

T. 422

*Efectos de los disturbios sobre la invasión de los pastizales naturales del centro de Argentina*



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RIO CUARTO  
FACULTAD DE AGRONOMIA Y VETERINARIA  
MAESTRIA EN PRODUCCION VEGETAL

**Tesis para optar al título de Magíster Scientiae en  
Producción Vegetal**

*Efecto de los disturbios sobre la  
invasión de los pastizales naturales  
del centro de Argentina*

*Autora: Ingeniera Agrónoma Letizia Petryna*

Director: Dr. Martin Zobel  
Co-Director: Dr. Juan José Cantero

Julio de 2005

62172

*Efectos de los disturbios sobre la invasión de los pastizales naturales del centro de Argentina*

PETRYNA, L.  
Efecto de los Distur

2005 62172

---

*A mis padres y mis hijos*

---



*Efectos de los disturbios sobre la invasión de los pastizales naturales del centro de Argentina*

## **COMISIÓN EVALUADORA**

Dr. Marcelo Cabido

Ing. Agr. Ms.Cs. Esteban Alessandría

Ing. Agr. Ms.Cs. Oscar Giayetto

87158

62172

MFN:
Clasif:

## Indice General

<b>Resumen.....</b>	<b>xiii</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>xv</b>
<b>Capítulo 1: INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
1.1. ESPECIES INVASORAS Y BIODIVERSIDAD.....	2
<b>1.1.1. Especies indígenas.....</b>	<b>5</b>
<b>1.1.2. Especies exóticas.....</b>	<b>6</b>
<b>1.1.3. Características que posee un invasor exitoso.....</b>	<b>9</b>
<b>1.1.4. Introducción, naturalización, invasión.....</b>	<b>10</b>
1.2. EFECTOS DE LAS INVASIONES VEGETALES.....	14
<b>1.2.1. Impacto de las invasiones a nivel de la comunidad.....</b>	<b>14</b>
1.2.1.1. Interacciones plantas exóticas-plantas nativas.....	16
1.2.1.2. Efectos sobre la estructura y composición de la comunidad.....	18
1.2.1.3. Posibles generalizaciones.....	20
1.3. DISTURBIOS Y DISPONIBILIDAD DE DIASPORAS EN LA INVASIBILIDAD DE LAS COMUNIDADES NATURALES.....	21
1.4. ANTECEDENTES EN EL PAÍS Y PLANTEO DEL PROBLEMA.....	27
1.5. HIPÓTESIS:.....	31
<b>Capítulo 2: MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>33</b>
2.1. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	34
<b>2.1.1. Caracterización climática.....</b>	<b>37</b>
<b>2.1.2. Geomorfología y Suelos.....</b>	<b>39</b>
<b>2.1.3. Flora y vegetación.....</b>	<b>39</b>
2.1.3.1. Descripción de las comunidades.....	41
<b>2.1.4. Aprovechamiento de los recursos y disturbios.....</b>	<b>43</b>
2.2. EXPERIMENTO DE CAMPO.....	44
<b>2.2.1. Especies invasoras utilizadas.....</b>	<b>44</b>
<b>2.2.2. Diseño Experimental.....</b>	<b>50</b>
2.3. ANALISIS DE LOS DATOS.....	54
<b>Capítulo 3: RESULTADOS.....</b>	<b>55</b>
3.1. SITUACIÓN SIN DISTURBIOS-CON DIÁSPORAS VS SIN DIÁSPORAS.....	56
<b>3.1.1. Número de especies exóticas.....</b>	<b>56</b>
<b>3.1.2. Número de especies nativas.....</b>	<b>56</b>
<b>3.2.1 Efecto sobre el número de especies.....</b>	<b>57</b>
<b>3.2.2 Efecto sobre la cobertura total de especies exóticas.....</b>	<b>60</b>

<b>3.2.3. Efecto sobre la cobertura de cada especie exótica</b>	<b>64</b>
3.3. Efectos de los disturbios sobre las especies nativas .....	71
<b>3.3.1 Sobre el número de especies</b> .....	<b>71</b>
<b>3.3.2 Sobre la cobertura</b> .....	<b>74</b>
<b>Capítulo 4: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES</b> .....	<b>78</b>
<b>Capítulo 5: BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>95</b>

## **Indice de Figuras**

<b>Figura 1: Malezas, colonizadoras e invasoras son tres conceptos que se superponen, pero no son idénticos. Reflejan tres puntos de vista diferentes. (Rejmánek, M. 1995).</b> .....	<b>8</b>
<b>Figura 2: Fases del proceso de invasión. El proceso de invasión biológica incluye 2 fases: (a) el período entre la primera introducción en un área y su primera expansión (<math>t_2-t_1</math>) y (b) el período que precede el comienzo del crecimiento poblacional exponencial (<math>t_3-t_2</math>). (Kowarik, I. 1995).</b> .....	<b>11</b>
<b>Figura 3. Representación esquemática de las principales barreras que limitan la expansión de las plantas introducidas (Según Richardson et al., 2000).</b> .....	<b>13</b>
<b>Figura 4. Ubicación geográfica de la Cuenca "Arroyo la Tapa" .....</b>	<b>36</b>
<b>Figura 5. Esquema del diseño de siembra utilizado en la parcela experimental. ....</b>	<b>53</b>
<b>Figura 6. Efecto medio (<math>\pm</math> error estándar) de los tres disturbios principales sobre el número de especies exóticas a través de las estaciones.....</b>	<b>59</b>
<b>Figura 7. Efecto de los tratamientos aflojado del suelo (Sd) y remoción de la biomasa (Br) sobre el número promedio (<math>\pm</math> error estándar) de especies exóticas en parcelas tratadas con y sin fuego. ....</b>	<b>60</b>
<b>Figura 8. Cobertura promedio de las especies exóticas (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio, en el primer y último muestreo. ....</b>	<b>62</b>
<b>Figura 9. Efecto de los tratamientos disturbio del suelo (Sd) y fuego (Fi) sobre la cobertura (promedio <math>\pm</math> error estándar) de especies exóticas en parcelas tratadas con remoción de la biomasa aérea y sin tratar. ....</b>	<b>63</b>

<b>Figura 10. Porcentaje de cobertura de <i>Cirsium vulgare</i> (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.....</b>	<b>65</b>
<b>Figura 11. Porcentaje de cobertura de <i>Lotus corniculatus</i> (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.....</b>	<b>66</b>
<b>Figura 12. Porcentaje de cobertura de <i>Oenothera erythrosephala</i> (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.....</b>	<b>67</b>
<b>Figura 13. Porcentaje de cobertura de <i>Trifolium repens</i> (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.....</b>	<b>68</b>
<b>Figura 14. Porcentaje de cobertura de <i>Verbascum thapsus</i> (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.....</b>	<b>68</b>
<b>Figura 15. Porcentaje de cobertura de <i>Lolium multiflorum</i> (<math>\pm</math> error estándar) para cada disturbio para un año de muestreo (año 1998). .....</b>	<b>69</b>
<b>Figura 16. Número promedio (<math>\pm</math> error estándar) de especies nativas para cada disturbio través de los años muestreados. ....</b>	<b>73</b>
<b>Figura 17. Efecto de los tratamientos disturbio del suelo (Sd) y remoción de la biomasa (Br) sobre el número promedio (<math>\pm</math> error estándar) de especies nativas en parcelas tratadas con fuego y sin tratar. ....</b>	<b>74</b>
<b>Figura 18. Cobertura promedio (<math>\pm</math> error estándar) en porcentaje de especies nativas para cada disturbio través de dos años de muestreo. ....</b>	<b>76</b>
<b>Figura 19. Efecto de los tratamientos disturbio del suelo (Sd) y remoción de la biomasa (Br) sobre el</b>	

**número de especies nativas en parcelas tratadas con  
fuego y sin tratar.....77**

## **Indice de Cuadros**

<b>Cuadro 1. Registro de las precipitaciones en la estación Comechingones (en mm). Ref: Pp.m.a. precipitaciones media anual en mm; Pp.Prim-Ver; precipitaciones en primavera-verano en mm y %; Pp.m.m. precipitaciones media mensual en mm; Pp.Inv-Otoño: precipitaciones en invierno-otoño en mm y %.....</b>	<b>37</b>
<b>Cuadro 2. Registro de temperaturas (en °C) en la estación Comechingones. ....</b>	<b>38</b>
<b>Cuadro 3. Especies exóticas sembradas en las parcelas experimentales. Referencias: Dispersión: A= anemócora, E= epizoocora, U= inespecífica. Ciclo: B= bienal, P= perenne.....</b>	<b>45</b>
<b>Cuadro 4. Resultados de ANOVA. Disturbio de suelo (Sd), remoción de la biomasa aérea (Br), quema (Fi) como factores fijos y tiempo (Ti) como el factor que caracterizó la repetición. Variable dependiente: número de especies exóticas en la parcela.....</b>	<b>57</b>
<b>Cuadro 5. Resultados de ANOVAR. Disturbio de suelo (Sd), remoción de la biomasa aérea (Br), quema (Fi) como factores fijos y tiempo (Ti) como el factor que caracterizó la repetición. Variable dependiente: cobertura de especies exóticas en la parcela (después de 1<sup>ra</sup> y la 3<sup>ra</sup> estación). ....</b>	<b>61</b>
<b>Cuadro 6. Resultados del ANOVA. Factores fijos: disturbio del suelo (Sd), remoción de la biomasa, (Br) y fuego (Fi). Las variables dependientes es la cobertura de las diferentes especies exóticas. ....</b>	<b>70</b>
<b>Cuadro 7. Resultados del ANOVA. Variable dependiente: cobertura de <i>Lolium multiflorum</i> (Año 1).....</b>	<b>71</b>
<b>Cuadro 8. ANAVA Número de especies nativas con los disturbios de suelo (Sd), remoción de la biomasa aérea (Br) y quema (Fi) como factores fijos y tiempo</b>	

**(Ti) como el factor que caracterizó la repetición.  
Variables dependientes: número de especies nativas  
en las parcelas.....72**

**Cuadro 9. Resultados del ANOVA. Variable  
dependiente: cobertura de las especies nativas en  
porcentaje .....75**

## **Indice de Fotos**

<b>Foto 1. Vista general del área de estudio.....</b>	<b>35</b>
<b>Foto 2. Parcelas experimentales en la comunidad de Deyeuxia hieronymi.....</b>	<b>46</b>
<b>Foto 3. Nacimiento de especies implantadas en situación con disturbio. ....</b>	<b>64</b>
<b>Foto 4. Individio de Verbascum thapsus nacido en parcela disturbada .....</b>	<b>69</b>

## **Indice de Anexos**

Anexo I. Especies registradas en las parcelas experimentales en el primer muestreo.....	86
Anexo II. Promedio de cobertura y error estandar (E.E) por especie nativa.....	87

## Resumen

---

La invasión de los pastizales naturales centroargentinos fue investigada a través de un experimento factorial. Seis especies de plantas europeas invasoras, ampliamente distribuidas en la región, fueron sembradas en parcelas donde el disturbio del suelo y la remoción de la biomasa aérea generados a través de corte y fuego constituyeron los tratamientos. Se concluye que las especies exóticas son micrositios-dependientes más que diásporas-dependientes ya que prácticamente no se establecieron en las parcelas no disturbadas. Los tres tipos de disturbios incrementaron el número de especies y la cobertura de especies de plantas exóticas; el efecto del disturbio del suelo y la remoción de biomasa fueron acumulativos. *Cirsium vulgare* y *Oenothera erythrosephala* fueron los colonizadores más eficientes entre todas las especies exóticas. Sin embargo, la cobertura de las invasoras comenzó a decrecer a partir del segundo año y hacia el final del tercer año solo unos pocos individuos adultos quedaron establecidos. Consecuentemente, los disturbios son necesarios para mantener a las poblaciones de plantas exóticas invasoras en estos pastizales. El fuego incrementó la riqueza específica de las especies nativas. Hubo una fuerte correlación negativa entre el número inicial de especies nativas y el éxito del establecimiento en las parcelas donde la biomasa fue removida. La correlación negativa entre la riqueza de especies nativas e invasión de la comunidad puede ocurrir cuando una mayor riqueza de las especies resulta en una ocupación más completa del espacio, y cuando la regeneración de las especies invasoras está

claramente limitada por el espacio. Quizás ese no sea el caso cuando la matriz de la vegetación tiene una baja cobertura o cuando ciertos disturbios crean claros en el canopy.

## **Abstract**

---

The invasibility of the tallgrass mountain grassland community in Central Argentina was investigated through an experiment of factorial design. Six alien species from Europe which are widely distributed in the region, were sown in plots, where soil disturbance, aboveground biomass removal by cutting and burning were used as treatments. We concluded that alien species were microsite, rather than seed limited since they practically did not establish in undisturbed plots. All three types of disturbances increased the species number and cover of alien's; the effect of soil disturbance and biomass removal was cumulative. *Cirsium vulgare* and *Oenothera erythrosephala* were the most efficient colonizers among aliens. However, the cover of aliens started to decrease in the second year and by the end of the third season, only a few adults were established. Consequently, disturbances are needed to maintain the alien populations in tallgrass mountain grassland. Burning also increased the species richness of native species. There was a strong negative correlation between the initial native species richness and the success of alien establishment within one factor combination plots where aboveground biomass was removed. We explained this result with the hypothesis that negative correlation between native species richness and community invasibility may occur when higher richness results in a more complete occupation of space, and when the regeneration of the invading species is clearly space limited. It may not be the case when vegetation is sparse, or when there are certain disturbances creating openings in canopies anyway.

## Capítulo 1: INTRODUCCIÓN

*"He observado igualmente mil veces que alrededor de las casas o de todo paraje donde el hombre se establece se ven nacer al instante malvas, cardos, ortigas y otras muchas plantas cuyo nombre ignoro pero que nunca había encontrado en los lugares desiertos y a veces a más de treinta leguas a la redonda. Basta que el hombre frecuente aún a caballo, un camino cualquiera, para que nazcan en sus orillas algunas de estas plantas, que no existían antes y que no se encuentran en los campos vecinos, y basta cultivar un jardín para que en él crezca verdolaga. Parece, pues, que la presencia del hombre y de los cuadrúpedos ocasiona un cambio en el reino vegetal, destruye las plantas que crecían naturalmente y hace nacer otras nuevas (Azara, 1781-1801)"*

### **1.1. ESPECIES INVASORAS Y BIODIVERSIDAD**

La sustentabilidad de una nación, a largo plazo, esta íntimamente ligada al mantenimiento de su biodiversidad (Heywood y Watson 1995). La biodiversidad es la piedra angular del funcionamiento del ecosistema y provee a la sociedad de recursos y servicios. Por su parte, el ecosistema es esencial para el mantenimiento de la biodiversidad, la integridad del paisaje y la estabilidad climática regional y global (Lubchenco *et al.* 1991). Por estas razones, ha aumentado el interés mundial por encontrar maneras de proteger y utilizar sustentablemente la biodiversidad (Arroyo *et al.* 1992a; Heywood y Watson 1995; Consejo Nacional de Investigación, Academia Nacional de Ciencias de los EE.UU.- NCR 1999).

Se acepta en forma generalizada que por primera vez en 65 millones de años la biodiversidad del mundo está declinando (Wilson 1992; Heywood y Watson 1995; Pimm 1995). Los índices de extinción biótica han aumentado de 100 a 1000 veces por sobre las nuevas especies que se pueden desarrollar (NCR-1999). Las amenazas son bien diferentes: interrupciones físicas de los ecosistemas que conducen a la pérdida de biodiversidad local *in situ*; extinción de razas y especies; desplazamiento de especies nativas debido a la introducción de especies exóticas invasoras y la sustitución de ecosistemas prístinos por monocultivos con alta tecnología de manejo. En este sentido, la economía global tiende a fomentar el aumento de las especies exóticas.

Se han venido haciendo esfuerzos para responder a dos preguntas básicas fundamentales respecto a las invasiones biológicas:

¿Qué características determinan la susceptibilidad de una comunidad a la invasión?

¿Cuáles son las características funcionales de los invasores exitosos? (Levine y D'Antonio 1999; Sax y Brown 2000).

La última pregunta está relacionada con la autoecología e historias de vida del invasor, y ha sido tratada en la literatura ecológica (Baker 1965; Bazzaz 1986; Newsome y Noble 1986; Rejmanek y Richardson 1996). Aunque hay acuerdo sobre la identificación de algunos de estos atributos, ello no es suficiente para predecir con certeza la invasión potencial de una especie individual en un tipo particular de comunidad.

Sin embargo, la primera pregunta plantea un problema interesante en la ecología: hallar los mecanismos que permitan explicar por que algunas comunidades son más susceptibles a la invasión que otras (Mack *et al.* 2000).

Los disturbios, la diversidad de la comunidad, la disponibilidad de nutrientes y la ausencia de restricciones bióticas se han citado como los factores más importantes para explicar la invasión diferencial que ocurre en las comunidades (Tilman 1997; Burke y Grime 1996; Mack *et al.* 2000; Dukes 2001).

La riqueza de la comunidad es probablemente uno de los factores más controvertidos respecto a la invasibilidad. Elton (1958) propuso que las comunidades con mayor riqueza de especies eran más "estables" y menos susceptibles a los invasores que las comunidades más pobres. Esta hipótesis está basada en la premisa que en las comunidades con mayor diversidad hay más sitios

ocupados y pocos sitios disponibles para las especies invasoras (Tilman 1997; Levine y D'Antonio 1999; Mack *et al.* 2000; Lyons y Schwartz 2001).

Levine (2000), en un experimento de adición de diásporas, halló que la disponibilidad de éstas era más importante que la diversidad de la comunidad en el éxito de la invasión.

A fin de facilitar un mejor entendimiento de la dinámica de la invasión y de sus implicancias en los procesos ecosistémicos, se requiere de estudios que permitan evaluar las interacciones entre la disponibilidad de diásporas, el disturbio y la diversidad de la comunidad sobre la invasión y considerarla además a través de escalas espaciales y temporales (Stohlgren *et al.* 1999a Levine 2000).

En la República Argentina recientemente se ha comenzado a estudiar el proceso de las invasiones por plantas exóticas (Sala *et al.* 2000; Chaneton *et al.* 2002; Marco *et al.* 2002; Morales y Aizen 2002; Simberloff *et al.*, 2002; Zalba y Villamil 2002).

El pastizal de la sierra de Comechingones, es una formación vegetal del centro de Argentina de gran interés ya que su flora, rica en endemismos, puede ser especialmente sensible a las invasiones. El incremento de las actividades ganaderas ha aumentado notablemente su fragmentación y los niveles de disturbio. Al mismo tiempo, en forma permanente, nuevos grupos de especies exóticas arriban al área y modifican su susceptibilidad a la invasión.

### 1.1.1. Especies indígenas

Los términos: nativo<sup>1</sup> e indígena<sup>2</sup> se utilizan como sinónimos.

Allaby (1994) definió el término *nativo* como "aplicado a especies que ocurren naturalmente en un área y por lo tanto no han sido introducidas natural o intencionalmente".

Webb (1985), en referencia a las Islas Británicas, definió las especies *indígenas* como aquellas que "se desarrollaron en dichas islas, o bien que llegaron allí antes de comenzado el período neolítico, o que llegaron allí después de dicho período por un método enteramente independiente de la actividad humana".

Aquellas especies que poseen registros históricos manifiestos y que sugieren una distribución pre-neolítica, son rápidamente categorizadas como indígenas, de la misma manera, aquellas con distribuciones recientes, y originarias de otros continentes, como no indígenas. Una pauta para determinar el estatus de nativo y no nativo es la evidencia de su presencia previa a los grandes viajes intercontinentales ocurridos alrededor de 1600 (precolombinos); si una especie ha sido hallada en una región luego, y no antes del establecimiento europeo, debería ser considerada una especie no indígena (Webb 1985; Bender 1975).

El criterio seguido en esta tesis, si bien no hay ninguna definición concluyente, es el que plantea como referencial el período precolombino. Este horizonte, biológicamente importante, representa

---

<sup>1</sup> **Nativo:** en botánica, autóctono, indígena, (P. Font Quer. Diccionario de Botánica, 1975). Según la Real Academia Española: que nace naturalmente; perteneciente o relativo al país o lugar en que ha nacido.

<sup>2</sup> **Indígena:** en botánica: aplícase a la planta que es propia del país en que se halla, que no ha venido de afuera. Sinónimo de autóctono; se opone a exótico, (P. Font Quer. Diccionario de Botánica, 1975). Según la Real Academia Española: originario del país de que se trata.

el comienzo de un período con un incremento notable en la tasa de transporte humano a través de barreras que eran, en un principio, infranqueables en forma natural (Webb 1985).

### **1.1.2. Especies exóticas**

Las especies exóticas son todas las especies presentes en una región (o país) particular, que en base a evidencia científica se consideran que no han evolucionado en esa región geográfica particular, o no haber emigrado a la región biogeográfica a la cual el país pertenece por medio natural o por un mecanismo natural de dispersión. Los sinónimos para las especies exóticas incluyen las "especies extranjeras" y las "especies introducidas", (Arroyo, 2004).

Una especie *invasora* es una exótica altamente agresiva en ecosistemas manejados y especies exóticas que compiten favorablemente y desplazan las especies nativas en hábitat semi-naturales o ecosistemas naturales (Mooney y Hobbs 2000); esta definición implica que no todas las especies exóticas son invasoras.

Malezas, invasoras y colonizadoras, son tres conceptos estrechamente relacionados, pero no idénticos (Williamson 1993). Las definiciones e interrelaciones entre estas categorías, a menudo son solo vagamente descriptas (Baker y Stebbins 1965; Moore 1975; Di Castri *et al.* 1990), y en general reflejan tres puntos de vista diferentes: *antropocéntrico* (las malezas son plantas que crecen donde no son deseadas), *ecológico* (las colonizadoras aparecen en series sucesionales tempranas), y *biogeográfico* (las invasoras están dispersas dentro de áreas donde ellas no son nativas).

Algunas especies son consideradas malezas por que al mismo tiempo son tóxicas, pero no son colonizadoras ni invasoras.

Las colonizadoras son en general invasoras exitosas, pero solamente en ambientes disturbados (Bazzaz 1986; Rejmanek 1989). Muchas invasoras llegan a ser malezas muy serias, pero otras difícilmente pueden ser clasificadas como malezas en el sentido usual. Sin embargo, todas las invasoras que ingresan en áreas protegidas son clasificadas como malezas ("malezas ecológicas o ambientales"), ya que, en los parques nacionales y en áreas similares, las especies exóticas interfieren frecuentemente con el principal objetivo de manejo: la protección de la biota nativa. Obviamente, hay una considerable superposición entre las tres categorías (malezas, invasoras, colonizadoras), y muchas especies pueden ser clasificadas en forma alternativa en las tres categorías (Rejmánek 1995),(Figura 1).

