA/AMG, AOAC Método 996.11) en el Laboratorio de Nutrición Animal de la FAUBA. Este método colorimétrico consiste en el uso de dos enzimas termoestables la α -amilasa y la amiloglucosidasa que permiten conocer el porcentaje de almidón en biomasa seca (AOAC International 1998).

Para realizar los análisis estadísticos utilicé el programa **R Studio** (R Core Team 2017). Usé modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial y función de enlace logit para la supervivencia de *G. triacanthos* (función *glmer* del paquete “lme4”; Bates *et al.* 2015) y modelos lineales mixtos para las variables de crecimiento y el contenido de almidón (función *lme* del paquete “nlme”; Pinheiro *et al.* 2017). Todas las variables de crecimiento estuvieron altamente correlacionadas (ver en Apéndice Figura A2), por lo que decidí presentar aquí los resultados de biomasa seca total. Para calcular el test de ANOVA Tipo II de los modelos usé el paquete “car” (función *Anova*). Los supuestos de los modelos fueron chequeados con el paquete “predictmeans” (función *residplot*). Desestimé las interacciones no significativas triples o de mayor orden debido a su difícil interpretación.

Para modelar la supervivencia y las variables de crecimiento propuse dos estructuras de modelo que difieren en sus componentes fijos y aleatorios. Primero, los **modelos completos** consideran “tipo de cultivo” (maíz - soja), “manejo” (con – sin manejo agrícola) y “presencia del cultivo” (con - sin cultivo) como efectos fijos. En estos modelos la estructura aleatoria incluyó subparcela anidada dentro de parcela, parcela anidada dentro de cultivo, cultivo anidado dentro de año y año anidado dentro de bloques. Este tipo de modelos me permitieron comparar a grandes rasgos entre maíz y soja. Sin embargo los factores de control como el “manejo” y la “presencia del cultivo” no son independientes del “tipo de cultivo”, por eso decidí analizar los datos separadamente para cada cultivo. Segundo, **los modelos por cultivos**, solo consideran dos efectos fijos, “manejo” y “presencia del cultivo”. La estructura aleatoria de estos modelos incluyó subparcela anidada dentro de parcela, parcela anidada dentro de año y año anidado dentro de bloque. En ambos tipos de modelos, el “año” fue considerado como un efecto fijo debido a las diferencias conocidas entre años (húmedo – seco).

Para evaluar la relación entre la supervivencia y el contenido de almidón usé un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial (función *glmer* del paquete “lme4”; Bates *et al.* 2015). Aquí, la supervivencia (%) fue modelada en función del contenido de almidón medido en una planta por subparcela. El modelo incluyó la estructura aleatoria detallada para los modelos completos. Si bien una correlación o una regresión Tipo II son tests apropiados para relaciones entre variables de este tipo (Crawley 2007), los modelos mixtos consideran estructuras de anidamiento en los experimentos y generan una función de respuesta. De todas maneras, los resultados de la correlación y la regresión fueron consistentes con el modelo mixto. Es importante destacar que la supervivencia no correlacionó significativamente con otras variables.

2.3 Resultados

2.3.1 Efecto de los tratamientos sobre la RFA y humedad del suelo

Los tratamientos de manejo y presencia del cultivo modificaron la pRFA y la humedad del suelo. La eliminación del cultivo aumentó la pRFA de 23% a 86% en maíz ($\text{Chi}^2=17,14$; $p<0,001$), y de 33% a 87% en soja ($\text{Chi}^2=59,4$; $p<0,001$). Además, en cultivos de soja el manejo aumentó la RFA a valores de 46% ($\text{Chi}^2=10,15$; $p=0,001$), este efecto no se vio en cultivos de maíz. Finalmente, la remoción del cultivo aumentó 8% la humedad del suelo en maíz ($\text{Chi}^2=5,55$; $p=0,1851$), esto ocurrió solo en enero. Respecto a la humedad del suelo, no se encontraron otras diferencias entre tratamientos.

2.3.2 Supervivencia y biomasa

El modelo que incluyó los dos cultivos mostró que la supervivencia de *G. triacanthos* disminuyó 60% el año seco respecto al año húmedo ($\text{Chi}^2=57,78$; $p<0,001$). Independientemente del año, la supervivencia y el crecimiento de *G. triacanthos* disminuyeron 27% ($\text{Chi}^2=5,78$; $p=0,0162$) y 76% ($\text{Chi}^2=19,92$; $p<0,001$) respectivamente en cultivos de soja respecto a los cultivos de maíz (Figuras 2.2 y 2.3). Considerando la interacción significativa “tipo de cultivo” \times “manejo” y que las prácticas agronómicas difirieron entre cultivos, en adelante se muestran los resultados separados para cada cultivo.

En cultivos de maíz, la supervivencia de *G. triacanthos* fue en promedio 81% en el año húmedo y 41% en el año seco. Independientemente del año, la remoción del cultivo

disminuyó marginalmente la supervivencia en parcelas con manejo (Cuadro 2.1, Figura 2.2 A y B). En cultivos de soja, la supervivencia de las plantas fue en promedio 74% en el año húmedo y 22% en el año seco (Cuadro 2.1, Figura 2.2 C y D). Además, de forma independiente, el manejo y la remoción del cultivo disminuyeron la supervivencia de *G. triacanthos* en promedio 24% y 17%, respectivamente (Cuadro 2.1, Figura 2.2 C y D). Estos efectos negativos del manejo y la remoción del cultivo fueron independientes del año.

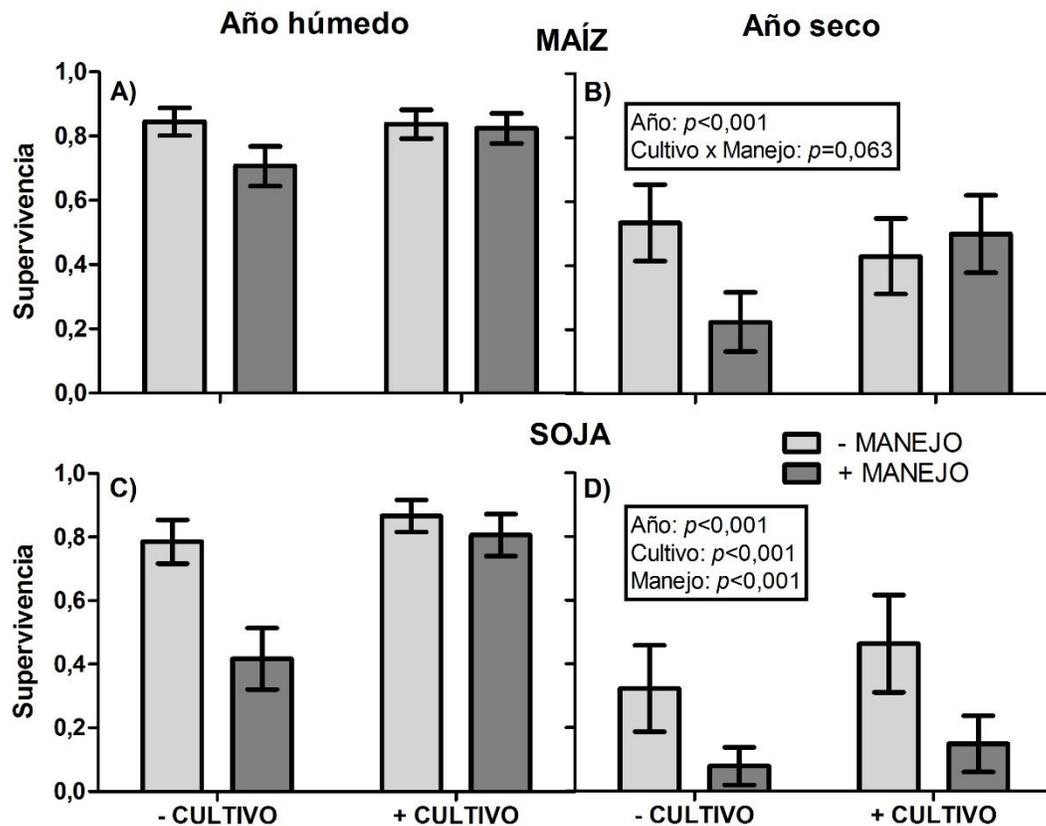


Figura 2.2 Supervivencia de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (A y B) y cultivos de soja (C y D). A la izquierda están los resultados del año húmedo (n=6) y a la derecha los resultados del año seco (n=3) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

Variables respuestas	Supervivencia		Diámetro (mm)		Altura (cm)		Biomasa (g)		Biom. Raíz (g)		Biom. Tallo (g)		Tallo/ Raíz (g/g)	
	Chi ²	P	Chi ²	p										
Maíz														
Año (A)	35,58	<0,001	0,04	0,846	0,01	0,920	0,37	0,545	0,37	0,542	0,28	0,597	0,15	0,695
Cultivo (C)	1,58	0,209	75,13	<0,001	49,20	<0,001	57,45	<0,001	54,13	<0,001	62,83	<0,001	15,44	<0,001
Manejo (M)	3,22	0,072	0,08	0,777	0,03	0,866	0,14	0,706	0,22	0,636	0,03	0,859	1,47	0,224
A × C	0,03	0,872	11,72	<0,001	9,55	0,002	10,86	<0,001	11,88	<0,001	8,60	0,003	0,83	0,362
A × M	0,02	0,887	1,30	0,255	0,20	0,657	0,86	0,355	0,98	0,322	0,50	0,478	0,50	0,481
C × M	3,46	0,063	0,02	0,891	0,06	0,803	0,02	0,878	0,02	0,902	0,03	0,856	0,11	0,737
Soja														
Año (A)	20,96	<0,001	8,90	0,003	1,91	0,167	3,48	0,062	3,91	0,048	1,45	0,229	1,60	0,206
Cultivo (C)	11,34	<0,001	8,92	0,003	0,19	0,663	6,71	0,010	7,19	0,007	4,25	0,039	5,99	0,014
Manejo (M)	15,36	<0,001	4,12	0,042	7,13	0,008	8,95	0,003	8,82	0,003	7,32	0,007	2,31	0,129
A × C	0,36	0,547	1,66	0,198	1,73	0,188	1,39	0,238	1,58	0,209	0,66	0,418	0,89	0,345
A × M	0,81	0,368	0,86	0,355	0,23	0,631	1,32	0,250	1,30	0,254	0,95	0,330	0,40	0,524
C × M	2,20	0,138	1,64	0,200	5,38	0,020	1,58	0,209	1,49	0,223	2,17	0,141	0,30	0,587

Cuadro 2.1: Resultados de los efectos del Año, Cultivo y Manejo sobre las variables de *G. triacanthos*. Se presentan los valores del estadístico Chi², para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos de supervivencia y las variables de crecimiento. Interacciones triples o de mayor orden fueron eliminadas por no ser significativas y por ser difíciles de interpretar.

En maíz, la remoción del cultivo aumentó la biomasa final de *G. triacanthos* dependiendo del año (Cuadro 2.1). El año húmedo la remoción del cultivo triplicó la biomasa de las plantas, en cambio, en el año seco este aumento fue mayor y las plantas crecieron aproximadamente 10 veces más en las subparcelas sin cultivo (Figura 2.3 A y B).

Finalmente, el manejo en los cultivos de maíz no afectó la biomasa de *G. triacanthos*. En cultivos de soja, la biomasa de *G. triacanthos* fue marginalmente mayor el año húmedo (Cuadro 2.1, Figura 2.3). Tanto la presencia del cultivo como el manejo disminuyeron independientemente la biomasa de las plantas un 40% y un 57% respectivamente (Cuadro 2.1, Figura 2.3 B y C). Tanto en maíz como en soja, e independientemente del año, la remoción del cultivo también aumentó la relación tallo/ raíz, esto ocurrió porque el efecto positivo fue proporcionalmente mayor sobre la biomasa aérea (Cuadro 2.1).

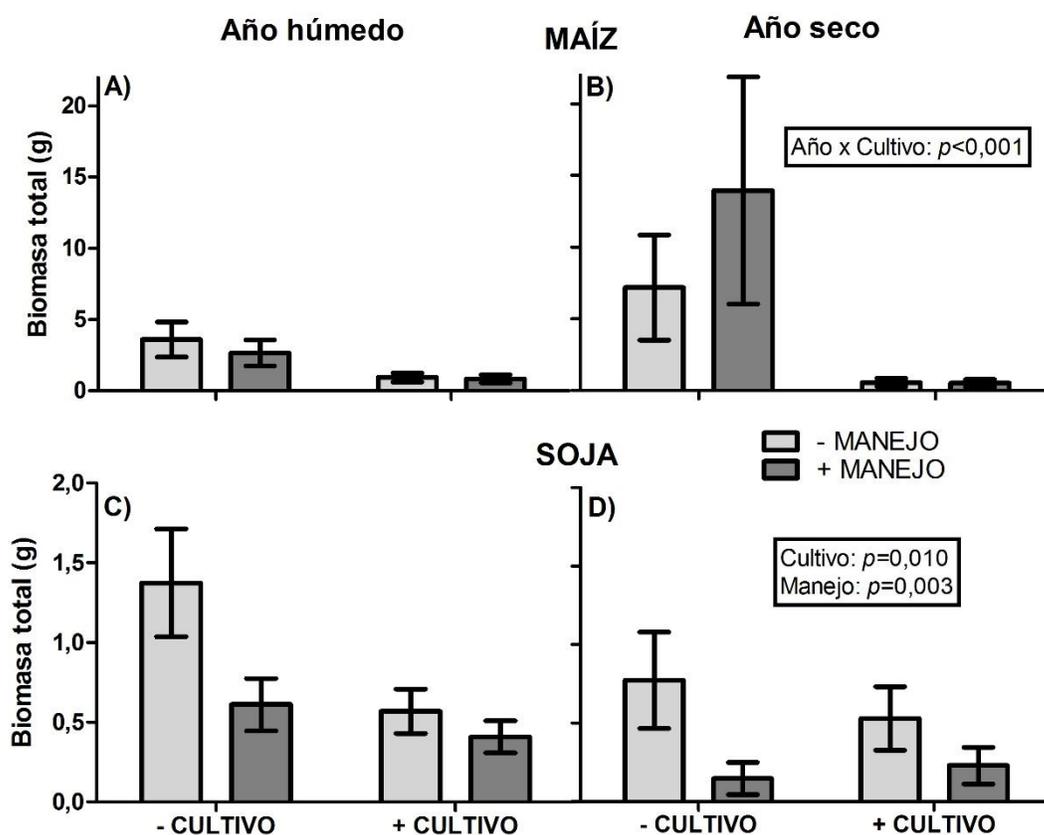


Figura 2.3 Biomasa seca total (g) de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (A y B) y cultivos de soja (C y D). A la izquierda están los resultados del año húmedo (n=6) y a la derecha los resultados del año seco (n=3) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

2.3.3 Contenido de almidón

Las plantas de *G. triacanthos* que crecieron en cultivos de maíz acumularon el doble de almidón que las plantas que crecieron en cultivos de soja ($\text{Chi}^2=100,34$, $p<0,001$). Independientemente del cultivo, el manejo disminuyó marginalmente el contenido de almidón en un 19% ($\text{Chi}^2=3,5$; $p=0,0614$; Figura 2.4). La presencia de los cultivos no afectó el contenido de almidón.

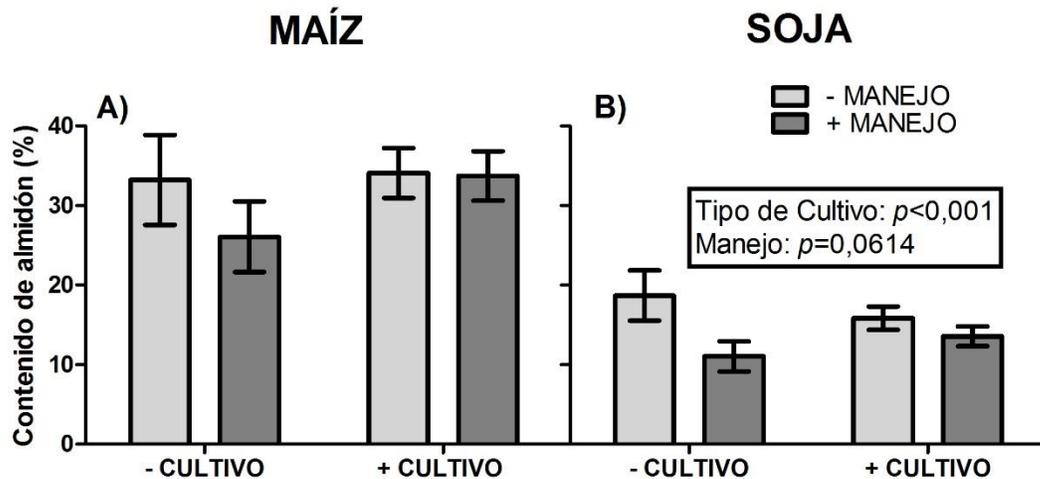


Figura 2.4: Contenido de almidón en biomasa seca (%) de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (A) y cultivos de soja (B) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

Finalmente, el contenido de almidón en tallos y raíces de *G. triacanthos* obtenidas en una parcela se asoció positivamente con la supervivencia al finalizar el experimento en esa misma parcela ($\text{Chi}^2=5,49$, $p=0,019$). Cuando las plantas acumularon mayor contenido de almidón tuvieron mayor probabilidad de sobrevivir. Sin embargo, se observó un valor umbral de aproximadamente 20% de almidón a partir del cual la supervivencia no aumenta con el contenido de almidón (Figura 2.5). Debido a que las plantas que crecieron en soja acumularon menos almidón, en general se ubican al principio de la curva, mientras que las plantas que crecieron en maíz se encuentran principalmente en el plateau.

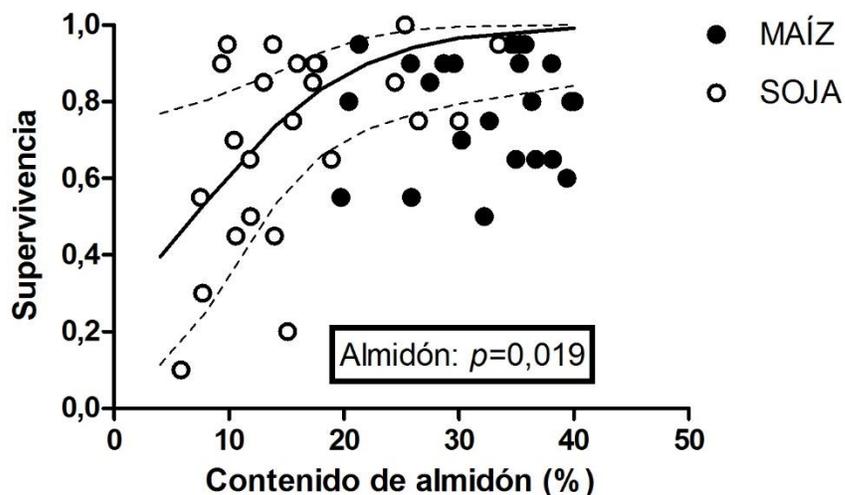


Figura 2.5: Supervivencia de *G. triacanthos* durante el año húmedo en función del contenido de almidón. Cada punto corresponde a una subparcela en cultivos de maíz (puntos negros) y cultivos de soja (puntos blancos), el contenido de almidón se midió en una planta por subparcela. Las líneas punteadas indican los límites de confianza superior e inferior.

2.4 Discusión y conclusión

El estudio de plantas invasoras en sistemas agrícolas se concentra en el impacto de la invasora o “maleza” sobre los cultivos, pero menos se ha evaluado como las prácticas de manejo y el tipo de cultivo modulan la invasión de leñosas. La variabilidad interanual y el manejo asociado a los cultivos de maíz y soja modulan el proceso de invasión de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas pampeanos. La supervivencia de las plántulas dependió principalmente del año, mientras que el cultivo tuvo efectos opuestos sobre la performance de las plantas de *G. triacanthos*. Las diferencias entre los cultivos se debieron al manejo, siendo el maíz más favorable que la soja. Estos experimentos permitieron demostrar cuales son los factores que modulan el establecimiento de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas.

Durante el desarrollo de los experimentos se dieron condiciones ambientales muy contrastantes (Figura 2.1), esto me permitió conocer la importancia relativa de la variabilidad interanual en el proceso de lignificación de agroecosistemas pampeanos. Los resultados demostraron que el año fue el factor con mayor efecto sobre la supervivencia de *G. triacanthos* en ambos cultivos y no hubo interacción con otros factores. Esto coincide con lo esperado porque el clima y su variabilidad son los desencadenantes del proceso de lignificación que actúan a mayor escala, aunque usualmente interaccionan con otros factores como la actividad antrópica (González-Moreno *et al.* 2014). La supervivencia disminuyó en promedio 60% durante el año seco (Figura 2.2), posiblemente porque el mayor déficit hídrico se produjo durante la estación de crecimiento. Contrariamente, las precipitaciones altas que ocurrieron en el verano del año húmedo probablemente recargaron el suelo de agua y permitieron el establecimiento exitoso de las leñosas. Otros trabajos también asociaron positivamente las precipitaciones con el componente leñoso (Fensham *et al.* 2005, Lehmann *et al.* 2014), además hay evidencia de que eventos de lluvias intensas y sequías extremas

favorecen el reclutamiento y aumentan la mortandad de los árboles respectivamente (Roques *et al.* 2001, Adams *et al.* 2009, Kulmatiski y Beard 2013).

La eliminación del canopeo de los cultivos redujo la supervivencia *G. triacanthos* (Figura 2.2). Este efecto sería por la protección del canopeo frente al aumento de la radiación en ausencia del cultivo. Si bien *G. triacanthos* es poco tolerante a la sombra (Blair 1990, Mazía *et al.* 2001), en general, las plantas leñosas pequeñas son sensibles a las altas temperaturas y radiación, principalmente cuando la demanda hídrica es elevada (Engel *et al.* 2009, Classen *et al.* 2010). Además, es probable también que este efecto positivo del cultivo sobre la supervivencia se asocie a la protección del canopeo del cultivo al evitar el contacto directo con los herbicidas. La mayor aplicación de herbicidas en el cultivo de soja explicaría por qué el manejo de soja tuvo un efecto negativo significativo, mientras que el manejo de maíz no afectó la supervivencia. De todas maneras, la aplicación de herbicidas no produjo un 100% de mortandad en las plantas de *G. triacanthos*, posiblemente porque es probable que no todas las plantas establecidas hayan tenido contacto directo con el herbicida, y además porque a pesar de tener contacto con herbicidas algunas plantas toleraron, rebrotaron y persistieron en el cultivo. Esto se ha visto en otras leñosas afectadas por la aplicación de glifosato (Green *et al.* 1992, Matarczyk *et al.* 2002). En el Capítulo IV se desarrolla con mayor detalle la tolerancia de *G. triacanthos*. En síntesis, estos efectos positivos de la presencia del cultivo sugieren una interacción de facilitación cultivo-leñosa que favorece el establecimiento de *G. triacanthos*.

