

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**RESISTENCIA BIÓTICA A LA INVASIÓN DE EXÓTICAS EN LAS
COMUNIDADES DE PASTIZALES EN URUGUAY**

por

Rossana Daniella BRESCIANO D'ANGELIS

**TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
*Doctora en Ciencias Agrarias***

**MONTEVIDEO
URUGUAY
Setiembre 2014**

Tesis aprobada por el tribunal integrado por el Dr. Pablo Speranza, la Dra. Susana Perelman, el Dr. Alejandro Brazeiro y el Dr. José Paruelo el 8 de setiembre de 2014.

Autora: Daniella Bresciano D'Angelis

Directora: Dra. Alice Altesor

Co-directora: Dra. Claudia Rodríguez

AGRADECIMIENTOS

A mis compañeros del Departamento de Sistemas Ambientales por su aliento y su apoyo. En especial a Beatriz Bellenda, Carolina Munka, Gabriela Cruz, Valentín Picasso, Pablo Modernel, Francisco Dieguez, Inés Gazzano. A Elizabeth Correa por su colaboración en el procesamiento de muestras, Alberto Paradedda por su asistencia en tareas de campo. A Felipe Lezama por su asistencia en la identificación de plantas. A Beatriz Costa, compañera y amiga de la vida, por sus aportes y apoyo constante. A Alejandra Borges y Juan Burgueño por su asesoramiento en los análisis estadísticos y su buena onda.

Amabelia del Pino por su tutoría en la pasantía que realicé en el Depto. de Suelos y Aguas de Facultad de Agronomía y Grisel Fernández por sus comentarios.

A la secretaría de Posgrado de Facultad de Agronomía, en especial a Elisabeth Carrega.

A la Comisión de Doctorado del Programa de Posgrado en Ciencias Agrarias de la Facultad de Agronomía.

A las directoras Alice Altesor y Claudia Rodríguez.

A los integrantes del Comité de Seguimiento, Mauricio Bonifacino y José Paruelo.

A los integrantes del Tribunal Pablo Speranza, Alejandro Brazeiro, Susana Perelman y José Paruelo.

A ANII por la financiación de mi posgrado, y CSIC por el apoyo en Congresos.

A mi familia, y muy especialmente a Valentina, Juan Manuel y Claudio, por su infinita paciencia y por permitirme quitarles horas de atención para dedicarme a este trabajo, sin ellos no lo hubiera logrado.

Todo lo aprendido supera ampliamente lo académico, comprende diferentes ámbitos, y por eso ha constituido una experiencia de vida que me ha fortalecido en lo personal y en lo profesional.

“La mayor sabiduría que existe es conocerse a uno mismo” (Galileo Galilei)

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN	VII
SUMMARY.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA.....	1
1.2. SISTEMA DE ESTUDIO	3
1.3. HIPÓTESIS.....	5
1.4. OBJETIVOS	6
1.5. ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	7
2. <u>MARCO TEÓRICO</u>	9
2.1. INVASION: CONDICIONES Y ETAPAS DEL PROCESO.....	10
2.2. INVASIBILIDAD	13
2.2.1. <u>Hipótesis sobre la invasibilidad</u>	13
2.2.1.1Hipótesis de la diversidad-invasibilidad.....	13
2.2.1.2Hipótesis del mayor potencial reproductivo o de presión de propágulos.....	15
2.2.1.3Hipótesis de las perturbaciones	15
2.2.1.4Hipótesis de las fluctuaciones de recursos disponibles ..	16
2.2.1.5Hipótesis de la ausencia de depredadores o enemigos naturales.	17
2.3. DIVERSIDAD E INVASIBILIDAD A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES.....	17
2.4 ANTECEDENTES DE ESTUDIOS DE INVASIBILIDAD EN PASTIZALES	22
2.4.1. <u>Estudios a gran escala</u>	22