En los pastizales serranos del centro de argentina es frecuente la consideración con el rango de *maleza o de planta invasora* a especies que son nativas, tal es el caso por ejemplo de *Eryngium agavifolium* (carda) que expande su rango luego de una perturbación, como el fuego o la aplicación de herbicidas en los caminos cortafuegos.

Así por ejemplo, en California cerca del 75% de las malezas son clasificadas como invasoras y cerca del 85% de las invasoras pueden ser clasificadas como colonizadoras. En la flora Británica, sin embargo, sólo el 11% de las malezas son clasificadas como invasoras (el 89% son presumiblemente nativas) y el 47 % de las invasoras son clasificadas como colonizadoras (Williamson, 1993).

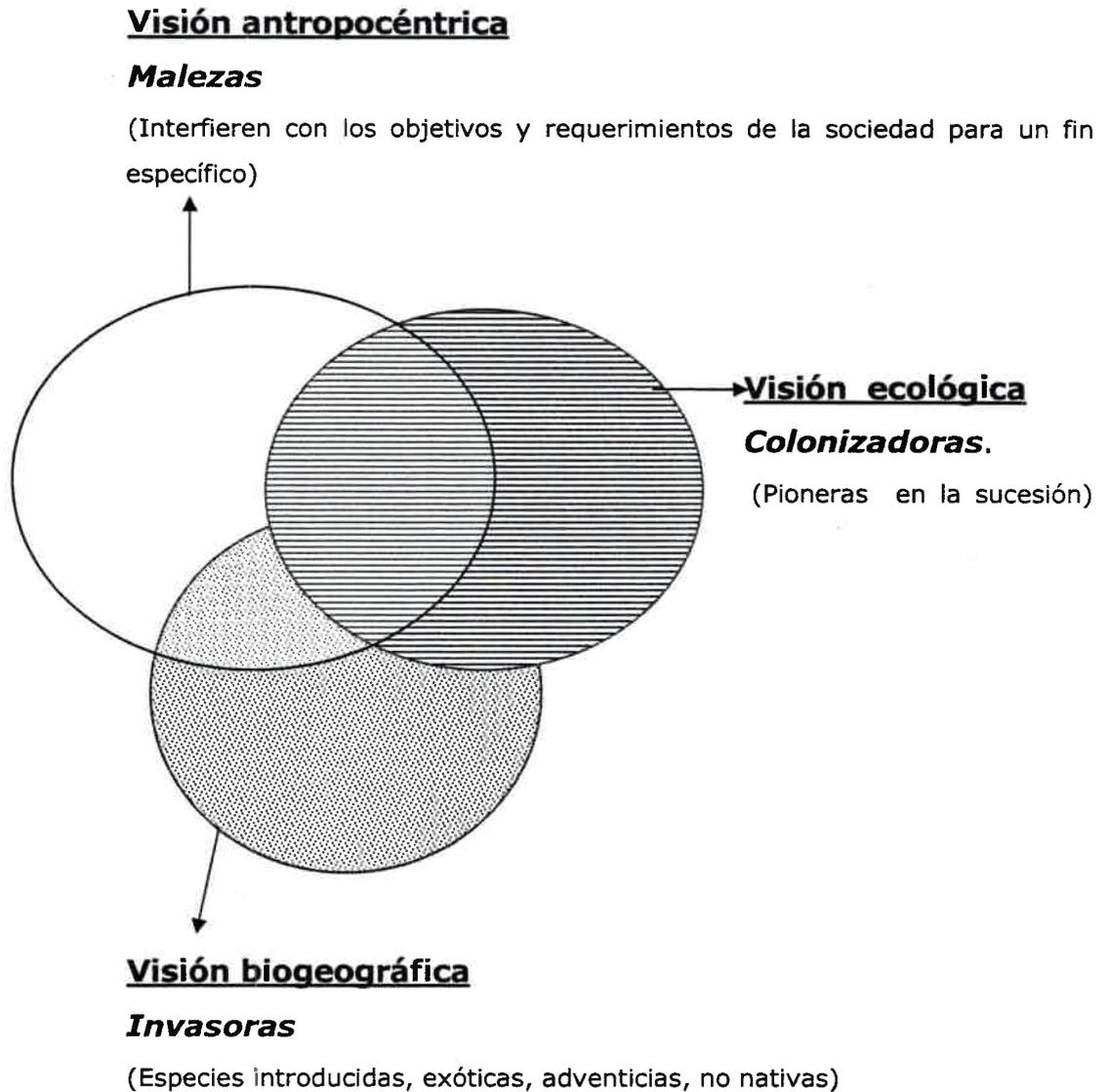


Figura 1: Malezas, colonizadoras e invasoras son tres conceptos que se superponen, pero no son idénticos. Reflejan tres puntos de vista diferentes. (Rejmánek, M. 1995).

### **1.1.3. Características que posee un invasor exitoso**

Las especies invasoras y las comunidades invadidas no pueden ser estudiadas en forma independiente ya que la interacción comunidad-especies es quien determina el éxito de la invasión. Los atributos ecológicos de una planta invasora "exitosa" están fuertemente asociados al hábitat. Esto ayuda a explicar las contradicciones frecuentes que se encuentran en las listas de atributos de las invasoras ideales (e.g. Roy 1990; Lodge 1993).

El crecimiento clonal y la autocompatibilidad son características importantes en el éxito de una especie invasora, pero el crecimiento clonal es, a su vez, más importante cuando la invasión ocurre en hábitats más aislados, más fríos y poco influenciados por el hombre (Thompson *et al.* 1995).

Según Rejmánek (1989), los hábitats xéricos son más desfavorables para la germinación y el establecimiento de las especies invasoras, mientras que los hábitats húmedos poseen especies fuertemente competidoras.

Las especies no pueden simultáneamente maximizar la tasa de crecimiento, la habilidad competitiva y la producción de semillas. En comunidades esencialmente "cerradas", de climas húmedos y fríos, el crecimiento clonal y la habilidad competitiva parecen ser atributos importantes, pero en hábitats secos y más abiertos las características r-seleccionadas tienen mayor significancia (Thompson *et al.* 1995).

La mejor descripción conocida de las plantas invasoras es la realizada por Baker (1965), referido como "la maleza ideal": una maleza es una planta perenne con una gran plasticidad, la cual puede germinar bajo un amplio rango de condiciones físicas, crecer rápidamente, florecer temprano, ser autocompatible y producir

muchas semillas que se dispersaran ampliamente, con posibilidades de reproducirse vegetativamente y ser un buen competidor. Sin embargo, hay una probabilidad baja que una especie reúna todas estas características, ni que las necesite a todas para constituirse en un invasor exitoso. Inversamente la posesión de un único o de varios caracteres de la lista no significa que la especie vaya a ser un invasor exitoso.

#### **1.1.4. Introducción, naturalización, invasión**

Calow (1998) define la invasión<sup>3</sup> biológica como la expansión en la distribución de ciertas especies de animales, plantas o microorganismos las cuales pueden ser favorecidas competitivamente por los disturbios que se generan como consecuencia de los asentamientos humanos.

Los patrones de dispersión de las plantas invasoras indican que muchas especies presentan una larga fase de retardo (*fase lag o de retraso*<sup>4</sup>) después de la introducción, antes de dispersarse en forma explosiva. En el proceso de invasión se pueden reconocer: (1) el periodo entre la primer introducción al área y su primer expansión ( $t_2 - t_1$ ), y (2) el periodo que precede al inicio de la tasa de crecimiento exponencial de la población ( $t_3 - t_2$ ).

---

<sup>3</sup> **Invasión:** Según la Real Academia Española: ocupar anormal o irregularmente un lugar. Dicho de una cosa: entrar y propagarse en un lugar o medio determinados.

<sup>4</sup> **Fase lag o de "retraso":** cuando el crecimiento no se inicia de inmediato, sino después de un cierto tiempo.

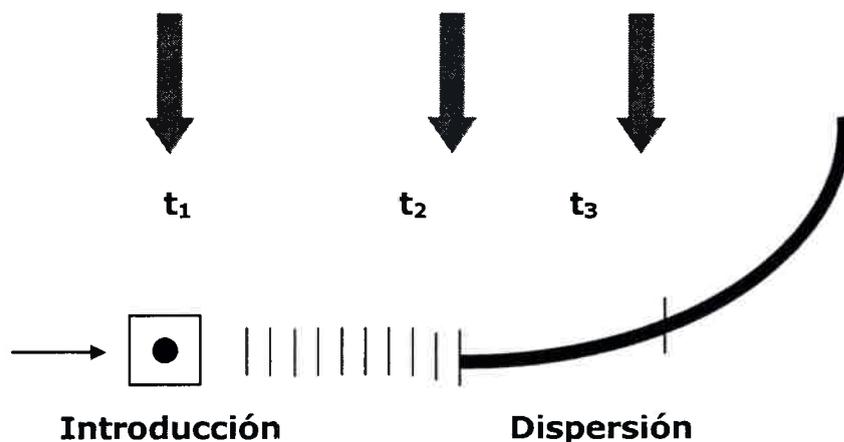


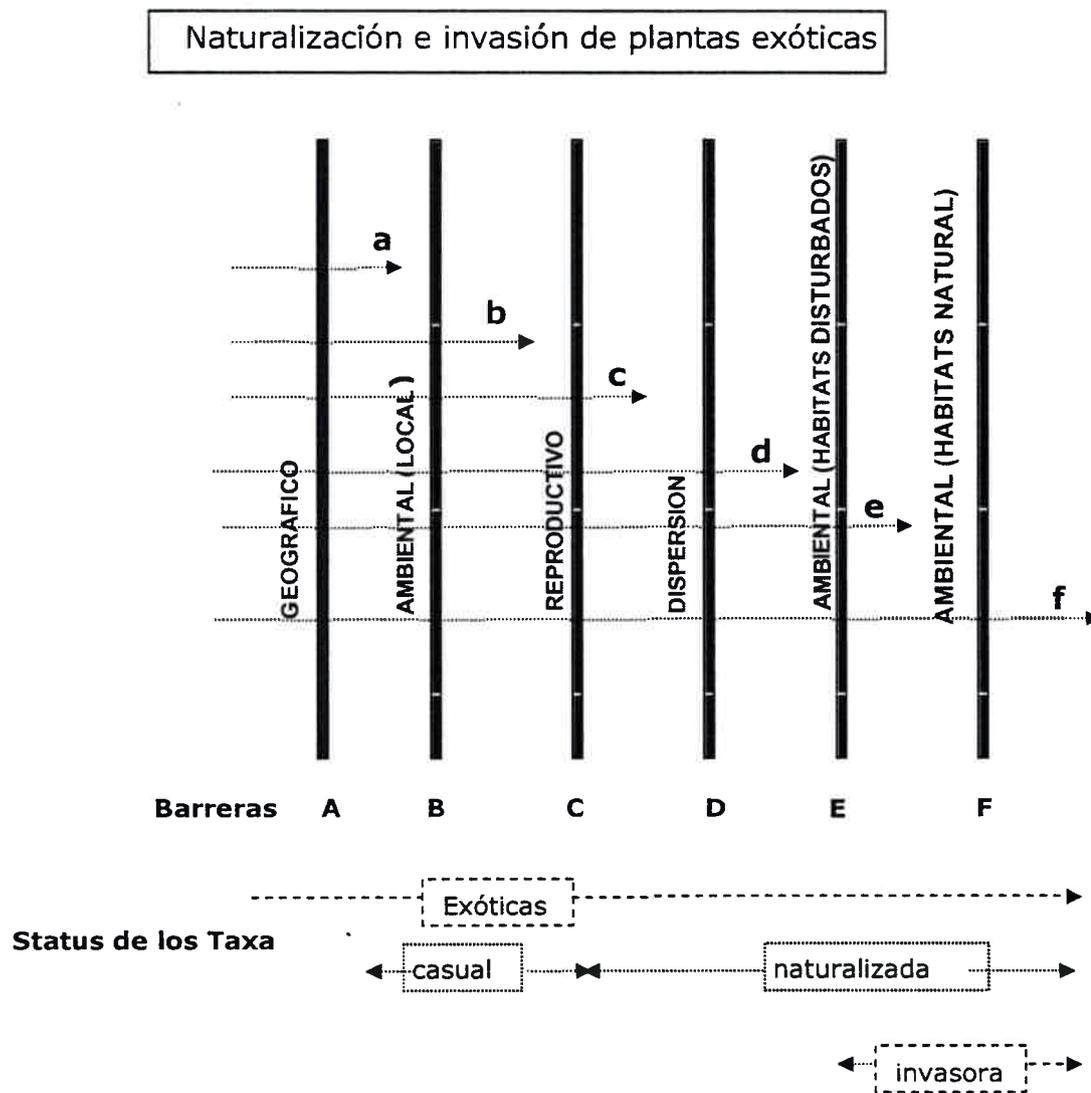
Figura 2: Fases del proceso de invasión. El proceso de invasión biológica incluye 2 fases: (a) el período entre la primera introducción en un área y su primera expansión ( $t_2-t_1$ ) y (b) el período que precede el comienzo del crecimiento poblacional exponencial ( $t_3-t_2$ ). (Kowarik, I. 1995).

Richardson *et al.* (2000) sugieren que la invasión requiere que el taxón deba superar varias barreras bióticas y abióticas (Figura 3), las fases del proceso son definidas en base a la/s barrera/s relevantes que pueden (o no) ser superadas. La **introducción** significa que la planta (o su propágulo) ha superado, mediante la acción humana una determinada barrera geográfica (A en Figura 3). Muchos taxa introducidos sobreviven como *casuales*; estos taxa pueden regenerarse sexualmente o vegetativamente, pero fallan en mantener sus poblaciones por largos períodos. Por lo tanto, los taxa casuales dependen para su persistencia, de repetidas introducciones.

La **naturalización** sólo comienza cuando las barreras ambientales (B en Figura 3) no evitan la sobrevivencia de los individuos y cuando son superadas diferentes barreras para la regeneración normal de los mismos (C en Figura 3). Por lo tanto, se puede considerar que un taxón está exitosamente naturalizado luego

de haber superado las barreras A, B y C. En esta etapa las poblaciones son lo suficientemente grandes como para que la extinción, debido a la estocasticidad de las barreras ambientales, sea baja.

La **invasión**, es decir la expansión hacia áreas diferentes a la de la introducción, requiere que las plantas introducidas hayan podido superar inclusive las barreras de la dispersión en la nueva región (D en Figura 3) y que puedan a su vez, prosperar en el ambiente abiótico y la biota del área general (E en Figura 3). Muchas de ellas, invaden así comunidades seminaturales disturbadas. La invasión de comunidades sucesionales, no disturbadas y maduras, requiere generalmente que el taxón introducido supere la resistencia establecida, impuesta por una categoría de diferentes factores (Barrera F en Figura 3).



**Figura 3. Representación esquemática de las principales barreras que limitan la expansión de las plantas introducidas (Según Richardson et al., 2000).**

Las barreras son: (A) grandes barrera/s geográficas (continentales y/o intercontinentales; escala aproximada > 100 km; (B) ambiental (biótica y abiótica) en el sitio de la introducción; (C) barreras a la regeneración (prevención de la producción consistente a largo plazo de propágulos vegetativos y sexuales; (D) barreras

locales/regionales a la dispersión; (E) barrera/s ambientales en ambientes antrópicos o en vegetación dominada por exóticas y (F) barreras ambientales en vegetación natural o seminatural. Las flechas 'a' a la 'f' indican los caminos seguidos por los taxa para alcanzar los diferentes estados, de introducido a invasor, en la vegetación natural. El cruce de las barreras no es irreversible (por ejemplo, las fluctuaciones climáticas pueden ya sea, imponer nuevas barreras -que pueden conducir a la extinción local y/o regional de un taxón- o permitir la sobre vivencia o expansión de un taxón.

## **1.2. EFECTOS DE LAS INVASIONES VEGETALES**

### **1.2.1. Impacto de las invasiones a nivel de la comunidad**

Las especies invasoras no sólo son capaces de afectar la estructura y función de un ecosistema (Versfeld y van Wilgen 1986; Witkowski 1991; Vitousek y Walker 1989; Vitousek 1990) sino que pueden, además, reducir la biodiversidad de las comunidades y la productividad del paisaje, tanto en la escala regional como en la escala local, pudiendo causar considerables problemas en el manejo del global del paisaje (de Waal *et al.* 1994) y en la conservación de la biodiversidad (Usher 1988). En estos casos, la planta invasora tiene una forma de vida, requerimientos de hábitat, y fenología, que originalmente no son abundantes en la comunidad natural (Kruger 1977).

Las invasiones están coaccionadas por factores bióticos y abióticos, quienes definen el éxito en la invasión. Desde la dispersión

de las diásporas<sup>5</sup> hasta su nueva producción, las plantas invasoras enfrentan diversas restricciones o barreras ecológicas que son escala-dependiente; estas especies emplean un amplio rango de estrategias de dispersión para colonizar nuevos ambientes, desde la dispersión global, en general realizada por el hombre, hasta la local, en cortas distancias, llevada a cabo por medios naturales tales como el viento o los animales; de la efectividad de éstos depende el éxito de la invasión (Nathan y Muller-Landau 2000). El propósito es siempre el mismo para todas las escalas: enviar diásporas a nuevos sitios seguros para incrementar el reclutamiento.

A nivel de la estructura de la comunidad, las especies invasoras generan alteraciones de las interacciones competitivas y con ello cambios en la composición específica, ya sea por pérdida o por reducción de las especies indígenas o por que permiten la entrada de otras especies, que no se encontraban en el lugar (Woods 1997). Zalba y Villamil (2002), estudiando la invasión por especies leñosas de los pastizales pampeanos argentino observaron que la invasión por estas especies proporciona un ambiente que puede ser mejor tolerado por otras especies invasoras, por ejemplo especies como *Hedera helix*, tolerante a la sombra pueden vivir dentro de los lotes. Esta observación refuerza los conceptos desarrollados por Simberloff y Van Holle (1999) sobre el efecto facilitador que tienen algunas especies exóticas para el establecimiento de otras.

Los efectos de las especies invasoras sobre la comunidad varían desde un simple reemplazo competitivo de una o más especies, a la pérdida o reducción de grupos funcionales completos o estratos con los consecuentes cambios en su diversidad hasta la

---

<sup>5</sup> **Diáspora:** consiste en el embrión o en los embriones y el complejo orgánico acompañante que la planta separa de sí para la propagación, (Font Quer, 1975).

conversión completa de su estructura y organización (Vitousek 1990).

Hay casos donde el efecto de las plantas exóticas invasoras no es tan perjudicial, así por ejemplo, dos leguminosas *Cytissus scoparius* y *Ulex europaeus*, suelen constituir densos stands en tierras agrícolas abandonadas de Nueva Zelanda, pero ambas actúan como "plantas nodrizas" ya que permiten la germinación de árboles nativos dentro de sus stands protegidos, quienes a su vez las terminan reemplazando (Atkinson y Cameron 1993). En la mayoría de los casos no es posible predecir, antes de que ocurra el hecho mismo de la invasión, si una determinada especie invasora tendrá mayores o menores efectos sobre una determinada comunidad (esto está también ligado al hecho de no saber si esa especie será o no una invasora exitosa en una comunidad determinada).

#### **1.2.1.1. Interacciones plantas exóticas-plantas nativas.**

La introducción de nuevas interacciones competitivas y la alteración de la estructura de los nichos a través del proceso de invasión constituyen la influencia más directa, sin embargo, esto puede ser particularmente difícil de verificar. El agregado de especies a una comunidad no necesariamente conduce a cambios significativos en la estructura o en la composición de la comunidad. (Woods 1997).

Las especies exóticas pueden tener un efecto positivo sobre algunas especies indígenas, por ejemplo, cuando las especies exóticas con distinta fenología facilitan el mantenimiento de altos niveles de actividad de agentes polinizadores (Parrish y Bazzaz

1978). Sin embargo, cuando las especies invasoras se establecen y logran constituir poblaciones densas, pueden tener un efecto negativo sobre algunas especies nativas y de este modo consecuencias en la composición de la comunidad a través de las interacciones competitivas. En ese caso, el establecimiento de una especie exótica puede generar la reducción o desplazamiento de una o pocas especies que compiten directamente, es decir, en esta situación las especies invasoras tienen en la comunidad un papel similar a las especies indígenas desplazadas (Woods, 1997).

En otras circunstancias, las especies invasoras pueden tener un claro efecto competitivo sobre especies de diferentes grupos funcionales. Así, por ejemplo, un árbol o un arbusto invasor puede causar cambios en la población en la mayoría o todas las especies de más baja estatura o en las plántulas de otros árboles o arbustos; en estos casos los efectos competitivos pueden provocar no solo un simple reemplazo florístico sino también, la alteración de la estructura de la comunidad y la disminución de la diversidad total. Estas nuevas interacciones competitivas terminan alterando la dinámica sucesional (Woods 1997). Los márgenes de ríos de régimen torrencial del centro de Argentina, son ambientes altamente perturbados por efecto de las crecidas. Asociado a esas perturbaciones (cambios en la líneas de ribera, colmatación, profundización del cauce, etc.) la vegetación riparia refleja cambios en su composición y estructura, especialmente en los sitios invadidos por especies exóticas, tal es el caso de *Gleditsia triacanthos* "acacia negra", es un árbol originario de América del Norte, ésta especie desplaza competitivamente, por competencia por luz, a las especies nativas arbustivas y subarbustivas.

### **1.2.1.2. Efectos sobre la estructura y composición de la comunidad**

#### **➤ Efectos competitivos**

La competencia por la luz ha sido sugerida frecuentemente como uno de los efectos más importantes de las especies invasoras, ya que es particularmente fácil de evaluar. Sin embargo, pocos estudios brindan una prueba experimental bien controlada respecto a la competencia por la luz como el factor causal de cambios en la vegetación natural. Aunque la competencia por otros recursos limitantes debe tener la misma importancia potencial en referencia a la alteración de la comunidad, son pocos los trabajos donde dicha competencia ha sido probada (Woods, 1997).