Contrariamente a lo ocurrido con la supervivencia, el crecimiento de *G. triacanthos* disminuyó con la presencia de ambos cultivos, sugiriendo interacción de competencia (Figura 2.3). No hubo diferencias entre las plantas que crecieron con cultivos de maíz o soja. Sin embargo, al eliminarse los cultivos, las plantas en los cultivos de maíz fueron más grandes que las plantas en soja. Esta diferencia podría deberse a que al momento de la siembra el cultivo de maíz incluyó una mayor fertilización, independientemente de los tratamientos con y sin manejo, que el cultivo de soja (ver en Apéndice Cuadro A1), y por lo tanto al eliminarse el cultivo esos nutrientes quedaron disponibles para las plantas de *G. triacanthos* y otras malezas. Esta diferencia se acentuó durante el año seco, posiblemente debido a que ese año la siembra se atrasó por falta de lluvias y las plantas de *G. triacanthos* fueron “introducidas” antes en el ciclo del cultivo. Es decir, las plántulas de maíz consumieron menos de esos nutrientes agregados y la disponibilidad para *G. triacanthos* fue mayor. En términos ecológicos la competencia por luz es más asimétrica, y podría limitar el aprovechamiento de los recursos del suelo. Por lo tanto, al remover el canopeo del cultivo se expresa la limitación por otros recursos que serían más escasos en soja respecto al maíz. En cultivos de soja, el crecimiento de *G. triacanthos* también disminuyó cuando hubo manejo (Figura 2.3 B y C). Es probable que esto haya ocurrido porque los herbicidas eliminaron parte de la biomasa de las plantas (principalmente las hojas), además movilizar reservas desde las raíces para rebrotar también pudo implicar un costo energético que impactó en el crecimiento (Schwilk y Ackerly 2005, Lawes y Clarke 2011).

El contenido de almidón también dependió del tipo de cultivo, las plantas que crecieron en cultivos de maíz acumularon el doble de almidón que las plantas que crecieron en cultivos de soja (Figura 2.4). Se considera que las plantas acumulan reservas cuando crecen sin limitaciones y aún sobran asimilados (Dietze *et al.* 2014). Esto es lo que parece ocurrir con *G. triacanthos*, ya que las plantas que en promedio crecieron más son las que acumularon relativamente más almidón. También la acumulación es sensible a diferentes factores de estrés y prácticas de manejo, principalmente al final de la estación de crecimiento

(Loescher *et al.* 1990). Esto coincide con que la acumulación de almidón disminuyó con el manejo (Figura 2.4). Además, es probable que las plantas que tuvieron contacto con herbicidas hayan movilizado y reciclado reservas para rebrotar y esto reduce la cantidad acumulada (Kozlowski 1992, Dietze *et al.* 2014, ver Capítulo IV).

La probabilidad de sobrevivir de *G. triacanthos* se asoció positivamente con el almidón acumulado (Figura 2.5). En varias especies de arbustos se encontró que la probabilidad de sobrevivir al año siguiente dependía del almidón acumulado al finalizar la estación de crecimiento anterior (Knox y Clarke 2005). Esto permitiría tolerar distintos tipos de estrés y disturbios que afronta a lo largo de su vida, y consecuentemente disminuye las chances de mortandad (Kozlowski 1992). Estos resultados sugieren que estructuras del cultivo o manejos agronómicos que reduzcan la acumulación de almidón provocarían en el mediano plazo una menor tasa de rebrote.

En conclusión, la condición climática, más precisamente la variabilidad interanual en las precipitaciones determinaron primeramente la probabilidad de sobrevivir de *G. triacanthos* (flecha roja desde la condición climática hacia la supervivencia, Figura 2.6). Además, la interacción cultivo-leñosa fue compleja porque cambió de dirección en función del estado de la leñosa y este efecto fue consistente entre años. Por un lado, el canopeo del cultivo protegió a las plantas y favoreció su supervivencia, esto sugiere una interacción de facilitación (flechas verdes desde los cultivos hacia la supervivencia, Figura 2.6). Por otro lado, la presencia del cultivo limitó el crecimiento de *G. triacanthos*, es decir, los resultados sugieren competencia por los recursos y los cultivos tienen mayor habilidad competitiva que la leñosa (flechas rojas desde los cultivos hacia el crecimiento, Figura 2.6). Por último, las plantas que sobrevivieron y crecieron a lo largo del ciclo del cultivo acumularon reservas que les permitiría rebrotar. Sobre la base de los resultados de los dos años, independientemente de las precipitaciones, el cultivo de maíz fue mejor para la supervivencia, el crecimiento y la acumulación de reservas de las plantas de *G. triacanthos* respecto al cultivo de soja (Figura 2.6). Finalmente, dado que en los años con mayor disponibilidad de humedad en el suelo los productores prefieren cultivar maíz por su impacto directo en el aumento del rendimiento, es de destacar que en este contexto también se podría favorecer el establecimiento de *G. triacanthos*. Si bien no fue evaluado en este trabajo, la expansión de *G. triacanthos* dentro de los lotes cultivados impactará negativamente sobre el rendimiento de los cultivos. Por lo tanto, a la hora de tomar decisiones de manejo es importante considerar a los sistemas agrícolas como potenciales refugios de especies leñosas.

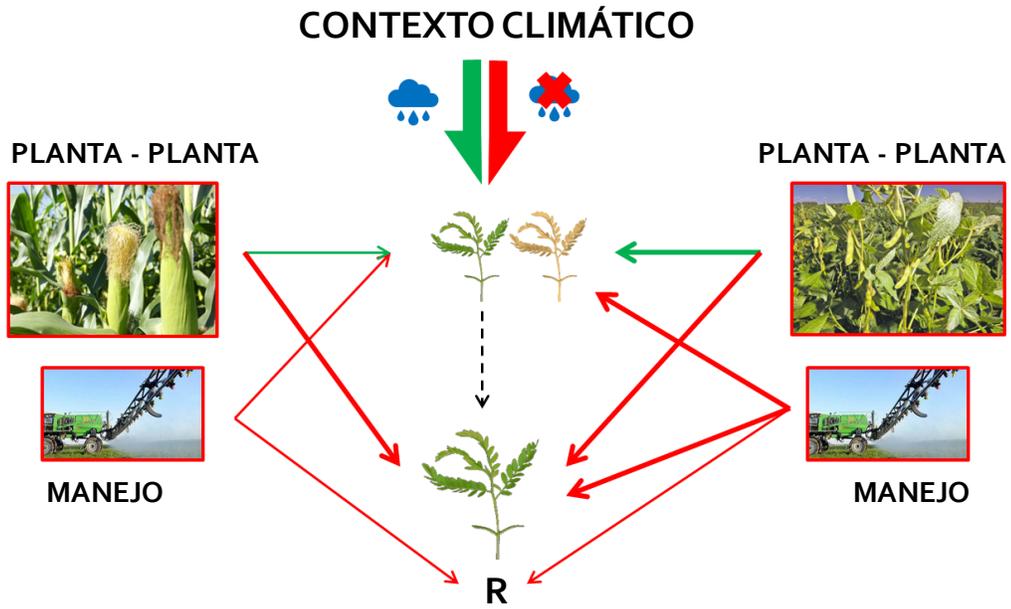


Figura 2.6: Diagrama de efectos positivos (flechas verdes) y negativos (flechas rojas) de los factores evaluados sobre la supervivencia, el crecimiento y las reservas de *G. triacanthos* en cultivos de maíz (izquierda) y soja (derecha). R: reservas de carbono.

CAPÍTULO III

Establecimiento de
G. triacanthos en sistemas ganaderos

3.1 Introducción

La lignificación es un problema que afecta sistemas herbáceos naturales y productivos y tiene consecuencias sobre su estructura, funcionamiento y los servicios que proveen (Asner *et al.* 2004, Hughes *et al.* 2006, Eldridge *et al.* 2011, Ratajczak *et al.* 2012). Originalmente, el pastoreo fue considerado uno de los principales desencadenantes del proceso (Brown y Archer 1989, Archer 1995, Van Auken 2009, Eldridge *et al.* 2011). Esto puede deberse a que en muchos sitios se encontró una asociación positiva entre el pastoreo y el aumento en la densidad de leñosas (Roques *et al.* 2001, Van Auken 2009). Sin embargo, las evidencias de que el pastoreo puede controlar (Browning y Archer 2011, Lyseng *et al.* 2018, Sanjuán *et al.* 2018) o no afectar (Allred *et al.* 2012) el establecimiento de leñosas deja en descubierto el desconocimiento general sobre los mecanismos subyacentes que controlan la lignificación. El pastoreo puede tener efectos directos o indirectos, es decir mediados por otras especies, que favorecen o limitan diferentes etapas del proceso de invasión. Por lo tanto, el efecto neto del pastoreo a lo largo del continuum semilla-planta adulta depende de su sentido (positivo y negativo) y magnitud en cada una de las etapas de desarrollo (ver Figura 3.1, Sankaran *et al.* 2004, Cipriotti y Aguiar 2012).

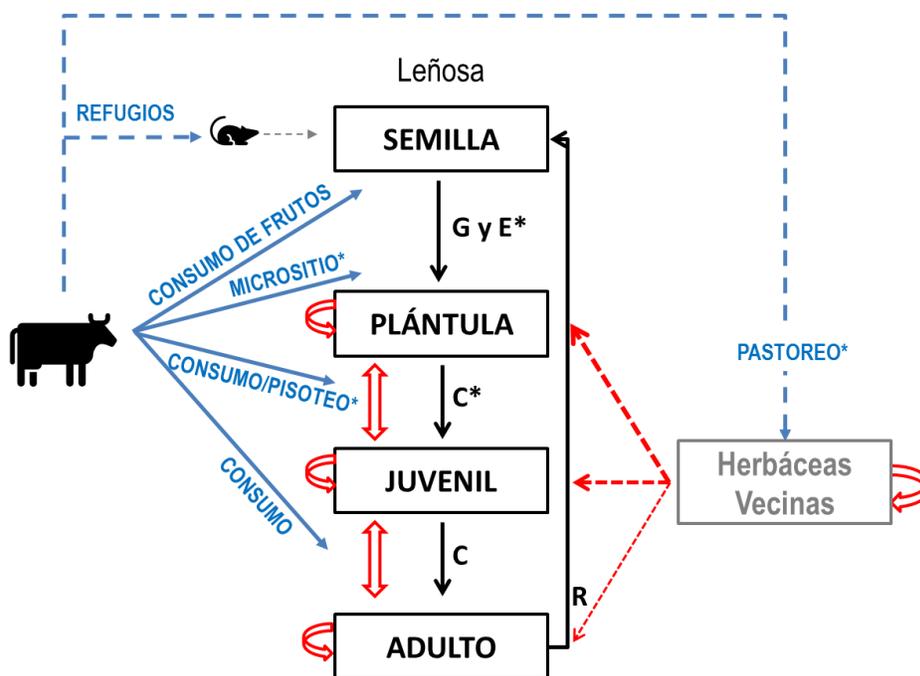


Figura 3.1: Modelo de transición de los estados demográficos de las poblaciones de leñosas (desde semilla a árbol adulto) en sistemas ganaderos. Las flechas negras indican las transiciones entre diferentes estados demográficos de las leñosas con las tasas vitales correspondientes: G y E: germinación y emergencia; C: crecimiento; R: reproducción. Las flechas rojas indican interacciones planta-planta como la competencia entre leñosas y herbáceas o entre leñosas de igual o distinto estado demográfico. Las flechas azules indican los efectos directos (líneas continuas) o indirectos (líneas discontinuas) del ganado sobre la

leñosas. Los asteriscos indican aquellas transiciones de un estado demográfico a otro y las interacciones que fueron estudiadas en este proyecto. Adaptado de Sankaran *et al.* (2004).

En sistemas ganaderos, los herbívoros pueden modular la dispersión y la germinación de las especies leñosas mediante distintos mecanismos directos. Por un lado, gran parte de las especies leñosas invasoras pertenecen a la familia Fabaceae (Mandle *et al.* 2011, Rundel *et al.* 2014), las cuales se caracterizan por tener frutos nutritivos y apetecibles (Becker *et al.* 1984, Oduol *et al.* 1986). Los herbívoros pueden consumir estos frutos (flecha azul “CONSUMO DE FRUTOS” en la Figura 3.1), principalmente cuando el forraje es limitado (Scholte 1992, Moleele 1998, Katjiua y Ward 2006), y así favorecer directamente la dispersión (Brown y Archer 1989, Kneuper *et al.* 2003, Tews *et al.* 2004). Además, el paso por el tracto digestivo promueve la escarificación de las semillas y aumenta las tasas de germinación (Kneuper *et al.* 2003, Tjelele *et al.* 2015). Por otro lado, el ganado también genera cambios a escala de micrositio que pueden modificar las tasas de germinación y emergencia (flecha azul “MICROSITIO” en la Figura 3.1). Por ejemplo, las heces aportan humedad y nutrientes que favorecen el reclutamiento de las leñosas (Grellier *et al.* 2012). Con efecto contrario, el ganado pisotea y así compacta el suelo y entierra las semillas, esto puede reducir las tasas de germinación y emergencia (Tjelele *et al.* 2015). Estos mecanismos son complejos y pueden variar según el sitio y las especies de plantas y herbívoros involucradas (Campos *et al.* 2008, Venier *et al.* 2012).

El pastoreo también puede afectar de manera indirecta las tasas de germinación y emergencia de las leñosas. El ganado, al consumir las herbáceas aumenta la disponibilidad de luz y esto podría favorecer el reclutamiento de plántulas leñosas (flecha azul “PASTOREO” en la Figura 3.1; Mazía *et al.* 2001, Vandenberghe *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2013). Otro efecto puede ser el mediado por los granívoros, el ganado reduce la disponibilidad de refugios para los granívoros y por lo tanto disminuye el riesgo de consumo de semillas (flecha azul “REFUGIOS” en la Figura 3.1; Keesing 1998, Eccard *et al.* 2000, Jones *et al.* 2003). El balance entre estos efectos directos e indirectos determinará el efecto neto del pastoreo sobre la germinación de las semillas y la emergencia de las plántulas, estas tasas vitales son el cuello de botella para el establecimiento de las leñosas (Sankaran *et al.* 2004).

Una vez emergidas las plántulas, los herbívoros pueden limitar su establecimiento mediante diferentes mecanismos (flecha azul “CONSUMO/PISOTEO” en la Figura 3.1; Roques *et al.* 2001, Macias *et al.* 2014, Vadigi y Ward 2014). En los primeros estados del ciclo de vida, las plantas leñosas pueden ser dañadas por ser consumidas accidentalmente. Difícilmente el herbívoro puede evitar consumirlas cuando las plántulas leñosas están inmersas en una matriz de herbáceas (Roques *et al.* 2001, Baraza 2007, Smit *et al.* 2015). El ganado también puede limitar el establecimiento de las plántulas mediante el pisoteo (Tjelele *et al.* 2015). En el sentido contrario, el pastoreo, al consumir preferencialmente la biomasa herbácea, puede relajar la competencia herbáceas-leñosas e indirectamente favorecer el establecimiento de las leñosas (flecha azul “PASTOREO” en la Figura 3.1; Jurena y Archer 2003, Levine *et al.* 2004, Bond 2008, Ward y Esler 2011). La competencia asimétrica generada por el tapiz herbáceo representa una de las principales barreras para el establecimiento de árboles y arbustos (Riginos y Young 2007, Bond 2008, Aranda *et al.* 2015). Sin embargo, también hay evidencias de que la competencia generada por la vegetación herbácea no afecta al reclutamiento de plantas leñosas. Por ejemplo, Brown y Archer (1999) encontraron que *Prosopis glandulosa* emerge y sobrevive en los pastizales del sudeste de E.E.U.U. independientemente de la biomasa herbácea. En caso de que la

interacción dominante entre herbáceas y leñosas sea positiva (por ejemplo, por facilitación o protección; Smit *et al.* 2006, 2007), el efecto indirecto del pastoreo será negativo para las leñosas.

Cuando las plantas son más grandes, disminuye la probabilidad de que sean pisadas, pero los herbívoros pueden seleccionarlas como alimento, principalmente cuando se trata de leguminosas cuyas hojas son de buena calidad forrajera (flecha azul “CONSUMO” en la Figura 3.1; Katjiua y Ward 2006, Capó *et al.* 2016). El estado de desarrollo de la planta leñosa determinará su capacidad de resistir y/o tolerar el consumo (Boege y Marquis 2005, Boege *et al.* 2011). En general, el tipo de defensas que otorgan resistencia cambian con la edad de la planta. Cuando la plántula leñosa emerge y todavía tiene recursos de origen materno, prevalecen las defensas químicas como los alcaloides (Webber y Woodrow 2009, Barton y Koricheva 2010). En cambio, cuando la planta es totalmente autótrofa y comienza a crecer a altas tasas para poder competir con los vecinos, aumenta la importancia relativa de las defensas físicas como las espinas (Loney *et al.* 2006, Barton y Koricheva 2010). Además, a igual probabilidad de ser consumidas, las plantas más grandes tienen mayor área fotosintética, mayor cantidad de energía almacenada en reservas y mayor cantidad de yemas, por lo que serían más tolerantes a la herbivoría (Boege 2005, Boege *et al.* 2011). También hay otros factores que pueden influir en la resistencia y tolerancia de las plantas, por ejemplo, las condiciones ambientales y las interacciones bióticas que pueden modificar la disponibilidad de recursos (Strauss y Agrawal 1999, Wise y Abrahamson 2007). En este sentido, la competencia herbáceas-leñosa también dependerá del estado de desarrollo de la leñosa (flechas rojas desde “Herbáceas Vecinas” hacia los distintos estados de la leñosa en la Figura 3.1). A medida que la planta leñosa crece tiene capacidad de explorar el suelo a mayores profundidades donde las herbáceas ya no tienen acceso, este mecanismo se conoce como “hipótesis de los dos estratos” (Walker *et al.* 1981, Ward *et al.* 2013).

La mayoría de los trabajos que estudiaron este proceso se realizaron en las sabanas de África (Roques *et al.* 2001, Sankaran *et al.* 2005, Mitchard *et al.* 2009), en los pastizales de Norteamérica (Van Auken 2009, Ratajczak *et al.* 2012, Archer *et al.* 2017) y en la estepa patagónica (Cipriotti y Aguiar 2012), pero aún no se conoce como el pastoreo determina el proceso de invasión de leñosas en sistemas ganaderos pampeanos y cuáles podrían ser los principales mecanismos. El objetivo de este capítulo fue estudiar el efecto del pastoreo por herbívoros domésticos y la competencia generada por la vegetación herbácea residente sobre la germinación, la supervivencia y el crecimiento de plantas de *Gleditsia triacanthos* de diferente estado de desarrollo en sistemas de uso ganadero. Mediante experimentos de campo puse a prueba dos hipótesis. 1) El ganado doméstico, al consumir selectivamente la biomasa de herbáceas, relaja la competencia y afecta indirectamente el establecimiento de *G. triacanthos*. Se predice que el pastoreo tendrá un efecto positivo indirecto sobre la germinación, la supervivencia y el crecimiento de *G. triacanthos*. 2) El pastoreo a través del consumo y pisoteo representa una barrera biótica que limita de manera directa el establecimiento de *G. triacanthos*; la magnitud de este efecto se reduce con el tamaño de la planta. Se predice que el ganado doméstico podrá pisar o incluir en el bocado de alimentación a las plantas de *G. triacanthos* y esto disminuirá su supervivencia y crecimiento, principalmente en plantas chicas. Es importante destacar dos aspectos de este estudio, primero, no puse a prueba todos los efectos posibles del pastoreo sobre *G. triacanthos* (*en Figura 3.1) aunque podrían ser igualmente o más importantes. Segundo, sólo consideré tres estados de desarrollo: semilla (germinación y emergencia), plántula de

tres meses (supervivencia y crecimiento) y planta de nueve meses (supervivencia y crecimiento).

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Diseños experimentales

En primavera-verano de 2016 y 2018 se llevaron adelante dos experimentos manipulativos similares en dos establecimientos ganaderos de cría bovina: estancia “Los Mellizos” (perteneciente a la Flia. Cirio) y estancia “El Milagro” (perteneciente a AGROBOS S.A.). Estos establecimientos están ubicados en dos partidos adyacentes (Gral. Alvear y 25 de Mayo) del centro-oeste de Buenos Aires, en un paisaje de cordones arenosos ondulados, en posición de cresta de loma, en la Subregión Pampa Arenosa (Matteucci 2012). El suelo es pardo oscuro, profundo, poco desarrollado y de aptitud ganadera, excesivamente drenado, no alcalino, no salino y con pendientes de 1% (Carta de suelos, INTA).

El diseño general de los experimentos consistió en tres bloques de 5000 m² en lotes implantados con pasturas. Dividí cada bloque en dos subparcelas: una clausurada sin ingreso del ganado (~500 m²) y otra bajo pastoreo (~4500 m²). El manejo del pastoreo fue del tipo rotativo con una carga ganadera instantánea de 12 EV/ha (8 novillo de ~380 kg; la carga ganadera promedio para pastoreo continuo en la zona es aprox. 0,8 EV/ha). El tiempo de permanencia del ganado estuvo definido por el tiempo que los animales demoraron en consumir el forraje hasta la altura del puño (~ 10 cm). Alcanzado ese momento, se retiraron los animales y se dejó descansar la pastura para que se recuperara la biomasa aérea antes del nuevo ingreso. Abajo se detallan los factores de control de cada experimento.

Experimento 1

En octubre de 2016, establecí un experimento de campo con un diseño factorial en bloques con dos factores principales: pastoreo (dos niveles: con y sin pastoreo) y tamaño inicial de *G. triacanthos* (dos niveles: grandes y chicas, ver Cuadro 1.1), por lo tanto, quedaron definidos 4 tratamientos. Aquí los lotes estaban implantados con una pastura de *Festuca arundinacea* cv. palenque y *Bromus unioloides* (variedad Gerónimo de Gentos). Al momento del experimento la pastura se encontraba degradada, compuesta principalmente por *Festuca* naturalizada *Trifolium repens* y *Lolium multiflorum*. En cada subparcela marqué 5 transectas equidistantes y en cada transecta trasplanté 8 plantas al azar separadas a 2 m de distancia. Quince días después del trasplante, para permitir el establecimiento de las plantas, ingresó el ganado a las subparcelas con pastoreo. Aquí, hubo dos periodos de pastoreo de 15 días cada uno, intercalados entre sí por un mes de descanso. Este experimento finalizó en enero de 2017.

Experimento 2

En noviembre de 2018, establecí un experimento de campo con un diseño factorial en bloques con dos factores principales: pastoreo (dos niveles: con y sin pastoreo) y vecinos (dos niveles: con y sin), por lo tanto, quedaron definidos 4 tratamientos. Aquí los lotes estaban implantados con una pastura de *Festuca arundinacea*, *Trifolium pratense* y *Bromus unioloides*. En cada subparcela marqué 6 transectas equidistantes y en cada transecta trasplanté 8 plantas (similares a las plantas chicas, Cuadro 1.1) al azar separadas a 2 m de distancia.

En los tratamientos sin vecinos removí la vegetación residente con tijeras hasta el nivel del suelo y mantuve esta condición durante todo el desarrollo del experimento. La remoción se hizo en un área circular de 30 cm de diámetro cuyo centro fue la plántula de *G. triacanthos*. El área de remoción se determinó de acuerdo con el área promedio del bocado de un bovino (170 cm², Laca *et al.* 1992). A partir de este valor, y suponiendo que el área del bocado es circular, calculé el diámetro (15 cm aproximadamente). Además, cómo el animal podría seleccionar el vecino más cercano y aun así consumir la planta de *G. triacanthos* accidentalmente, consideré necesario remover la vegetación residente en un área equivalente a un bocado a cada uno de los lados de la planta.