2.4.2. <u>Estudios a pequeña escala</u>	23
3. <u>PATRONES DE INVASIÓN DE LOS PASTIZALES DE URUGUAY A ESCALA REGIONAL</u>	25
3.1. RESUMEN.....	26
3.2. ABSTRACT	27
3.3. INTRODUCCIÓN	28
3.4. MÉTODOS	32
3.4.1. <u>Sitio de estudio</u>	32
3.4.2. <u>Análisis de datos</u>	34
3.5. RESULTADOS.	36
3.6. DISCUSIÓN.	45
3.7. AGRADECIMIENTOS.....	50
3.8. BIBLIOGRAFÍA	50
4. <u>THE GROWTH FORM OF DOMINANT GRASSES REGULATES THE INVASIBILITY OF URUGUAYAN GRASSLAND</u>	55
4.1. ABSTRACT.	56
4.2. INTRODUCTION.	57
4.3. METHODS.	59
4.3.1. <u>Data analysis</u>	62
4.4. RESULTS.....	63
4.5. DISCUSSION.	72
4.6. ACKNOWLEDGMENTS	75
4.7. LITERATURE CITED.....	75
5. <u>DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</u>	81
5.1 RELACIÓN ENTRE ESPECIES NATIVAS Y EXÓTICAS A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES.....	82
5.1.1 <u>Riqueza y abundancia de las comunidades e invasiones</u>	82
5.1.2 <u>Tipos funcionales nativos e invasión</u>	85
5.1.3 <u>Similitudes entre tipos funcionales nativos y exóticos</u>	86

5.1.4 <u>El rol de las hierbas nativas en la invasibilidad</u>	87
5.1.5 <u>Principales características de las especies exóticas</u>	87
5.2 <u>¿PARADOJA DE SIGNO CONTRARIO?</u>	89
5.3 <u>CONCLUSIONES E IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN</u>	91
6. <u>BIBLIOGRAFÍA GENERAL</u>	94
7. <u>ANEXOS</u>	111

RESUMEN

Las especies exóticas invasoras afectan los ecosistemas naturales, generando cambios en su composición, estructura y funcionamiento. En Uruguay, los pastizales naturales, tradicionalmente bajo uso pastoril, actualmente están sometidos a una creciente presión agrícola, lo cual constituye una importante fuente de propágulos de especies exóticas. El objetivo del trabajo fue analizar los patrones de invasión en pastizales de Uruguay a escala regional y explorar mecanismos de resistencia biótica a pequeña escala. A escala regional, se analizaron 313 censos de vegetación correspondientes a las cuatro regiones geomorfológicas con mayor cobertura de pastizal natural. A pequeña escala, en un experimento de mesocosmos, se evaluó el efecto de la riqueza de especies y del hábito de crecimiento de las gramíneas C4 sobre el éxito de invasión de cuatro especies exóticas sembradas. El porcentaje de especies exóticas correspondió al 7% de la riqueza total del área muestreada, con una cobertura promedio del 4.7%. Se detectó una relación negativa entre la riqueza de nativas y exóticas en la región Centro Sur y entre la riqueza de nativas y la cobertura de exóticas en Centro Sur y Cuenca Sedimentaria. La riqueza de las gramíneas C4 en la mayoría de las regiones está asociada negativamente con la riqueza y cobertura de exóticas. Además, la riqueza acumulada de exóticas se relacionó positivamente con la superficie bajo uso agrícola y el porcentaje de cobertura vegetal a escala regional. A escala de parche los resultados permiten proponer que las gramíneas C4 erectas tuvieron un efecto inhibitorio en el establecimiento de plántulas exóticas, debido probablemente a la competencia por luz. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, la riqueza de especies residentes no se relacionó con el éxito de invasión. Aunque la presión de propágulos y la productividad en las regiones favorecerían a las exóticas, el proceso de invasión en los pastizales naturales de Uruguay estaría, en gran medida, regulado por la composición funcional de la vegetación nativa, en particular por gramíneas C4 perennes, el grupo con mayor cobertura en estas comunidades. Esto podría explicar la baja incidencia de especies exóticas en estas comunidades.