El reemplazo de una especie indígena individual por una invasora ecológicamente análoga no debería ser considerado como un efecto de invasión a "nivel de comunidad". Más significativo, desde el punto de vista de la comunidad es el reemplazo de varios miembros de un grupo ecológico por un único invasor de forma de vida similar, reduciendo la diversidad de la comunidad, como es el caso del *Pinus radiata* cuando invade los bosques mixtos de *Eucalyptus* en Australia (Burdon y Chilvers 1977; Chilvers y Burdon 1983).

### ➤ **Alteración del régimen de disturbio**

El régimen de disturbio es una función de la interacción entre la flora y el ambiente físico. Algunos cambios en la biota pueden tener un 'feedback' dramático sobre la estructura y la composición de la comunidad a través de la alteración de la dinámica del disturbio. Cualquier cambio en la naturaleza o frecuencia del disturbio puede inducir a cambios en la dominancia, el nivel sucesional, los patrones en el paisaje y otras propiedades de la comunidad (Woods 1997).

Desde hace tiempo se conoce que los disturbios promueven la invasión por plantas exóticas, e inclusive ha sido aceptada en forma dogmática su presencia como requisito previo a la invasión (D'Antonio y Vitousek 1992; D'Antonio *et al.* 1999; Hobbs 2000). En los ecosistemas templados y en altitudes intermedias, la mayoría de las especies exóticas invasoras ocurren en paisajes disturbados por el hombre (Hobbs 2000).

Los mecanismos que permiten explicar la relación entre el disturbio y la invasión están poco entendidos debido a la complejidad de los factores que se afectan por un evento de disturbio (Levine 2000).

Es importante entender, si la remoción de los disturbios antropogénicos puede permitir la reversión hacia los estadios iniciales ya que los cambios en los pools de especies pueden alterar los patrones sucesionales en forma definitiva (Hobbs y Huenneke 1992).

Sin embargo, algunos ecólogos y conservacionistas reconocen que muchas formas de disturbios son un importante componente del sistema natural. Muchas comunidades y especies dependen del disturbio, especialmente para su regeneración (Pickett y Whitte 1985).

### **1.2.1.3. Posibles generalizaciones**

Cuando las plantas invasoras difieren en forma sustancial de las especies nativas respecto a la adquisición de recursos o en su utilización, pueden alterar las propiedades del ecosistema, en la cadena trófica o en la frecuencia e intensidad de los disturbios naturales (Vitousek 1990).

Se puede argumentar, siguiendo la línea de Vitousek, que las alteraciones de la comunidad serán más importantes cuando la especie invasora se corresponde con una forma de vida previamente ausente o muy rara en la comunidad. En la mayoría de los casos, los cambios a nivel de comunidad parecen asociarse o ser una consecuencia de una mayor competencia por la luz.

Hay casos donde las plantas invasoras pertenecen a la misma forma de vida presente en la comunidad desde el inicio, pero logran una cobertura jamás alcanzada por las especies nativas. El crecimiento agresivo de las plantas invasoras, presumiblemente debido a la liberación o pérdida de los controles poblacionales presentes en su hábitat original, puede tener efectos detrimentales en sus análogos ecológicos en el nuevo hábitat. En estos casos, los cambios en la estructura de la comunidad ocurren por la extrema abundancia de una forma de vida particular, que ya existía en la comunidad, pero que es potenciada por la planta invasora que tiene la misma forma de vida.

De la misma manera, las especies invasoras con nuevos patrones fenológicos son capaces de alterar tanto la estructura como la dinámica de la comunidad (Huenneke y Mooney, 1989). Las

diferencias fenológicas en la productividad pueden, como ya se dijo, influenciar los patrones del fuego (muy común en pastizales) y otros disturbios. Algunas características fenológicas particulares de las invasoras modifican respuestas sucesionales (Young y Evans, 1989).

Lodge (1993) ha sugerido que las comunidades con mayor diversidad específica sufren menos invasiones exitosas.

Es posible que las características ambientales estén correlacionadas con la frecuencia de la invasión, Mac Donald y Frame (1988) citan que las áreas más secas de los trópicos han experimentado menos invasiones.

Otra generalización es que las comunidades aisladas por largo tiempo de potenciales invasores son más sensibles a la invasión. También, las comunidades en las etapas más tempranas de la sucesión son más fácilmente alteradas por los invasores.

### **1.3. DISTURBIOS Y DISPONIBILIDAD DE DIASPORAS EN LA INVASIBILIDAD DE LAS COMUNIDADES NATURALES**

Uno de los supuestos más importantes es que las interacciones interespecíficas limitan la diversidad y abundancia de las potenciales especies invasoras y su persistencia dentro de la comunidad. Los disturbios pueden afectar la disponibilidad temporal de los recursos (Tilman, 1982; Pickett y White, 1985) o generar cambios en ellos (Fox y Fox, 1986) proveyendo sitios más seguros para las especies exóticas (Harper, 1977; Grubb, 1977, Silvertown 1981; Fox, 1985). No hay dudas que las comunidades sujetas a disturbios antropogénicos son las más vulnerables a la invasión, pero al mismo tiempo es difícil establecer causalidad en los cambios

observados en comunidades fuertemente influenciadas por el hombre; la invasión puede haber sido la causa o bien puede haber sido mediada por algún cambio en la comunidad (Huenneke *et al.* 1990; Ramakrishnam y Vitousek 1989).

La significancia de la disponibilidad local de diásporas como un determinante de la composición específica de la comunidad, ha sido puesta a prueba en diferentes experimentos de siembra, donde diásporas de especies ausentes en la comunidad han sido agregadas a la misma. Houle y Phillips (1989), Primack y Miao (1992), Eriksson (1997, 1998), Eriksson y Ehrlen (1992), y Stampfli y Zeiter (1999) demostraron que la adición extra de diásporas puede iniciar una nueva población local o incrementar la densidad de las poblaciones existentes. Tilman (1997), y Zobel *et al.* (2000) mostraron, a escala de la comunidad, que la carencia de semillas puede ser limitante de la riqueza específica.

Se ha discutido, si la probabilidad que tiene la especie invasora de establecerse exitosamente está correlacionada con la riqueza específica local. Uno podría esperar, por ejemplo, que las comunidades pobres en especies tengan mayor disponibilidad de recursos, permitiéndoles así el establecimiento a nuevas especies (Crawley 1987), hay estudios que apoyan esta hipótesis (Rejmanek, 1989, Woods, 1993, Pysek y Pysek 1995, Tilman 1997-1999, Knops *et al.* 1999); sin embargo, otros estudios han generado resultados muy contrastantes (Knops *et al.*, 1995; Robinson *et al.*, 1995; Wisser *et al.*, 1998; Smith y Knapp, 1999).

Huston (1994, 1999) ha planteado la idea que la dependencia de la riqueza de especies respecto a la disponibilidad de diásporas es más evidente en situaciones de productividad moderadamente baja,

mientras que con el incremento de la productividad (y con ello de la biomasa), las comunidades *per se* se tornan menos invasibles y son necesarios disturbios externos para favorecer la invasión.

Se han hecho experimentos exitosos de siembra, principalmente en pastizales de baja productividad (e.g. Houle y Phillips 1989, Tilman 1997, Zobel *et al.* 2000). En los experimentos de Foster y Gross (1998) y Stanpfli y Zeiter (1999), la parcela de menor biomasa fue la que tuvo el mayor éxito de siembra. De manera similar van der Putten *et al.* (2000) encontraron una correlación negativa entre la biomasa viva en pie y el número de especies colonizadoras naturales en comunidades experimentales de campos abandonados.

### **Disturbios más frecuentes en los pastizales serranos:**

- **Fuego**

El papel del fuego en el mantenimiento de los espacios vacíos de la vegetación ha sido reconocido para muchos pastizales, particularmente en regiones méxicas. La supresión del fuego, en ecosistemas dominados por especies adaptadas al él, puede causar una drástica disrupción en la comunidad y en los procesos del ecosistema lo cual puede tener implicancias para la conservación de las especies nativas tolerantes al fuego. El fuego puede estimular o mantener la productividad primaria en valores altos e influenciar la diversidad y la estructura de la comunidad; actúa removiendo la canopia de las plantas, y generalmente aumenta la fertilidad del suelo, a corto plazo, por lo tanto la luz y la disponibilidad de

nutrientes pueden verse incrementados temporalmente (Hobbs y Huenneke 1992).

La historia de vida determina la vulnerabilidad y la respuesta de las plantas al fuego. En pastizales anuales en California, el fuego provoca solamente efectos temporarios sobre la composición botánica, con aumentos de las hierbas y disminución de la dominancia de los pastos por un corto tiempo (Heady 1972).

Debido a que las especies varían en su respuesta al fuego, su presencia puede favorecer a un conjunto de especies más que a otras; esta relación puede explicar el balance entre especies nativas y no nativas en algunos sistemas impactados por el fuego. Cuando las especies nativas son sensibles al fuego, puede verse aumentada la invasión de especies no nativas, tolerantes al fuego. Cuando estas especies tolerantes al fuego contribuyen a aumentar la cantidad de material combustible y el régimen de disturbio puede cambiar hacia fuegos más intensos y frecuentes, aumentando la dominancia de las especies no nativas sobre las especies nativas (Hobbs y Huenneke 1992). La invasión del bosque de calden del suroeste de Córdoba por *Heterotheca subaxillaris* "alcanfor", además de generar cambios importantes en la diversidad, desplazando especies del estrato herbáceo, genera una importante cantidad de biomasa combustible que potencia los riesgos de incendios del bosque, (Cantero, Com. Pers.)

- **Pastoreo**

El pastoreo por el ganado es una característica importante de muchos pastizales; es sabido que algunas plantas son tolerantes al

pastoreo, mientras que otras no y que el pastoreo afecta la estructura, la productividad y la composición del pastizal.

Milchunas *et al.* (1988) han estudiado los efectos del pastoreo por grandes herbívoros sobre diferentes tipos de pastizales y lo relacionaron con la hipótesis de disturbio intermedio. Ellos sugieren que el pastoreo constituye un disturbio solamente cuando la historia evolutiva de pastoreo es corta.

Zeevalking y Fresco, 1977; Milchunas *et al.* 1988; Puerto *et al.* 1990, han observado una máxima diversidad de especies bajo niveles intermedios de pastoreo.

La imposición del pastoreo por diferentes herbívoros sobre un sistema previamente no sujeto al tipo o nivel de pastoreo, puede constituir un disturbio (Hobbs y Huenneke 1992).

Es frecuente la pérdida de mecanismos de tolerancia al pastoreo en las comunidades que no poseen historia de pastoreo reciente. El pastoreo es un importante factor en el mantenimiento de la diversidad en pastizales calcáreos, el cese del pastoreo conduce a la dominancia de unos pocos pastos y la incursión de arbustos y otras especies leñosas (Wells 1969). Pueden perderse componentes completos de la flora, por ejemplo, During y Willems (1986) adjudicaron la pérdida de la mayoría de los líquenes y el empobrecimiento de briófitas en la flora en pastizales calcáreos de Holanda debido a la ausencia de pastoreo.

Regiones con historia de pastoreo no reciente están frecuentemente dominadas por plantas que han perdido sus mecanismos de tolerancia al pastoreo. Ejemplos extremos se presentan en las islas oceánicas y las Islas Galápagos con herbívoros no nativos, donde la introducción del ganado ha provocado efectos

catastróficos sobre la vegetación nativa (Coblentz 1978; Hamann 1975, 1979).

La principal pregunta en el manejo y en ecología es la determinación de la tasa de utilización apropiada: ¿qué nivel de pastoreo puede maximizar la productividad y mantener las características del pastizal? Desafortunadamente no es conocido que nivel maximiza la diversidad de especies o la productividad o si algún nivel maximiza ambos.

El pastoreo muchas veces está implicado en la invasión de comunidades naturales. Los animales pueden importar propágulos de plantas exóticas y pueden además crear micrositios para la invasión. En particular, donde el pastoreo altera la estructura de la vegetación y genera disturbios de suelo, las especies invasoras pueden establecerse.

#### • ***Disturbio de suelo***

En los pastizales, como en la mayoría de las comunidades, el disturbio de suelo crea espacios abiertos para el establecimiento de propágulos de distintas especies, generalmente ruderales. No está claro si el incremento en nutrientes y otros recursos son los responsables del aumento del establecimiento o si la reducción del canopy y raíces de plantas vecinas es más importante.

Cuando este disturbio es un componente del ecosistema, es probable que una fracción de la flora esté especializada o adaptada a él. En la región Mediterránea, donde la agricultura y otras actividades crean disturbio de suelo, hay un número grande de malezas exitosas. Estas son colonizadoras e invasoras que se difunden en sitios disturbados, donde la actividad agrícola tiene una historia más

corta y donde pocas especies nativas están adaptadas a dicho hábitat (Hobbs y Hopkins 1990).

La labranza disminuye la riqueza de las especies, especialmente las dicotiledóneas (Fuller 1987). No obstante, hay especies que pueden requerir labranzas para persistir (Preston y Whitehouse 1986).

Mientras los disturbios de suelo, especialmente por animales, frecuentemente tienen un importante efecto sobre la dinámica de las especies nativas, hay numerosos ejemplos donde estos también facilitan la invasión por especies exóticas Hobbs y Mooney (1985, 1991).

El disturbio de suelo actúa aumentando su rugosidad, facilitando de este modo la fijación de las semillas, en otras palabras, este disturbio aumenta la disponibilidad de sitios seguros (Hobbs y Atkins 1988).

#### **1.4. ANTECEDENTES EN EL PAÍS Y PLANTEO DEL PROBLEMA**

Una característica común de muchos ecosistemas terrestres es la presencia de especies exóticas provenientes de regiones biogeográficas muy distantes, esto constituye uno de los aspectos más visibles del cambio global producido por la actividad humana en un tiempo histórico reciente (Vitousek et al. 1997; Money y Hoobs 2000). Los pastizales templados han sido susceptibles a la invasión por especies exóticas como resultado de disturbios asociados a los cultivos y al ganado doméstico (Mack 1989; Hobbs y Huenneke 1992; Sala et al. 1986). La intervención antrópica en la región de los pastizales en los últimos 400 años (introducción de grandes

herbívoros, modificación de los regímenes de incendios, fragmentación del paisaje, introducción y naturalización de especies vegetales y de animales exóticos) ha provocado en estos ecosistemas, cambios progresivos en los regímenes de disturbio y en la composición de la biota. Como consecuencia, las especies nativas se encuentran expuestas a un ambiente con características diferentes de aquellas bajo las cuales habrían evolucionado.

El español Felix de Azara que viajó por Argentina y Paraguay entre 1781 y 1801 observó y describió detalladamente los efectos del ganado doméstico, (caballos y vacas) en la diseminación de las especies exóticas europeas en diferentes ambiente naturales de nuestro país (Azara, 1969).

En 1927, Hauman citó 430 especies exóticas para Argentina; actualmente su número se ha incrementado notablemente. Söyrinki, (1991), describió las especies exóticas de la provincia de Buenos Aires, las 404 especies halladas (sobre un total de 1730 plantas) representan el 23.4 % de la flora de la provincia; considerando sus orígenes, Europa ha contribuido con el 83.5% de las invasoras, África con el 5.7%, Asia con el 5.2%, América del Norte con el 5% y Australia y Nueva Zelanda con el 0.7%. *Lotus corniculatus*, *Melilotus albus*, *Lolium multiflorum* y *Cirsium vulgare* son citados, entre otras, como especies invasoras. El principal hábitat para estas especies lo constituyen aquellos hechos o influenciados por el hombre como los campos de cultivo, jardines, parques, caminos, etc.

Rusch y Oesterheld (1997), en pastizales del centro-este de Argentina, encontraron que el pastoreo aumentó la riqueza de las especies por la adición de hierbas exóticas, pero sin reducción de la

riqueza y la cobertura de la flora nativa. Chaneton et. al. (2002) sostienen que el pastoreo promueve las invasiones de especies exóticas, en pastizales templados y húmedos y que generalmente potencia la riqueza de la comunidad, reduciendo al mismo tiempo la heterogeneidad funcional y de la composición de la vegetación para la escala de paisaje. De esta manera, los efectos del pastoreo sobre la heterogeneidad de la vegetación fue escala-dependiente. Raffaele, (2004) trabajando en la comunidad del mallín de los Andes patagónicos, encontró que esta comunidad es relativamente resistente a la invasión, la presencia de especies exóticas inhibe la recolonización de algunas especies nativas, favoreciendo el crecimiento de otras, la magnitud y la dirección del cambio, por la adición de especies exóticas fue difícil de predecir, el resultado del experimento fue que la comunidad es más sensible a la invasión cuando está sujeta a alguna forma de disturbio.

La flora vascular de pastizales desarrollados en suelos sobre rocas metamórficas de las montañas del centro de Argentina, posee 388 especies. De ellas, 46 son especies endémicas del centro de Argentina y 4 son taxa endémicos que habitan los pastizales montañosos, mientras que 25 especies son invasoras provenientes de Europa, 12 de las cuales son muy comunes en pastizales de montañas. La distribución de las especies invasoras puede ser parchada, hay sitios donde su abundancia es marcadamente mayor, mientras que otras áreas no están aún colonizadas por estas especies exóticas. Como las condiciones naturales son similares a lo largo de toda el área, tal distribución parchada de las especies exóticas es dependiente ya sea de la limitación en su dispersión o del uso de la tierra, (Cantero et al. 1999).

La presión de pastoreo varía a lo largo de toda el área y puede ser relativamente alta en algunos sitios. La quema de los pastizales es llevada a cabo en forma itinerante, con escaso control y en algunos años pueden afectar extensas áreas. Sólo en algunos pocos casos los pastizales de las planicies altas han sido arados (Diaz *et al.* 1990).

La descripción del patrón de la riqueza de especies en los pastizales montañosos no disturbados, mostró que la riqueza de especies y la composición de las comunidades del pastizal alto no dependen de la de los lotes vecinos (Cantero *et al.* 1999). Esta observación fue explicada por la mayor intensidad de interacciones bióticas locales, como competencia por la luz, en las comunidades con un canopeo alto (biomasa viva en pie de aproximadamente 600 gr/ m<sup>2</sup>), quien puede inhibir el establecimiento de las diásporas que puedan llegar al sitio. Al mismo tiempo, tanto el pastoreo como la quema pueden abrir el canopeo y de este modo transformar la comunidad haciéndola más susceptible a la invasión.

Los pastizales naturales de los ambientes serranos del centro de Argentina son el recurso natural fundamental sobre el que se basa la productividad de esta región, por lo que hay un interés creciente en definir una estrategia de utilización que no comprometa la pérdida de sus genotipos más valiosos.

Hasta el presente, no se han realizado trabajos referidos a la invasibilidad de estas comunidades vegetales.

En nuestro país es muy común observar grandes extensiones con muchas especies exóticas, en los pastizales de las montañas del centro y del sur, especialmente en lugares donde el uso de la tierra es o ha sido más intensivo. "¿cuánto de este proceso -invasibilidad-

es dependiente de la disponibilidad de diásporas y cuánto de las condiciones ecológicas locales?”

Hay abundante bibliografía respecto a que el número de especies invasoras es mayor en hábitat más disturbados (Kitayama y Mueller-Dumbois, 1995; Burke y Grime, 1996; Crawley *et al.* 1996; Rejmanek y Richarson; 1996). Consecuentemente el patrón real de las invasiones exitosas por especies exóticas es mucho más dependiente del uso local de la tierra, la cual es básicamente responsable de los disturbios.

### **1.5. HIPÓTESIS:**

- El establecimiento de especies invasoras en los pastizales de montaña esta limitado por la disponibilidad de propágulos y por la disponibilidad de micrositios.
- Los diferentes tipos de disturbios tienen un efecto diferencial sobre el establecimiento de las plantas invasoras.
- El disturbio reduce el número y la abundancia-cobertura de especies nativas.

### **OBJETIVO GENERAL**

Analizar la invisibilidad del pastizal natural de "paja" (*Deyeuxia hyeronimi*) en las sierras de Comechingones, Córdoba, Argentina.

### **OBJETIVO ESPECÍFICO**

Evaluar la importancia relativa de la disponibilidad de micrositios en el establecimiento de plantas invasoras exóticas en pastizales de montaña del centro de Argentina.

Evaluar la importancia relativa de la disponibilidad de propágulos en el establecimiento de plantas invasoras exóticas en pastizales de montaña del centro de Argentina.

## Capítulo 2: MATERIALES Y METODOS

## **2.1. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO**

El área de estudio está ubicada en Sierra de Comechingones, porción austral de las Sierras de Córdoba entre los 29° 30' sur y los 33° 30' sur en un rango altitudinal entre 1000 y casi 2000 m de altitud. Se componen de un basamento cristalino precámbrico intruído por batolitos graníticos paleozoicos, mientras las rocas sedimentarias se encuentran más localizadas y ocupan menor extensión (Gordillo y Lencinas 1979).

La vegetación se distribuye a lo largo de los gradientes altitudinales formando pisos o zonas de vida, con bosques y matorrales en niveles inferiores y pastizales dominados por gramíneas cespitosas, a mayor altitud.

Desde el punto de vista fitogeográfico, la región pertenece al Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera 1976; Luti *et al.* 1979), aunque la identidad chaqueña de las comunidades del extremo superior del gradiente altitudinal ha sido puesta en duda por Cabido *et al.* (1998).

Los pastizales serranos están integrados por un mosaico intrincado de comunidades asociadas a un gradiente complejo de altitud, posición topográfica, procesos geomorfológicos, edáficos, hidrológicos y de disturbios. Esa heterogeneidad florística está asociada a potenciales productivos diferentes y también a respuestas distintas a los disturbios generados en su manejo a través del pastoreo, fuego y reemplazos por genotipos exóticos (Cantero *et al.*, 1993-1995), (Foto 1).



**Foto 1.** Vista general del área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la cuenca del arroyo La Tapa (Departamento Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina), entre los  $32^{\circ} 42'$  y  $32^{\circ} 51'$  sur y los  $64^{\circ} 48' - 64^{\circ} 56'$  oeste. Esta cuenca ocupa unas 15000 ha a lo largo de un gradiente altitudinal entre 900 y 1800 m (Figura 4). A pesar de las diferencias locales en topografía y suelos, el área de estudio es relativamente homogénea desde el punto de vista geológico.