Quince días después del trasplante, para permitir el establecimiento de las plantas, ingresó el ganado a las subparcelas con pastoreo. En resumen, hubo dos periodos de pastoreo de 20 días cada uno, intercalados entre sí por un de descanso de 40 días. Este experimento finalizó en marzo de 2019.

Durante los experimentos 1 y 2, después de cada periodo de pastoreo y de descanso, registré el estado de cada planta, diferenciando entre plantas secas, parcialmente consumidas, no consumidas y desaparecidas (cuando en el parche de trasplante no había rastros de la planta). Al finalizar los experimentos, coseché todas las plantas vivas, las sequé en estufa a 60°C y pesé separadamente el tallo y la raíz. Al momento del trasplante y después del primer periodo de pastoreo de cada experimento tomé submuestras en cada subparcela para estimar la biomasa aérea de las pasturas bajo pastoreo y clausura. Las submuestras se tomaron cosechando toda la biomasa aérea en marcos de 0,2 × 0,5 m, se secaron a 60°C y se pesaron

Experimentos de germinación y emergencia

En los ambos experimentos instalé ensayos de germinación y emergencia. Para ello, coloqué 5 semillas de *G. triacanthos* previamente escarificadas en contenedores individuales de 100 cm³, rellenos con suelo del lugar. En el experimento 1 coloqué 20 contenedores por bloque, mitad en clausuras y mitad en pastoreo (factor fijo: pastoreo, 2 niveles). En el experimento 2 coloqué 20 contenedores por bloque, mitad en clausuras y mitad en pastoreo, y a la vez mitad con vecinos y mitad sin vecinos (factores fijos: pastoreo y vecinos, 4 tratamientos). En cada caso, sorteé los parches con plantas trasplantadas y enterré los contenedores al ras del suelo junto a la planta sorteada. Treinta días después de instalarlos, retiré todos los contenedores y registré en cada uno cantidad de plántulas emergidas, semillas germinadas, no germinadas y desaparecidas. La cantidad de semillas desaparecidas se calculó como $5 - \{ \text{emergidas} + \text{germinadas} + \text{no germinadas} \}$.

3.2.2 Análisis estadístico

Para conocer el efecto del pastoreo y del tamaño o los vecinos sobre la supervivencia y crecimiento de *G. triacanthos* realicé distintos análisis estadísticos con el programa **R Studio** (R Core Team 2017). Para evaluar la supervivencia de *G. triacanthos* utilicé dos aproximaciones. Primero, estimé la supervivencia para cada tratamiento con el método Kaplan–Meier mediante el paquete “survival” (Therneau 2015). Este método no paramétrico provee intervalos de confianza para las curvas de supervivencia y permite indirectamente conocer las diferencias entre factores y tratamientos (Therneau y Grambsch 2000). Segundo, para considerar la estructura fija y aleatoria del diseño experimental, realicé modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial y función de enlace logit para la supervivencia al final de los experimentos (función *glmer* del paquete “lme4”; Bates *et al.* 2015). Para estos modelos consideré dos factores fijos, pastoreo y tamaño para el

experimento 1, pastoreo y vecinos para el experimento 2, y una estructura aleatoria con subparcela anidada dentro de bloque. Para analizar los datos de biomasa de *G. triacanthos* usé modelos lineales mixtos (función *lme* del paquete “nlme”; Pinheiro *et al.* 2017) con la misma estructura fija y aleatoria que los modelos de supervivencia.

Para evaluar en que medida el ganado consumió las plántulas de *G. triacanthos* y si el consumo dependía del tamaño de las plantulas o de los vecinos, consideré las plantas bajo pastoreo que continuaban vivas al finalizar el segundo periodo de pastoreo y la proporción de las mismas que había sido consumida al menos una vez. Desestimé el consumo en las clausuras por ser igual a cero o tener valores insignificantes (<2 plantas consumidas por clausura). Para evaluar el rebrote consideré las plantas vivas que habían sido consumidas al menos una vez después del segundo periodo de pastoreo y la proporción de las mismas que rebrotó. Estas variables (consumo y rebrote) fueron modeladas con modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial y función de enlace logit (función *glmer* del paquete “lme4”; Bates *et al.* 2015). Para estos modelos consideré un factor fijo (tamaño para el experimento 1; vecinos para el experimento 2) y el bloque como único factor aleatorio.

Con el fin de evaluar si el pastoreo o la presencia de vecinos modificaba la tasa de germinación y emergencia (conjuntamente) de semillas escarificadas, se analizó la proporción de plántulas emergidas + semillas germinadas del total de las semillas presentes al momento de recolectar los tubetes, llamé a esta tasa como “germinación efectiva”. No se tuvieron en cuenta las semillas perdidas porque no hubo ningún efecto claro de los tratamientos sobre esta variable, lo que sugiere que la pérdida de semillas fue al azar. Analicé los datos con modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial y función de enlace logit (función *glmer* del paquete “lme4”; Bates *et al.* 2015). Los factores fijos fueron para el experimento 1 pastoreo, ya que el tamaño de la planta no sería para la germinación, y para el experimento 2 pastoreo y vecinos. La estructura aleatoria incluyó a la subparcela anidada dentro del bloque.

Para conocer como el pastoreo modificó la biomasa de pastos, analicé esta variable con modelos lineales mixtos (función *lme* del paquete “nlme”; Pinheiro *et al.* 2017). En estos modelos incluí dos factores de efecto fijo, pastoreo y momento de recolección de las muestras (al inicio del experimento y post-tratamiento), y al bloque como factor de efecto aleatorio.

Para todos los modelos evalué la significancia de cada termino a través de test de ANOVA con errores de Tipo II mediante el paquete “car” (función *Anova*). Los supuestos de los modelos fueron chequeados con el paquete “predictmeans” (función *residplot*).

3.3 Resultados

3.3.1 Biomasa de pastos

El pastoreo redujo la biomasa aérea de pastos en ambos experimentos. En el experimento 1, la biomasa inicial fue de 1400 kg/ha. Respecto a la biomasa inicial, en clausura se acumuló el doble mientras que las parcelas pastoreadas tenían un 30% menos biomasa (Figura 3.2 A), pero estas diferencias no fueron significativas (Pastoreo (P): $\text{Chi}^2=1,89$, $p=0,170$; Momento (M): $\text{Chi}^2=0,74$, $p=0,389$; $P \times M$: $\text{Chi}^2=2,00$, $p=0,157$; $n=3$). En cambio, en el experimento 2, la biomasa aérea de pastos inicial era de 4100 kg/ha. Luego del primer evento de pastoreo, la biomasa de pastos aumentó un 50% en las clausuras y

disminuyó un 40% aproximadamente en las parcelas bajo pastoreo ($P \times M$: $\text{Chi}^2=17,34$, $p<0,001$; $n=15$; Figura 3.2 B).

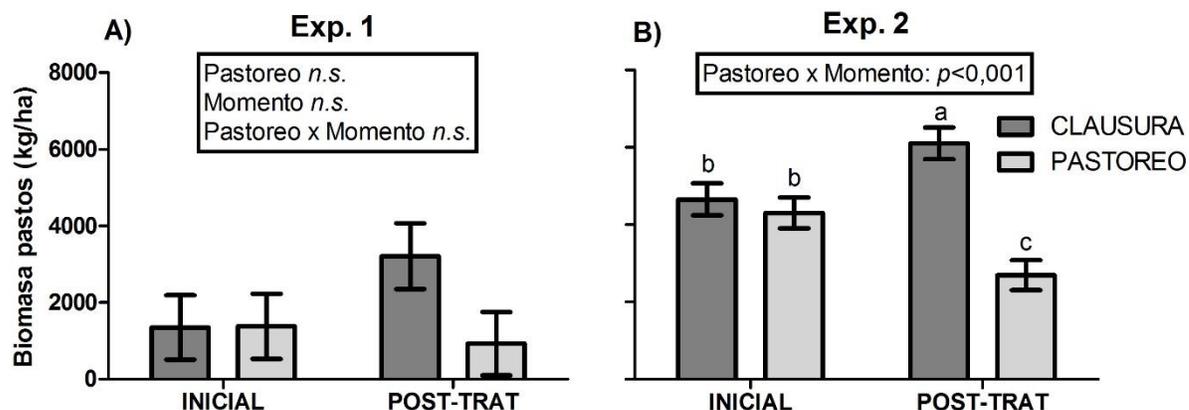


Figura 3.2: Biomasa seca aérea de pastos (kg/ha) de las parcelas bajo clausura y bajo pastoreo en dos momentos, al iniciar el experimento y luego de la aplicación de los tratamientos, para los experimentos 1 (A) y 2 (B). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. *n.s.*: Diferencias estadísticas no significativas.

3.3.2 Germinación y emergencia

La germinación efectiva [(plántulas emergidas + semillas germinadas)/semillas disponibles] de *G. triacanthos* en el experimento 1 no dependió del tratamiento de pastoreo (Pastoreo: $\text{Chi}^2=0,024$, $p=0,877$; Figura 3.3 A). En cambio, en el experimento 2 la germinación efectiva fue mayor cuando las semillas se dispusieron bajo clausura y en parches con vecinos (Pastoreo (P): $\text{Chi}^2=1,30$, $p=0,254$; Vecinos (V): $\text{Chi}^2=0,007$, $p=0,935$; $P \times V$: $\text{Chi}^2=5,62$, $p=0,018$; Figura 3.3 B).

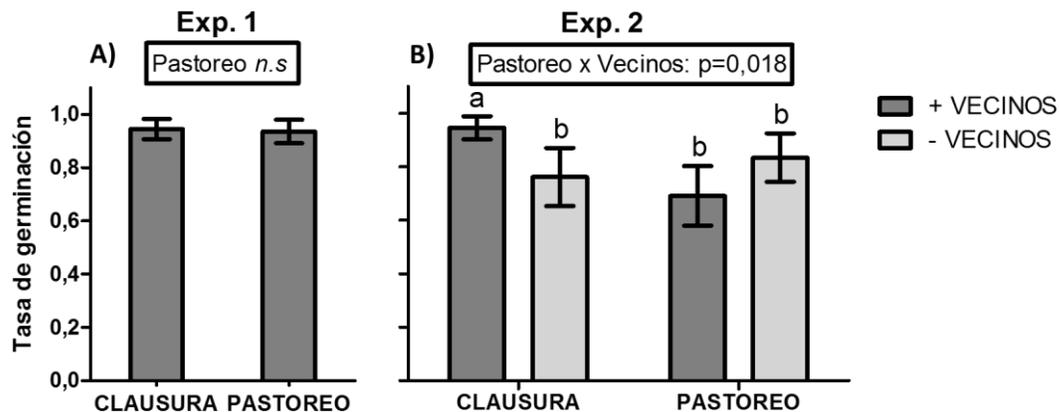


Figura 3.3: Tasa de germinación de *G. triacanthos* en los experimentos 1 (A) y 2 (B) para los tratamientos correspondientes. Las barras de error corresponden al error estándar de la media. *n.s.*: Diferencias estadísticas no significativas. +: con, -: sin vecinos.

3.3.3 Biomasa

El pastoreo y el tamaño inicial afectaron la biomasa final de las plantas. En sendos experimentos las plantas acumularon menos biomasa de tallo, raíz y total (tallo + raíz) cuando estuvieron bajo pastoreo (Figura 3.4, Cuadro 3.1). En el experimento 1 la magnitud del efecto del pastoreo fue mayor para las plantas grandes porque el consumo removió mayor proporción de tallo respecto a las plantas chicas (Figura 3.4 A y C). Independientemente del pastoreo, la biomasa radical fue menor en las plantas chicas (Figura 3.4 B). La relación tallo/raíz disminuyó de 0,55 a 0,30 para las plantas grandes bajo pastoreo (Cuadro 3.1), ya que el efecto fue mayor sobre la biomasa de tallo que sobre la biomasa de raíces.

En el experimento 2, la presencia de vecinos no afectó la biomasa promedio (Cuadro 3.1) pero las plantas en clausura sin vecinos tuvieron mayor biomasa de tallo, raíz y total (Figura 3.4 D, E y F). La relación tallo/raíz en este experimento fue cercana a 0,6, y ni el pastoreo ni la presencia de vecinos afectaron esta relación tallo/raíz (Cuadro 3.1).

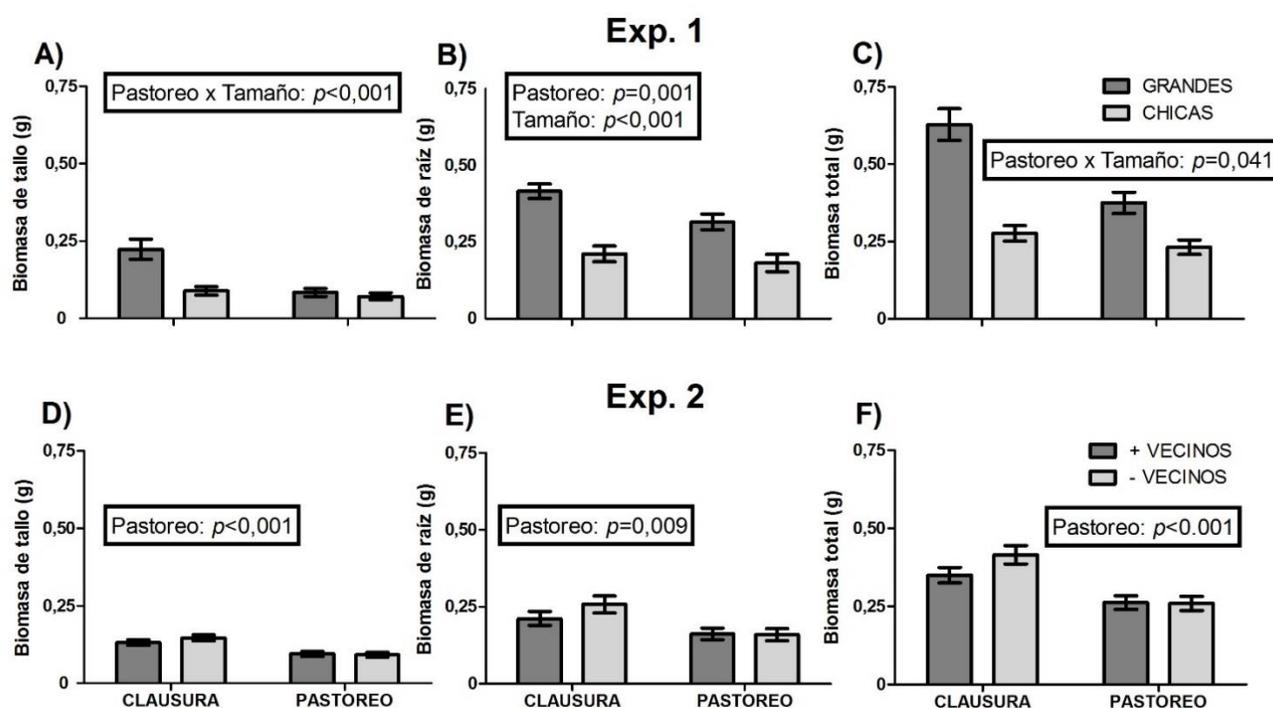


Figura 3.4: Biomasa de tallo, raíz y total (g) de *G. triacanthos* para los cuatro tratamientos de los experimentos 1 (A, B y C) y 2 (D, E y F). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. +: con, -: sin vecinos.

3.3.4 Consumo y rebrote

En ambos experimentos, luego del segundo evento de pastoreo, más del 80% de las plantas vivas de las parcelas bajo pastoreo habían sido total o parcialmente consumidas. Este consumo fue independiente del tamaño en el experimento 1 (Tamaño: $\text{Chi}^2 < 0,001$, $p = 0,982$; Figura 3.5 A) y de los vecinos en el experimento 2 (Vecinos: $\text{Chi}^2 = 0,187$, $p = 0,666$; Figura 3.5 C). Sin embargo, en el experimento 1, el 60% de las plantas consumidas grandes y solo el 6% de las plantas chicas rebrotaron (Tamaño: $\text{Chi}^2 = 16,01$, $p < 0,001$, Figura 3.5 B). En el

experimento 2 no hubo efecto de los vecinos (Vecinos: $\chi^2 = 0,660$, $p = 0,417$), y en promedio rebrotó el 80% de las plantas previamente consumidas (Figura 3.5 D).

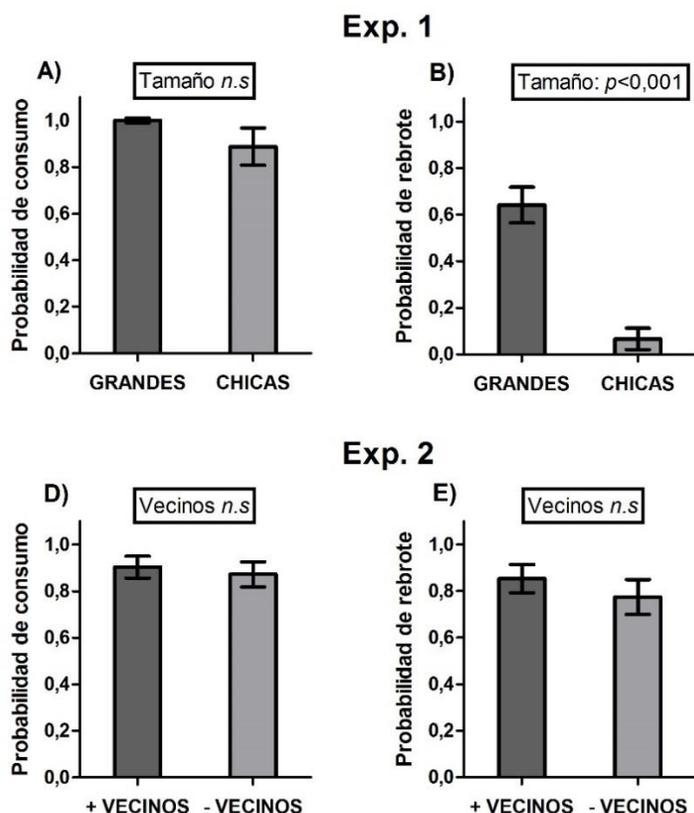


Figura 3.5: Probabilidad de consumo (A y C) y de rebrote (B y D) de *G. triacanthos* en las parcelas pastoreadas, para el experimento 1 según los tratamientos de tamaño (A y B), y para el experimento 2 según los tratamientos de vecinos (C y D). Las barras de error corresponden al error estándar de la media. *n.s.*: Diferencias estadísticas no significativas. +: con, -: sin vecinos.

3.3.5 Supervivencia

La supervivencia de *G. triacanthos* disminuyó con el tiempo en forma variable según los tratamientos (Figura 3.6 A y C). En el experimento 1, la supervivencia aumentó con el tamaño de las plantas. Las plantas grandes tuvieron en promedio una supervivencia del 74% y las plantas chicas del 56% (Figura 3.6 A y B). Si bien las plantas en pastoreo sobrevivieron un 15% menos, este efecto no fue significativo (Cuadro 3.1). En cambio, en el experimento 2, el pastoreo disminuyó casi un 40% la supervivencia (Cuadro 3.1). En las clausuras la supervivencia final fue del 81% mientras que en las parcelas bajo pastoreo fue del 51% (Figura 3.6 C y D). La remoción de los vecinos no tuvo efecto sobre la supervivencia (Cuadro 3.1).

Variables respuestas	Supervivencia		Biomasa Total (g)		Biom. Raíz (g)		Biom. Tallo (g)		Tallo/ Raíz (g/g)	
	Chi ²	p	Chi ²	p	Chi ²	p	Chi ²	p	Chi ²	p
Experimento 1										
Pastoreo (P)	2,93	0,087	13,93	<0,001	10,55	0,001	11,24	<0,001	6,30	0,012
Tamaño (T)	6,98	0,008	67,60	<0,001	66,92	<0,001	48,82	<0,001	1,73	0,189
P × T	0,84	0,359	4,17	0,041	2,70	0,100	17,05	<0,001	9,61	0,002
Experimento 2										
Pastoreo (P)	14,65	<0,001	19,79	<0,001	6,83	0,009	26,73	<0,001	0,01	0,921
Vecinos (V)	0,44	0,507	2,05	0,152	2,19	0,139	0,56	0,464	0,95	0,328
P × V	0,06	0,806	1,55	0,213	1,77	0,184	0,79	0,374	0,46	0,499

Cuadro 3.1: Resultados de los efectos de Pastoreo y Vecinos sobre las variables de la planta para los experimentos 1 y 2. Se presentan los valores del estadístico Chi², para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos de supervivencia y las variables de crecimiento.

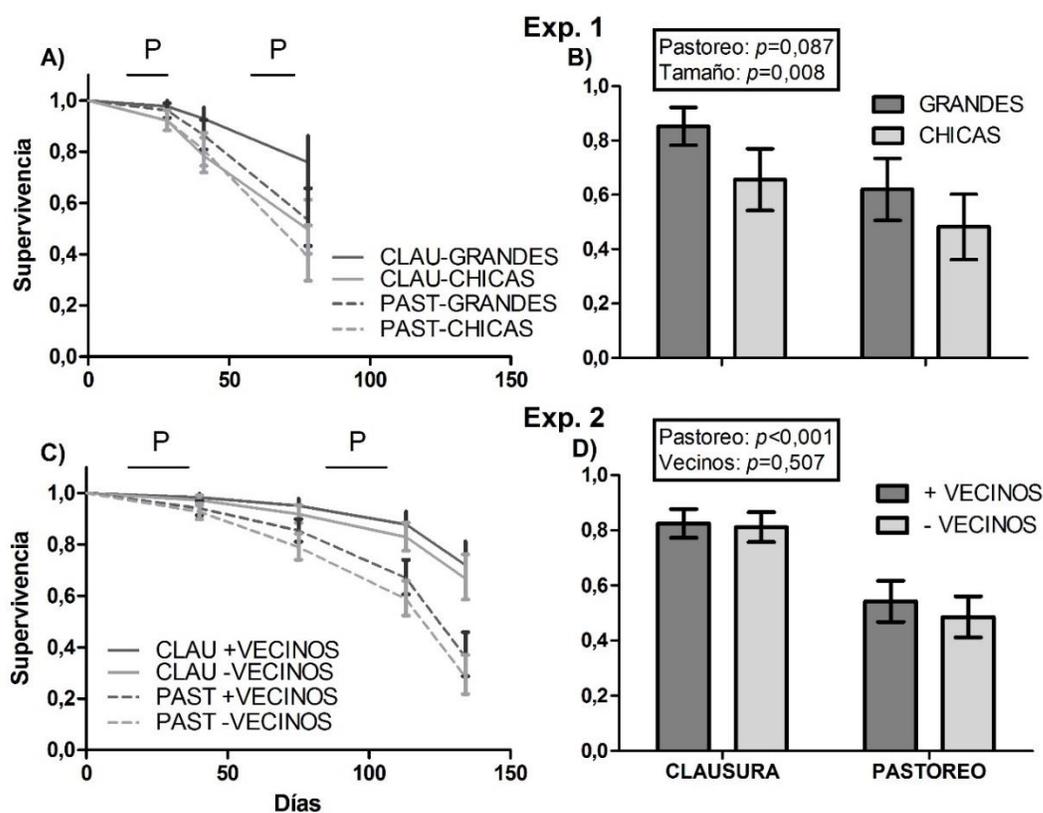


Figura 3.6: Supervivencia de *G. triacanthos* durante (A y C, Método Kaplan–Meier) y al final (B y D, Modelo lineal generalizado mixto) de los experimentos 1 (A y B) y 2 (C y D) para los cuatro tratamientos. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza (en A y C) y al error estándar de la media (en B y D). P: período de pastoreo. +: con, -: sin vecinos.

3.4 Discusión y conclusión

Los estudios del efecto del pastoreo sobre la lignificación han sido principalmente correlativos, pero actualmente hay mayor interés por entender cómo se modifican los procesos demográficos de las leñosas (Sankaran *et al.* 2004). Sin embargo, estos trabajos son poco generales y dependientes del contexto, concentrados en sistemas de sabanas lignificadas con especies nativas. Los resultados de este estudio demuestran que el pastoreo doméstico por el ganado bovino afecta el establecimiento de *G. triacanthos* en distintos estados de desarrollo. Durante las etapas tempranas de germinación y emergencia el efecto del pastoreo fue variable, mientras que tuvo un efecto negativo directo a través del consumo y pisoteo sobre la supervivencia y crecimiento y el efecto fue mayor en las plantas chicas (3 meses). Por otro lado, la competencia generada por la vegetación residente afectó el crecimiento, pero no la supervivencia. Finalmente, las plantas de estados más avanzados, además de crecer y sobrevivir más, también mostraron mayor capacidad de rebrote.

Los controles que modularon la germinación efectiva de *G. triacanthos* difirieron entre experimentos. En el experimento 1 el único factor de control fue el pastoreo y no tuvo efecto (Figura 3.5 A). En el experimento 2, la germinación fue significativamente mayor en clausura y sin remoción de vecinos (Figura 3.5 B). Estos últimos resultados indicarían que la biomasa herbácea aérea favorece la germinación de *G. triacanthos*. Si bien otros trabajos sugieren un impacto positivo de la remoción de la vegetación sobre la emergencia de especies leñosas (Rey Benayas *et al.* 2003, Vandenberghe *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2013, aquí ocurre lo opuesto. Es decir, la biomasa aérea de vecinos facilitaría la germinación y emergencia de *G. triacanthos*, y los mecanismos podrían estar asociados a menor temperatura, evaporación y riesgo de insolación de la plántula (ver Capítulo II). En este sentido, y coincidente con los resultados, el pastoreo al disminuir la biomasa de herbáceas tiene un efecto indirecto negativo sobre la germinación y emergencia de *G. triacanthos*.

Bajo pastoreo, las plantas de *G. triacanthos* fueron consumidas y su capacidad de rebrote dependió únicamente del tamaño inicial de la planta. En un trabajo reciente ya se había demostrado que el ganado vacuno consume biomasa de *G. triacanthos* y a pesar de que el consumo disminuye su crecimiento se observó una alta capacidad de rebrote (Capó *et al.* 2016). Pero dicho trabajo se realizó en el monte dónde la disponibilidad de herbáceas es menor respecto a una pastura y se observaron plantas de mayor tamaño (aproximadamente 10 veces más grandes que las plantas de este trabajo). Mis resultados ayudaron a comprobar que las plantas son también consumidas cuando tienen un tamaño similar al de la pastura (en un rango de 8-20 cm de altura). Esto indica que la diferencia de edad entre las plantas que se empleó en este experimento no fue suficiente para que las plantas grandes fueran más resistentes que las chicas. Por ejemplo, sólo el 3% de las plantas vivas tuvieron espinas al finalizar el experimento. El consumo también fue independiente de la remoción de vecinos, Riginos y Young (2007) encontraron resultados similares removiendo manualmente los vecinos de *Acacia drepanolobium* bajo pastoreo. Esto sugiere que las plantas leñosas fueron igualmente preferidas que las herbáceas y no fueron excluidas del bocado de alimentación.

La tolerancia al consumo de *G. triacanthos* aumentó con el tamaño inicial de la planta, es decir, la diferencia de 6 meses entre las plantas chicas y grandes sí fue suficiente para que las segundas adquirieran mayor capacidad de rebrote. A pesar de que la bibliografía sugiere un impacto positivo de la remoción de vecinos sobre la capacidad de rebrote (Vilá y Terradas 1995), en este trabajo no hubo efecto. Esto podría deberse a la misma causa antes mencionada, si la competencia por los recursos del suelo es más importante que la

competencia por luz, remover sólo la biomasa aérea tendría poco o ningún efecto. En síntesis, mis resultados muestran que el ganado consumió las plantas independientemente de su tamaño mientras que la tolerancia dependió del tamaño de las plantas. Además, mis resultados sugieren que las diferencias en tolerancia podrían explicar la mayor supervivencia de las plantas grandes.

El pastoreo disminuyó la biomasa de *G. triacanthos* y la magnitud del efecto dependió del tamaño las plantas. Las vacas, en general consumen hasta una altura del suelo determinada (Barrett *et al.* 2001) y debido a que las plantas grandes tenían mayor altura, el bocado removió proporcionalmente mayor biomasa de tallo de las plantas grandes que de las chicas. Esto, a su vez, disminuyó la relación tallo/raíz de las plantas grandes bajo pastoreo, y a largo plazo esto podría comprometer su capacidad de rebrote y por lo tanto su persistencia (Longbrake y McCarthy 2001, Knox y Clarke 2005, Paula y Pausas 2011). En el experimento 2, el pastoreo también redujo la biomasa de las plantas independientemente de los vecinos (Figura 3.4 D, E y F). En clausura, la remoción de vecinos impactó positivamente sobre la biomasa de las plantas, pero este efecto no fue significativo, lo que sugiere una interacción débil de competencia. En un experimento anterior, en condiciones controladas, encontré que la competencia redujo drásticamente la biomasa de *G. triacanthos*, pero en ese caso los tratamientos fueron más contrastantes (Aranda *et al.* 2015).

Independientemente del pastoreo, las plantas chicas (=plántula, tres meses) tuvieron menores chances de sobrevivir que las plantas grandes (nueve meses; Figura 3.6 A y B). Varios trabajos mostraron una relación positiva entre tamaño y supervivencia (Jones y Sharitz 1998, Smit *et al.* 2006). Por lo tanto, el pastoreo podría ser una herramienta efectiva de control en los primeros estados de la invasión. Tanto en plantas chicas como en plantas grandes, el pastoreo disminuyó la supervivencia (Figura 3.6). Otros trabajos encontraron resultados similares, las leñosas sobreviven menos en sitios pastoreados por el consumo y el pisoteo que causan la muerte inmediata o a corto plazo de la planta (Marcora *et al.* 2013, Macias *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019). Debido a que la gran mayoría de plantas vivas fueron consumidas, estos resultados sugieren que el consumo no sería el único determinante de la mortandad, y posiblemente las plantas muertas sufrieron al menos otro estrés como por ejemplo el pisoteo. El efecto negativo del pastoreo fue mayor en el experimento 2. Esta diferencia entre experimentos se debería a que el experimento 1 se realizó durante un verano seco (ver Capítulo II), como consecuencia había menor cantidad forraje (Figura 3.1), los períodos de pastoreo fueron más cortos y la duración total del experimento 1 fue menor respecto al experimento 2.

Por último, la remoción de los vecinos no tuvo efecto sobre la supervivencia de *G. triacanthos*, este resultado no coincide con un trabajo anterior donde encontramos que la presencia de vecinos disminuyó la supervivencia de *G. triacanthos* (Aranda *et al.* 2015). Dicho experimento se realizó en macetas con riego periódico y el tratamiento de “no competencia” removía los individuos enteros, inclusive raíces. Es decir, en ese experimento la evaporación no limitaba la disponibilidad de agua en el suelo y tampoco había competencia por los recursos del suelo, dos diferencias con los experimentos de este trabajo. Por lo tanto, la razón de esta falta de efecto podría ser porque la biomasa aérea no limitaría el establecimiento de *G. triacanthos* pero sí lo haría la biomasa de raíces. Justamente, Mazía y otros (2001) encontraron en un pastizal que la biomasa de raíces era cuatro veces más limitante para el establecimiento de *G. triacanthos* que la biomasa aérea.

Los resultados de este trabajo indican que el pastoreo limita el proceso de invasión de leñosas en sistemas ganaderos pampeanos. Dentro de los efectos evaluados, encontré tres

efectos, uno indirecto negativo (disminución de la facilitación por herbáceas en la germinación y emergencia), uno directo negativo (pisoteo y consumo) y uno indirecto positivo (relajación de la competencia herbáceas-leñosa) (Figura 3.1). El efecto neto fue negativo y esta conclusión parte de dos observaciones generales, primero el pastoreo siempre impactó negativamente sobre el establecimiento (germinación, crecimiento y supervivencia) de *G. triacanthos* y segundo la remoción de vecinos no tuvo impactos positivos evidentes. Esto último pudo haber ocurrido por dos razones, una ya desarrollada, la interacción de competencia herbáceas-leñosa no sería por luz (ver Pereira *et al.* 2012), o porque el área de remoción no fue suficiente para generar diferencias entre tratamientos (ver Vandenberghe *et al.* 2006). Por lo tanto, el pastoreo con alta carga animal podría ser una herramienta para controlar el establecimiento de *G. triacanthos* en sus primeros estados. Sin embargo, es clave que ocurra cuanto antes luego de la emergencia porque a medida que las plantas crecen y son más grandes adquieren capacidad de rebrote. Además, un régimen de pastoreo menos intenso que disminuya la probabilidad de encuentro entre la vaca y la leñosa podría no ser efectivo.

CAPÍTULO IV

Influencia del estado de desarrollo y la disponibilidad de nutrientes sobre la tolerancia a la defoliación de *G. triacanthos*

4.1 Introducción

Los árboles son especies longevas que a lo largo de su ciclo de vida están expuestas a distintos disturbios que pueden causar mortalidad (Bellingham y Sparrow 2000, Bond y Midgley 2001, Knox y Clarke 2005). La habilidad de las plantas de recuperarse y sobrevivir a la ocurrencia de disturbios que remueven o dañan biomasa se conoce como tolerancia (Schafer 1971, Rosenthal y Kotanen 1994, Simms y Triplett 1994) y consiste en generar nuevo crecimiento a partir de la biomasa remanente (Haukioja y Koricheva 2000). Bond y Midgley (2001) propusieron el concepto “nicho de persistencia” para caracterizar las especies que rebrotan y sobreviven *in situ* luego de haber sido dañadas por un disturbio, dado que la persistencia acelera la regeneración. La tolerancia varía entre especies (Haukioja y Koricheva 2000), según las características del disturbio (Del Tredici 2001) o las condiciones ambientales (Vesk 2006). Si bien se ha evaluado la tolerancia de distintas especies ante cambios en la disponibilidad de recursos (Hawkes y Sullivan 2001, Knox y Clarke 2005) o el estado de desarrollo (Boege y Marquis 2005, Vesk 2006), estos factores suelen estudiarse separadamente y no está claro cómo pueden interactuar.

Existen distintos mecanismos fisiológicos y morfológicos por los cuales las plantas toleran la remoción de biomasa (Rosenthal y Kotanen 1994, Tiffin 2001). Por ejemplo, muchas especies defoliadas aumentan su actividad fotosintética en el tejido foliar remanente, pero este aumento no necesariamente se traduce en mayor crecimiento (Strauss y Agrawal 1999, Tiffin 2001). Con la remoción de biomasa se activan meristemas que generan tejido nuevo, y este crecimiento puede igualar (compensación) o ser mayor (sobrecompensación) al de una planta no dañada (Rosenthal y Kotanen 1994, Haukioja y Koricheva 2000). Esta respuesta cambia la dominancia meristemática apical y modifica la arquitectura de la planta (Paige 1992, Stowe *et al.* 2000). Otro mecanismo de tolerancia consiste en movilizar reservas acumuladas para rebrotar (Rosenthal y Kotanen 1994, Tiffin 2001). Las plantas generan reservas de carbono generalmente en forma de almidón que, si bien ocurre en distintos órganos, se acumula principalmente en las raíces (Loescher *et al.* 1990, Gholz y Cropper 1991, Kozlowski *et al.* 1991). Por lo tanto, los individuos con mayor proporción de raíces al momento del daño serían más tolerantes por tener mayor cantidad de reservas acumuladas (Tiffin 2001). Además, si las raíces son finas (< 2 mm) aumenta la capacidad de la planta de adquirir los nutrientes necesarios para rebrotar (February *et al.* 2019). En síntesis, para que haya tolerancia las plantas deben rebrotar y sintetizar fotoasimilados rápidamente y sólo podrán hacerlo si tienen un banco de yemas vivas y reservas para movilizar (Bond y Midgley 2001, Knox y Clarke 2005, Poorter *et al.* 2010).

A lo largo del desarrollo de la planta se modifica la asignación de recursos entre crecimiento, defensas o reproducción (Herms y Mattson 1992, Rosenthal y Kotanen 1994, Boege *et al.* 2011), por lo que la tolerancia cambiaría con la edad de la planta. Plantas pequeñas tienen menos área fotosintética, menor cantidad de reservas almacenadas y el banco de yemas es casi inexistente. A medida que las plantas crecen tienen más área fotosintética, mayor cantidad de yemas y capacidad de acumular reservas, por lo que aumentaría la capacidad de rebrote (Boege y Marquis 2005). Vesk (2006) comparó la capacidad de rebrotar de plántulas y juveniles frente a la ocurrencia de disturbios (fuego extremo, fuego moderado y corte) y demostró que las plántulas tienden a rebrotar más, pero que el efecto del daño es menor en plantas más grandes. Seguramente las plantas más chicas tienen mayor proporción de biomasa en tallo y hojas que las plantas adultas, y los disturbios suelen afectar principalmente estos órganos (Haukioja y Koricheva 2000).

Hay controversias acerca de si la disponibilidad de recursos determina la tolerancia de las plantas (Hawkes y Sullivan 2001, Wise y Abrahamson 2007). Por un lado, la hipótesis del *continuo compensatorio* postula que la tolerancia es mayor en ambientes con alta disponibilidad de recursos (Maschinski y Whitham 1989). Este mecanismo propone que plantas con mayor disponibilidad de recursos tienen mayores tasas de crecimiento y acumulan más reservas, lo que las hace más tolerantes a futuras condiciones de estrés biótico o abiótico (Maschinski y Whitham 1989, Kozlowski *et al.* 1991, Rosenthal y Kotanen 1994). Por otro lado, la hipótesis de la *tasa de crecimiento* sugiere que luego de un daño las plantas de ambientes pobres en recursos aumentan más que proporcionalmente la tasa de crecimiento respecto a plantas de ambientes ricos en recursos, las que usualmente expresan tasas de crecimiento cercanas al máximo (Hilbert *et al.* 1981). Por lo tanto, las plantas tolerarían más la defoliación en condiciones con baja disponibilidad de recursos. En general, las monocotiledóneas responden acorde a la hipótesis del continuo compensatorio, mientras que las dicotiledóneas (incluidas las leñosas) se ajustan mejor al modelo de la tasa de crecimiento (Hawkes y Sullivan 2001). Además, el efecto de la disponibilidad de recursos sobre la tolerancia depende también del recurso en cuestión (Wise y Abrahamson 2007).

La defoliación es un disturbio controlado que puede simular cualquier disturbio natural que remueve biomasa aérea y su aplicación permite evaluar la tolerancia de las plantas (Boege 2005). La ventaja de la defoliación es que el experimentador puede manejar la magnitud del daño que es muy variable en condiciones naturales. Por lo tanto, los experimentos de defoliación que remueven una proporción constante de biomasa permiten comparar la tolerancia de individuos de distinto tamaño, ya sea por la especie o el estado de desarrollo (Stowe *et al.* 2000). En estos experimentos la tolerancia se estima como la diferencia en el “*fitness*” de plantas defoliadas y no defoliadas (Strauss y Agrawal 1999). El *fitness* tiene dos componentes, el crecimiento y la reproducción, que pueden evaluarse fácilmente en especies de ciclo de vida corto. Sin embargo, cuando se desea estudiar la tolerancia de especies longevas como los árboles, evaluar cambios en la reproducción se dificulta y usualmente sólo se considera el crecimiento (Barton 2016, Lorca *et al.* 2019). Estos son aspectos para tener en cuenta cuando quiere conocerse la tolerancia de las plantas.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la tolerancia a la defoliación de plantas de *G. triacanthos* de distinto tamaño y bajo diferente disponibilidad de nutrientes. Mediante un experimento controlado puse a prueba la siguiente hipótesis de trabajo: La tolerancia a la defoliación de *G. triacanthos* depende del estado de desarrollo y de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, ya que ambos inciden sobre las reservas disponibles que facilitan el rebrote. Se predice que el efecto negativo de la defoliación será menor en las plantas de *G. triacanthos* de mayor tamaño, debido a su mayor capacidad de rebrote. Además, se predice que la fertilización disminuirá el impacto negativo de la defoliación sobre el crecimiento.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Diseño experimental

Bajo condiciones controladas, establecí un experimento completamente aleatorio con tres factores principales: tamaño inicial de *G. triacanthos* (dos niveles: chicas y grandes, ver Cuadro 1.1), defoliación (dos niveles: con y sin) y fertilización con NPK (dos niveles: con y sin), resultando ocho tratamientos. En marzo de 2017, trasplanté 40 plantas chicas y 40 plantas grandes (ver Cuadro 1.1), cada una en una maceta de 5 L de capacidad. Cada maceta fue llenada con 2/3 de tierra fértil y 1/3 de arena. A cada planta le asigné al azar un nivel de defoliación y uno de fertilización, de manera que quedaron 10 réplicas por tratamiento (80 macetas).

En primer lugar, el factor fertilización consistió en tres aplicaciones de NPK (15-15-15), la primera en abril de 2017, la segunda en noviembre de 2017 y la tercera en febrero de 2018. Para fertilizar, realicé con un barreno tres hoyos por maceta, a 10 cm de la base de la planta y hasta 10 cm de profundidad, y distribuí la dosis homogéneamente entre los hoyos. La dosis de cada fertilización correspondió a 33 g de fertilizante/maceta, estimada a partir de una dosis recomendada en función del nitrógeno (1 g de N por litro de maceta). En segundo lugar, para el factor defoliación, la mitad de las plantas recibieron un total de cuatro cortes a razón de un corte por mes a lo largo de la estación de crecimiento (noviembre 2017-marzo 2018). Cada defoliación consistió en remover el 50% superior del total de hojas, incluyendo el tallo y yemas apicales. Después de cada defoliación, puse a secar a 60°C y pesé la biomasa retirada.

Al finalizar cada evento de defoliación y al final del experimento medí la altura, el diámetro basal (con calibre), la cantidad de espinas y de ramificaciones de cada planta. En septiembre de 2018 coseché todas las plantas, las puse a secar en estufa a 60°C y pesé separadamente biomasa de tallo y de raíces finas (< 2 mm de diámetro) y gruesas (> 2 mm de diámetro). Tomé al azar 3 plantas de cada tratamiento para analizar contenido de almidón. El contenido de almidón fue determinado usando el kit enzimático Total Starch Assay Kit (AA/AMG, AOAC Método 996.11) en el Laboratorio de Nutrición Animal de la FAUBA (ver detalles en el Capítulo II). Finalmente tomé muestras de hojas de 6 plantas de cada combinación de fertilización por defoliación (promediando los tamaños) para analizar el contenido de nitrógeno en hoja. Esta determinación se hizo con el método Kjeldahl (AOAC Método 2.062) en el Laboratorio de Nutrición Animal de la FAUBA. Este método consiste en una digestión ácida de la muestra que forma sulfato de amonio, el cual en exceso de hidróxido de sodio genera amoniaco, que se destila y se titula para determinar el contenido de nitrógeno (Gregorio *et al.* 2016).

4.2.2 Análisis de datos

El crecimiento de las plantas fue evaluado a través de distintas variables. El crecimiento relativo en diámetro y altura se calculó como la diferencia en el tamaño al final y al inicio del experimento relativizada a la medición inicial [(medición final - medición inicial) / medición inicial]. Con la biomasa de los distintos órganos de las plantas calculé las relaciones tallo/raíz y raíz gruesa/raíz fina de cada planta. Además, con la biomasa removida en cada defoliación pude estimar la biomasa de tallo total producida (la que cada planta tenía al finalizar el experimento + Σ biomasa removida en todas las defoliaciones). Por lo tanto, para las plantas defoliadas la biomasa de tallo total fue mayor a la biomasa de tallo final, en cambio, para las plantas no defoliadas la biomasa de tallo total fue igual a la final.

Para realizar los análisis estadísticos utilicé el programa R Studio (R Core Team 2017). En los modelos se evaluó el efecto de la “defoliación”, “tamaño” y “fertilización” y sus interacciones sobre las variables respuesta. El crecimiento relativo en diámetro y altura, el diámetro, altura, biomasa de tallo y raíz, las relaciones raíz gruesa/raíz fina, relación tallo/raíz, el número de espinas, el contenido de almidón y nitrógeno foliar fueron analizadas a través de modelos lineales generales (función *lm* del paquete “stats”). Se transformaron con logaritmo cuando las variables se ajustaron mejor a una distribución log-normal. El número de ramificaciones se ajustó mejor a una distribución binomial negativa, y se usó un modelo lineal generalizado (función *glm.nb* del paquete “MASS”, Venables y Ripley 2002). Para todos los modelos calculé el test de ANOVA Tipo II mediante el paquete “car” (función *Anova*). Los supuestos de los modelos fueron chequeados con el paquete “predictmeans” (función *residplot*).

4.3 Resultados

4.3.1 Crecimiento

El corte, la fertilización y tamaño inicial de las plantas modularon su crecimiento. Las plantas chicas crecieron relativamente más en diámetro que las plantas grandes y la fertilización disminuyó un 30% el crecimiento sólo en las plantas chicas que no fueron defoliadas. La defoliación disminuyó el crecimiento relativo en diámetro de las plantas chicas en ausencia de fertilización, mientras que la defoliación aumentó el crecimiento de las plantas chicas con fertilización. (Figura 4.1 A, Cuadro 4.1). Ni la fertilización, ni la defoliación afectaron la tasa de crecimiento en diámetro de las plantas grandes (Figura 4.1 A). Por lo tanto, el diámetro basal final fue similar (~9 mm) entre plantas chicas no defoliadas ni fertilizadas y plantas grandes, independientemente del tratamiento que recibieron (Figura 4.1 B, Cuadro 4.1).

En relación con la altura, las plantas chicas crecieron 90% más que las plantas grandes, y esta diferencia fue independiente de los otros tratamientos (Figura 4.1 C, Cuadro 4.1). La defoliación y la fertilización disminuyeron el crecimiento en altura en 65% y 33% respectivamente (Figura 4.1 C, Cuadro 4.1). Al finalizar el experimento, las plantas grandes no fertilizadas y no defoliadas fueron las más altas (Figura 4.1 D, Cuadro 4.1). La defoliación y la fertilización disminuyeron en forma independiente la altura final 30 cm y 15 cm, respectivamente (Figura 4.1 D).