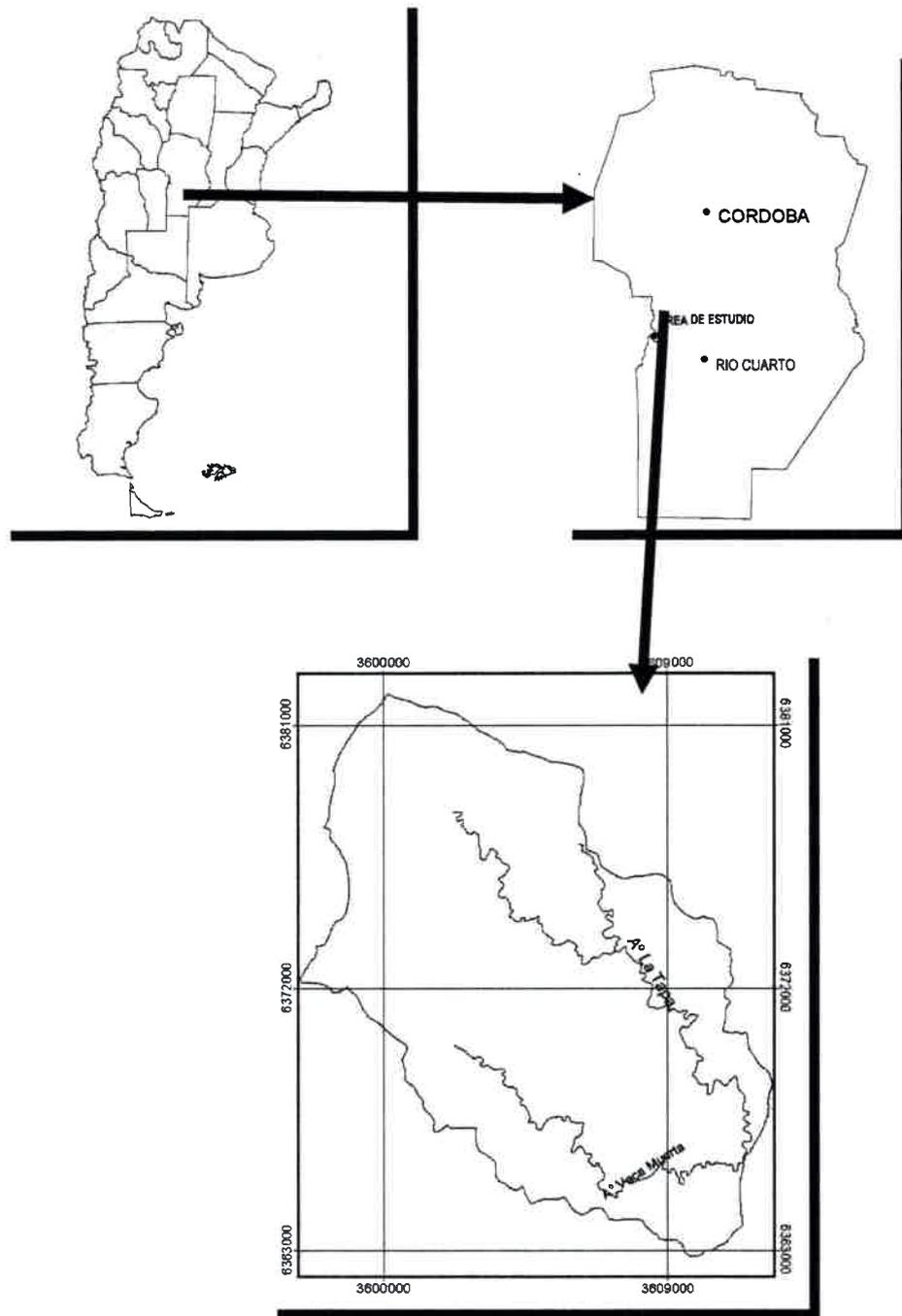


Figura 4. Ubicación geográfica de la Cuenca "Arroyo la Tapa"

### 2.1.1. Caracterización climática

Los datos climatológicos provienen de una estación hidrometeorológica completa o de primer orden, que registra toda clase de observaciones climatológicas ordinarias, intensidad, frecuencia, duración y cantidad de lluvia diaria, mensual o anual; temperaturas del aire y del suelo cada 24 horas (Estación Comechingones). Esta estación estaba ubicada a 1420 m.s.n.m. ( $32^{\circ} 41' 51''$  S y  $64^{\circ} 54' 49''$  W ).

- *Precipitaciones*

El clima es de tipo monzónico, con un período lluvioso de seis meses, (primavera-verano) alternando con un período seco de otoño-invierno. La precipitación media anual varía desde 861 mm en la parte baja de la cuenca hasta 1089 mm en la parte superior, (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Registro de las precipitaciones en la estación Comechingones (en mm). Ref: Pp.m.a. precipitaciones media anual en mm; Pp.Prim-Ver; precipitaciones en primavera-verano en mm y %; Pp.m.m. precipitaciones media mensual en mm; Pp.Inv-Otoño: precipitaciones en invierno-otoño en mm y %.

SERIE	Pp.m.a. (mm)	Pp.Prim-Ver (mm) (%)	Pp.m.m. (mm)	Pp.Inv-otoño (mm) (%)	Pp.m.m. (mm)
1985- 1991	1184	939 (79)	156.5	245 (21)	40.8
1994- 1999	948	718 (76)	120	229 (24)	38

- *Temperaturas*

La temperatura media anual es de 12.7°C, los meses más cálidos son diciembre a enero, con una máxima absoluta de 31°C y los meses más fríos son junio y julio con una mínima absoluta de -10 °C.

Las heladas se inician en marzo-abril y concluyen en septiembre-octubre, habiendo 210 días libres de heladas. El cuadro 2 muestra las características del régimen térmico del área de estudio.

**Cuadro 2. Registro de temperaturas (en °C) en la estación Comechingones.**

Serie	Mes más cálido	Temp. media	Temp. max. mensual. media	Temp.max. absoluta mensual.	Temp. mínima. mensual media	Temp. mínima. mensual absoluta
1996	Enero	16,8,	23,48	30,13	11,72	7,86
1997	Diciembre	16,91	22,36	29,58	4,92	4,92
1998	Diciembre	15,09	20,32	25,29	8,6	4,47
1999	Febrero	17,34	24,23	28,79	12,35	3,49

Serie	Mes más frío	Temp. media	Temp.max. mensual media	Temp. max. absoluta mensual	Temp. min. mensual media	Temp. min. mensual. absoluta
1996	Junio	4,6	10,06	22,74	0,35	-12
1997	Junio	5,97	11,81	19,03	1,92	-6,67
1998	Agosto	5,24	10,92	19,16	0,02	-4.16
1999	Junio	3,58	7,15	9,6	-0,15	-0,81

### **2.1.2. Geomorfología y Suelos**

El área de estudio se encuentra dentro de la Unidad Geomorfológica Sierras de Comechingones (Cantú y Degiovanni 1984), dentro de una subunidad compuesta principalmente por rocas metamórficas (gneiss, González, 1999).

El relieve escarpado, está definido por un complejo sistema de fallas, presenta pendientes cortas de gradiente superior al 15 %, lo que determina grados altos de pedregosidad y rocosidad en superficie.

Los suelos tienen diferente profundidad según su ubicación en el relieve local. En laderas de más de 15 % de pendiente son someros, y no superan los 20 cm de profundidad, mientras que en los sectores altos, en pendientes menores pueden llegar a 50 cm de profundidad. Son suelos bien drenados de textura franca a franco arenosa, poco diferenciados, con presencia de gravillas y abundante contenido de materia orgánica. Los más profundos se clasifican taxonómicamente dentro del subgrupo Hapludoles y Argiudoles líticos (INTA, 1998).

### **2.1.3. Flora y vegetación**

En estos pastizales predominan tres tipos fisonómicos (Cantero *et al.* 2001): pastizales altos, pastizales bajos y céspedes hidromórficos. En los pastizales bajos la riqueza de especies se relaciona con la proximidad a parches de otras comunidades mientras que en los pastizales altos la exclusión competitiva parece

explicar el menor número de especies. En los céspedes hidromórficos la riqueza estaría controlada por factores edáficos y por la probable invasión de exóticas.

De acuerdo a Menghi *et al.* (1989), la variabilidad local de los pastizales se relaciona con factores edáficos y perturbaciones (pastoreo y fuego), que originan cambios en la diversidad y en los patrones espaciales de las especies. La variabilidad florística registrada en pastizales sobre rocas metamórficas también ha sido relacionada por Cantero *et al.* (2001) con gradientes de altitud y de humedad del suelo: la altitud se asocia con un reemplazo paulatino de especies de las mismas formas de vida o morfológicamente equivalentes, mientras a escala local la variabilidad de los pastizales se relaciona a cambios en la posición topográfica y en la profundidad del suelo.

Cambios similares a escalas regional y local han sido descritos para pastizales sobre granito de las Sierras de Córdoba por Cabido (1985), Cabido y Acosta (1986a-b), Cabido *et al.* (1987, 1989, 1990) y Acosta *et al.* (1991).

Recientemente Cantero *et al.* (2001) han descrito la vegetación del área, con un total de 368 taxones de plantas vasculares, incluyendo 25 exóticas, principalmente euroasiáticas. La familia más numerosa fue la de las *Poáceas* con 121 taxones. Si bien el origen de la flora regional ha sido poco explorado (Romero 1986, Cabido *et al.* 1990, Crisci *et al.* 1991, Morrone y Crisci 1995, Cabido *et al.* 1998), la mayor parte de los taxa que se encuentran en estos pastizales pertenecen a tres grupos corológicos o corotipos: 1) andino-montano-patagónico, con especies distribuidas en los Andes y en montañas del noroeste argentino y, en menor

medida, en la Patagonia, se compone de 139 taxones; 2) de la llanura, con especies de amplia distribución en la llanura chaco-pampeana y en la región austrobrasileña, con un total de 208 taxones y 3) las especies cosmopolitas, que incluyen también a las exóticas, (el primer grupo se compone de 139 taxones, el segundo de 208 y el tercero de 21). Estos resultados difieren de los registrados para pastizales de las Sierras de Córdoba por encima de los 1900 m, en los que el componente dominante es el andino-montano (Cabido *et al.* 1998).

Están representadas distintas formas de vida: las plantas en roseta con órganos subterráneos de reserva constituyen el grupo más numeroso (38.4 % del total de especies), seguido por las gramíneas bajas a medias (14.1 %), las hierbas anuales (13.6 %), gramíneas de tamaño mediano a grande (10.8 %), plantas postradas estoloníferas (10.3 %), arbustos (7.7 %) y grandes gramíneas en mata (4.1 %), (Cantero *et al.* 2001).

### **2.1.3.1. Descripción de las comunidades**

Se han reconocido tres tipos de vegetación (grupos principales o ecogrupos), y 15 comunidades (grupos finales), Cantero *et al.*, (2001).

Los tres ecogrupos reconocidos se asocian a distintas unidades de paisaje e incluyen comunidades con marcadas diferencias fisonómicas entre sí.

El *ecogrupo I* incluye a 5 comunidades de pajonales y pastizales altos, mesófilos, ubicados preferentemente en las

planicies altas y en las laderas suaves o tendidas sobre suelos bien drenados.

El *ecogrupo II*, incluye 5 comunidades, está integrado por pastizales bajos, asociados a sitios de exportación de materiales y de erosión (*sensu* Bernáldez 1981) en laderas escarpadas y también en terrenos localmente planos, pero con suelos poco profundos, originados por erosión en laderas con pendiente generalmente pronunciada.

El *ecogrupo III* se compone también de 5 comunidades, en general dominados por plantas higrófilas, desarrolladas en los valles, fondos de valles y planicies de inundación, sobre suelos generalmente mal a pobremente drenados.

Se selecciono una de las comunidades vegetales más importantes por su representación areal en el paisaje serrano, la de *Deyeuxia hieronymi*. Fisonómicamente se trata de un pastizal alto, donde domina en forma excluyente la "paja" (*Deyeuxia hieronymi*) una gramínea C<sub>3</sub> en mata de hasta 0.7 m de altura. Esta comunidad se presenta en las pendientes medias y altas por encima de los 1700 m de altitud. Es la más pobre en especies dentro del Tipo de vegetación I.

El pastizal de *Deyeuxia hieronymi* es una comunidad ampliamente distribuida en las Sierras de Córdoba (Cabido, 1985; Cabido y Acosta, 1986; Cabido *et al.*, 1989). Es considerado por esos autores como la comunidad final en los hábitats mesofíticos por arriba de los 1800 m de altitud.

#### **2.1.4. Aprovechamiento de los recursos y disturbios**

En los últimos cien años estos pastizales han estado sometidos a pastoreo por animales domésticos con cargas bajas a moderadas (0.2-0.3 EV por ha, aunque también han habido otros tipos de ganado, principalmente ovino).

Se asume que estos pastizales han evolucionado junto a la presencia de herbívoros nativos, principalmente el guanaco (*Lama guanicoe*) y que soportan pastoreo por herbívoros introducidos desde hace al menos 300 años (Díaz *et al.* 1992, 1994).

De acuerdo a registros de distinta naturaleza (crónicas de viajeros, fotografías, descripciones de mediados y fines del siglo XIX, relictos, etc.), la historia de pastoreo por ganado introducido ha tenido un efecto reducido en la composición florística de estos pastizales, que conservan un estado natural a seminatural.

De observaciones hechas a campo (Cantero, com. pers.) se ha hallado que el ganado está, en promedio, el 36 % de su tiempo pastoreando en pastizales altos, 47 % en pastizales bajos y el 17 % en las comunidades de sitios húmedos (mallines o fondos de valle).

En el paisaje serrano, el uso del fuego es muy común y tradicionalmente es utilizado para controlar "pajonales" con el propósito de aprovechar el rebrote. Los incendios son ejecutados en forma itinerante con muy escaso control y afecta grandes áreas cambiando la distribución florística y espacial de las especies (Herrera *et al.* 1978, Menghi *et al.* 1989).

Los efectos combinados del fuego y pastoreo están sobre impuestos a la heterogeneidad ambiental y variabilidad climática influenciando los patrones de vegetación en diferentes escalas espaciales. Los efectos diferenciales de esos disturbios sobre la

estructura de las comunidades vegetales del área son escasos y por consiguiente muy poco considerados en la utilización del pastizal. Los pastizales pastoreados y quemados en diferentes situaciones han perdido su contexto (sensu Allen y Hoekstra, 1992) y su manifestación fragmentaria está condicionada por una compleja interacción antrópica-ambiental.

## **2.2. EXPERIMENTO DE CAMPO**

### **2.2.1. Especies invasoras utilizadas**

En junio de 1997, se recolectaron en forma manual en el área de estudio las diásporas de 6 especies exóticas, las más abundantes de un pool de 25 especies Euroasiáticas. Las especies seleccionadas fueron: *Cirsium vulgare*, *Trifolium repens*, *Verbascum thapsus*, *Oenothera erythrosepala*, *Lolium multiflorum*, *Lotus corniculatus*. Se calculó el peso promedio de una muestra de 100 semillas y se midió la altura promedio de 10 especímenes de cada especie (Cuadro 3).

**Cuadro 3. Especies exóticas sembradas en las parcelas experimentales. Referencias: Dispersión: A= anemócora, E= epizocora, U= inespecífica. Ciclo: B= bienal, P= perenne.**

Especies sembradas	Peso de 100 sem (gr)	Altura (cm)	Dispersión	Ciclo
<i>Cirsium vulgare</i>	1.65	100	A	B
<i>Lolium multiflorum</i>	2.47	25	E	B
<i>Lotus corniculatus</i>	1.60	25	U	P
<i>Oenothera erythrosepala</i>	0.28	80	E	B
<i>Trifolium repens</i>	0.72	30	U	P
<i>Verbascum thapsus</i>	0.15	70	E	B

En septiembre de 1997, 90 parcelas (1m x 1m) se localizaron al azar dentro de un área experimental homogénea de 0.5 ha, donde domina en forma excluyente la comunidad de *Deyeuxia hieronymi* (Foto 2), realizándose una clausura al pastoreo a través de un alambrado perimetral.



**Foto 2. Parcelas experimentales en la comunidad de *Deyeuxia hieronymi*.**

A continuación se mencionan para cada especie utilizada en el ensayo algunas características morfológicas y ecológicas:

*Cirsium vulgare* (Savi) Tenore "Cardo negro"

Origen: es una especie nativa en Europa, oeste de Asia, y norte de África. Ha sido establecido en cada continente excepto Antártica (Randall 1994). Hierba anual o bienal, con tallos erectos de 80-140 cm. de altura, ramosos en la parte superior, pubescentes,

alados, con alas dentadas-espinosas. Hojas lanceoladas terminadas en largas espinas, pubescente en ambas caras. Capítulos grandes, de hasta 5 cm de longitud, con flores de color púrpura y con brácteas tomentosas acabadas en espina, florece de primavera a otoño. Posee un papus formado por numerosos pelos plumosos, lo que hace que sea una especie apta para la dispersión anemócora.

*Lolium multiflorum* Lam. "Ray gras anual"

Origen: nativa del sur de Europa. Planta anual o bianual, cespitosa, sin rizomas. Se cultiva como forrajera otoño-inviernal, está bien adaptado a climas fríos y húmedos, crece mejor en suelos fértiles y bien drenados, aunque tolera un amplio rango de condiciones de suelo; su tasa de desarrollo y crecimiento es rápida, es muy resistente al tráfico, sequía, frío y no lo es a la sombra. Se utiliza en muchos ambientes, donde se requiere una rápida cobertura; también se encuentra difundida naturalmente. Puede ser maleza en cultivos de lino y de cereales.

Es una forrajera muy importante, una especie de metabolismo C4, de alto valor nutritivo. Se propaga por semilla, puede ser diseminada por las heces de los animales.

*Lotus corniculatus* L. "Trebol de cuernitos"

Origen: especie nativa de Europa. Hierba de 15-40 cm de altura, perenne, en mata densa de tallos delgados, partiendo de una corona abundante en raíz axonomorfa. Flores dispuestas en umbelas de color amarillo-doradas. Se cultiva para forraje en praderas polifíticas. Su siembra es beneficiosa en campos bajos y fértiles. Se ha demostrado que está adaptado a intensidades lumínicas medias; bajas intensidades de luz inhiben el crecimiento

apical y radicular, disminuye más el número de hojas que de tallos y el área foliar por planta, no está adaptado a altas temperaturas extremas y temperaturas por debajo de los 12°C disminuye la fijación simbiótica de nitrógeno en los nódulos de la raíz, lo que resulta en un menor crecimiento. Se propaga por semillas.

*Oenothera erythrosepala* Borbás, Magyar

Origen: Europa. Planta bienal o perenne que forma una roseta basal erecta con uno o más tallos principales, de 10-120 cm de altura. Hojas arrosetadas, estrechamente lanceolada a oblongas. Inflorescencia simple o ramificada. Tiene una floración extendida en el tiempo, produciendo flores alrededor de tres meses, con una importante cantidad de semillas. Tolerante a la sequía. Su propagación es por semilla.

*Trifolium repens* L. "Trebol blanco"

Origen: especie nativa de Europa. Planta herbácea perenne, rastrera estolonífera, glabra, de hasta 30 cm. de altura, formando céspedes; raíces poco profundas. Hojas erguidas, largamente pecioladas, trifoliada; estípulas membranáceas. Flores dispuestas en cabezuelas multifloras, de color blanco o blanco-rosadas. Se cultiva en praderas mixtas y está naturalizada en todo el mundo. Es una excelente planta para climas frescos y húmedos. Cuando empieza el tiempo cálido, cesa su actividad vegetativa y casi desaparece, pero reaparece cuando las condiciones vuelven a ser favorables. Su propagación es por semillas.

*Verbascum thapsus* L. "Ambay"

Origen: Europa. Adventicia en Chile, Uruguay y Argentina. Planta bienal de la familia Scrophulariaceae que suele alcanzar hasta 2 m. de altura.

Presenta una pilosidad estrellada en todos sus órganos lo que le confiere una colocación grisácea y aspecto aterciopelado; hojas inferiores arrosetadas grandes y las caulinares sésiles y oblongas, flores de color amarillo, dispuestas en largos racimos terminales. Florece en el segundo año de vida, en primavera-verano. Se dispersa rápidamente a través de la producción de gran cantidad de semillas, las cuales pueden permanecer durmientes durante muchos años en el suelo. Puede tornarse rápidamente invasora en áreas disturbadas, siendo dificultosa de erradicar, se encuentra en praderas naturales, al borde de caminos y en terrenos abandonados, principalmente tratándose de suelos altos, arenosos, pedregosos, permeables y templados; se adapta a una gran variedad de condiciones aunque no tolera la sombra.

Es utilizada en la medicina popular para el tratamiento del asma, la tos y diarrea. El metanol extraído se puede usar como insecticida, para larvas de mosquitos.

Método de reproducción y dispersión: durante el primer verano, después de la germinación, produce la raíz y una roseta de hojas la que aumenta de tamaño hasta que comienzan las bajas temperaturas. En la primavera del segundo año la planta florece, presenta polinización cruzada y si ésta no ocurrió durante el día, en horas de la tarde se autofecunda. Produce semillas durante el verano y luego muere, completando el ciclo de vida.

Está estimado que una sola planta puede producir 100000-180000 semillas, las cuales pueden permanecer viables por más de 100 años. Las semillas son dispersadas mecánicamente cerca de la planta madre durante el otoño y el invierno, las que permanecen cerca de la superficie, tienen más probabilidades de germinar.

Aunque puede presentar muchas dificultades para su erradicación, hay una variedad de métodos de manejo disponibles, dependiendo de la situación en particular, debido a que la emergencia de las plántulas es dependiente de la presencia de suelo desnudo.

### **2.2.2. Diseño Experimental**

A mediados de octubre de 1997, un arreglo factorial de tratamientos fue establecido en las parcelas con diásporas, usando tres tipos de disturbios solos y combinados y además se estableció un control (sin ningún disturbio). Los ocho tratamientos resultantes fueron:

- 1) Control (sin disturbios).
- 2) Quema de la biomasa aérea (Fi)
- 3) Remoción de la biomasa aérea (Br)
- 4) Aflojado del suelo (Sd)
- 5) Quema de la biomasa aérea y remoción de la biomasa aérea (Fi\*Br)
- 6) Quema de la biomasa aérea y aflojado del suelo ((Fi\*Sd)
- 7) Remoción de la biomasa aérea y disturbio del suelo (Br\*Sd)
- 8) Quema de la biomasa aérea, remoción de la biomasa aérea y aflojado del suelo (Fi\*Br\*Sd).

Además se dejaron 10 parcelas sin adicionar diásporas.