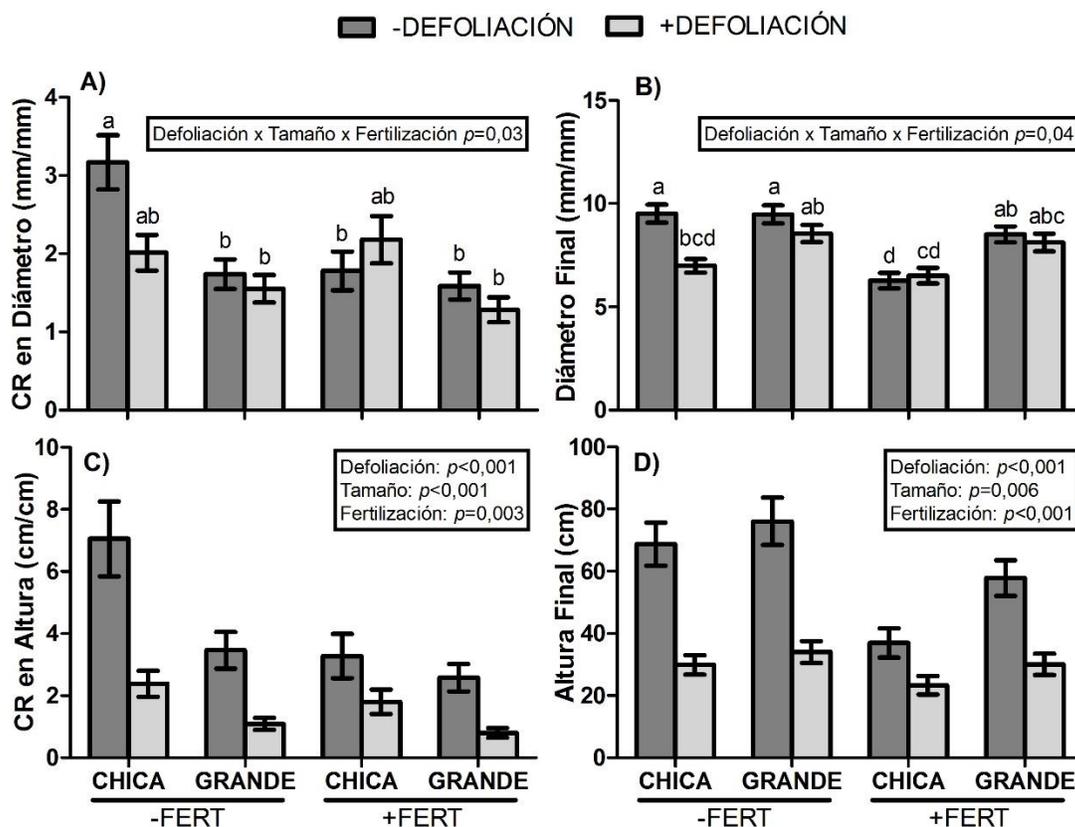


Figura 4.1 Crecimiento relativo en diámetro (mm/mm, A), diámetro final (mm, B), crecimiento relativo en altura (cm/cm, C) y altura final (cm, D) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas para la interacción triple (Defoliación \times Tamaño \times Fertilización). Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

La defoliación tuvo un efecto negativo sobre la biomasa final independientemente del tamaño y fertilización, mientras que la fertilización tuvo un efecto negativo mayor sobre la biomasa total y final de las plantas chicas (Figura 4.2 A, Cuadro 4.1). La fertilización disminuyó aproximadamente 50% la biomasa de tallo final de las plantas chicas independientemente del tratamiento de defoliación y no afectó a las plantas grandes (Figura 4.2 A, 4.1). En general, las plantas grandes y las plantas no defoliadas tuvieron en promedio 110% y 90% más biomasa de tallo final (Figura 4.2 A, Cuadro 4.1). En cambio, si se tiene en cuenta la biomasa removida en las defoliaciones, se observa que la defoliación no afectó la biomasa de tallo total (Figura 4.2 A, Cuadro 4.1). Las plantas chicas produjeron 44% menos biomasa de tallo total que las plantas grandes. La fertilización también disminuyó la biomasa de tallo total, y este efecto fue mayor en las plantas chicas (Figura 4.2 A, Cuadro 4.1).

La defoliación tuvo un efecto negativo marcado sobre la biomasa de raíz en ausencia de fertilización, esta disminución alcanzó valores cercanos al 75%. (Figura 4.2 B, Cuadro 4.1). En general, las plantas chicas tuvieron menor biomasa de raíz respecto a las plantas

grandes y esta diferencia fue mayor cuando no se fertilizó (Figura 4.2 B, Cuadro 4.1). Todas las plantas tuvieron mayor proporción de raíz gruesa que de raíz fina y los tratamientos de defoliación y fertilización modificaron dicha relación (Figura 4.2 C, Cuadro 4.1). Las plantas defoliadas tuvieron similar relación raíz gruesa/raíz fina (~2,5) independientemente del tamaño y del tratamiento de fertilización (Figura 4.2 C, Cuadro 4.1). La relación raíz gruesa/raíz fina de las plantas no defoliadas dependió de la fertilización, la defoliación aumentó esta relación en ausencia de fertilización mientras que tuvo el efecto inverso cuando se fertilizó (Figura 4.2 C, Cuadro 4.1). El tamaño de las plantas no determinó diferencias en esta relación (Figura 4.2 C, Cuadro 4.1). Finalmente, la fertilización aumentó la relación Tallo/Raíz en plantas no defoliadas mientras que la defoliación disminuyó 30% esta relación cuando las plantas fueron fertilizadas (Figura 4.2 D, Cuadro 4.1)

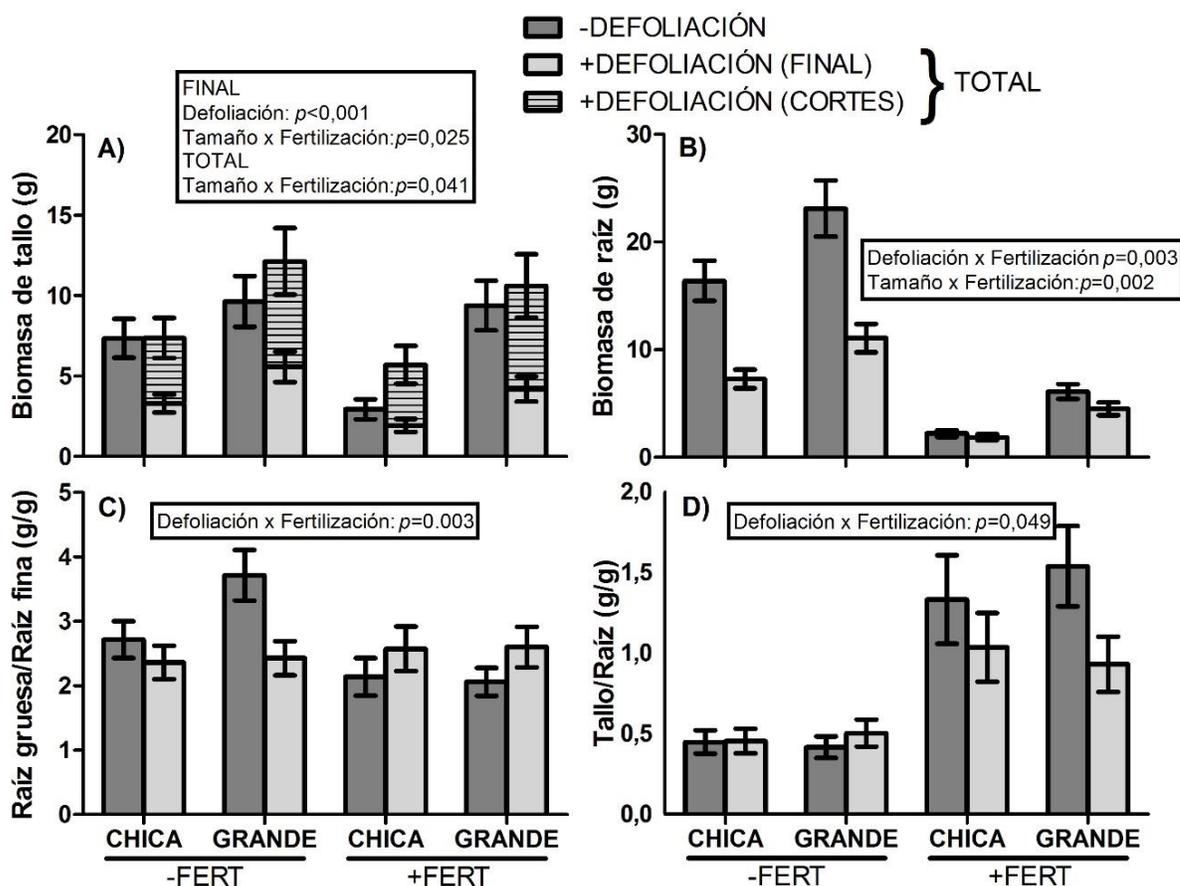


Figura 4.2 Biomasa de tallo final y total (g, A), biomasa de raíz final (g, B), relación raíz gruesa/raíz fina (g/g, C) y relación tallo/raíz (g/g, D) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

4.3.2 Rasgos de las plantas: Nitrógeno, Espinas, Ramificaciones y Almidón

Los tratamientos modificaron algunos rasgos de las plantas. En principio, las plantas fertilizadas y no defoliadas tuvieron 1% más contenido de nitrógeno foliar que el resto de los

tratamientos (Cuadro 4.1). Además, la fertilización redujo en 30% el número de espinas por planta independientemente del tamaño y la defoliación (Figura 4.3 A, Cuadro 4.1). En cambio, la defoliación aumentó el número de espinas por planta en mayor proporción en plantas grandes (Figura 4.3 A, Cuadro 4.1). Por otro lado, el número de ramificaciones aumentó con la defoliación ($\chi^2=4,26$, $p=0,039$; Figura 4.3 B). Finalmente, la fertilización redujo en un 70% el contenido de almidón, independientemente de los otros tratamientos (Figura 4.4, Cuadro 4.1).

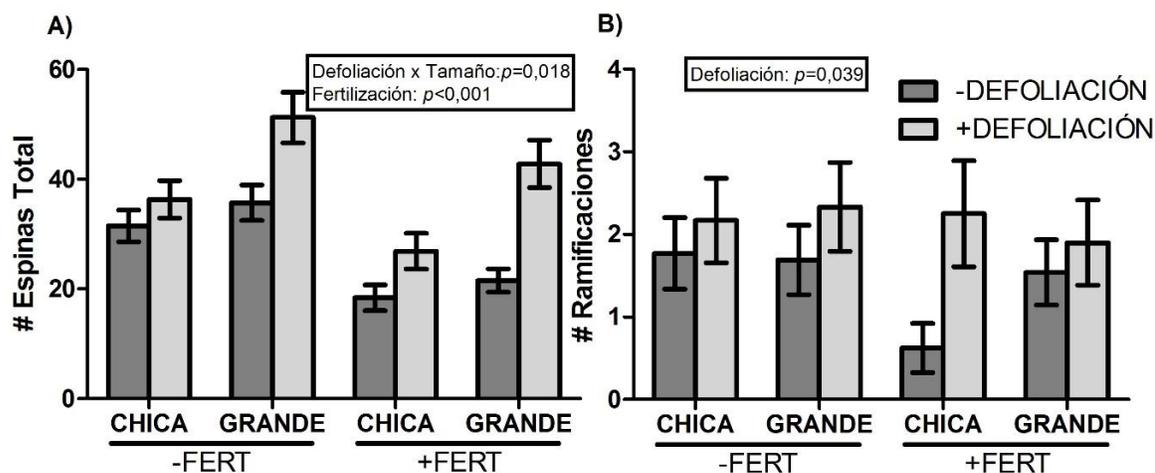


Figura 4.3 Número de espinas total (A) y número de ramificaciones verdes por planta (B) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

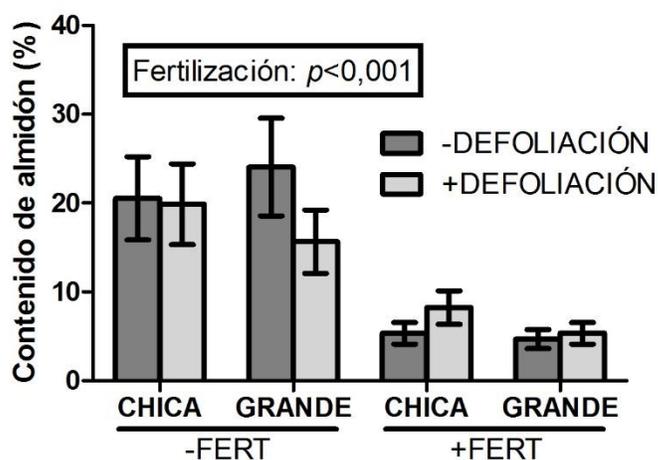


Figura 4.4: Contenido de almidón (% en biomasa seca) promedio de los 8 tratamientos. En el eje x se ubican los tratamientos de tamaño y fertilización (-: sin, +: con), los colores de las barras indican el tratamiento de defoliación (-: sin, +: con). Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

Variables respuesta	Defoliación (D)		Tamaño (T)		Fertilización (F)		D × T		D × F		T × F		D × T × F	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Crec. Rel. en diámetro (mm/mm)	4,48	0,037	20,74	<0,001	5,03	0,028	0,01	0,919	2,03	0,158	0,54	0,464	4,89	0,030
Diámetro final (mm)	11,64	0,001	22,30	<0,001	19,01	<0,001	1,30	0,258	6,75	0,011	5,61	0,020	4,12	0,046
Crec. Rel. en altura (cm/cm)	63,04	<0,001	24,04	<0,001	9,28	0,003	1,17	0,283	0,66	0,420	0,79	0,376	0,87	0,353
Altura final (cm)	86,11	<0,001	8,02	0,006	15,99	<0,001	0,19	0,666	2,60	0,111	2,35	0,129	0,51	0,476
Biomasa de tallo final (g)	27,66	<0,001	25,86	<0,001	10,24	0,002	0,01	0,928	0,01	0,905	5,22	0,025	1,57	0,213
Biomasa de tallo total (g)	3,25	0,075	23,56	<0,001	6,12	0,015	0,17	0,684	0,86	0,357	4,33	0,041	2,31	0,133
Biomasa de raíz (g)	38,90	<0,001	51,16	<0,001	247,38	<0,001	0,01	0,933	9,06	0,003	10,45	0,002	0,37	0,545
Tallo/ Raíz (g/g)	0,89	0,359	0,02	0,892	60,98	<0,001	<0,01	0,980	3,98	0,049	<0,01	0,954	0,73	0,397
Raíz gruesa/ Raíz fina (g/g)	0,68	0,413	1,34	0,251	5,65	0,020	0,77	0,383	9,60	0,003	1,35	0,249	1,02	0,316
Nitrógeno	0,62	0,440	-	-	2,02	0,171	-	-	5,71	0,027	-	-	-	-
Espinas	28,58	<0,001	15,07	<0,001	22,65	<0,001	5,84	0,018	0,98	0,325	<0,01	0,987	0,05	0,831
Almidón	0,03	0,872	1,00	0,327	58,43	<0,001	1,17	0,291	2,54	0,124	0,56	0,460	0,02	0,885

Cuadro 4.1: Resultados de los efectos de Defoliación, Tamaño y Fertilización sobre las variables de las plantas. Se presentan los valores del estadístico *F*, para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos.

4.4 Discusión y conclusión

Los árboles son afectados a lo largo de su vida por distintos disturbios que pueden reducir su “fitness” o causar mortandad, y la tolerancia es la capacidad de sobrevivir a estos daños (Rosenthal y Kotanen 1994). En el contexto de las invasiones biológicas, un árbol invasor de ambientes disturbados debe ser tolerante para persistir bajo dichas condiciones. En este capítulo evalué la tolerancia a la defoliación de plantas de *G. triacanthos* en distintos estados de desarrollo bajo condiciones de nutrientes contrastantes. La defoliación, el tamaño y la fertilización generaron cambios en el crecimiento, el tamaño final y la partición de biomasa de las plantas. Si bien la defoliación disminuyó el crecimiento, las plantas defoliadas compensaron en biomasa independientemente del tamaño y la fertilización. Estos resultados ayudan a comprender cuales son las estrategias de *G. triacanthos* que le permiten invadir y persistir en ambientes disturbados como los sistemas ganaderos.

Las plantas de *G. triacanthos* compensaron en biomasa aérea. Si bien la biomasa final de las plantas dependió de la defoliación, la biomasa total producida fue igual entre plantas defoliadas y no defoliadas, independientemente del tamaño y la fertilización (Figura 4.2 A). Esto significa que las plantas defoliadas, a pesar de haber crecido menos y tener menores diámetro y altura final (Figura 4.1), produjeron la misma biomasa que las plantas no defoliadas. Posiblemente esta compensación ocurrió debido al mayor número de ramificaciones (Figura 4.3 B) producto de la activación de yemas laterales. En cambio, en otro estudio donde se eliminaron todas las hojas menos los cotiledones se demostró que las plantas sobrevivieron pero no compensaron en biomasa (Lorca *et al.* 2019). Esto sugiere que la capacidad de tolerar de *G. triacanthos* dependería de la frecuencia e intensidad del disturbio, donde disturbios menos frecuentes y más intensos son más difíciles de tolerar que disturbios más frecuentes y menos intensos.

La fertilización y la defoliación modularon la partición de la biomasa entre los diferentes órganos de las plantas. Por un lado, la fertilización aumentó la relación tallo/raíz al reducir fuertemente la biomasa de raíz (Figura 4.2 D) y reducir la proporción de raíces finas en las plantas no defoliadas (Figura 4.2 C). Estos cambios en la arquitectura radical son frecuentes en ambientes ricos en recursos, donde las plantas invierten menos biomasa en el sistema radical (Friend *et al.* 1994), especialmente en raíces finas que son las que absorben los nutrientes (February *et al.* 2019). Por otro lado, la defoliación disminuyó la relación tallo/raíz como consecuencia directa de la remoción del tallo (Figura 4.2 D). En esta línea de razonamiento, las plantas fertilizadas, al tener mayor relación tallo/raíz, serían menos tolerantes respecto a las no fertilizadas. Sin embargo, este cambio no modificó la tolerancia de las plantas de *G. triacanthos*. Probablemente, la asignación de fotoasimilados se condujo hacia la generación de hojas en detrimento de la producción de raíces, más allá de finas o gruesas.

El cambio en la asignación de recursos también puede modular la generación de reservas, donde en general la herbivoría y la defoliación disminuyen el contenido de almidón (Kosola *et al.* 2001, Boege 2005, Piper y Fajardo 2014). Además, disturbios más severos podrían acentuar la disminución en la cantidad de reservas (Piper *et al.* 2015). En esta tesis el régimen de defoliación empleado no afectó las reservas de carbono en almidón (Figura 4.4). Esto hace pensar que el crecimiento compensatorio fue posible sin necesidad de movilizar reservas, y que la actividad fotosintética del tejido remanente y la activación de yemas laterales fueron suficientes para mantener la producción de biomasa. Además, estos

resultados permiten entender porque una menor relación tallo/raíz no significó menor tolerancia, básicamente porque la tolerancia no requirió el uso de las reservas de la raíz.

La fertilización redujo el contenido de almidón de las plantas (Figura 4.4). Los nutrientes son cruciales para el crecimiento, pero la formación de reservas de carbono depende del costo de oportunidad por no consumir esa energía en otros procesos como el crecimiento (Chapin *et al.* 1990, Wyka 2000). Las reservas de carbohidratos pueden ser “verdaderas”, cuando compiten con el crecimiento, o de “acumulación”, que ocurre cuando el crecimiento está limitado por la baja disponibilidad de nutrientes (Chapin *et al.* 1990, Wyka 2000). Cuando las especies tienen menor contenido de reservas en ambientes ricos en nutrientes significa que se trata de especies que poseen los dos tipos de reservas, lo que las convierte en plantas tolerantes (Knox y Clarke 2005). Estos resultados sugieren que *G. triacanthos* modula la formación de reservas según la disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, en este caso la fertilización redujo la cantidad de reservas, pero esta reducción no se tradujo en mayor crecimiento y esto estaría asociado al efecto de toxicidad por nutrientes.

Llamativamente, la fertilización no afectó la tolerancia a la defoliación y redujo el crecimiento de las plantas. Además, también disminuyó la capacidad de las plantas de acumular reservas, pero no es un tema desarrollado y no se conocen los mecanismos detrás (Graham 2002). Sumado a otros síntomas como amarillamiento y caída de hojas, estos resultados indicarían que la fertilización generó algún tipo de intoxicación. El exceso de nutrientes puede tener efectos negativos (Britto y Kronzucker 2002). El fertilizante NPK 15-15-15 agrega el nitrógeno en forma de amoníaco que según las condiciones de pH puede transformarse en amonio. Esta última forma puede ser tóxica en dosis altas y la familia Fabaceae es considerada una de las familias con mayor sensibilidad al amonio (Britto y Kronzucker 2002). Si bien no hay evidencias de que el nitrógeno sea el causante de la toxicidad, en otros trabajos también se observó que el agregado de nitrógeno disminuyó el crecimiento de las plantas, incluso con dosis bajas (Burner *et al.* 2005, DesRochers *et al.* 2006). Futuros experimentos deberían considerar dosis crecientes con escalones más sutiles entre niveles de adición de nutrientes.

Observé una mayor producción de espinas de las plantas de *G. triacanthos* defoliadas respecto a las no defoliadas (Figura 4.3 A). Estos resultados sugieren que las espinas son una defensa inducida (Agrawal y Rutter 1998, Gómez y Zamora 2002). Es decir, las plantas de *G. triacanthos* producen una cantidad constitutiva de espinas que es independiente de la condición ambiental, pero un disturbio como la defoliación promueve su producción. En general, esto es consecuencia de la evolución de la especie en un ambiente con presión de herbivoría (Agrawal *et al.* 2012, Züst *et al.* 2012). Mayor cantidad de espinas podría reducir el impacto de los herbívoros, pero en un contexto donde el disturbio es la defoliación esto sólo generó un costo en detrimento del crecimiento (Herms y Mattson 1992, Karban 2011).

En conclusión, este experimento permitió conocer la tolerancia de *G. triacanthos* a la defoliación en dos tamaños de plantas. Los resultados demuestran que las plantas compensaron la biomasa removida y lo habrían hecho a través de aumentar el número de ramificaciones independientemente del tamaño inicial en el rango estudiado. También evalué el efecto de la fertilización sobre la tolerancia, sin embargo, la dosis empleada de fertilizante no fue la adecuada. Para evaluar el agregado de nutrientes es importante conocer los requerimientos de la especie y tener en cuenta las condiciones del suelo. En síntesis, los resultados de este trabajo demuestran que la tolerancia es un mecanismo que permite la persistencia de *G. triacanthos* en condiciones de alta frecuencia (cuatro veces en una estación de crecimiento) de disturbios que remueven la mitad de la biomasa aérea.

CAPÍTULO V

Resultados y conclusiones generales

5.1 Relevancia del trabajo

La invasión de *Gleditsia triacanthos* es un problema de gran magnitud que excede a los pastizales pampeanos (Chaneton *et al.* 2012, Fernández *et al.* 2017). En Argentina esta especie está presente desde las Yungas hasta el sudoeste de Buenos Aires, a orillas de ríos y caminos, y formando montes que aumentan progresivamente de tamaño en tierras abandonadas o dentro de lotes bajo uso agropecuario. Además de las consecuencias ecológicas, la invasión afecta la producción agropecuaria porque inhabilita la tierra para fines productivos. Si bien la densidad y abundancia de esta especie está en continuo aumento, al tratarse de un árbol el proceso es lento y poco evidente al principio. Muchas veces, el problema es considerado como tal cuando ya está fuera de control, lo que hace que las herramientas para el manejo sean ineficientes. A pesar de su dimensión y los impactos que genera, aún no hay suficiente información científica sobre los factores que contribuyen a la invasión de esta especie en sistemas bajo uso agropecuario.

El paisaje pampeano es un mosaico de tierras bajo uso agrícola, ganadero o con remanentes de pastizales. Otros trabajos anteriores evaluaron los mecanismos detrás del establecimiento de *G. triacanthos* en remanentes de pastizales nativos, donde los resultados indican que la competencia con la vegetación residente sería una limitante mientras que los disturbios generarían las chances para el establecimiento de *G. triacanthos* (Mazía *et al.* 2001, 2010, 2019, Tognetti *et al.* 2019). En esta tesis se analizaron los mecanismos que explican el establecimiento de esta especie bajo los usos más comunes del paisaje pampeano, las producciones agrícolas y ganaderas. Además, en este trabajo usé una metodología general que consistió en evaluar el fitness de las plantas bajo distintas condiciones asociadas a las actividades agropecuarias. Esta metodología considera a las plantas como “fitómetros” (Kueffer *et al.* 2007) que permiten comparar la aptitud de los distintos ambientes para el desarrollo de *G. triacanthos*.

5.2 Síntesis de resultados obtenidos

En esta tesis estudié algunos controles del establecimiento de una leñosa invasora, *G. triacanthos* en sistemas agropecuarios pampeanos. El trabajo se dividió en tres partes, primero desarrollé cómo la interacción cultivo-leñosa y el manejo agrícola modulan el establecimiento de *G. triacanthos* en cultivos de maíz y soja (Objetivo específico 1, Capítulo II). Segundo, analicé cómo la interacción triple pastura-leñosa-herbívoro influyen sobre el establecimiento de *G. triacanthos* en lotes ganaderos (Objetivo específico 2, Capítulo III). Tercero, evalué la tolerancia de *G. triacanthos* a la defoliación (Objetivo específico 3, Capítulo IV).

En sistemas agrícolas, la ocurrencia de un verano seco me permitió evaluar en qué medida la variabilidad climática interanual afecta el establecimiento de *G. triacanthos*. La supervivencia de las plantas dependió principalmente de este factor ya que disminuyó drásticamente durante el verano seco. En cambio, la competencia con los cultivos no influyó sobre la supervivencia, pero redujo su crecimiento, este resultado demostró la existencia de competencia cultivo – leñosa. El manejo agrícola corriente no controló el establecimiento de *G. triacanthos*, mientras los herbicidas afectaron la supervivencia y crecimiento cuando no hubo cultivo, un evento poco probable. Si bien en barbecho se aplican herbicidas sin cultivo, en dicho momento las plantas de *G. triacanthos* aún no tienen hojas y no absorben los

herbicidas de contacto. Finalmente, el almidón acumulado y la supervivencia de las plantas se asociaron positivamente, por lo tanto, la acumulación de reservas sería uno de los mecanismos que le permiten a la especie persistir bajo condiciones limitantes.

En sistemas ganaderos encontré que el pastoreo es un control para el establecimiento temprano de *G. triacanthos*. Los principales resultados de este capítulo muestran que el pastoreo, a través de diferentes mecanismos, disminuyó las tres tasas vitales examinadas: germinación y emergencia, crecimiento y supervivencia. Además, encontré que las plantas de diferentes tamaños no son resistentes al consumo, pero las de mayor tamaño tuvieron mayor tolerancia. Estos resultados indican que, sin tener en cuenta la dispersión y escarificación de la semilla (que no sería relevante, Ferreras *et al.* 2015), el pastoreo tendría un efecto negativo sobre el establecimiento de *G. triacanthos* en sistemas ganaderos. Por lo tanto, un manejo adecuado del pastoreo podría usarse como herramienta de control, principalmente en los primeros estados de *G. triacanthos*.

Bajo condiciones controladas, *G. triacanthos* toleró la defoliación y esta capacidad no cambió con el tamaño de la planta. Si bien la defoliación disminuyó su tasa de crecimiento en diámetro y altura, las plantas compensaron en biomasa. El mecanismo detrás fue la activación de yemas laterales que generó un mayor número de ramificaciones. A pesar de que el régimen de defoliación incluyó una frecuencia (una vez cada 30 días) e intensidad (removió 50% de la biomasa) medianamente alta, no encontré cambios en las reservas acumuladas. Estos resultados indicaron que *G. triacanthos* tiene alta capacidad de tolerancia, particularmente a la defoliación y sin limitantes de agua, y esta característica le permitiría persistir en ambientes disturbados como los sistemas productivos.

5.3 Vinculación entre resultados e Hipótesis

Los experimentos realizados permitieron poner a prueba las hipótesis planteadas (Capítulo I). Los resultados obtenidos en los experimentos de agricultura apoyaron la Hipótesis 1 dado que la supervivencia disminuyó el año seco (Capítulo II). La Hipótesis 2 consideraba dos aspectos que diferenciaban a los cultivos, la competencia y el manejo. Los resultados apoyaron parcialmente esta hipótesis, las diferencias entre cultivos se debieron únicamente al manejo y no a la competencia, incluso las evidencias sugieren facilitación. Los resultados obtenidos en los experimentos de ganadería apoyaron la Hipótesis 4 acerca de que el pastoreo disminuyó el establecimiento de plantas (Capítulo III), pero rechazaron la Hipótesis 3 ya que el pastoreo no relajó la interacción de competencia (Capítulo III). La Hipótesis 5 postulaba que la tolerancia de las plantas cambia con el estado de desarrollo y la disponibilidad de nutrientes. La diferencia en la capacidad de rebrote entre plantas de distintos estados de desarrollos (experimento 1, Capítulo III) apoya la primera parte de esta hipótesis. Sin embargo, el experimento de tolerancia (Capítulo IV) rechaza toda la hipótesis. La diferencia entre experimentos se debe al momento del disturbio en relación con el estado de desarrollo de las plantas. En el experimento bajo pastoreo, las plantas fueron expuestas a los herbívoros el mismo verano, mientras en el experimento de macetas las plantas comenzaron a ser defoliadas la primavera posterior al trasplante. Por lo tanto, el estado de desarrollo influye sobre la tolerancia sólo en los primeros 6 meses de vida de la planta, luego la tolerancia es independiente al estado de desarrollo.

5.4 Discusión integral

Grime (1977) identificó tres tipos de estrategias que tienen las plantas para sobrevivir bajo diferentes factores de estrés y disturbios que limitan la biomasa. Aquí, se define *estrés* como una condición que limita la producción (e.g. déficit hídrico) y *disturbio* como una destrucción parcial o total de la biomasa (e.g. herbivoría). Los sistemas agropecuarios son ambientes enriquecidos (e.g. fertilización, deyecciones del ganado) y se caracterizan por la alta influencia de disturbios. Las especies o genotipos que habitan ambientes con bajo nivel de estrés y muy disturbados tienen estrategias *ruderales*. Estas especies tienen la capacidad de colonizar ambientes disturbados donde no hay limitantes en la disponibilidad de luz y agua. Se caracterizan por la inversión de una gran proporción de recursos en propágulos a partir de los cuales la población puede regenerarse ante repetidos eventos letales de destrucción de biomasa o perturbaciones. En cambio, las plantas *competitivas* son aquellas que habitan hábitats productivos y poco disturbados. Estas especies invierten gran parte de los fotoasimilados en crecimiento vegetativo para maximizar la captura de recursos. Según este marco teórico y los resultados obtenidos en esta tesis, *G. triacanthos* sería una planta *ruderal*.

Entonces, si *G. triacanthos* no es una especie competitiva ¿cómo coexiste con especies que son más competitivas que ella? En ambientes variables, las especies menos competitivas se establecen durante los pulsos de recursos (Chesson 2000). Es decir, cuando aumenta la cantidad de recursos, parte de ellos no son consumidos por las especies más competitivas y queda disponible para las menos competitivas. En esas condiciones, las especies menos competitivas responden aumentando el reclutamiento de individuos mediante un mayor establecimiento y/o menor mortalidad (Chesson y Case 1986). Este “almacenamiento” de población permite la persistencia de la especie en condiciones desfavorables. Con este marco teórico detrás, la mayor supervivencia de *G. triacanthos* durante el año húmedo (Capítulo II) sugiere que la especie respondió al aumento en la disponibilidad hídrica y “almacenó” población. Por lo tanto, el mecanismo de persistencia de *G. triacanthos* en lotes cultivados o con pasturas depende de la ocurrencia de momentos favorables en los cuales aumenta la tasa de reclutamiento, y estos momentos podrían no limitarse a años húmedos, también podrían ocurrir durante el descanso de los lotes o el barbecho.

G. triacanthos además persiste bajo la ocurrencia de distintos disturbios ¿cómo lo hace? Posiblemente mediante la tolerancia. Este mecanismo consiste en el rebrote post-disturbio y requiere un banco de yemas vivas y la movilización de reservas. Mis evidencias indican que, si el disturbio no remueve toda el área fotosintética, la activación de yemas genera ramificaciones y permite compensar en biomasa (Capítulo IV). Además, las reservas fueron afectadas por el manejo (Capítulo II) y la fertilización (Capítulo IV). El manejo agrupa dos agroquímicos que podrían influir sobre el contenido de reservas, por un lado, los herbicidas que “remueven” el área fotosintética de las plantas. El rebrote posterior a los herbicidas pudo haber requerido la movilización de reservas y esa sería la causa de menor contenido final de reservas. Por el otro lado, los fertilizantes usados para los cultivos podrían haber causado dicha disminución en las reservas pero el mecanismo no estaría claro. Los experimentos en sistemas agrícolas no permitieron separar el efecto de los distintos agroquímicos. Sin embargo, el agregado sólo de nutrientes también afectó el contenido de

reservas (Capítulo IV). Esta evidencia es novedosa y será necesario indagar más para poder saber si el agregado de nutrientes *per se* afecta las reservas o si depende de la dosis.

El efecto de todos los factores evaluados apoya la idea de que la invasión de leñosas es un proceso complejo y jerárquico. Los resultados obtenidos aplicados al modelo de filtros de Funk y otros (2008) permiten entender cuáles son los factores que limitan el establecimiento de *G. triacanthos* en sistemas agropecuarios pampeanos (Figura 5.1). Es decir, a partir de una cantidad de propágulos, los individuos de *G. triacanthos* deben superar filtros que difieren entre usos del suelo y determinan la cantidad de individuos establecidos en la comunidad local. Primero, el filtro de la dispersión (línea negra, Figura 5.1), que no fue evaluado en este trabajo, pero no sería una limitante para el establecimiento de *G. triacanthos*. El paisaje pampeano ya invadido y la presencia de diversos agentes dispersores aseguran una alta disponibilidad de propágulos y una dispersión exitosa de la especie. Segundo, el filtro abiótico (líneas rojas, Figura 5.1) sería la principal limitante y estaría dado por la ocurrencia de años o veranos secos (disminuyó ~60% la supervivencia, Capítulo II), esta idea coincide con otros trabajos (Mazía *et al.* 2019). Los siguientes filtros difieren entre sistemas agrícolas y ganaderos. El manejo de los cultivos agregaría a los sistemas agrícolas un factor abiótico limitante para el establecimiento de la leñosa, principalmente en soja (disminuyó ~15% la supervivencia, Capítulo II). Hay que destacar que estos filtros abióticos no son permanentes, sino que ocurren espaciados en el tiempo y cuando las condiciones son favorables aumenta la tasa de reclutamiento de *G. triacanthos*. Tercero, el filtro biótico (líneas verdes, Figura 5.1) parece más importante en los sistemas ganaderos por el efecto del consumo y pisoteo de los herbívoros (disminuyó ~30% la supervivencia, Capítulo III). Por último, tanto en sistemas ganaderos como agrícolas, la interacción con la vegetación residente podría influir en el establecimiento de *G. triacanthos*. No hay evidencia de que los cultivos y las pasturas disminuyan la supervivencia de *G. triacanthos*, sólo afectaron su crecimiento que podría manifestarse en la supervivencia a largo plazo. Sin embargo, encontré evidencias de facilitación cuando las plantas sobrevivieron más bajo los cultivos (Capítulo II) o germinaron más con mayor biomasa de pastura (Capítulo III). Es decir, la interacción con la vegetación residente no representaría un filtro para el establecimiento de *G. triacanthos*, contrariamente, lo favorecería aminorando el efecto negativo del manejo y la insolación. Estos resultados sugieren una diferencia entre sistemas productivos y remanentes naturales o tierras abandonadas donde la competencia es un factor limitante para el establecimiento de *G. triacanthos*.

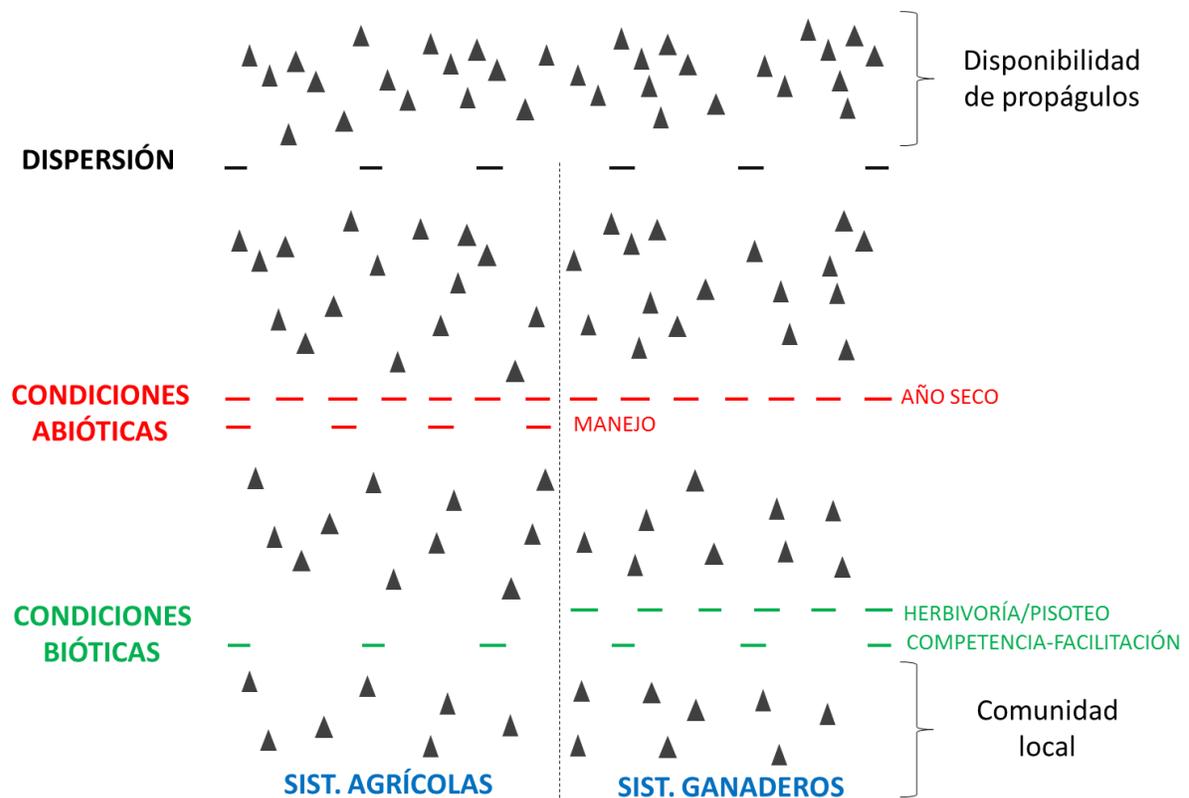


Figura 5.1: Modelo de filtros aplicado al proceso de invasión de *G. triacanthos* en sistemas agrícolas (izquierda) y ganaderos (derecha). Los triángulos representan los individuos de *G. triacanthos*. Primero está el filtro de la dispersión, segundo el filtro de las condiciones abióticas (líneas rojas: variabilidad climática y manejo) y tercero el filtro de las condiciones bióticas (líneas verdes: herbivoría/pisoteo y competencia-facilitación). La diferencia en la cantidad de guiones que conforman las líneas discontinuas indica la importancia de los distintos filtros, para ello me basé en el efecto de los factores sobre la supervivencia de *G. triacanthos*. Figura adaptada de Funk *et al.* 2008 y Chaneton *et al.* 2012.

La comparación entre sistemas productivos sugiere que, a igual condición climática, los sistemas ganaderos “filtran” mejor el establecimiento de *G. triacanthos* que los sistemas agrícolas. Es decir, los sistemas agrícolas parecen ser refugios de individuos de *G. triacanthos*, mientras el pastoreo limitaría su expansión. A su vez, esto va a depender del manejo en cada sistema. Además, debo mencionar que podría haber otros factores no evaluados que conformen los filtros abiótico y biótico, por ejemplo, las inundaciones o la presencia de granívoros. Por último, el estado de desarrollo de la planta determinará el efecto de estos filtros. A medida que la planta crece, acumula reservas y se vuelve más tolerante, y la ocurrencia de un factor limitante (e.g. años seco o herbivoría) tendrá un menor impacto.

5.5 Aportes al marco teórico

La coexistencia entre herbáceas y árboles ha sido uno de los principales interrogantes para entender el funcionamiento de los sistemas de sabanas. Se distinguen dos tipos de modelos que explican esta coexistencia (Sankaran *et al.* 2004). Por un lado, están los modelos “basados en la competencia” que sostienen que la disponibilidad de recursos, principalmente agua y nutrientes, es el principal determinante de la cobertura de herbáceas y leñosas (Walker *et al.* 1981). Estos modelos predicen que a mayor disponibilidad hídrica aumenta la cobertura de leñosas en detrimento de las herbáceas y que disturbios como el fuego y el pastoreo modifican la magnitud del aumento. Por otro lado, los modelos “demográficos” se basan en otra premisa, el impacto de la variabilidad climática y los disturbios difieren según el estado de desarrollo de la leñosa (Jeltsch *et al.* 1996, Higgins *et al.* 2000). Por lo tanto, los efectos de estos disturbios sobre las tasas vitales de la leñosa son más importantes que cualquier interacción de competencia con las herbáceas. En general, los trabajos se basan en uno u otro enfoque y esto limita la manera de percibir la dinámica de la interacción herbáceas-leñosas (Sankaran *et al.* 2004).

En esta tesis el sistema de estudio no fueron sabanas, pero fueron sistemas agropecuarios invadidos por especies leñosas. Esta nueva forma de vida en la comunidad vegetal interacciona y coexiste con las herbáceas residentes, que pueden ser maíz o soja en lotes agrícolas o una pastura implantada en lotes ganaderos. En este sentido, esta tesis es novedosa porque evaluó la importancia tanto de la competencia con herbáceas como de los disturbios asociados a sistemas productivos sobre diferentes tasas vitales. Además, la variabilidad entre los años de experimentación permitió conocer su efecto. La integración de los resultados sugiere que la invasión de *G. triacanthos* está controlada por distintos factores que suelen estudiarse separadamente y actúan con distinta jerarquía.

Esta tesis también involucra temas poco desarrollados como la invasión en sistemas productivos. Por ejemplo, no hay trabajos que desarrollen la invasión de leñosas en sistemas agrícolas. En general, cuando una especie tiene efectos negativos sobre el fitness de la población de interés, como un cultivo, se considera maleza y se hacen esfuerzos por entender su impacto en términos productivos o el manejo de control adecuado. En esta tesis, se estudió el establecimiento de *G. triacanthos* en lotes agrícolas como una etapa clave del proceso de invasión. Esto permitió considerar varios de los factores que influyen sobre la dinámica de la población en los primeros estados de desarrollo.

5.6 Perspectivas futuras

A lo largo del trabajo surgieron distintas preguntas. Por ejemplo, el impacto drástico del año seco sugiere que *G. triacanthos* es sensible al estrés hídrico. Este mecanismo podría explicar los límites de su distribución geográfica. Además, la secuencia de años secos, normales o húmedos también podría explicar la dinámica poblacional de *G. triacanthos*, por ejemplo, el aumento en la tasa de reclutamiento de un año húmedo ¿podría neutralizarse si le sigue un año seco? Respecto a este tema surge otra duda ¿también es sensible al anegamiento? Estas preguntas podrían ponerse a prueba con experimentos controlados que generen diferentes condiciones de disponibilidad hídrica.

En el Capítulo II también evalué el efecto del manejo agrícola sin distinguir entre los distintos agroquímicos. El efecto negativo del manejo sugirió que los herbicidas impactaron

negativamente sobre *G. triacanthos*. Sin embargo, el experimento no permitió conocer el efecto de los distintos herbicidas a nivel planta ¿responde igualmente a todos? Considero necesario realizar experimentos que manipulen principio activo, dosis, exposición y evalúen los efectos sobre *G. triacanthos* (en mi proyecto posdoctorado propuse realizar un experimento de este tipo). Tampoco está claro el efecto de los fertilizantes, las diferencias entre maíz y soja podrían estar asociadas a ello, pero es necesario ponerlo a prueba mediante un experimento adecuado.

En el capítulo III, evalué el efecto del pastoreo sobre *G. triacanthos* y aquí quedan algunas cuestiones por resolver. Aspectos del manejo del pastoreo pueden modificar radicalmente el efecto. Por ejemplo, el régimen de pastoreo puede ser continuo o rotativo, y las rotaciones pueden variar según la cantidad de potreros y el tiempo de permanencia en cada uno. Otro aspecto del manejo para tener en cuenta es la carga ganadera. En síntesis, la frecuencia e intensidad del disturbio determinan finalmente su efecto y no hay que pasarlo por alto.

Luego de haber interpretado los resultados me pareció interesante poder asociar los mecanismos encontrados a escala local con los patrones observados a otras escalas. En esta tesis encontré cuales son los mecanismos que controlan el establecimiento de *G. triacanthos* a escala de parche y stand. Sin embargo, no está suficientemente claro si los mecanismos evaluados manifiestan la distribución de *G. triacanthos* a escala de paisaje.

Finalmente, debido a su amplia distribución geográfica las poblaciones de *G. triacanthos* podrían responder diferencialmente según su origen. Aún no está claro como los mecanismos de adaptación local y/o plasticidad fenotípica influyen sobre la capacidad invasora de la especie. Para responder a estas cuestiones habría que realizar experimentos de trasplantes recíprocos y jardín común (en mi proyecto posdoctorado propuse realizar un experimento de este tipo).