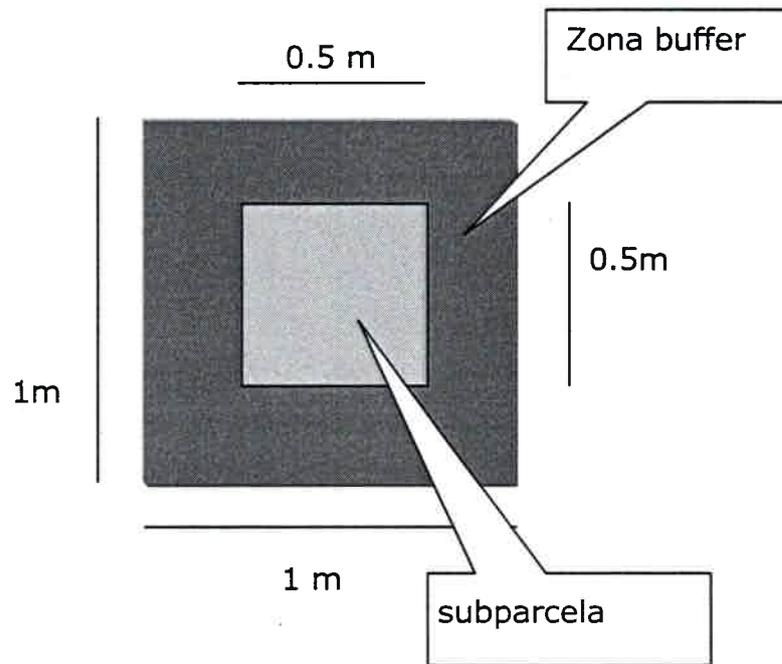
Todos los tratamientos fueron asignados al azar en 10 repeticiones por tratamiento y se efectuaron en la parcela de 1m x 1m (el 17 de octubre de 1997). Previamente a la realización de los tratamientos, se hicieron los censos para registrar la identidad de las especies vasculares dentro del área experimental (Anexo I). La siembra se llevó a cabo el 28 de octubre de 1997, en 80 parcelas de 1 x 1 m se sembraron inóculos de semillas, a razón de 0.15 gr de cada especie, aplicándolas en el área central de 0.5 x 0.5 m, donde se posteriormente se el monitoreo de la vegetación (se siguió la técnica de Burke y Grime, 1996). El resto del área de la parcela se dejó como zona "buffer" donde la vegetación recibió el tratamiento de disturbio como la subparcela central inmediatamente adyacente; de este modo se redujo el posible efecto de borde.

La mezcla de las diásporas fue homogeneizada en forma manual, 0.15 gr. de cada especie, se sembraron a mano en el centro de la unidad muestral, en la zona de la subparcela de 0.5m x 0.5 m (Figura 5). Con el propósito de minimizar la adición accidental de semillas y de dirigir la siembra hacia el centro de la parcela, cuando se realizó la siembra, se utilizó una caja sin fondo de 0.5 x 0.5 x 0.90 m de altura, y la vegetación recipiente fue agitada para asegurar que la semilla fuera colocada en la superficie del suelo, antes que la caja fuera quitada. Al utilizar un peso fijo en la siembra, se utilizó distinto número de diásporas de las cinco especie, dependiendo del tamaño de las mismas, pocas diásporas de las especies más pesadas, y mayor número de las pequeñas, reflejando los patrones de dispersión que ocurren en la naturaleza donde ocurre una relación inversa en la dispersión entre el número de semillas

producidas y el tamaño de las semillas y entre el número de semillas producidas y las tasas de establecimiento (Burke y Grime, 1996).

Las semillas utilizadas tienen las siguientes características:

- Todas las especies están ampliamente distribuidas en la vegetación herbácea nativa del área.
- Todas las especies se encuentran en hábitats con características climáticas y de suelo similares al sitio del experimento.
- Ninguna de las especies mostraron estar presentes en las parcelas experimentales.



**Figura 5. Esquema del diseño de siembra utilizado en la parcela experimental.**

En las 90 parcelas (las 80 sembradas y las 10 no sembradas) se realizaron censos en febrero de 1998, marzo 1999 (1999-1) y septiembre 1999 (1999-2). En ellos se registró la identidad y cobertura de las especies vasculares dentro del área experimental. La ocurrencia de especies (para contabilizar el número) fue definida como la presencia de tallos enraizados en la parcela. El porcentaje de cobertura fue estimado visualmente y se caracterizó de acuerdo a la siguiente escala: 10= 91-100% de cobertura; 9 = 81-90 %; 8 = 71-80 %; 7 = 61-70 %; 6 = 51-60%; 5 = 41-50 %; 4 = 31-40

%; 3 = 21-30%; 2 = 11-20%; 1 = 1-10%. La nomenclatura de las especies siguió a Cantero & Bianco (1986).

### **2.3. ANALISIS DE LOS DATOS**

Para las variables número de especies exóticas, número de especies nativas, cobertura de exóticas y cobertura de nativas para las parcelas sembradas con diásporas, se realizó un análisis de la varianza para medidas repetidas considerando al tiempo como el factor de medida de la repetición y los disturbios como factores con dos niveles cada uno (presencia o ausencia de disturbio) y se analizó la interacción. Para comparar el factor siembra, con dos niveles (con y sin) también se realizó un análisis de la varianza para medidas repetidas siendo el tiempo el factor de repetición. Todos los análisis se realizaron con InfoStat (InfoStat, 2004).

## Capítulo 3: RESULTADOS

### **3.1. SITUACIÓN SIN DISTURBIOS-CON DIÁSPORAS VS SIN DIÁSPORAS**

#### **3.1.1. Número de especies exóticas**

No se registraron diferencias estadísticamente significativas en el número de especies exóticas entre las parcelas no sembradas y las sembradas, a las que no se les aplicó ningún tipo de disturbio. La siembra de las especies exóticas en la comunidad del pastizal alto sin ningún tipo de disturbio, no se manifestó en el nacimiento y establecimiento de estas especies, ( $p=0.0766$ ).

#### **3.1.2. Número de especies nativas**

No se registraron diferencias estadísticamente significativas ( $p=0.0597$ ) a lo largo del ciclo de muestreo en el número de especies nativas, en las parcelas no disturbadas, para ambos tratamientos (con y sin siembra). Es decir que se partió con un número de especies nativas y esa cantidad inicial se mantuvo relativamente constante en el tiempo, cuando no se aplicó ningún tipo de disturbio.

## 3.2. EFECTOS DE LOS DISTURBIOS SOBRE LAS ESPECIES EXÓTICAS

### 3.2.1 Efecto sobre el número de especies

Se registró interacción estadísticamente significativa entre el fuego y el disturbio de suelo ( $p=0.0133$ ) y entre el fuego y la remoción de la biomasa ( $p<0.0001$ ), o sea que el efecto del fuego se vio afectado cuando estuvo combinado con alguno de los otros disturbios.

**Cuadro 4. Resultados de ANOVA. Disturbio de suelo (Sd), remoción de la biomasa aérea (Br), quema (Fi) como factores fijos y tiempo (Ti) como el factor que caracterizó la repetición. Variable dependiente: número de especies exóticas en la parcela.**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Valor F	Valor P
Aflojado del Suelo (Sd)	1	81.58	<.0001
Remoción de la biomasa (Br)	1	78.86	<.0001
Fuego (Fi)	1	79.23	<.0001
Variación temporal del efecto (Ti)	2	73.32	<.0001
Interacción Br*Sd	1	0.01	0.9428
Interacción Fi*Sd	1	6.29	0.0133
Interacción Fi*Br	1	65.10	<.0001
Interacción Sd*Ti	2	1.10	0.3366
Interacción Br*Ti	2	0.13	0.8766
Interacción Fi*Ti	2	1.01	0.3665
Interacción Fi*Br*Sd	1	2.68	0.1040
Interacción Br*Sd*Ti	2	1.90	0.1536
Interacción Fi*Sd*Ti	2	1.88	0.1566
Interacción Fi*Br*Ti	2	0.47	0.6254
Interacción Fi*Br*Sd*Ti	1	3.21	0.0753

Hubo diferencias significativas entre los niveles de tiempo, se encontraron un mayor número de especies exóticas para el primer año y luego disminuyó, para los distintos tipos de disturbios. Este

comportamiento fue el mismo para todos los factores, lo que indicaría que no hay interacción significativa de tiempo con los distintos factores. (Figura 6)

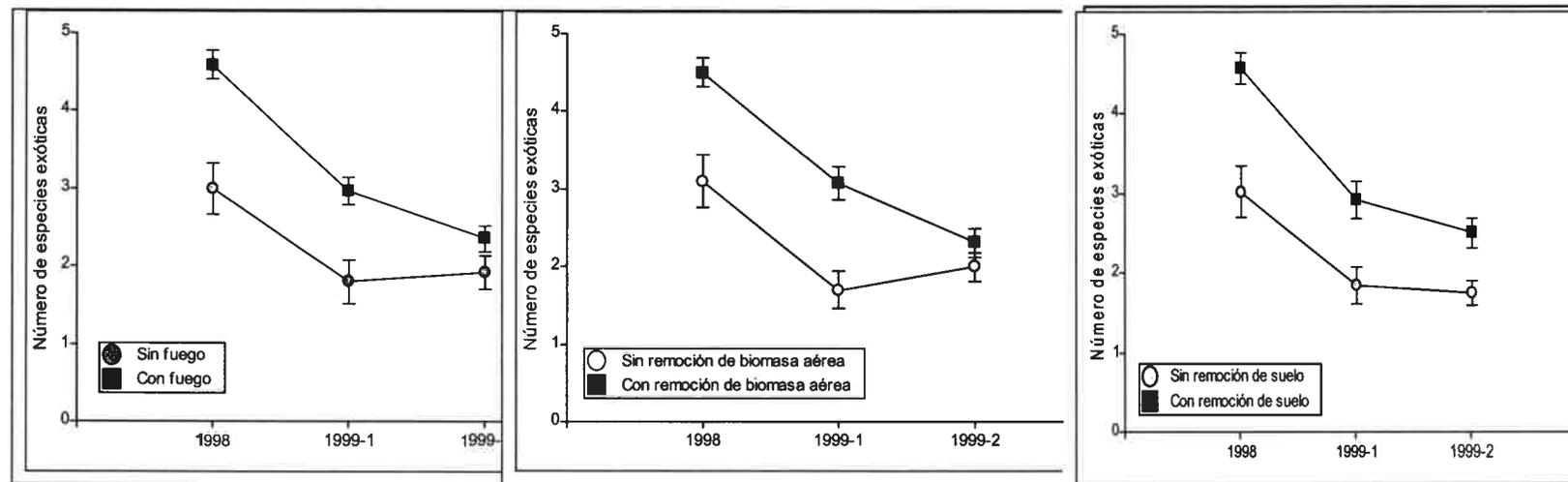
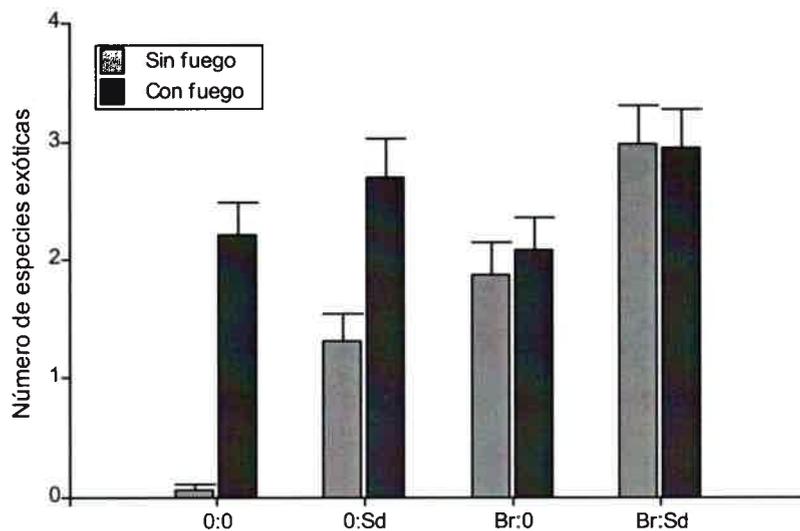


Figura 6. Efecto medio ( $\pm$  error estándar) de los tres disturbios principales sobre el número de especies exóticas a través de las estaciones.

En la Figura 7 se observa que cuando se realizó el disturbio de fuego conjuntamente con el disturbio de aflojado del suelo (Fi\*Sd) hay un aumento de las especies exóticas, el número de las especies exóticas es mayor que cuando se realiza solamente el disturbio del fuego (Fi); de la misma manera, el fuego cuando se realiza en forma conjunta la remoción de la biomasa aérea (Fi\*Br) aumenta el número de especies exóticas.



**Figura 7. Efecto de los tratamientos aflojado del suelo (Sd) y remoción de la biomasa (Br) sobre el número promedio ( $\pm$  error estándar) de especies exóticas en parcelas tratadas con y sin fuego.**

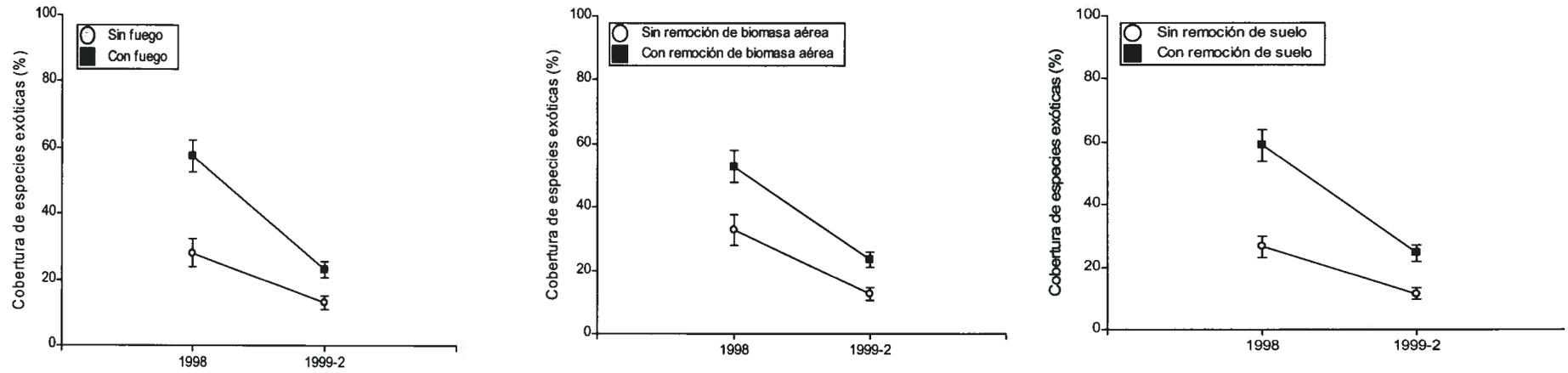
### 3.2.2 Efecto sobre la cobertura total de especies exóticas

Se registraron diferencias estadísticamente significativas para las interacciones entre Sd\*Br ( $p=0.0392$ ) y altamente significativas para Fi\*Br ( $p=0.0007$ ), (Cuadro 5).

Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre el primer momento de medición (1998) y el último (1999-2), encontrándose una cobertura mayor de las especies exóticas para el primer muestreo, la que luego disminuyó ( $p < 0.0001$ ), pero la cobertura de estas especies, al final del tercer año, continuó siendo más alta en la situación con disturbio que en las parcelas no disturbadas, no obstante a medida que pasa el tiempo el efecto del disturbio se asemeja al efecto del no disturbio (Figura 8). También se puede observar (Cuadro 5) que resultaron altamente significativa las interacciones  $Fi*Ti$  y  $Sd*Ti$  ( $P = 0.0004$ ), es decir que el porcentaje medio de cobertura presentó diferencias estadísticamente significativas entre los períodos de tiempo para las parcelas con Fuego o sin Fuego y también entre períodos para las parcelas con disturbio y sin disturbio de suelo, esto se puede observar en la Figura 8.

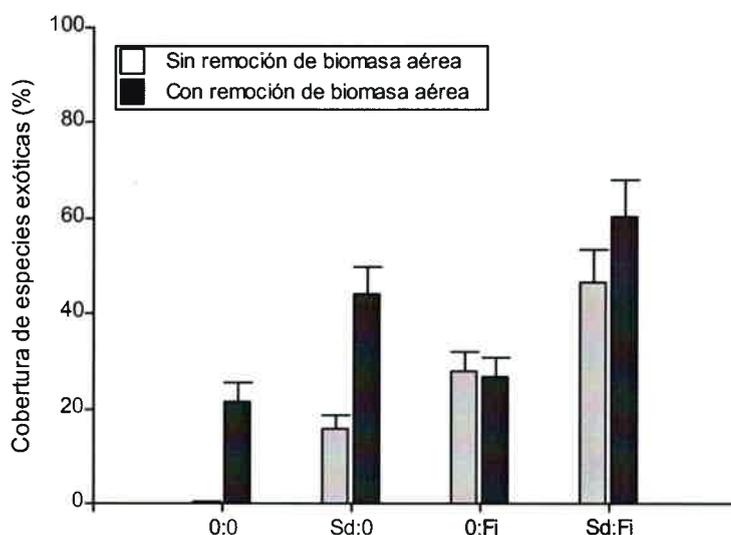
**Cuadro 5. Resultados de ANOVAR. Disturbio de suelo (Sd), remoción de la biomasa aérea (Br), quema (Fi) como factores fijos y tiempo (Ti) como el factor que caracterizó la repetición. Variable dependiente: cobertura de especies exóticas en la parcela (después de 1<sup>ra</sup> y la 3<sup>ra</sup> estación).**

Fuente de variación	GL	F	P
Aflojado del Suelo (Sd)	1	75.27	<.0001
Remoción de la biomasa (Br)	1	35.49	<.0001
Fuego (Fi)	1	57.96	<.0001
Variación temporal de efecto (Ti)	1	89.86	<.0001
Interacción Br*Sd	1	4.41	0.0392
Interacción Fi*Sd	1	1.86	0.1769
Interacción Fi*Br	1	12.64	0.0007
Interacción Sd*Ti	1	13.54	0.0004
Interacción Br*Ti	1	2.82	0.0974
Interacción Fi*Ti	1	13.68	0.0004
Interacción Fi*Br*Sd	1	0.52	0.4723
Interacción Br*Sd*Ti	1	0.49	0.4841
Interacción Fi*Sd*Ti	1	2.54	0.1154
Interacción Fi*Br*Ti	1	2.54	0.1154
Interacción Fi*Br*Sd*Ti	1	0.84	0.363



**Figura 8.** Cobertura promedio de las especies exóticas ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio, en el primer y último muestreo.

En la Figura 9 se observa que la variación en el porcentaje de cobertura de las especies exóticas en donde hubo remoción de la biomasa aérea, cambia con el tipo de disturbio (Sd o Fi) o con la combinación de ellos. Cuando no hay quema ni aflojado de suelo y no hay remoción de biomasa aérea, el porcentaje de cobertura de especies exóticas es casi nulo. El efecto de la quema, con o sin remoción de biomasa no mostró diferencias en cuanto al porcentaje de cobertura de especies exóticas, en cambio cuando el efecto de la remoción de biomasa, se combina con el efecto de la aflojado de suelo se observa un porcentaje de cobertura mayor que cuando no hay remoción de biomasa y si de suelo. La mayor cobertura se observa cuando se combinan los tres tratamientos.



**Figura 9. Efecto de los tratamientos disturbio del suelo (Sd) y fuego (Fi) sobre la cobertura (promedio  $\pm$  error estándar) de especies exóticas en parcelas tratadas con remoción de la biomasa aérea y sin tratar.**

### **3.2.3. Efecto sobre la cobertura de cada especie exótica**

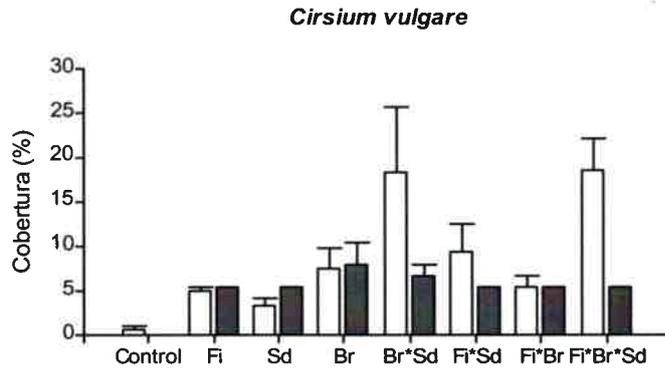
Los disturbios afectaron en forma diferencial la cobertura de las diferentes especies estudiadas. En la Foto 3 se puede observar el nacimiento de las especies sembradas.



**Foto 3. Nacimiento de especies implantadas en situación con disturbio.**

*Cirsium vulgare*: La interacción de los disturbios aflojado del suelo y remoción de la biomasa con el tiempo fue significativa (Sd\*Ti  $p=0.0225$  y Br\*Ti  $p=0.0328$ ). (Cuadro 6)

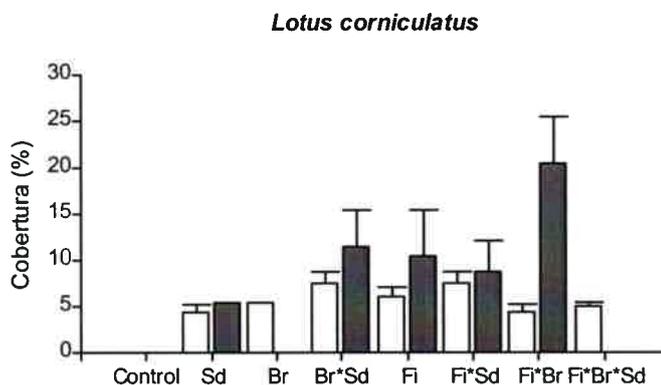
En la Figura 10 se puede observar como con los distintos tratamientos la cobertura, se mantiene en niveles semejantes para todos los tratamientos.



**Figura 10. Porcentaje de cobertura de *Cirsium vulgare* ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.**

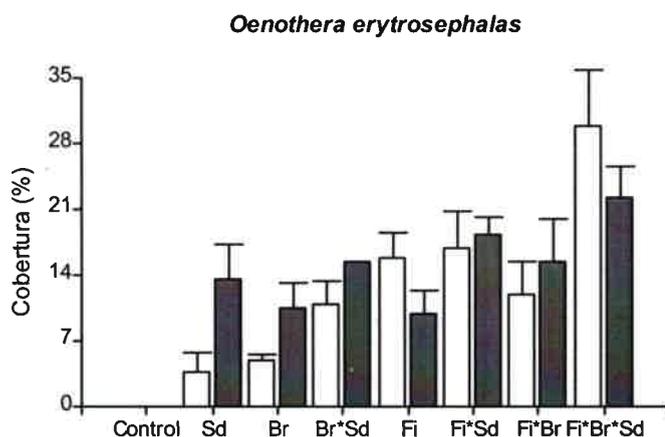
*Lotus corniculatus*, presenta diferencias estadísticamente significativas cuando interactúa el fuego con el disturbio de suelo ( $p=0.0125$ ) y cuando se realiza en forma conjunta fuego con remoción de la biomasa aérea ( $p=0.0012$ ). El tiempo también muestra diferencias estadísticamente significativas ( $p<0.0001$ ). (Cuadro 6)

En la Figura 11 podemos ver como en general la cobertura aumenta para todos los tratamientos en el último año de muestreo.



**Figura 11.** Porcentaje de cobertura de *Lotus corniculatus* ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.

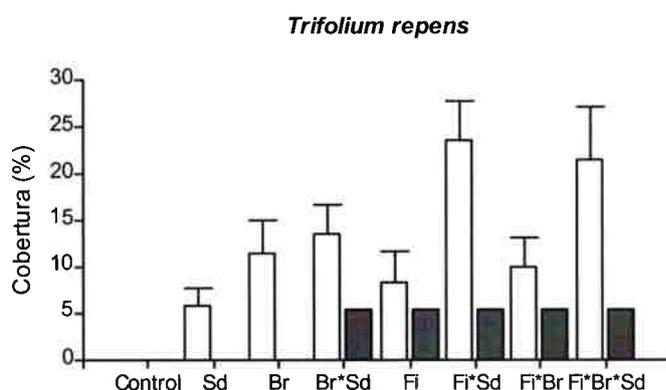
*Oenothera erythrosephala* presentó diferencias estadísticamente significativas cuando se realizó remoción de la biomasa y aflojado del suelo ( $p=0.0362$ ), el efecto del fuego se mantuvo en el tiempo ( $p=0.0056$ ). (Cuadro 6). Fue la especie que mostró la mayor cobertura al finalizar el ciclo de muestreo, con muy poca variación en los valores entre el principio y el final del ensayo, con lo cual es la especie que mayor perdurabilidad mostró luego de los disturbios (Figura 12).



**Figura 12. Porcentaje de cobertura de *Oenothera erythrocephala* ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.**

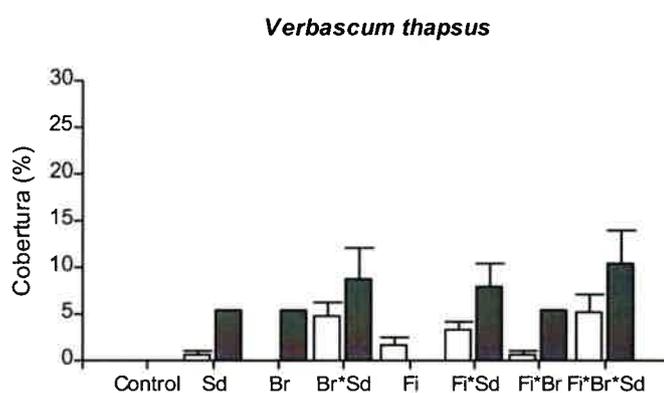
*Trifolium repens* tuvo interacción estadísticamente significativa cuando se realizó el tratamiento de quema, remoción de la biomasa y el tiempo ( $p=0.0482$ ), el efecto del fuego conjuntamente con la remoción de la biomasa aérea también fue significativo ( $p=0.0308$ ).

En la Figura 13 se observa como disminuye el porcentaje de cobertura para todos los tratamientos al final del muestreo alcanzando, para algunos tratamientos, valores similares con los distintos disturbios.



**Figura 13.** Porcentaje de cobertura de *Trifolium repens* ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.

*Verbascum thapsus* presentó interacción estadísticamente significativa con el disturbio fuego ( $p=0.0101$ ) y cuando se realizó aflojado del suelo conjuntamente con la remoción de la biomasa ( $p=0.0114$ ). En la Figura 14 se observa como al finalizar el ensayo la cobertura de *V. thapsus* es mayor que al inicio del experimento. (Foto 4)



**Figura 14.** Porcentaje de cobertura de *Verbascum thapsus* ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio para dos años de muestreos. Barras vacías: año 1998; Barras llenas: año 1992-2.



Foto 4. Individuo de *Verbascum thapsus* nacido en parcela disturbada

*Lolium multiflorum* presentó diferencias estadísticamente significativa cuando se realizó la quema de la biomasa y el disturbio de suelo ( $p=0.0060$  y  $p=0.0004$  respectivamente), el análisis se hizo solamente para el primer año, en los años posteriores no hubo individuos (Cuadro 7). En la figura 15 se observa como al finalizar el ensayo, con todos los disturbios la especie había desaparecido.

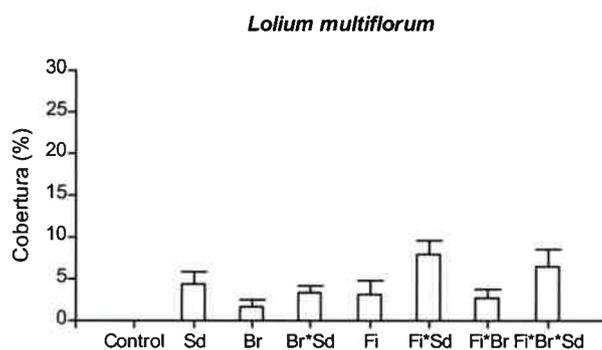


Figura 15. Porcentaje de cobertura de *Lolium multiflorum* ( $\pm$  error estándar) para cada disturbio para un año de muestreo (año 1998).

**Cuadro 6. Resultados del ANOVA. Factores fijos: disturbio del suelo (Sd), remoción de la biomasa, (Br) y fuego (Fi). Las variables dependientes es la cobertura de las diferentes especies exóticas.**

Fuente de variación	GL	C. vulgare		L. corniculatum		O. erythrocephala		T. repens		V. thapsus	
		F	p	F	P	F	P	F	P	F	P
Sd	1	13.83	0.0004	4.15	0.0452	22.63	<.0001	14.80	0.0003	27.89	<.0001
Br	1	15.61	0.0002	2.69	0.1055	14.42	0.0003	4.46	0.0382	6.74	0.0114
Fi	1	1.48	0.2276	2.07	0.1542	43.78	<.0001	4.95	0.0002	6.97	0.0101
Ti	1	17.59	<.0001	20.59	<.0001	1.48	0.2276	73.04	<.0001	0.29	0.5898
Br*Sd	1	3.67	0.0595	0.27	0.6072	4.55	0.0362	0.27	0.6063	6.74	0.0114
Fi*Sd	1	0.09	0.7609	6.57	0.0125	0.99	0.3235	3.19	0.0783	2.71	0.1038
Fi*Br	1	2.73	0.1026	11.29	0.0012	0.95	0.3318	4.85	0.0308	0.29	0.5898
Sd*Ti	1	5.44	0.0225	1.08	0.3011	0.02	0.8778	10.09	0.0022	0.00	0.9641
Br*Ti	1	4.74	0.0328	0.00	0.9928	0.02	0.8778	2.77	0.1003	0.06	0.8047
Fi*Ti	1	0.19	0.6674	0.27	0.6072	8.15	0.0056	7.57	0.0075	0.04	0.8396
Fi*Br*Sd	1	0.04	0.8355	2.34	0.1302	3.75	0.0567	0.04	0.8397	0.00	0.9641
Br*Sd*Ti	1	1.91	0.1713	0.51	0.4766	1.40	0.2408	0.93	0.3382	0.55	0.4589
Fi*Sd*Ti	1	0.17	0.6815	1.01	0.3181	0.37	0.5448	4.04	0.0482	1.43	0.2356
Fi*Br*Ti	1	0.54	0.4665	1.54	0.2187	0.18	0.6758	3.08	0.0834	0.99	0.3241
Fi*Br*Sd*Ti	1	0.01	0.9115	4.15	0.0452	0.33	0.5676	0.06	0.8082	0.25	0.6211

**Cuadro 7. Resultados del ANOVA. Variable dependiente: cobertura de *Lolium multiflorum* (Año 1).**

Fuente de variación	gl	F	P
Fi	1	8.02	0.0060
Br	1	0.12	0.7303
Sd	1	13.53	0.0004
Fi*Br	1	0.46	0.4991
Fi*Sd	1	0.39	0.5320
Br*Sd	1	0.92	0.3396
Fi*Br*Sd	1	0.16	0.6923

### 3.3. Efectos de los disturbios sobre las especies nativas

#### 3.3.1 Sobre el número de especies

Se registró interacción estadísticamente significativa entre la quema y la remoción de suelo ( $p=0.0004$ ) y entre la quema y la remoción de biomasa ( $p=0.0125$ ), no hubo diferencias estadísticamente significativas cuando se combinó dicho tratamiento con los otros dos ( $p=0.3836$ ). Hubo diferencias significativas entre los niveles de tiempo sobre el número de especies nativas, ( $p<0.0001$ ), para todos los tipos de disturbios realizados se observó incremento en el número de especies nativas entre el primer y el segundo muestreo y una disminución entre el tercer y cuarto muestreo, este comportamiento no fue el mismo para todos los factores, hoy una interacción estadísticamente significativa entre el fuego y el tiempo ( $p=0.0367$ ). (Cuadro 8, Figura 16).

En la Figura 17, se observa que el número de especies nativas fue mayor al testigo en los tratamientos que tuvieron fuego, fuego y remoción de la biomasa y fuego y disturbio del suelo. La variación en el número de especies nativas por efecto de los disturbios mostró un comportamiento más homogéneo que el de las especies exóticas.

**Cuadro 8. ANAVA Número de especies nativas con los disturbios de suelo (Sd), remoción de la biomasa aérea (Br) y quema (Fi) como factores fijos y tiempo (Ti) como el factor que caracterizó la repetición. Variables dependientes: número de especies nativas en las parcelas.**

Fuente de Variación	GL	F	P
Aflojado del suelo (Sd)	1	2.13	0.1459
Remoción de la biomasa (Br)	1	1.31	0.2534
Fuego (Fi)	1	4.68	0.0318
Variación temporal del efecto (Ti)	3	32.62	<.0001
Interacción Br*Sd	1	2.02	0.1565
Interacción Fi*Sd	1	12.94	0.0004
Interacción Fi*Br	1	6.35	0.0125
Interacción Sd*Ti	3	0.05	0.9854
Interacción Br*Ti	3	0.61	0.6081
Interacción Fi*Ti	3	2.89	0.0367
Interacción Fi*Br*Sd	1	0.76	0.3836
Interacción Br*Sd*Ti	3	0.14	0.9342
Interacción Fi*Sd*Ti	3	0.29	0.8323
Interacción Fi*Br*Ti	3	1.35	0.2579
Interacción Fi*Br*Sd*Ti	2	0.31	0.7346

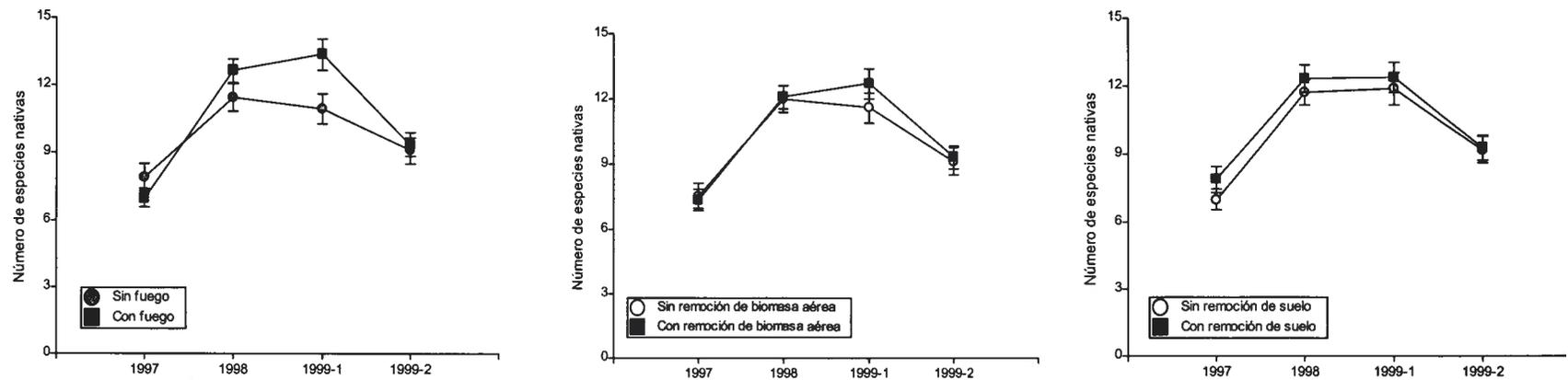
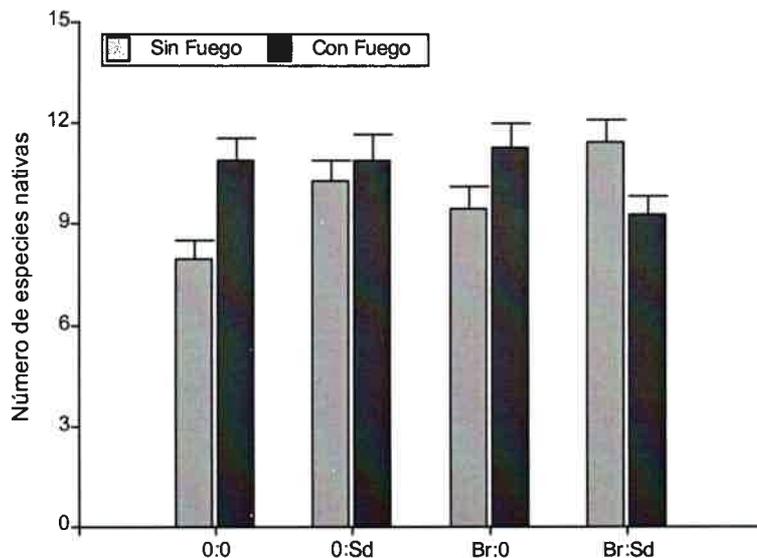


Figura 16. Número promedio ( $\pm$  error estándar) de especies nativas para cada disturbio través de los años muestreados.





**Figura 17.** Efecto de los tratamientos disturbio del suelo (Sd) y remoción de la biomasa (Br) sobre el número promedio ( $\pm$  error estándar) de especies nativas en parcelas tratadas con fuego y sin tratar.

### 3.3.2 Sobre la cobertura

Se observó interacción estadísticamente significativa entre la remoción del suelo y la quema ( $p=0.0004$ ) y entre la remoción de suelo y la remoción de biomasa aérea ( $p=0.0217$ ). Hubo diferencias significativas entre los niveles de tiempo en la cobertura de las especies nativas, ( $p<0.0001$ ), para todos los tipos de disturbios realizados se observó incremento en la cobertura de las especies nativas entre el primer y el segundo muestreo, este comportamiento fue diferente para los tres factores, hay una interacción estadísticamente significativa entre la remoción de la biomasa y el tiempo ( $p=0.0034$ ). (Cuadro 9, Figura 18).

Se observa una disminución marcada en la cobertura de nativas cuando se combina remoción de suelo, la quema y la remoción de biomasa aérea (Figura 19). Se puede observar como

disminuye el porcentaje de cobertura de la especie dominante del pastizal, *Deyeuxia hieronymi*, bajo todas las condiciones de tratamientos (Anexo II).

**Cuadro 9. Resultados del ANOVA. Variable dependiente: cobertura de las especies nativas en porcentaje**

Fuente de variación	GL	F	P
Aflojado del suelo (Sd)	1	6.45	0.0133
Remoción de la biomasa (Br)	1	0.13	0.7207
Fuego (Fi)	1	3.40	0.0692
Variación temporal del efecto Ti	1	32.81	<.0001
Interacción Br*Sd	1	5.50	0.0217
Interacción Fi*Sd	1	13.68	0.0004
Interacción Fi*Br	1	1.10	0.2972
Interacción Sd*Ti	1	0.97	0.3287
Interacción Br*Ti	1	9.10	0.0035
Interacción Fi*Ti	1	2.22	0.1404
Interacción Fi*Br*Sd	1	0.02	0.8849
Interacción Br*Sd*Ti	1	0.98	0.3255
Interacción Fi*Sd*Ti	1	0.00	0.9907
Interacción Fi*Br*Ti	1	0.36	0.5508
Interacción Fi*Br*Sd*Ti	1	0.66	0.4189

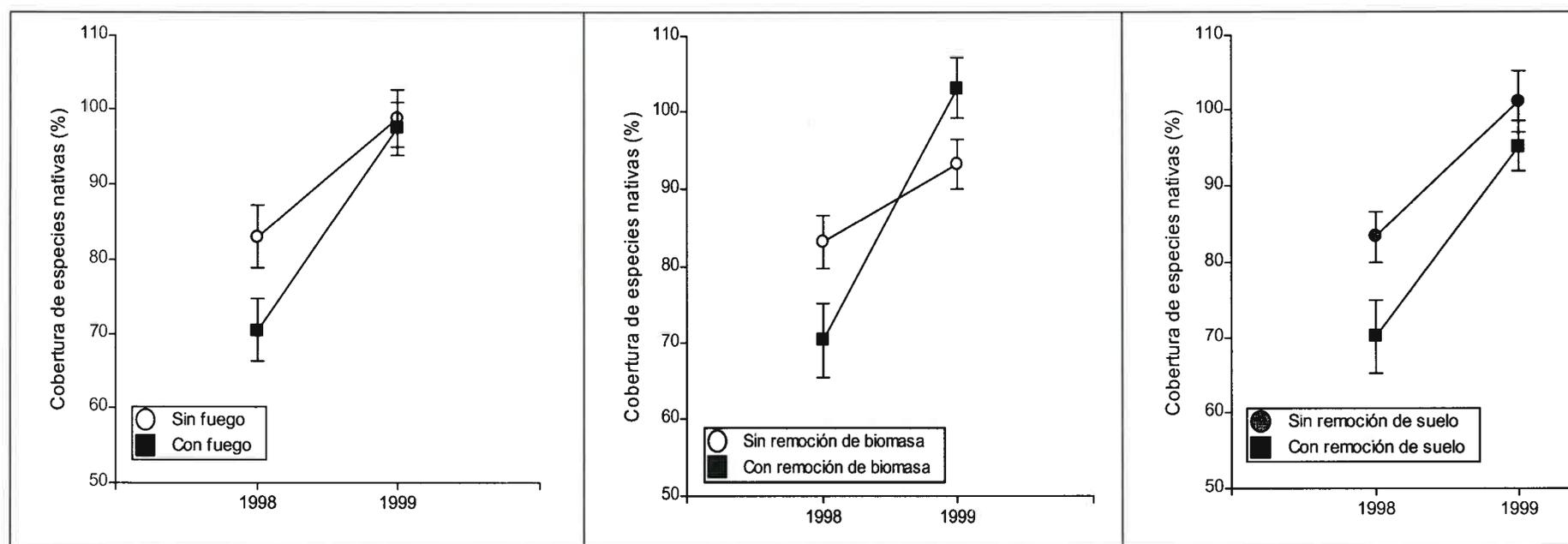
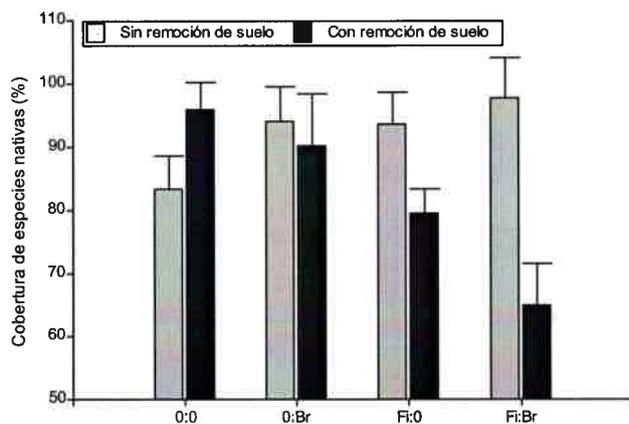


Figura 18. Cobertura promedio ( $\pm$  error estándar) en porcentaje de especies nativas para cada disturbio través de dos años de muestreo.



**Figura 19.** Efecto de los tratamientos disturbio del suelo (Sd) y remoción de la biomasa (Br) sobre el número de especies nativas en parcelas tratadas con fuego y sin tratar.

## Capítulo 4: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de este experimento confirmaron que el establecimiento de las plantas exóticas en el pastizal de *Deyeuxia hieronymi* depende de los disturbios locales (D'Antonio *et al.* 1999, Hobbs 2000), más que de la disponibilidad de diásporas. Cuando no se realizó ningún tipo de disturbio en las parcelas experimentales, a pesar de la incorporación de propágulos, no se produjeron cambios en el número de especies nativas a lo largo del tiempo de muestreo, como tampoco manifiesta variación en el establecimiento de las especies exóticas.

Al no existir disturbios, la cantidad de micrositios aptos para germinación y establecimiento se reduce en función de la mayor cobertura vegetal viva y de mantillo, lo que impide la llegada de las diásporas al suelo, el calentamiento del suelo por sombreado y a las menores probabilidades de contacto suelo-propágulo.

Los tres tipos de disturbios: la quema, la remoción de biomasa aérea y el disturbio del suelo, incrementaron considerablemente el éxito -permanencia de las especies a lo largo del período del experimento- de las especies invasoras. El efecto positivo de los disturbios en el establecimiento de las plantas invasoras en la comunidad del pastizal alto caracterizada por una biomasa viva muy abundante, coincide tanto con diversas teorías, como con los estudios de casos (Elton, 1958; Huston 1994, 1999; Tilman 1997; Foster y Gross 1998; Standfiel y Zeiliter 1999; Levine y D'Antonio 1999; Mack *et al.* 2000; van der Putten *et al.* 2000; Lyons y Schwartz 2001).

El efecto de la quema, ya sea acompañada de la remoción de la biomasa aérea o del disturbio del suelo, produce un

aumento en el número de las especies exóticas, debido posiblemente a la generación de parches donde se modifica el canopy con un incremento en la entrada de luz y a un aumento de la rugosidad superficial del terreno, lo cual facilitó la llegada y la instalación de las diásporas, como así también contribuyó a la creación de un microclima adecuado para su germinación ( Woods, 1997; Hobbs y Atkins 1988). La cobertura de las especies exóticas aumentó cuando fueron sometidas al efecto combinado de la remoción de la biomasa aérea con el fuego y de la remoción de la biomasa y el disturbio del suelo.