BIBLIOGRAFÍA

- Adams**, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., *et al.* (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 7063–66.
- Addlestone**, B. J., Mueller, J. P., & Luginbuhl, J. M. (1998). The establishment and early growth of three leguminous tree species for use in silvopastoral systems of the southeastern USA. *Agroforestry Systems*, 44(2-3), 253-265.
- Agrawal**, A. A., Petschenka, G., Bingham, R. A., Weber, M. G., & Rasmann, S. (2012). Toxic cardenolides: chemical ecology and coevolution of specialized plant–herbivore interactions. *New Phytologist*, 194(1), 28-45.
- Agrawal**, A. A., & Rutter, M. T. (1998). Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos*, 83(2), 227-236.
- Aizen**, M. A., Garibaldi, L. A., & Dondo, M. (2009). Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral*, 19(1), 45-54.
- Allcock**, K. G., & Hik, D. S. (2004). Survival, growth, and escape from herbivory are determined by habitat and herbivore species for three Australian woodland plants. *Oecologia*, 138(2), 231-241.
- Allred**, B. W., Fuhlendorf, S. D., Smeins, F. E., & Taylor, C. A. (2012). Herbivore species and grazing intensity regulate community composition and an encroaching woody plant in semi-arid rangeland. *Basic and Applied Ecology*, 13(2), 149-158.
- Andrade**, F. H., Sadras, V. O., Vega, C. R. C., & Echarte, L. (2005). Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. *Journal of Crop Improvement*, 14(1-2), 51–101.
- AOAC International**, (1998). Official methods of analysis of the AOAC International, 16th ed., supplement 1998. AOAC, Washington, DC, pp. 25–28.
- Aranda**, M. J., Tognetti, P. M., & Mazía, N. (2015). Grass competition surpasses the effect of defoliation on a woody plant invader. *Acta Oecologica*, 68, 37-42.
- Archer**, S. R. (1994). Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. En M. Vavra, W. A. Laycock, & R. D. Pieper (eds.). *Ecological implications of livestock herbivory in the west*, pp. 13–68. Society for Range Management, Denver, Colorado.
- Archer**, S. R. (1995) Harry Stobbs Memorial Lecture, 1993: Herbivore mediation of grass–woody plant interactions. *Tropical Grasslands*, 29, 218–235.
- Archer**, S. R. (2009). Rangeland conservation and shrub encroachment: new perspectives on an old problem. *Wild Rangelands: Conserving wildlife while maintaining livestock in semi-arid ecosystems*, (6), 53.
- Archer**, S. R., Andersen, E. M., Predick, K. I., Schwinning, S., Steidl, R. J., & Woods, S. R. (2017). Woody plant encroachment: causes and consequences. En *Rangeland systems*, pp. 25-84. Springer, Cham.
- Archer**, S. R., Schimel, D. S., & Holland, E. A. (1995). Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29(1), 91-99.
- Asner**, G. P., Elmore, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E., & Harris, A. T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29, 261-299.

- Augustine**, D. J., & McNaughton, S. J. (1998). Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of Wildlife Management*, 62(4), 1165-1183.
- Baessler**, C., & Klotz, S. (2006). Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115(1-4), 43-50.
- Baeumer**, K., & Bakermans, W. A. P. (1974). Zero-tillage. *Advances in Agronomy*, 25, 77-123.
- Baraza**, E. (2007). Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. F.I. Pugnaire, F. Valladares (Eds.), *Functional Plant Ecology*, CRC Press, Boca Raton, FL, USA (2007), 481-514
- Barrett**, P. D., Laidlaw, A. S., Mayne, C. S., & Christie, H. (2001). Pattern of herbage intake rate and bite dimensions of rotationally grazed dairy cows as sward height declines. *Grass and Forage Science*, 56(4), 362-373.
- Barton**, K. E. (2016) Low tolerance to simulated herbivory in Hawaiian seedlings despite induced changes in photosynthesis and biomass allocation. *Annals of Botany*, 117, 1053–1062.
- Barton**, K. E., & Koricheva, J. (2010). The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist*, 175(4), 481-493.
- Bates**, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Baucom**, R. S., & Mauricio, R. (2004). Fitness costs and benefits of novel herbicide tolerance in a noxious weed. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(36), 13386-13390.
- Becker**, R., Sayre, R. N., & Saunders, R. M. (1984). Semiarid legume crops as protein resources. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 61(5), 931-938.
- Bellingham**, P. J., & Sparrow, A. D. (2000). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89(2), 409-416.
- Blackshaw**, R. E., & Brandt, R. N. (2008). Nitrogen fertilizer rate effects on weed competitiveness is species dependent. *Weed Science*, 56(5), 743-747.
- Blair**, R. M. (1990). *Gleditsia triacanthos* L. honeylocust. *Silvics of the North American Hardwood Trees*, 2, 358-364.
- Blaser**, W. J., Shanungu, G. K., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2014). Woody encroachment reduces nutrient limitation and promotes soil carbon sequestration. *Ecology and Evolution*, 4(8), 1423-1438.
- Boege**, K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92(10), 1632-1640.
- Boege**, K., Barton, K. E., & Dirzo, R. (2011). Influence of tree ontogeny on plant-herbivore interactions. In *Size- and age-related changes in tree structure and function*, pp. 193-214. Springer, Netherlands.
- Boege**, K. & Marquis R. K. (2005). Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 441-448.
- Bond**, W. J. (2008). What limits trees in C 4 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(8), 865-869.

- Bond**, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*(1), 45-51.
- Britto**, D. T., & Kronzucker, H. J. (2002). NH_4^+ toxicity in higher plants: a critical review. *Journal of Plant Physiology*, *159*(6), 567-584.
- Brown**, J. R., & Archer, S. R. (1989). Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio*, *73*(2), 73-80.
- Brown**, J. R., & Archer, S. R. (1999). Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology*, *80*(7), 2385-2396.
- Browning**, D. M., & Archer, S. R. (2011). Protection from livestock fails to deter shrub proliferation in a desert landscape with a history of heavy grazing. *Ecological Applications*, *21*(5), 1629-1642.
- Buhler**, D. D., Stoltenberg, D. E., Becker, R. L., & Gunsolus, J. L. (1994). Perennial weed populations after 14 years of variable tillage and cropping practices. *Weed Science*, *42*(2), 205-209.
- Burner**, D. M., Pote, D. H., & Ares, A. (2005). Management effects on biomass and foliar nutritive value of *Robinia pseudoacacia* and *Gleditsia triacanthos* f. *inermis* in Arkansas, USA. *Agroforestry Systems*, *65*(3), 207-214.
- Campos**, C. M., Peco, B., Campos, V. E., Malo, J. E., Giannoni, S. M., & Suárez, F. (2008). Endozoochory by native and exotic herbivores in dry areas: consequences for germination and survival of *Prosopis* seeds. *Seed Science Research*, *18*(2), 91-100.
- Capó**, E. A., Aguilar, R., & Renison, D. (2016). Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biological Invasions*, *18*(10), 2943-2950.
- Carpenter**, A. C., & J. E. Board. (1997). Growth dynamic factors controlling soybean yield stability across plant populations. *Crop Science*, *37*, 1520-1526.
- Catford**, J. A., Daehler, C. C., Murphy, H. T., Sheppard, A. W., Hardesty, B. D., Westcott, D. A., *et al.* (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*(3), 231-241.
- Catford**, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, *15*(1), 22-40.
- Chaneton**, E. J., Mazía, C.N., Batista, W. B., Rolhauser, A. G. & Ghersa, C. M. (2012). Woody plant invasions in Pampa grasslands: A biogeographical and community assembly perspective. *Ecotones Between Forest and Grassland*, 115-144.
- Chaneton** E. J., Mazia N. C., Machera M., Uchitel A. & Ghersa, C. M. (2004) Establishment of Honey Locust (*Gleditsia triacanthos*) in burned Pampean grassland. *Weed Technology* *18*, 1325-1329.
- Chaneton**, E. J., Omacini M., Trebino H. J. & León, R. (2001). Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales Académicos Nacionales de Ciencias Exactas, Física y Naturales*, *53*, 121-140.
- Chapin III**, F.S., Schulze, E., Mooney, H.A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *21*, 423-447.
- Chapin III**, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, *405*(6783), 234-242.

- Chesson, P.** (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58(3), 211-237.
- Chesson, P. L., & Case, T. J.** (1986). Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history. En J. Diamond & T. J. Case. *Community ecology*, pp. 229-239. Harper and Row Publishers, Inc., New York.
- Christoffers, M. J.** (1999). Genetic aspects of herbicide-resistant weed management. *Weed Technology*, 13(3), 647-652.
- Cipriotti, P. A., & Aguiar, M. R.** (2012). Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semi-arid Patagonian steppes. *Applied Vegetation Science*, 15(1), 35-47.
- Cirilo, A., Andrade, F., Otegui, M., Maddonni, G., Vega, C. y Valentinuz, O.** (2012) Ecofisiología del cultivo de maíz. P. 25-56. Capítulo 2. En G. Eyherabide (Ed.). Bases para el manejo del cultivo de maíz. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
- Classen, A. T., Norby, R. J., Sides, K. E., & Weltzin, J. F.** (2010). Climate change alters seedling emergence and establishment in an old-field ecosystem. *PLoS One*, 5(10), e13476.
- Crawley, M. J.** (1983) *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press, Berkeley.
- Crawley, M. J.** (2007). *The R book*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Csurhes, S. M., & Kriticos, D.** (1994). *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiaceae), another thorny, exotic fodder tree gone wild. *Plant Protection Quarterly*, 9, 101-105.
- Dana, E. D., Sanz-Elorza, M., & Sobrino, E.** (2001). Plant invaders in Spain [check-list]. *Lazaroa*, 22, 12.
- Davis, M. A., Grime, J. P., Thompson, K., Davis, A., & Philip, J.** (2000). Fluctuating resources a general of invasibility theory. *Journal of Ecology*, 88(3), 528-534.
- de la Fuente, E. B., & Suárez, S. A.** (2008). Problemas ambientales asociados a la actividad humana: la agricultura. *Ecología Austral*, 18(3), 239-252.
- de la Fuente, E. B., Suárez, S. A. & Ghera, C. M.** (2006). Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas (Argentina). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115, 229-236.
- Del Tredici, P.** (2001) Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Botanical Review*, 67, 121-140.
- Délye, C., Jasieniuk, M., & Le Corre, V.** (2013). Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics*, 29(11), 649-658.
- DesRochers, A., Van den Driessche, R., & Thomas, B. R.** (2006). NPK fertilization at planting of three hybrid poplar clones in the boreal region of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 232(1-3), 216-225.
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R.** (2014). Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667-687.
- Diez, J. M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grosholz, E. D., Olden, J. D., Sorte, C. J., ... & Jones, S. J.** (2012). Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(5), 249-257.
- Diez de Ulzurum, P.** (2003). *Modos de acción herbicida*. Ed. AAPRESID, Rosario, Santa Fe, Argentina.

- Eccard**, J. A., Walther, R. B., & Milton, S. J. (2000). How livestock grazing affects vegetation structures and small mammal distribution in the semi-arid Karoo. *Journal of Arid Environments*, 46(2), 103-106.
- Eldridge**, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Roger, E., Reynolds, J. F., & Whitford, W. G. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14(7), 709-722.
- Ellis**, E. C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 589-606.
- Ellis**, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(8), 439-447.
- Engel**, E.C., Weltzin, J.F., Norby, R.J., Classen, A.T. (2009) Responses of an old-field plant community to interacting factors of elevated [CO₂], warming, and soil moisture. *Journal of Plant Ecology*, 2, 1–11.
- Eskelinen**, A., & Harrison, S. (2014). Exotic plant invasions under enhanced rainfall are constrained by soil nutrients and competition. *Ecology*, 95(3), 682-692.
- Evans**, S. P., Knezevic, S. Z., Lindquist, J. L., Shapiro, C. A., & Blankenship, E. E. (2003). Nitrogen application influences the critical period for weed control in corn. *Weed Science*, 51(3), 408-417.
- February**, E. C., Coetsee, C., Cook, G. D., Ratnam, J., & Wigley, B. (2019). Physiological traits of savanna woody species: Adaptations to resource availability. *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, 309-329.
- Fensham**, R. J., Fairfax, R. J., & Archer, S. R. (2005). Rainfall, land use and woody vegetation cover change in semi-arid Australian savanna. *Journal of Ecology*, 93(3), 596-606.
- Fernández**, R. D., Ceballos, S. J., Malizia, A., Aragón, R. (2017). *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) in Argentina: a review of its invasion. *Australian Journal of Botany*, 65, 203–213.
- Ferreras**, A. E., Funes, G., & Galetto, L. (2015). The role of seed germination in the invasion process of Honey locust (*Gleditsia triacanthos* L., Fabaceae): comparison with a native confamilial. *Plant Species Biology*, 30(2), 126-136.
- Flénet**, F., Kiniry, J. R., Board, J. E., Westgate, M. E., & Reicosky, D. C. (1996). Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agronomy Journal*, 88(2), 185-190.
- Foley**, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., & Helkowski, J. H. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574.
- Friend**, A. L., Coleman, M. D., & Isebrands, J. G. (1994). Carbon allocation to root and shoot systems of woody plants. En *Biology of adventitious root formation*, pp. 245-273. Springer, Boston, MA.
- Funk**, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N., & Zavaleta, E. S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(12), 695–703.
- Gantes**, P., Marano, A. V., & Rigacci, L. (2011). Changes in the decomposition process associated with the invasion of *Gleditsia triacanthos* (honey locust) in pampean streams (Buenos Aires, Argentina). *Journal of Freshwater Ecology*, 26(4), 481-494.
- García**, F. O. (2004). Soja: Criterios para la fertilización del cultivo. Buenos Aires: INPOFOS/PPI/PPIC Cono Sur.

- Ghersa**, C. M., de la Fuente, E., Suarez, S. & León, R. J. C. (2002). Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agricultural Ecosystems and Environment*, 88, 271-278.
- Gholz**, H. L., & Cropper Jr, W. P. (1991). Carbohydrate dynamics in mature *Pinus elliottii* var. *elliottii* trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12), 1742-1747.
- Giorgi**, A., Vilches, C., Rodríguez Castro, M. C., Zunino, E., Debandi, J., Kravetz, S., & Torremorell, A. (2014). Efecto de la invasión de acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae)) sobre la temperatura, luz y metabolismo de un arroyo pampeano. *Acta Biológica Colombiana*, 19(1), 99-106.
- Gómez**, J. M., & Zamora, R. (2002). Thorns as induced mechanical defense in a long-lived shrub (*Hormathophylla spinosa*, Cruciferae). *Ecology*, 83(4), 885-890.
- González-Moreno**, P., Diez, J. M., Ibáñez, I., Font, X., & Vilà, M. (2014). Plant invasions are context-dependent: Multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Diversity and Distributions*, 20(6), 720-731.
- Graham**, C. J. (2002). Nonstructural carbohydrate and prunasin composition of peach seedlings fertilized with different nitrogen sources and aluminum. *Scientia Horticulturae*, 94(1-2), 21-32.
- Grau**, H. R., Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Marinero, S., & Macchi, L. (2015). Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, 123, 40-46.
- Green**, T. H., Minogue, P. J., Brewer, C. H., Glover, G. R., & Gjerstad, D. H. (1992). Absorption and translocation of [¹⁴C] glyphosate in four woody plant species. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(6), 785-789.
- Gregorio**, J., Lanza, P., Churión, C., Gómez, N. (2016). Comparación entre el método Kjeldahl tradicional y el método Dumas automatizado (N CUBE) para la determinación de proteínas en distintas clases de alimentos. *Revista Multidisciplinaria del Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente*, 28(2).
- Grellier**, S., Barot, S., Janeau, J.L. & Ward, D. (2012). Grass competition is more important than seed ingestion by livestock for *Acacia* recruitment in South Africa. *Plant Ecology*, 213, 899-908.
- Grime**, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Hall, A.J.**, Rebella, C.M., Ghersa, C.M., Culot, J.Ph. (1992). Field crop systems of the Pampas. En Pearson, C.J. (Ed.), *Field Crop Ecosystems of the World*, 18, pp. 413-450. Elsevier, Amsterdam.
- Haukioja**, E., & Koricheva, J. (2000). Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology*, 14(4-6), 551.
- Havlík**, P., Valin, H., Mosnier, A., Obersteiner, M., Baker, J. S., Herrero, M., & Schmid, E. (2012). Crop productivity and the global livestock sector: Implications for land use change and greenhouse gas emissions. *American Journal of Agricultural Economics*, 95(2), 442-448.
- Hawkes**, C. V., & Sullivan, J. J. (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology*, 82(7), 2045-2058.
- Henderson**, L. (1992). Invasive alien woody plants of the eastern Cape. *Bothalia*, 22(1), 119-143.

- Herms, D. A., & Mattson, W. J.** (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 283-335.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S.** (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213-229.
- Hilbert, D. W., Swift, D. M., Detling, J. K., & Dyer, M. I.** (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51(1), 14-18.
- Hobbs, R. J.** (2000). Land-use changes and invasions. En *Invasive species in a changing world*, 55-64.
- Hughes, R. F., Archer, S. R., Asner, G. P., Wessman, C. A., McMurtry, C. H. A. D., Nelson, J. I. M., & Ansley, R. J.** (2006). Changes in aboveground primary production and carbon and nitrogen pools accompanying woody plant encroachment in a temperate savanna. *Global Change Biology*, 12(9), 1733-1747.
- Jasieniuk, M., Brûlé-Babel, A. L., & Morrison, I. N.** (1996). The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. *Weed Science*, 44(1), 176-193.
- Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. R. J., & van Rooyen, N.** (1996). Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology*, 583-595.
- Jones, R. H., & Sharitz, R. R.** (1998). Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology*, 86(4), 574-587.
- Jones, Z. F., Bock, C. E., & Bock J. H.** (2003). Rodent communities in a grazed and ungrazed Arizona grassland, and a model of habitat relationships among rodents in southwestern grass/shrublands. *The American Midland Naturalist* 142, 384-394.
- Jurena, P. N., & Archer, S.** (2003). Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology*, 84(4), 907-919.
- Karban, R.** (2011). The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology*, 25(2), 339-347.
- Katjiua, M. L. J., & Ward, D.** (2006). Cattle diet selection during the hot-dry season in a semi-arid region of Namibia. *African Journal of Range and Forage Science*, 23(1), 59-67.
- Keesing, F.** (1998). Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. *Oecologia*, 116(3), 381–389.
- Kneuper, C. L., Scott, C. B., & Pinchak, W. E.** (2003). Consumption and dispersion of mesquite seeds by ruminants. *Journal of Range Management*, 255-259.
- Knox, K. J. E., & Clarke, P. J.** (2005). Nutrient availability induces contrasting allocation and starch formation in resprouting and obligate seeding shrubs. *Functional Ecology*, 19(4), 690-698.
- Köchy, M., & Wilson, S. D.** (2001). Nitrogen deposition and forest expansion in the northern Great Plains. *Journal of Ecology*, 89(5), 807-817.
- Kosola, K. R., Dickmann, D. I., Paul, E. A., & Parry, D.** (2001). Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars. *Oecologia*, 129(1), 65-74.
- Kozlowski, T. T.** (1992). Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, 58(2), 107-222.
- Kozlowski, T. T., Kramer, P. J. & Pallardy, S. G.** (1991). The physiological ecology of woody plants. Academic Press Inc., USA.
- Kruk, B., & Satorre, E. H.** (2003) *Densidad y arreglo espacial del cultivo*. En Satorre E. R; Benech Arnold; G. A. Slafer; E. De la Fuente, D. Miralles, M. E. Otegui y R. Savin (eds). Producción de cultivos de granos. Bases funcionales para su manejo, pp. 277-316. Facultad de Agronomía, Buenos Aires.

- Kueffer**, C. (2017). Plant invasions in the Anthropocene. *Science*, 358(6364), 724-725.
- Kueffer**, C., Schumacher, E. V. A., Fleischmann, K., Edwards, P. J., & Dietz, H. (2007). Strong below-ground competition shapes tree regeneration in invasive *Cinnamomum verum* forests. *Journal of Ecology*, 95(2), 273-282.
- Kulmatiski**, A., & Beard, K. H. (2013). Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change*, 3(9), 833.
- Laca**, E. A., Ungar, E. D., Seligman, N., & Demment, M. W. (1992). Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science*, 47(1), 91-102.
- Lacelli**, G.A., Ybran, R.G. (2016). Informe estadístico del mercado de la soja. Informes INTA. <https://inta.gob.ar/documentos/informe-estadistico-del-mercado-de-la-soja>.
- Lambers**, H., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. En *Advances in Ecological Research* (23), pp. 187-261. Academic Press.
- Lawes**, M. J., & Clarke, P. J. (2011). Ecology of plant resprouting: populations to community responses in fire-prone ecosystems. *Plant Ecology*, 212(12), 1937-1943.
- Leggieri**, L. R. (2010). Invasión de *Gleditsia triacanthos* en los corredores de los sistemas fluviales de la Pampa Ondulada y su efecto sobre la distribución de *Myocastor coypus*. *Ecología Austral*, 20(12), 185-199.
- Lehmann**, C. E., Anderson, T. M., Sankaran, M., Higgins, S. I., Archibald, S., Hoffmann, W. A., & Hutley, L. B. (2014). Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, 343(6170), 548-552.
- Lenda**, M., Knops, J. H., Skórka, P., Moroń, D., & Woyciechowski, M. (2018). Cascading effects of changes in land use on the invasion of the walnut *Juglans regia* in forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 106(2), 671-686.
- Levine**, J. M., Adler, P. B., & Yelenik, S. G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7(10), 975-989.
- Loescher**, W. H., McCamant, T., & Keller, J. D. (1990). Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience*, 25, 274-281.
- Loney**, P. E., McArthur, C., Potts, B. M., & Jordan, G. J. (2006). How does ontogeny in a *Eucalyptus* species affect patterns of herbivory by Brushtail Possums? *Functional Ecology*, 20, 982-988.
- Longbrake**, A. C. W., & McCarthy, B. C. (2001). Biomass allocation and resprouting ability of princess tree (*Paulownia tomentosa*: Scrophulariaceae) across a light gradient. *The American Midland Naturalist*, 146(2), 388-404.
- Lorca**, E. A., Ferreras, A. E., & Funes, G. (2019). Seed size and seedling ontogenetic stage as modulators of damage tolerance after simulated herbivory in a woody exotic species. *Australian Journal of Botany*, 67(2), 159-164.
- Lyseng**, M. P., Bork, E. W., Hewins, D. B., Alexander, M. J., Carlyle, C. N., Chang, S. X., & Willms, W. D. (2018). Long-term grazing impacts on vegetation diversity, composition, and exotic species presence across an aridity gradient in northern temperate grasslands. *Plant Ecology*, 219(6), 649-663.
- Macias**, D., Mazía, C. N., & Jacobo, E. (2014). Grazing and neighborhood interactions limit woody encroachment in wet subtropical savannas. *Basic and Applied Ecology*, 15(8), 661-668.

- Mack**, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, *10*(3), 689-710.
- Maddoni**, G. A., & de la Fuente, B. E. (2003). ¿Qué se entiende por estructura del cultivo? En Satorre E. R; Benech Arnold; G. A. Slafer; E. De la Fuente, D. Miralles, M. E. Otegui y R. Savin (eds). Producción de cultivos de granos. Bases funcionales para su manejo, pp. 245-255. Facultad de Agronomía, Buenos Aires.
- Maddoni**, G. A., & Otegui, M. E. (1996). Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research*, *48*(1), 81–87.
- Maddoni**, G. A., Otegui, M. E. (2004). Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research*, *85*, 1-13.
- Maddoni**, G. A., Otegui, M. E., & Cirilo, A. G. (2001). Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research*, *71*(3), 183-193.
- Mallory-Smith**, C. A., & Retzinger, E. J. (2003). Revised classification of herbicides by site of action for weed resistance management strategies. *Weed Technology*, *17*(3), 605-619.
- Mandle**, L., Bufford, J. L., Schmidt, I. B., & Daehler, C. C. (2011). Woody exotic plant invasions and fire: reciprocal impacts and consequences for native ecosystems. *Biological Invasions*, *13*(8), 1815-1827.
- Manuel-Navarrete**, D., Gallopín, G. C., Blanco, M., Díaz-Zorita, M., Ferraro, D. O., Herzer, H., ... & Satorre, E. H. (2009). Multi-causal and integrated assessment of sustainability: the case of agriculturization in the Argentine Pampas. *Environment, Development and Sustainability*, *11*(3), 621-638.
- Maranta**, A. (2001) El control de leñosas exóticas en el Parque Nacional El Palmar. Informe de Gestión 2001–2010 de la Administración de Parques Nacionales de Argentina.
- Marco**, D. E., & Páez, S. A. (2000). Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina. *Environmental Management*, *26*(4), 409-419.
- Marcora**, P. I., Renison, D., País-Bosch, A. I., Cabido, M. R., & Tecco, P. A. (2013). The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management*, *291*, 300-307.
- Martin**, L. J., Blossey, B., & Ellis, E. (2012). Mapping where ecologists work: biases in the global distribution of terrestrial ecological observations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *10*(4), 195-201.
- Maschinski**, J., & Whitham, T. G. (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, *134*(1), 1-19.
- Matarczyk**, J. A., Willis, A. J., Vranjic, J. A., & Ash, J. E. (2002). Herbicides, weeds and endangered species: management of bitou bush (*Chrysanthemoides monilifera* ssp. *rotundata*) with glyphosate and impacts on the endangered shrub, *Pimelea spicata*. *Biological Conservation*, *108*(2), 133-141.
- Matteucci**, S. (2012). Ecorregión Pampa. En Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos, pp. 391-446. Ed. Orientación Gráfica, Buenos Aires.
- Mauricio**, R. (2000). Natural selection and the joint evolution of tolerance and resistance as plant defenses. *Evolutionary Ecology*, *14*(4-6), 491-507.

- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., & Ghera, C. M. (2019).** Disturbance types, herbaceous composition, and rainfall season determine exotic tree invasion in novel grassland. *Biological Invasions*, *21*(4), 1351-1363.
- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., Ghera, C. M. & León, R. J. (2001).** Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* *128*, 594–602.
- Mazía, 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*, *12*(9), 3109-3122.
- Melgar, R., & Torres Duggan, M. (2009).** *Manejo de la fertilización en Maíz* (No. H1084). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires (Argentina).
- Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009).** A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions*, *11*(4), 941-950.
- Mitchard, E. T., Saatchi, S. S., Gerard, F. F., Lewis, S. L., & Meir, P. (2009).** Measuring woody encroachment along a forest–savanna boundary in Central Africa. *Earth Interactions*, *13*(8), 1-29.
- Mohler, C. L., Liebman, M., & Staver, C. P. (2001).** Enhancing the competitive ability of crops. *Ecological Management of Agricultural Weeds*, 269-321.
- Moleele, N. M. (1998).** Encroacher woody plant browse as feed for cattle. Cattle diet composition for three seasons at Olifants Drift, south-east Botswana. *Journal of Arid Environments*, *40*(3), 255-268.
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(37), 14724–9.
- Morrison, T. A., Holdo, R. M., Rugemalila, D. M., Nzunda, M., & Anderson, T. M. (2019).** Grass competition overwhelms effects of herbivores and precipitation on early tree establishment in Serengeti. *Journal of Ecology*, *107*(1), 216-228.
- Moscattelli, G. (1991).** Los suelos de la región pampeana. En Barsky, O. et al. El desarrollo agropecuario pampeano. *INDEC. INTA. IICA. Grupo Editor Latinoamericano*, Buenos Aires, Argentina.
- Nebel, J. P., & Porcile, J. F. (2006).** La contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas. *Departamento de bosque nativo, manejo y protección forestal. Uruguay*.
- Observatorio Ganadero (2013).** Caracterización regional: Pampeana. Observatorio de la Cadena de la Carne Bovina de Argentina, informe N°5, pp. 15. Buenos Aires, Argentina.
- Oduol, P. A., Felker, P., McKinley, C. R., & Meier, C. E. (1986).** Variation among selected *Prosopis* families for pod sugar and pod protein contents. *Forest Ecology and Management*, *16*(1-4), 423-431.
- Oesterheld, M. (2008).** Impacto de la agricultura sobre los ecosistemas. Fundamentos ecológicos y problemas más relevantes. *Ecología Austral*, *18*, 337-346.
- Owen, M. D., & Zelaya, I. A. (2005).** Herbicide-resistant crops and weed resistance to herbicides. *Pest Management Science*, *61*(3), 301-311.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M., Aragón, M.R., Campanello, P.I., Prado, D.E., Oesterheld, M., & León, R.J.C. (2018).** Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, *28*(1), 40-63.

- Paige**, K. N. (1992). Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, *73*, 2076-2085.
- Papa**, J. C. (2002). Malezas tolerantes y resistentes a herbicidas. Actas del Seminario Sustentabilidad de la Producción Agrícola. INTA, JICA, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
- Papa**, J. C., Tuesca, D., Nisensohn L. (2010). Control tardío de rama negra (*Conyza bonariensis*) y peludilla (*Gamochaeta spicata*) con herbicidas inhibidores de la protoporfirin-IX-oxidasa previo a un cultivo de soja. Para mejorar la producción de Soja, INTA EEA Oliveros, *45*, 85-89.
- Parepa**, M., Fischer, M., & Bossdorf, O. (2013). Environmental variability promotes plant invasion. *Nature Communications*, *4*, 1604.
- Parrish**, J. D., & Bazzaz, F. (1982). Niche responses of early and late successional tree seedlings on three resource gradients. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *109*(4), 451-456.
- Paruelo**, J. M., Guerschman, J. P., Piñeiro, G., Jobbagy, E. G., Verón, S. R., Baldi, G., & Baeza, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, *10*(2), 47-61.
- Paula**, S., & Pausas, J. G. (2011). Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia*, *165*(2), 321-331.
- Pereira**, S. R., Laura, V. A., & Souza, A. L. (2013). Establishment of Fabaceae tree species in a tropical pasture: influence of seed size and weeding methods. *Restoration Ecology*, *21*(1), 67-74.
- Pinheiro**, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team. (2017). nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–131. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Piper**, F. I., Gundale, M. J., & Fajardo, A. (2015). Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. *Annals of Botany*, *115*(7), 1093-1103.
- Piper**, F. I., & Fajardo, A. (2014). Foliar habit, tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. *Journal of Ecology*, *102*(5), 1101-1111.
- Poggio**, S. L., Satorre, E. H., & de la Fuente, E. B. (2004). Structure of weed communities occurring in pea and wheat crops in the Rolling Pampa (Argentina). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *103*(1), 225–235.
- Pongratz**, J., Reick, C., Raddatz, T., & Claussen, M. (2008). A reconstruction of global agricultural areas and land cover for the last millennium. *Global Biogeochemical Cycles*, *22*(3).
- Poorter**, L., Kitajima, K., Mercado, P., Chubiña, J., Melgar, I., & Prins, H. H. (2010). Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology*, *91*(9), 2613-2627.
- Puricelli**, E., & Tuesca, D. (2005). Weed density and diversity under glyphosate-resistant crop sequences. *Crop Protection*, *24*(6), 533–542.
- R Core Team**. (2017). R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, <https://www.R-project.org/>.
- Rajcan**, I., & Swanton, C. J. (2001). Understanding maize–weed competition: resource competition, light quality and the whole plant. *Field Crops Research*, *71*(2), 139-150.
- Ratajczak**, Z., Nippert, J. B., & Collins, S. L. (2012). Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology*, *93*(4), 697-703.

- Rausher**, M. D. (1992). Natural selection and the evolution of plant-insect interactions. *Insect chemical ecology: an evolutionary approach*. Chapman and Hall, New York, 20-88.
- Rearte**, D. (2011). Situación actual y prospectiva de la ganadería argentina, un enfoque regional. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, 19(3-4).
- Reich**, P. B., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M. G., Knops, J., *et al.* (2001). Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150(2), 435-448.
- Rey Benayas**, J. M., Espigares, T., & Castro-Díez, P. (2003). Simulated effects of herb competition on planted *Quercus faginea* seedlings in Mediterranean abandoned cropland. *Applied Vegetation Science*, 6(2), 213-222.
- Ricciardi**, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology*, 21, 329-336
- Richardson**, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J., & Rejmánek, M. (2000). Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75, 65-93.
- Riginos**, C., & Young, T. P. (2007). Positive and negative effects of grass, cattle, and wild herbivores on *Acacia* saplings in an East African savanna. *Oecologia*, 153(4), 985-995.
- Roques**, K. G., O'Connor, T. G. & Watkinson, A. R. (2001). Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 268-280.
- Rosenthal**, J. P., & Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(4), 145-148.
- Rótolo**, G. C., Montico, S., Francis, C. A., & Ulgiati, S. (2015). How land allocation and technology innovation affect the sustainability of agriculture in Argentina Pampas: An expanded life cycle analysis. *Agricultural Systems*, 141, 79-93.
- Rundel**, P. W., Dickie, I. A., & Richardson, D. M. (2014). Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biological Invasions*, 16(3), 663-675.
- Sanjuán**, Y., Arnáez, J., Beguería, S., Lana-Renault, N., Lasanta, T., Gómez-Villar, A., ... & García-Ruiz, J. M. (2018). Woody plant encroachment following grazing abandonment in the subalpine belt: a case study in northern Spain. *Regional Environmental Change*, 18(4), 1103-1115.
- Sankaran**, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., ... & Ardo, J. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438(7069), 846.
- 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(6), 480-490.
- Satorre**, E.H. (2005). Cambios tecnológicos en la agricultura argentina actual. *Ciencia Hoy*, 87, 24- 31.
- Satorre**, E. H. (2011). Recent changes in pampean agriculture: possible new avenues in coping with global change challenges. *Crop Stress Management and Global Climate Change*, 47-57.
- Sauter**, J. J., & van Cleve, B. (1994). Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees. *Trees*, 8(6), 297-304.
- Schafer**, J. F. (1971). Tolerance to plant disease. *Annual Review of Phytopathology*, 9(1), 235-252.
- Scholte**, P. T. (1992). Leaf litter and *Acacia* pods as feed for livestock during the dry season in *Acacia-Commiphora* bushland, Kenya. *Journal of Arid Environments*, 22, 271-276.

- Schwilk**, D. W., & Ackerly, D. D. (2005). Is there a cost to resprouting? Seedling growth rate and drought tolerance in sprouting and nonsprouting *Ceanothus* (Rhamnaceae). *American Journal of Botany*, 92(3), 404-410.
- Scursoni**, J. A., & Satorre, E. H. (2010). Glyphosate management strategies, weed diversity and soybean yield in Argentina. *Crop Protection*, 29(9), 957-962.
- Simms**, E. L., & Triplett, J. (1994). Costs and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution*, 48(6), 1973-1985.
- Sinclair**, T. R., & Muchow, R. C. (1999). Radiation use efficiency. In *Advances in Agronomy* (Vol. 65, pp. 215-265). Academic Press.
- Sirombra**, M. G., & Mesa, L. M. (2010). Composición florística y distribución de los bosques ribereños subtropicales andinos del Río Lules, Tucumán, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 499-510.
- Smit**, C., den Ouden, J., & Müller-Schärer, H. (2006). Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 43(2), 305-312.
- Smit**, C., Ruifrok, J. L., van Klink, R., & Olf, H. (2015). Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biological Conservation*, 182, 134-142.
- Smit**, C., Vandenberghe, C., den Ouden, J., & Müller-Schärer, H. (2007). Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia*, 152(2), 265-273.
- Soriano**, A. (1992). Río de la Plata grasslands. En R. T. Coupland, ed. *Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere. Ecosystems of the World*, 8, pp. 367-407. Amsterdam, Elsevier.
- Storkey**, J., Moss, S. R., & Cussans, J. W. (2010). Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Science*, 58(1), 39-46.
- Stowe**, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, C.G. & Simms, E.L. (2000) The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31, 565-595.
- Strauss**, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 179-185.
- Subsecretaría de Ganadería** - Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca - Ministerio de Agroindustria. (2017). Resultados económicos ganaderos. Informe Trimestral Número 24.
- Taboada**, M. A., Damiano, F., & Lavado, R. S. (2009). Inundaciones en la región pampeana. Consecuencias sobre los suelos. Alteraciones de la fertilidad de los suelos: el halomorfismo, la acidez, el hidromorfismo y las inundaciones, 103-127.
- Tecco**, P. A., Pais-Bosch, A. I., Funes, G., Marcora, P. I., Zeballos, S. R., Cabido, M., & Urcelay, C. (2015). Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *Journal of Plant Ecology*, 9(4), 380-392.
- Tews**, J., Schurr, F., & Jeltsch, F. (2004). Seed dispersal by cattle may cause shrub encroachment of *Grewia flava* on southern Kalahari rangelands. *Applied Vegetation Science*, 7(1), 89-102.
- Therneau**, T. M. (2015). A package for survival analysis in S. Version 2.38 <https://cran.r-project.org/web/packages/survival/index.html>
- Therneau**, T. M., Grambsch, P. M. (2000). *Modeling survival data: extending the Cox model*. New York: Springer.

- Tiffin**, P. (2001). Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolutionary Ecology*, 14(4-6), 523-536.
- Tilman**, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L. (2011) From the cover: global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 20260–20264.
- Tjelele**, J., Ward, D., & Dziba, L. (2015). The effects of seed ingestion by livestock, dung fertilization, trampling, grass competition and fire on seedling establishment of two woody plant species. *Plos One*, 10(2).
- Tognetti**, P. M., & Chaneton, E. J. (2015). Community disassembly and invasion of remnant native grasslands under fluctuating resource supply. *Journal of Applied Ecology*, 52(1), 119-128.
- Tognetti**, P. M., Chaneton, E. J., Omacini, M., Trebino, H. J., & León, R. J. (2010). Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old-field succession on set-aside farmland in Argentina. *Biological Conservation*, 143(11), 2494-2503.
- Tognetti**, P. M., Mazía, C. N., Ibáñez, G. (2019). Seed local adaptation and seedling plasticity account for *Gleditsia triacanthos* tree invasion across biomes, *Annals of Botany*, 124(2), 307–318.
- Toledo**, R. E. (2016). Manejo del cultivo de soja en Argentina. En Cereales y Oleaginosas, FCA-UNC, Argentina.
- Tuesca**, D., & Puricelli, E. (2001). Análisis de los cambios en las comunidades de malezas asociados a sistemas de labranza y al uso continuo del glifosato. Díaz Rosselló, R., coord. Siembra directa en el Cono Sur. Montevideo, PROCISUR. Documentos, 183-201.
- Van Auken**, O. W. (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 90(10), 2931-2942.
- Vadigi**, S., & Ward, D. (2014). Herbivory effects on saplings are influenced by nutrients and grass competition in a humid South African savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(1), 11-20.
- Vandenbergh**, C., Freléchoux, F., Gadallah, F., & Buttler, A. (2006). Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? *Journal of Vegetation Science*, 17(4), 481-488.
- Venables**, W. N. & Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Venier**, P., Funes, G. & Carrizo García, C. (2012) Physical dormancy and histological features of seeds of five *Acacia* species (Fabaceae) from xerophytic forests in central Argentina. *Flora*, 207, 39–46.
- Vesk**, P. A. (2006). Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology*, 94(5), 1027-1034.
- Viglizzo**, E.F., Lértora, F.A., Pordomingo, A.J., Bernardos, J., Roberto, Z.E., Del Valle, H. (2001). Ecological lessons and applications from one century of low external-input farming in the pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 81, 65-81.
- Vilà**, M., & Terradas, J. (1995). Effects of competition and disturbance on the resprouting performance of the Mediterranean shrub *Erica multiflora* L. (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 82(10), 1241-1248.
- Vila-Aiub**, M. M., Vidal, R. A., Balbi, M. C., Gundel, P. E., Trucco, F., & Ghersa, C. M. (2008). Glyphosate-resistant weeds of South American cropping systems: an overview. *Pest Management Science*, 64(4), 366-371.

- Vitousek**, P. M. (1986). Biological invasions and ecosystem properties: can species make a difference? In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*, pp. 163-176. Springer, New York.
- Vitousek**, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H., Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: source and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Vitta**, J. I., & Satorre, E. H. (1999). Validation of a weed: crop competition model. *Weed Research*, 39(4), 259-269.
- Vitta**, J., Tuesca, D., & Puricelli, E. (2004). Widespread use of glyphosate tolerant soybean and weed community richness in Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(3), 621-624.
- Walker**, B. H., Ludwig, D., Holling, C. S., & Peterman, R. M. (1981). Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology*, 69(2), 473-498.
- Ward**, D., & Esler, K. J. (2011). What are the effects of substrate and grass removal on recruitment of *Acacia mellifera* seedlings in a semi-arid environment? *Plant Ecology*, 212(2), 245-250.
- Ward**, D., Wiegand, K., & Getzin, S. (2013). Walter's two-layer hypothesis revisited: back to the roots! *Oecologia*, 172(3), 617-630.
- Webber**, B. L., & Woodrow, I. E. (2009). Chemical and physical plant defence across multiple ontogenetic stages in a tropical rain forest understorey tree. *Journal of Ecology*, 97(4), 761-771.
- Wigley**, B. J., Bond, W. J., & Hoffman, M. (2010). Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? *Global Change Biology*, 16(3), 964-976.
- Wise**, M. J., & Abrahamson, W. G. (2007). Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist*, 169(4), 443-454.
- Worthington**, M. L., Reberg-Horton, S. C., Jordan, D., & Murphy, J. P. (2013). A comparison of methods for evaluating the suppressive ability of winter wheat cultivars against Italian ryegrass (*Lolium perenne*). *Weed Science*, 61(3), 491-499.
- Wyka**, T. (2000). Effect of nutrients on growth rate and carbohydrate storage in *Oxytropis sericea*: a test of the carbon accumulation hypothesis. *International Journal of Plant Sciences*, 161(3), 381-386.
- Ziska**, L. H., & Teasdale, J. R. (2000). Sustained growth and increased tolerance to glyphosate observed in a C3 perennial weed, quackgrass (*Elytrigia repens*), grown at elevated carbon dioxide. *Functional Plant Biology*, 27(2), 159-166.
- Züst**, T., Heichinger, C., Grossniklaus, U., Harrington, R., Kliebenstein, D. J., & Turnbull, L. A. (2012). Natural enemies drive geographic variation in plant defenses. *Science*, 338(6103), 116-119.

APÉNDICE

Cuadro A1: Resumen de las prácticas de manejo aplicadas a cada cultivo.

	Maíz	Soja
Aplicaciones pre-siembra	2,4-D Atrazina Glifosato	
Hibrido/Var.	DK72-10 VT3P (Dekalb ®) DK73-10 VT3P KM 4500 GLStack (KWS ®)	LDC 3.8 STS (RR1) (Macro Seed ®)
Tratamientos en semillas	Difenoconazole, Fludioxonil, Mefenoxam, y Thiamethoxam (Acceleron ®)	Inoculante <i>Bradyrhizobium japonicum</i>
Fechas de siembra	4-10 de octubre de 2015 15-24 de noviembre de 2017	23-30 de octubre de 2015 22-30 de noviembre 2017
Densidad de siembra (semillas/ha)	80000	350000
Aplicaciones en pre-emergencia	Fertilización con N, P, S y Zn Herbicidas: Atrazina, Glifosato y Acetoclor	Fertilización con N, P, S y Zn Herbicidas: Sulfometuron-metil + Clorimuron-etil (Ligate ®) y Glifosato
Aplicaciones en post-emergencia	Dos fertilizaciones con una solución de urea y nitrato de amonio (UAN)	Fertilización con Ca, Zn y B Herbicidas: Sulfometuron-methyl + Chlorimuron-ethyl (Ligate ®) y Glifosato Fungicida: Azoxistrobina y Cyproconazole (AMISTAR XTRA ®)

Figura A1: Correlaciones entre las variables de crecimiento (paquete “corrplot”, funciones cor y cor.mtest). B.: Biomasa.

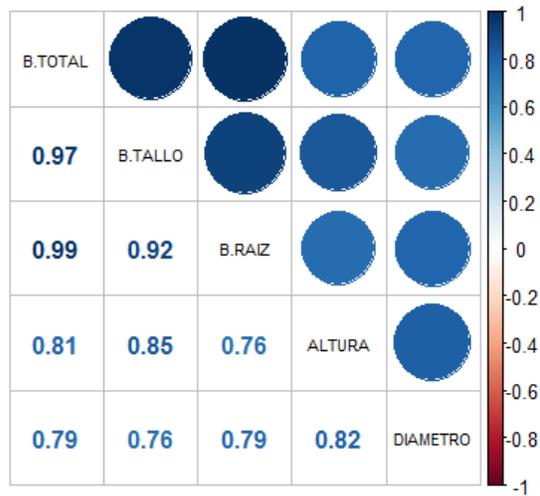
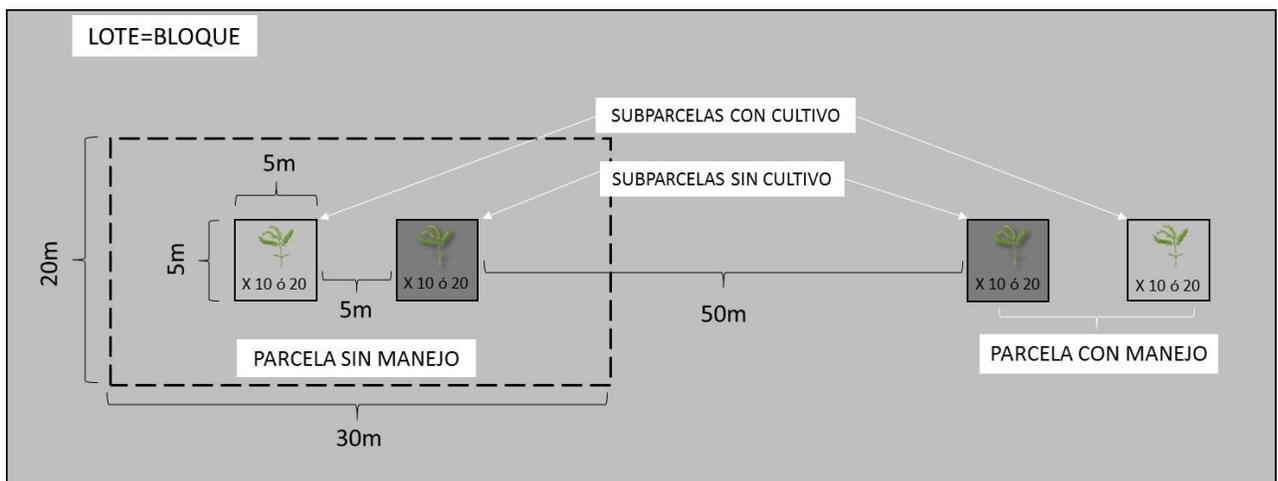


Figura A2: Diseño especial de un bloque experimental.



--- Área marcada
 Plántulas de *Gleditsia triacanthos*