Las seis especies sembradas tuvieron un establecimiento exitoso al del primer año de experimentación.

*Oenothera erythrosephala* fue la especie que presentó mayor cobertura ante cualquier situación de disturbio, esto probablemente debido a su forma de crecimiento arrosetada y la altura que alcanzan los individuos adultos, además de la importante cantidad de semillas que produce, lo cual la convierte, probablemente, en un invasor exitoso. En cambio *Lolium multiflorum* desaparece el segundo año de implantado, se podría pensar que es la especie mas dependiente del disturbio de todas las ensayadas.

En relación al efecto de las perturbaciones y sus combinaciones, no hay un patrón general de respuesta que sigan todas las especies exóticas; las respuestas al disturbio probablemente estén asociadas a rasgos morfológicos, patrones de crecimiento, de uso del recurso, entre otros. La ocurrencia del disturbio fuego solo o combinado fue el que tuvo el impacto positivo más importante en relación al establecimiento de las especies exóticas.

En general pudo observarse que la respuesta en el número de las especies nativas ante los disturbios fue más

homogénea que la respuesta de las especies exóticas registrándose el menor número cuando se hace mayor intensidad de disturbios (cuando se realiza quema conjuntamente con aflojado del suelo y remoción de la biomasa). Esto posiblemente debido a una ocupación del espacio y competencia por el recurso por las especies exóticas.

En cuanto a la cobertura de las especies nativas es menor cuando se realiza cualquier tipo de disturbios.

Como la remoción de biomasa aérea y el disturbio del suelo cuando se aplicaron juntos imitan al pastoreo, es de esperar que el sobrepastoreo sea la forma más efectiva de favorecer el establecimiento de las plantas invasoras. Observaciones actuales muestran que el límite del disturbio es una presión de pastoreo de aproximadamente 0.5 EV/ha/año, (Cantero, com. pers.).

Entre las especies sembradas, *Cirsium vulgare* fue un invasor eficiente, favorecido competitivamente por los disturbios que se generan como consecuencia de los asentamientos humanos, esto especialmente durante el primer año del experimento (Calow 1998). Es una especie que reúne varias características que la hace una invasora exitosa, presentando una buena capacidad de dispersión de las diásporas por el viento, además de producir abundante cantidad de semillas, y con un banco de semillas persistentes, además de su forma de crecimiento arrosetada en su primera etapa del ciclo (Grime et al. 1988, Rejmanek y Richardson 1996). La altura de *Cirsium vulgare* inclusive la hace una buena competidora por luz. Sin embargo, como no se multiplica en forma vegetativa, la regeneración a partir de semillas es crítica para ella y, en un pastizal cerrado, la creación de parches a través de disturbios locales son evidentemente necesarios.

Otra especie exitosa, durante todo el período de estudio fue *Oenothera erythrosepala* la cual es también una buena competidora por la luz, ya que los adultos frecuentemente superan el metro de altura y las plántulas son tolerantes a la sombra y también produce un importante número de semillas.

*Lotus corniculatus* presentó una respuesta positiva en su establecimiento, cuando se realizó de manera conjunta aflojado de suelo y fuego y remoción de la biomasa y fuego. No obstante este aumento de cobertura por esta especie no se mantuvo en el tiempo. Podría concluirse que esta especie es poco sensible a los disturbios, y su permanencia en el tiempo es baja.

Luego de los disturbios generados al comienzo del experimento, las parcelas fueron protegidas del pastoreo y de la quema. En las parcelas experimentales, hubo una clara declinación tanto en el número como en la cobertura de las plantas exóticas en el tiempo, y hacia el final del tercer año, relativamente pocos individuos adultos se establecieron. Considerando la baja tasa en el establecimiento de plantas invasoras en la situación no disturbada, se pone en evidencia, de acuerdo con Tilman 1997; Burke y Grime 1996; Mack *et al.* 2000; Dukes 2001, que la regeneración, y en cierto modo la performance, de las plantas invasoras es fuertemente dependiente de los disturbios. Consecuentemente, hay una buena perspectiva de recuperar comunidades que han sido invadidas por plantas exóticas, que aún tienen especies nativas, a través de la reducción del nivel de disturbios.

Tal como lo predice la teoría del equilibrio dinámico (Huston 1994, 1999) los disturbios incrementaron la riqueza de las especies nativas en esta comunidad altamente productiva del pajonal alto, aunque este efecto fue más evidente en el caso de las parcelas quemadas. Como *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca*

*hieronymi* son muy predominantes, muchas especies nativas probablemente son suprimidas por efecto de la competencia y su regeneración es promovida a través de disturbios que abren el canopeo. El fuego es, evidentemente, el medio más eficiente para suprimir las dominantes por un tiempo suficiente como para permitir el establecimiento de varias de las especies nativas. En ciertas circunstancias el fuego puede aún ser el factor limitante de la ocurrencia de especies invasoras, aunque el efecto puede desaparecer en los casos donde hay una alta entrada de diasporas (Smith y Knapp, 1999).

En principio, el invasor puede ser funcionalmente similar a las especies nativas y por lo tanto podría potencialmente funcionar como un "miembro nativo" de la comunidad. En estos casos, las mismas condiciones, que favorecen la riqueza de las especies nativas también incrementan la riqueza de las especies invasoras (Wiser *et al.* 1998, Smith & Knapp 1999). Sin embargo, las especies nativas en una comunidad pueden diferir mucho en relación a cuanto de su regeneración esté relacionada a disturbios locales (Burke y Grime 1996, Thompson *et al.* 1996, Eriksson y Eriksson 1997) y el rol de los disturbios puede cambiar a lo largo de gradientes de productividad (Huston 1999).

De este modo, uno podría dividir al pool de especies de la comunidad, que tiene tanto especies nativas como "especies parecidas a las nativas" en dos grandes grupos, de acuerdo a su estrategias de regeneración:

- A) aquellas que se regeneran exitosamente en un canopeo cerrado;
- B) aquellas que se regeneran principalmente en parches (por ejemplo especies con semillas relativamente pequeñas y/o una habilidad limitada para reproducirse vegetativamente).

También puede haber invasoras, que son clasificados como especies "oportunistas", preadaptadas a condiciones, que son creadas típicamente cuando los ecosistemas son disturbados. La invasión de tales especies está ciertamente conectada con los disturbios locales.

En el segundo y tercer caso, los invasores parecidos a los nativos que se regeneran en parches y los invasores oportunistas, necesitan un espacio abierto para el establecimiento exitoso.

Una mayor riqueza de especies nativas implica una mayor diversidad en formas de crecimiento y por lo tanto en un uso más completo de los recursos más importantes, incluyendo al espacio (Tilman, 1999).

Se puede concluir que la relación negativa que hubo entre la riqueza específica local y la invasibilidad de la comunidad vegetal solo se hizo evidente en los casos donde: a) la ecología de la regeneración de la especie invasora hizo necesaria la presencia de gaps en el canopeo, b) donde la biomasa viva en pie de la comunidad invadida era relativamente alta, y c) donde "el nivel natural" de disturbios era muy bajo como para la creación de un número suficientes de aperturas de canopeo.

En la situación estudiada, todas estas condiciones estuvieron consideradas en las parcelas de remoción de biomasa, donde el corte del estrato de herbáceas, a una cierta altura, no fue siempre suficiente para mejorar el establecimiento de invasores oportunistas (en una comunidad que tiene aproximadamente 600 gr de biomasa por m<sup>2</sup>). En los casos donde los disturbios produjeron mayor cantidad de espacios vacíos (disturbios del suelo y quema), la relación entre la riqueza de especies nativas y la invasión se diluyó.

Un manejo óptimo orientado a la conservación, para estos pastizales requiere, antes que nada, una regulación del pastoreo.



La reducción en el canopeo del pastizal y la creación de parches por el ganado tiene un efecto positivo sobre el establecimiento de las especies exóticas. El límite observado de presión de pastoreo, por encima del cual comienzan a crearse disturbios visibles en la vegetación fue de 0,5 Ev/ha, que no son comunes en las sierras del sur de Córdoba. Como hay áreas fuertemente invadidas por las especies exóticas, se podría suponer que el ganado está distribuido irregularmente a lo largo de toda el área. Consecuentemente, se requiere del apotreramiento y alambrado para generar una presión de pastoreo más uniforme. En la actualidad la recuperación del pastizal, luego de la reducción de la presión de pastoreo, es relativamente rápida y fácil de lograr, a menos que ya haya comenzado un proceso de erosión en las laderas.

**Anexo I. Especies registradas en las parcelas experimentales en el primer muestreo.**

Acycarpa tribuloides  
Adesmia cordobensis  
Alchemilla tripartita  
Alternanthera pumila  
Anemone decapetala  
Arenaria achalensis  
Bidens triplinervia  
Botrychium australe  
Briza subaristata  
Bromus auleticus  
Carduus acanthoides  
Carex fuscula  
Chevreulia acuminata  
Conyza chilensis  
Deyeuxia alba  
Deyeuxia hieronymi  
Dichondra sericea  
Eryngium agavifolium  
Eryngium nudicaule  
Gamochaeta spicata  
Geranium dissectum  
Gnaphalium gaudichaudianum  
Hieracium cordobense  
Hypochoeris caespitosa  
Hypochoeris chilensis  
Hypoxis decumbens  
Lobelia cymbalaria  
Linum sellaginoides  
Margaritacarpus pinnatus  
Medicago lupulina  
Mitracarpus megapotamicum  
Nothoscordum gracile  
Oreomyris andicola  
Paronychia brasiliensis  
Poa resinulosa  
Ranunculus praemorsus  
Relbunium richardianum  
Sorghastrum pellitum  
Sporobolus indicus  
Stevia saturejfolia  
Stipa filiculmis  
Stipa pseudopampagrandensis  
Taraxacum officinale  
Veronica peregrina  
Vicia pampicola

**Anexo II. Promedio de cobertura y error estandar (E.E) por especie nativa**

Control

Especie	Promedio	EE
Bromas auleticus	1,93	0,60
Adesmia incana var.	1,65	0,58
Agrostis montevidens	0,28	0,28
Alchemilla tripartita	0,28	0,28
Briza subaristata	1,38	0,55
Carex fuscula	0,83	0,45
Conyza chilensis	0,28	0,28
Deyeuxia hieronymi	58,23	6,21
Eryngium agavifolium	0,55	0,38
Eryngium nudicaule	0,83	0,45
Gamochaeta spicata	0,28	0,28
Hypoxis decumbens	0,55	0,38
Poa resinulosa	0,83	0,45
Sisyrinchium chilense	0,28	0,28
Sorghastrum pellitum	1,05	0,81
Stipa filiculmis	3,38	1,59
Taraxacum officinale	10,23	1,61

Remoción de biomasa aérea

Especie	Promedio	E.E.
<i>Bromus auleticus</i>	3,15	1,46
<i>Plantago tomentosa</i>	0,28	0,28
<i>Acycarpha tribuloidesa</i>	2,75	0,63
<i>Adesmia incana</i> var. <i>incana</i>	2,75	0,63
<i>Agrostis montevidensis</i>	0,55	0,38
<i>Alchemilla tripartita</i>	0,83	0,45
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	0,28	0,28
<i>Botrychium australe</i>	0,28	0,28
<i>Briza subaristata</i>	1,93	0,60
<i>Cardus acanthoides</i>	0,28	0,28
<i>Carex fuscula</i>	0,55	0,38
<i>Chevreulia acuminata</i>	0,55	0,38
<i>Conyza bonariensis</i>	0,55	0,38
<i>Conyza chilensis</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia alba</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	39,50	3,51
<i>Dichondra sericea</i>	0,55	0,38
<i>Eryngium agavifolium</i>	3,60	1,99
<i>Eryngium nudicaule</i>	0,83	0,45
<i>Geranium core-core</i>	0,55	0,38
<i>Gnaphalium guadichaudianum</i>	0,28	0,28
<i>Hypochoeris chillensis</i>	0,55	0,38
<i>Hypoxis decumbens</i>	2,20	0,62
<i>Medicago lupulina</i>	0,55	0,38
<i>Nierembergia hippomanica</i>	0,28	0,28
<i>Nothoscordom gracile</i>	0,28	0,28
<i>Oreomyris andicola</i>	0,28	0,28
<i>Poa resinulosa</i>	1,05	0,81
<i>Polygala asphalata</i>	0,78	0,78
<i>Ranunculus praemorsus</i>	0,28	0,28
<i>Sisyrinchium chilense</i>	0,55	0,38
<i>Sorghastrum pellitum</i>	6,98	2,29
<i>Spergula ramosa</i>	0,28	0,28
<i>Sporobolus indicus</i>	0,28	0,28
<i>Stipa filiculmis</i>	6,70	2,42
<i>Taraxacum officinale</i>	10,95	1,83
<i>Verbena montevidensis</i>	0,55	0,38

Fuego

Especie	Promedio	EE
<i>Bromas auleticus</i>	1,38	0,55
<i>Plantago tomentosa</i>	0,28	0,28
<i>Acycarpha tribuloides</i>	2,48	0,63
<i>Adesmia incana</i> var. <i>Incana</i>	4,08	0,84
<i>Agrostis montevidens</i>	0,55	0,38
<i>Alchemilla tripartita</i>	0,83	0,45
<i>Briza subaristata</i>	1,10	0,50
<i>Cardus acanthoides</i>	0,28	0,28
<i>Carex fuscula</i>	0,83	0,45
<i>Chevreulia acuminata</i>	0,55	0,38
<i>Conyza chilensis</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	43,00	4,81
<i>Dichondra sericea</i>	0,28	0,28
<i>Eryngium agavifolium</i>	3,10	1,60
<i>Eryngium nudicaule</i>	1,38	0,55
<i>Gnaphalium guadichaudianum</i>	0,55	0,38
<i>Hypochoeris chillensis</i>	0,28	0,28
<i>Hypoxis decumbens</i>	2,48	0,63
<i>Medicago lupulina</i>	0,28	0,28
<i>Nothoscordom gracile</i>	0,55	0,38
<i>Oreomyris andicola</i>	0,55	0,38
<i>Poa resinulosa</i>	0,83	0,45
<i>Polygala asphalata</i>	0,55	0,38
<i>Sisyrinchium chilens</i>	1,93	0,60
<i>Sorghastrum pellitum</i>	6,70	3,09
<i>Spergula ramosa</i>	0,28	0,28
<i>Sporobolus indicus</i>	0,28	0,28
<i>Stipa filiculmis</i>	5,20	1,59
<i>Taraxacum officinale</i>	10,68	1,74

Aflojado del suelo

Especie	Promedio	EE
<i>Acycarpha tribuloide</i>	1,65	0,58
<i>Adesmia incana</i> var. <i>Incana</i>	1,38	0,55
<i>Agrostis montevidens</i>	0,28	0,28
<i>Alchemilla tripartita</i>	0,28	0,28
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	0,28	0,28
<i>Briza subaristata</i>	1,38	0,55
<i>Bromus auleticus</i>	3,65	1,59
<i>Carex fuscula</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	54,00	5,19
<i>Eryngium agavifolium</i>	0,55	0,38
<i>Eryngium nudicaule</i>	1,38	0,55
<i>Gnaphalium guadichaudianum</i>	0,28	0,28
<i>Hypochoeris chillensis</i>	0,55	0,38
<i>Hypoxis decumbens</i>	1,93	0,60
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	0,28	0,28
<i>Medicago lupulina</i>	1,10	0,50
<i>Nierembergia hippomanica</i>	1,55	1,07
<i>Nothoscordom gracile</i>	0,28	0,28
<i>Poa resinulosa</i>	1,10	0,50
<i>Sorghastrum pellitum</i>	8,43	3,74
<i>Spergula ramosa</i>	0,83	0,45
<i>Sporobolus indicus</i>	0,55	0,38
<i>Stipa filiculmis</i>	1,38	0,55
<i>Taraxacum officinale</i>	10,95	1,83

Remoción de biomasa y aflojado del suelo

Especie	Promedio	EE
<i>Acycarpha tribuloide</i>	1,38	0,55
<i>Adesmia incana</i> var. <i>Incana</i>	3,03	0,63
<i>Agrostis montevidensis</i>	0,55	0,38
<i>Arenaria achalensis</i>	0,28	0,28
<i>Botrychium australe</i>	0,55	0,38
<i>Briza subaristata</i>	1,38	0,55
<i>Bromas auleticus</i>	0,83	0,45
<i>Bromus unioides</i>	0,28	0,28
<i>Cardus acanthoides</i>	0,55	0,38
<i>Carex fuscula</i>	0,55	0,38
<i>Chevreulia acuminata</i>	0,28	0,28
<i>Conyza bonariensis</i>	0,28	0,28
<i>Conyza chilensis</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia alba</i>	0,55	0,38
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	37,00	3,99
<i>Eryngium agavifolium</i>	1,88	0,88
<i>Eryngium nudicaule</i>	1,88	0,88
<i>Gamochoeta spicata</i>	1,38	0,55
<i>Gnaphalium guadichaudianum</i>	0,28	0,28
<i>Hieracium cordobensis</i>	0,83	0,45
<i>Hypochoeris chillensis</i>	2,38	1,10
<i>Hypoxis decumbens</i>	1,10	0,50
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	0,28	0,28
<i>Medicago lupulina</i>	1,33	0,84
<i>Nothoscordom gracile</i>	0,28	0,28
<i>Oreomyris andicola</i>	0,28	0,28
<i>Paronychia brasiliensis</i>	0,28	0,28
<i>Plantago tomentosa</i>	1,10	0,50
<i>Poa resinulosa</i>	2,15	0,89
<i>Polygala asphalata</i>	0,28	0,28
<i>Ranunculus praemorsus</i>	0,28	0,28
<i>Relbunium richardianum</i>	0,83	0,45
<i>Silene gallica</i>	0,28	0,28
<i>Sisyrinchium chilensis</i>	0,55	0,38
<i>Sorghastrum pellitum</i>	8,20	3,33
<i>Spergula ramosa</i>	0,28	0,28
<i>Sporobolus indicus</i>	0,55	0,38
<i>Stipa filiculmis</i>	5,48	1,87
<i>Stipa neesiana</i>	0,28	0,28
<i>Taraxacum officinale</i>	8,80	2,13
<i>Verbena montevidensis</i>	0,28	0,28

Fuego y remoción de la biomasa aérea

Especie	Promedio	EE
<i>Acycarpha tribuloides</i>	5,13	1,20
<i>Adesmia incana</i> var. <i>incana</i>	5,08	1,37
<i>Agrostis montevidensis</i>	0,55	0,38
<i>Alchemilla tripartita</i>	1,38	0,55
<i>Arenaria achalensis</i>	0,55	0,38
<i>Briza subaristata</i>	1,10	0,50
<i>Bromus auleticus</i>	1,38	0,55
<i>Cardus acanthoides</i>	0,28	0,28
<i>Carex fuscula</i>	1,33	0,84
<i>Conyza bonariensis</i>	0,28	0,28
<i>Conyza chilensis</i>	0,55	0,38
<i>Deyeuxia alba</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	42,0	5,39
<i>Eryngium agavifolium</i>	1,38	0,55
<i>Eryngium nudicaule</i>	0,83	0,45
<i>Gamochoeta spicata</i>	0,55	0,38
<i>Gnaphalium quadichaudianum</i>	0,28	0,28
<i>Hypochoeris chillensis</i>	0,55	0,38
<i>Hypoxis decumbens</i>	3,03	0,63
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	1,10	0,50
<i>Medicago lupulina</i>	0,83	0,45
<i>Nothoscordom gracile</i>	0,55	0,38
<i>Oreomyris andicola</i>	0,55	0,38
<i>Plantago tomentosa</i>	0,83	0,45
<i>Poa resinulosa</i>	0,55	0,38
<i>Polygala asphalata</i>	0,83	0,45
<i>Ranunculus praemorsus</i>	1,65	0,58
<i>Sisyrinchium chilensis</i>	0,28	0,28
<i>Sorghastrum pellitum</i>	7,98	2,77
<i>Sporobolus indicus</i>	0,83	0,45
<i>Stipa filiculmis</i>	3,43	1,78
<i>Taraxacum officinale</i>	10,23	1,76

Fuego aflojado del suelo

Especie	Promedio	EE
<i>Plantago tomentosa</i>	1,38	0,55
<i>Bromas auleticus</i>	0,28	0,28
<i>Acycarpha tribuloides</i>	3,30	0,62
<i>Adesmia incana</i> var. <i>Incana</i>	3,30	0,62
<i>Agrostis montevidens</i>	0,55	0,38
<i>Alchemilla tripartita</i>	1,38	0,55
<i>Botrychium australe</i>	0,55	0,38
<i>Briza subaristata</i>	2,20	0,62
<i>Cardus acanthoides</i>	0,28	0,28
<i>Carex feddeana</i>	0,55	0,38
<i>Conyza bonariensis</i>	0,28	0,28
<i>Conyza chilensis</i>	0,28	0,28
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	32,23	5,01
<i>Eryngium agavifolium</i>	1,55	1,07
<i>Eryngium nudicaule</i>	0,55	0,38
<i>Gamochoeta spicata</i>	0,55	0,38
<i>Geranium dissectum</i>	0,28	0,28
<i>Hypochoeris chillensis</i>	1,10	0,50
<i>Hypoxis decumbens</i>	2,75	0,63
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	0,55	0,38
<i>Medicago lupulina</i>	0,55	0,38
<i>Nothoscordom gracile</i>	0,55	0,38
<i>Oreomyris andicola</i>	0,28	0,28
<i>Poa resinulosa</i>	1,38	0,55
<i>Polygala asphalata</i>	0,28	0,28
<i>Ranunculus praemorsus</i>	0,55	0,38
<i>Relbunium richardianum</i>	0,28	0,28
<i>Silene argentina</i>	0,55	0,38
<i>Sorghastrum pellitum</i>	3,70	1,25
<i>Sporobolus indicus</i>	0,28	0,28
<i>Stipa filiculmis</i>	3,43	1,46
<i>Stipa neesiana</i>	0,55	0,38
<i>Taraxacum officinale</i>	10,18	2,02
<i>Verbena montevidensis</i>	1,88	0,88



Fuego, remoción de biomasa aérea y remoción de suelo

Especie	Promedio	EE
<i>Bromus auleticus</i>	0,83	0,45
<i>Plantago tomentosa</i>	0,55	0,38
<i>Bromus unioloides</i>	0,28	0,28
<i>Acycarpha tribuloide</i>	1,38	0,55
<i>Adesmia incana</i> var. <i>Incana</i>	2,20	0,62
<i>Agrostis montevidensis</i>	0,55	0,38
<i>Alchemilla tripartita</i>	1,38	0,55
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	0,55	0,38
<i>Cardus acanthoides</i>	0,55	0,38
<i>Carex fuscua</i>	0,28	0,28
<i>Conyza bonariensis</i>	0,28	0,28
<i>Conyza chilensis</i>	1,10	0,50
<i>Deyeuxia hieronymi</i>	34,00	5,04
<i>Eryngium agavifolium</i>	3,93	1,58
<i>Eryngium nudicaule</i>	0,28	0,28
<i>Gamochoeta spicata</i>	1,38	0,55
<i>Geranium dissectum</i>	1,05	0,81
<i>Hypochoeris chillensis</i>	1,10	0,50
<i>Hypoxis decumbens</i>	1,10	0,50
<i>Medicago lupulina</i>	0,28	0,28
<i>Nothoscordum gracile</i>	0,28	0,28
<i>Oreomyris andicola</i>	0,83	0,45
<i>Ranunculus praemorsus</i>	0,28	0,28
<i>Silene argentina</i>	0,28	0,28
<i>Sisyrinchium chilensis</i>	0,83	0,45
<i>Sorghastrum pellitum</i>	1,05	0,81
<i>Stipa filiculmis</i>	2,88	1,27
<i>Taraxacum officinales</i>	3,98	1,44
<i>Turnera sidoides</i>	0,28	0,28
<i>Verbena montevidensis</i>	1,10	0,50



## Capítulo 5: BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, A., Diaz, S. & Cabido, M. 1991. Patch structure in natural grasslands of Cordoba mountains (Argentina) in relation to different rock substrates. *Coenoses* 6: 21-27.
- Allaby, M. (ed). 1994. *The concise Oxford Dictionary of Ecology*. Oxford Univ. Press, New York.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1992. *Toward a Unified Ecology*. Columbia University Press.
- Arroyo, M.T.K.; Raven, P.H. y Sarukhan, J. 1992a. Biodiversity. In: (JCI DOOGE et al., eds). "An Agenda of Science for Environment and Development into the 21st Century". Pages 205-219. Cambridge University Press.
- Arroyo, M.T.K. 2004. Bioseguridad en Chile. Biodiversidad y estudios de casos de especies exóticas modelos actuales, predicciones futuras y recomendaciones generales. Documento de Internet.
- Atkinson, I.A.E. & Cameron E.K. 1993. Human influence on the terrestrial biota communities of New Zealand. *Trends Ecol Evol* 8:447-451.
- Azara, F. De. 1969. Viajes por la América Meridional. Colección Austral 1402: 1-326. Espasa-Calpe, S.A. Madrid.
- Baker, H.G. & Stebbins, G.L. eds.1965. The genetics of colonizing Species. Academic Press, New York. In: Plant invasions. General aspects and special problems. Petr Pysek, Karel Prach, Marcel Rejmánek & Max Wade eds.
- Bazzaz, F.A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. Pages 96-108 in: H.A. Mooney and J.A.Drake, editors. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York, New York, Usa.
- Bender, B. 1975. *Farming in Prehistory: From Hunter-Gatherer to Food Producer*. John Baker, London.

- Bernaldez, F.G. 1981. *Ecología y paisaje*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- Burdon J.J. & Chilvers, J.A. 1977. Preliminary studies on a native eucalypt forest invaded by exotic pines. *Oecologia* 31:1-12
- Burke, M. J. W., & Grime, J. P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Cabido, M. 1985. Las comunidades vegetales de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, Argentina. *Docum. Phytosociologiques* 9:431-433.
- Cabido, M. & Acosta, A. 1986a. Contribución al conocimiento fitosociológico del subpiso superior de pastizales y bosquecillos de altura de las sierras de Córdoba. *Verof. Geobot. Inst. ETH. Rubel, Zurich* 91:118-140.
- Cabido, M. & Acosta, A. 1986b. Variabilidad florística a lo largo de un gradiente de degradación en céspedes de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, Argentina. *Docum. Phytosociologiques* 10(2):289-304.
- Cabido, M., Breimer, R. & Vega, G. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba Mountains, central Argentina. *Mt. Res. & Develop.* 7: 25-42.
- Cabido, M., Acosta, A. & Diaz, S. 1989. Estudios fitosociológicos en los pastizales de la sierra de Córdoba, Argentina. Las comunidades de Pampa de San Luis. *Phytocoenologia* 17(4):569-592.
- Cabido, M., Acosta, A. & Diaz, S. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Córdoba mountains, Argentina. *Phytocoenologia* 19(2):267-281.
- Cabido, M., Funes, G., Pucheta, F., Vendramini, F. & Diaz, S. 1998. A chorological analysis of the mountains from central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco?.

- Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. XII. *Candollea* 53 (2):321-331.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Encic. Arg. Agric. Jard. 2 Edic. Tomo II.Fasc.1.ACME.Bs.As.
- Calow, P. 1998. The encyclopedia of ecology & environmental management. Blackwell Sciencee.
- Cantero, J. J., & Bianco, C.A.. 1986. Las plantas vasculares del suroeste de la Provincia de Cordoba. III. Catalogo preliminar de las especies. *Rev. Univ. Nac. de Rio Cuarto* 6: 5-52.
- Cantero, J.J. et all. 1993-1995. Ordenamiento y Manejo integrado de los Recursos Naturales suelos, aguas y vegetación en la sierra de Comechingones. Programa de Investigación SECYT-UNRC-CONICOR.
- Cantero, J.J., Pärtel, M. & Zobel, M. 1999. Is species richness dependent on the neighbouring stands? An analysis of the community patterns in mountain grasslands of central Argentina. *Oikos* 87: 346-354.
- Cantero, J.J., Cabido, M., Nuñez, C., Petryna, L., Zak, M., & Zobel, M 2001. Clasificación y ordenación de los pastizales metamórficos de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 29(1):27-77
- Cantú, M. y Degiovanni, S. 1984. Geomorfología del centro-sur de la Pcia. De Córdoba. IX Congreso Geológico Argentino. Actas IV:76-92. San Carlos de Bariloche.
- Chaneton E.J, Perelman S.B, Omacini M. & León R.J.C. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, y alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4:7-24.
- Chilvers, G.A. & Burdon, J.J. 1983. Further studies on a native Australian eucalypt forest invaded by exotic pines. *Oecologia* 59:239-245

- Coblentz, B.E. 1978. The effects of feral goats (*Capra hircus*) on island ecosystems. *Biological Conservation* 13:279-286.
- Crawley, M.J. 1987. What make a community invisable? In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (eds.) *Colonization, sucesion and stability*, pp. 429-543, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M.J., Harvey, P.H. & Purvis, A. 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of British Isles. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 1251-1259.
- Crisci, J., Cigliano, M., Morrone, J.J., & R. Roig-Junent. 1991. A comparative review of cladistic approaches to historical biogeography of southern South America. *Aust. Syst. Bot.* 4:117-126.
- D'Antonio, C.M. & Vitousek, P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 63-87.
- D'Antonio, C. M., Dudley, T.L. & Mack, M. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. Pages 413-452 *in* L. R. Walker ed. *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier. Amsterdam.
- De Waal, L.C., Child, E.L. Wade, P.M. & Brock, J.H. (eds.) 1994. *Ecology and management of invasive riverside plants*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- Diaz, S., Acosta, A., & Cabido, M. 1990. Spatial patterns and diversity in a post-ploughing succession in high plateau grasslands, Pampa de San Luis, Cordoba, Argentina. *Studia Geobotanica* 10: 3-13.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veg. Sci.* 3: 689-696.

- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M.. 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *J. Veg. Sci.* 5: 483-488.
- Di Castri, F., Hansen, A.J. & Debusshe, M. (eds.) 1990. Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. In: Plant invasions. General aspects and special problems. Petr Pysek, Karel Prach, Marcel Rejmánek & Max Wade eds.
- Dukes, J. S. 2001. Biodiversity and invasibility in a grassland microcosm. *Oecologia*, 126:563-568.
- During, H. y Willems, J.H. 1986. The impoverishment of the bryophyte and lichen flora of the Dutch chalk grasslands in the thirthy years 1953-1983. *Biological Conservation* 36:143-158.
- Elton, C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, England.
- Eriksson, O., & Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* **91**: 360-364.
- Eriksson, O. 1997. Colonization dynamics and relative abundance of three plant species (*Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* and *Hypochoeris maculata*) in dry semi-natural grasslands. *Ecography* 20: 559-568.
- Eriksson, Å. 1998. Regional distribution of *Thymus serpyllum*: management history and dispersal limitation. *Ecography* 21: 35-43.
- Foster, B. L., & Gross, K.L. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593-2602.

- Fox, J.F. 1985. Plant diversity in relation to plant production and disturbance by voles in Alaskan tundra communities. *Artic Alpine Research*, 17:199-204.
- Fuller, R.M. 1987. The changing extent and conservation interest of lowland grassland in England and Wales: a review of grassland surveys 1930-1984. *Biological Conservation* 40:165-183.
- Gonzalez, J. 1999. Sistemas de informacion geografica (SIG) y modelos hidrológicos : articulacion para el estudio de una cuenca representativa en Cordoba (Argentina) Tesis de Magister. Universidad Nacional del Comohue.
- Gordillo, C. & Lencinas, A. 1979. Las sierras pampeanas de Cordoba y San Luis. - Simposio Geologia Argentina. Academia Nacional de Ciencias, Cordoba (Argentina), pp. 577-650.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology*. - Unwin Hyman, London.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Hamann, L. 1927. Les modifications de la flore argentine sous l'action de la civilization. (Essai de géobotanique humaine). Extrait Mem. Pub. Classe Sci. L'acad. R. Belgique, Coll. 4,2. ser:IX, 1927.99 pp.Bruxelles 1927.
- Hamann, O. 1975. Vegetational changes in the Galapagos Islands during the period 1966-73. *Biological Conservation* 7:37-59.
- Hamann, O. 1979. regeneration of vegetation on Santa Fe and Pinta Islands, Galapagos, after the eradication of goats. *Biological Conservation* 15:215.
- Hauman, L. 1927. Les Modifications de la flore argentine sous l'action de la civilisation. (Essai de géobotanique humaine.)

- Extrait Mém. Pub. Classe Sci. l'Acad. R. Belgique, Colln -4, 2. ser.: IX, 1927. 99 pp. Bruxelles 1927. En: Söyrinki, N. 1991. on the alien flora of the province of Buenos Aires, Argentina. Ann. Bot. Fennici 28:59-79.
- Heady, H.F. 1972. Burning and the grasslands in California. Proceedings of the Twelfth Annual tall Timbers Fire Ecology Conference.
- Herrera, M., Bertrán, A., Galera, F.M., Luti, R. & Menghi, M. 1978. Incendio y pastoreo en estepas de altura de las Sierras Chicas de Córdoba. *Ecología* 3: 95-100.
- Heywood, V.H. y Watson, R.T. (eds). 1995. Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. 1985. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia* (Berlin) 67:342-351.
- Hobbs, R.J. y Atkins, L. 1988. The effect to disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Ecology* 13:171-9.
- Hobbs, R.J. y Hopkins, A.J.M. 1990. From frontier to fragments: European impact on Australia's vegetation. Proceedings of the Ecological Society of Australia 16:93-114.
- Hobbs, R.J. & Mooney, H.A.. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics in N. California. *Ecology* 72:59-68.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biol.* 6:761-770.

- Hobbs, R. J. 2000. Landuse changes and invasions. Pages 385-421 in H. A. Mooney y R. J. Hobbs, editors. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, D.C.
- Houle, G., & Phillips, D.L. 1989. Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. *Ecology* 70: 1307-1316.
- Huenneke, L.F. & Mooney, H.A. 1989. the California annual grassland: an overview. In Huenneke L.F., Mooney H.A. (eds) *Grassland Structure and function*. Kluwer, Boston, Massachusetts; pp 213-218.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A. & Vitousek, P.M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71:478-491.
- Huston, M.A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huston, M.A. 1999. Local processes and regional patens: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Kitayama, K. y Mueller-Dombois, D. 1995. Biological invasions on an oceanic island mountain: Do alien plant species have wider ecological ranges than native species? *J.Veget.Sci.* 6: 667-674.
- Knops, J.M. Griffin, J.R. & Royalty, A.C. 1995. Introduced and native plants of the Hastings Reservation, Central coastal California: a comparison. *Biol Biol Conservation* 71:115-123.
- Knops, J. M. H., Tilman, D., Haddad, N. M., Naeem, S., Mitchell, C. E., Haarstad, J., Ritchie, M. E., K. M.Howe, P. B. Reich, J. Siemann, & J. Groth. 1999. Effects of plant species

- richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* **2**: 286-293.
- Kowarik, I. 1995. Time lag in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: *Plant invasions. General aspects and special problems*. Petr Pysek, Karel Prach, Marcel Rejmánek & Max Wade eds. pp. 15-38. SPB Academic Publishing, Amsterdam
- Kruger, F.J. 1977. Invasive woods plants in the Cape fynbos with special reference to the biology and control of *Pinus pinaster*. Proceedings of the Second National Weeds Conference of South Africa, Stellenbosh, 2-4 February 1977. Balkema, Cape Town, South Africa; pp 57-74.
- Levine, J.M., & D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**: 15-26.
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local processes to community patterns. *Science* **288**:852-854.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: Lesson for ecology. *Trends Ecol. Evol.* **8**:133-137.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* **80**: 1522-1536.
- Luchenco J.; Olson, O.M.; Brubaker, L.B.; Carpenter, S.R.; Holland, M.M.; Hubbell, M.P.; Levin, S.A.; Macmahon, J.A. Matson, P.A.; Melillo, J.M.; Mooney, H.A.; Peterson, C.H.; Pulliam, H.R.; Real, H.L.; Regal, P.K. Y Risser, P.G. 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology* **72**:371-412.
- Lutti, R., Beltran, M., Galera, F., Ferreira, N., Berzal, M., Nores, M., Herrera, A. & Barrera, J. 1979. Vegetación. en : *Geografía física de la Pcia. De Córdoba*.

- Lyons, K. & Schwartz, M. 2001. Rare species loss alter ecosystem function-invasion resistance. *Ecology Letters* 4:358-365.
- Mac Donald I.A.W., Frame, G.W. 1988. The invasion of introduced species into nature reserves in tropical savannas and dry woodlands. *Biol Conservation* 44:67-93.
- Mack, R.N. 1989. Temperate grassland vulnerable to plant invasion: characteristics and consequences. In Drake, J.A. Mooney, H.A. di Castri, F.; Groves, R.H. Kruger, F.J. Rejmánek, M. Williamson. M. (eds) *Biological Invasion: A Global Perspective*. John Wiley, New York; pp 155-179.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 103:689-710.
- Marco D.E., Páez S.A. & Cannas S.A. 2002. Species invasiveness in biological invasions: a modelling approach. *Biological Invasions* 4:193-205.
- Menghi, M., Cabido, M., Peco, B. y Pineda, F.D. 1989. Grassland heterogeneity in relation to tithology and geomorphology in the Córdoba Mountains, Argentina. *Vegetatio* 84: 133-142.
- Milchunas, D.G.; Sala, E y Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.
- Mooney, H.A. y Hobbs, R.J. (eds). 2000. *Invasive Species in a Changing World*. Island Press. Washington DC.
- Moore, R.M. 1975. An ecologist's concept of noxious weed: plant outlaw? *J. Austral. Inst. Agricult. Sci.* 41:119-121. In: *Plant invasions. General aspects and special problems*. Petr Pysek, Karel Prach, Marcel Rejmánek & Max Wade eds.

- Morales C.L. & Aizen M.A. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4:87-100.
- Morrone, J.J. & Crisci, J. 1995. Historical biogeography: introductions to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26:373-401.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15:278-285.
- Newsome, A.E. & Noble, I.R. 1986. Ecological and physiological characters of invading species. In: Groves, R.H. & Burden, J.J. (Eds) *Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective*. Pp 1-20. Australian Academy of Science, Canberra.
- Parrish, J.A.D. & Bazzaz, F.A. 1978. Pollination niche separation in a winter annual community. *Oecología* 35:133-140.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds) . 1985. *the ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Pimm, S.L. 1995. Seeds of our own destruction. *New Scientist* 146: 31-35.
- Primack, R. B., & Miao, S.L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conserv. Biol.* 6: 513-519.
- Preston, C.D. & H.L.K. Whitehouse. 1986. The habitat of *Lythrum hyssopifolium* in Cambridgeshire, its only surviving English locality. *Biological Conservation* 35:41-62.
- Puerto, A.; Rico, M.; Matías, M.D. y García, J.A. 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related

- to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science* 1:445-452.
- Pysek, P., & Pysek, A. 1995. Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. *Jour. Of Vegetation Science* 6: 711-718.
- Ramakrishnan, P.S. & Vitousek, P.M. 1989. Ecosystemlevel processes and the consequences of biological invasions. In: J.A. Dreke, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek, & M. Williamsom (eds.). *Biological invasions: a global perspective* , John Wiley & Sons, Chichester. Pp281-300.
- Raffaele, E. 2004. Susceptibility of a Patagonian mallin floded meadow to invasion by exotic species. *Biological Invasions* 6:473-481.
- Randall, J. 1994. Biology of bull thistle, *Cirsium vulgare* (Savi) Tenore. *Rev. Weed Sci.* 6:29-50.
- Random House Webster's College Dictionary. 1991. Random House, New York.
- Rejmánek, M. 1989. Invasibility of plant communities. Pages 369-388. En: J. A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek, and M. Williamson, eds. *Biological invasions. A global perspective.* J.Wiley, Chichester.
- Rejmánek, M. 1995. What makes a species invasive?. In: *Plant invasions. General aspects and special problems.* Petr Pysek, Kerel Prach, Marcel Rejmánek & Max Wade eds. pp. 3-13. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Rejmánek, M., & Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.

- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, D., & West, J.C. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributios* 6, 93-107.
- Robinson, G.R., Quinn, J.F., & Stanton, M.L. 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* 76: 786-794.
- Romero, E. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 449-461.
- Roy, J. 1990. In search of the plant invaders. In di Castri, Hansen, A.J. and Debussche, M. (eds.) *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Pp. 335-352. Kluwer, Dordrecht.
- Rusch, G.M., & Oesterheld, R. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.
- Sala, O. E., Oesterheld, M., Leon, R. J. C., & Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Wall, D. H., and et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Sax, D. F., & Brown, J.H. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* 9:363-371.
- Silvertown, J. 1981. Microspatial heterogeneity and seedling demography in species-rich grassland. *New Phytol.*, 88:117-128.

- Simberloff, D. y Von Holle, B. 1999. Positive interactions of non-indigenous species : invasional meltdown ? *Biological Invasions* 1 :21-32.
- Simberloff D., Relva, M.A. & Nuñez, M.A. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4:35-53.
- Smith, D. M., & Knapp, A.K. 1999. Exotic plant species in a C<sub>4</sub>-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia* 120: 605-612.
- Söyrinki, N. 1991. on the alien flora of the province of Buenos Aires, Argentina. *Ann. Bot. Fennici* 28:59-79.
- Stampfli, A., & Zeiter, M. 1999. Plant species decline due to abandonment of meadows cannot easily be reversed by mowing. A case study from the southern Alps. *J.Veget.Sci.* 10: 151-164.
- Thompson, K., J.G. Hodgson & Tim C.G. Rich. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* 18:390-402. Copenhagen.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princenton, New Jersey, Usa.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92.
- Tilman, D. 1999. Diversity and production in European grasslands. *Science* 286: 1099-1100.
- Usher, M.B. 1988. Biological invasions of nature reserves: A search for generalisations. *Biol. Conserv.* 44: 119-135.
- Van der Putten, W., Mortimer, S. R., Hedlund, K., Van Dijk, C., Brown, V. K., Leps, J., Rodriguez-Barrueco, J., Roy, J., Diaz Len, T. A., Gormsen, D., Korthals, G. W., Lavorel, S.,

- Santa Regina, I., & Smilauer, P. 2000. Biodiversity experiments on abandoned arable land along climate transects. *Oecologia* 124:91-99
- Versfeld, D.B. & van Wilgen, B.W. 1986. Impact of woody aliens on ecosystem properties. En : The ecology and management of biological invasions in southern Africa, pp. 239-246. Oxford University Press, Cape town.
- Vitousek, P.M. and Walker, L.R. 1989. Biopological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecol. Monogr.* 59:247-265. En: Plant invasions. General aspects and special problems. Petr Pysek, Karel Prach, Marcel Rejmánek & Max Wade eds.
- Vitousek, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7-13.
- Webb, D.A. 1985. What are the criteria for presuming native estatus? *Watsonia* 15:231-236
- Wells, T.C.E. 1969. Botanical aspects of conservation management of chalk grassland. *Biological Conservation* 2:36-44.
- Williamson, M. 1993. Invaders, weeds and the risk from genetically manipulated organism. *Experientia* 49:219-224
- Wilson, E.O. 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press.
- Wiser, S. K., Allen, R. B., Clinton, P. W & Platt, K. H. 1998. Community structure and forest invasions by an exotic herb over 23 years. *Ecology* 79: 2071-2081.
- Witkowski, E.T.F. 1991. Effects of invasive allien acacias on nutrient cycling in the coastal lowlands of the cape fynbos. *J. Appl. Ecol.* 28:1-15.

- Woods, K. D. 1993. Effects of invasion by *Lonicera tatarica* L. on herbs and tree seedlings in four New England forests. *Am. Midl. Nat.* 130: 62-74.
- Woods, K.D. 1997. **Community** Response to Plant Invasion. En: *Assessment and Management of Plant Invasions*. Luken & Thieret eds.
- Young, J.A. & Evans, R.A. 1989. Seed production and germination dynamics in California annual grasslands. In: In Huenneke L.F., Mooney H.A. (eds) *Grassland Structure and function*. Kluwer, Boston, Massachusetts; pp 39-46.
- Zalba SM & Villamil, C.B 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4:55-72.
- Zeevalking, H.J. y Fresco, L.M.F. 1997. Rabbit grazing and species diversity in a dune area. *Vegetatio* 35:193-196.
- Zobel, M., Otsus M., Liira J., Moora M., & Möls, T. 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* (in press).

U.N.R.C.  
Biblioteca Central



62172

62172