Palabras clave: diversidad, escala espacial, gramíneas C4, tipos funcionales.

SUMMARY

Biological invasions by non-native species affect natural ecosystems, causing changes in its composition, structure and functioning. In Uruguay, natural grasslands are mostly under grazing regime, but the increasing pressure from agricultural activity constitutes an important source of propagules of alien species. The general objective of this study was to analyze the patterns of invasion in natural grasslands of Uruguay at a regional scale and to explore mechanisms of biotic resistance at a small scale. At regional scale, 313 vegetation census from the four geomorphological regions with the greatest cover of natural grasslands were analyzed. At small-scale it was evaluated whether community species richness and growth form of the C4 grasses affect invasion success in a mesocosm experiment where patches of natural grasslands were seeded with four exotic species. At regional scale, exotic species constitute the 7% of the total richness and cover 4.7% of natural grasslands of Uruguay. The relationship between native and exotic richness was negative for Centro Sur region while the effect of native species richness on exotic plant cover was negative for Centro Sur and Cuenca Sedimentaria regions. In most analyses, the functional type C4 grasses was negatively associated with the exotic richness and cover. It was also observed that the availability of propagules and productivity were positively related to invasion. The results at the small-scale experiment showed that C4 grasses with erect growth form had an inhibitory effect on seedling establishment of exotics, probably due to competition for light. However, contrary to expected, species richness was not associated to invasion success. Overall results suggest that propagule pressure and productivity may contribute to the arrival and establishment of exotics at larger scales, but their success would be largely controlled by C4 perennial grasses, which constitutes the plant functional type with the highest cover in the Uruguayan grasslands. This may explain the low incidence of invasive species in these communities.

Keywords: C4 grasses, diversity, invasibility, spatial scale.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA

Los pastizales en Uruguay constituyen en la actualidad el 59% de la superficie (MVOTMA-FAO 2013). Representan la matriz ambiental sobre la cual se desarrollan las principales actividades productivas del país, lo que incluye directa o indirectamente a toda la población. Asimismo, la conservación de ese ecosistema resulta de suma importancia debido a los servicios ecosistémicos que provee, como consecuencia de su estructura, biodiversidad y funcionamiento. Estos servicios comprenden el mantenimiento de la diversidad biológica, control de la erosión, regulación del clima, producción de forraje, formación del suelo, reciclaje de nutrientes, entre otros. Entre los servicios de provisión cabe mencionar la producción de alimentos, -carne, leche- lana y cuero (Paruelo et al. 2006, Evaluación Ecosistémica del Milenio 2005).

Resulta incuestionable el proceso de *agriculturización* de la tierra con la consecuencia directa de cambios en la cobertura vegetal natural, que está ocurriendo en Uruguay y Argentina (Blum et al. 2008, Arbeletche y Carballo 2007, Paruelo et al. 2006). En Uruguay, la superficie ocupada por la forestación se ha multiplicado por 22 entre 1988 y 2010 (Sancho 2011), y los cultivos extensivos, en particular la soja, por 60 en 9 años (Clasadonte et al. 2009), mientras que en Argentina los cultivos anuales aumentaron un 10% de ocupación del suelo, entre los años 1988 y 2002 (Paruelo et al. 2006).

Las especies exóticas invasoras han sido detectadas e identificadas con diferente grado de preocupación en los pastizales de Uruguay, en especial cuando afectan la productividad de los pastizales. Por ejemplo *Senecio madagascariensis* Poir. (Asteraceae) ha sido registrada como una amenaza desde fines de la década del '90 por productores en el depto. de Soriano (Villalba y Fernández 2005).

El incremento de áreas sembradas con leguminosas exóticas en la región basáltica (Lezama 2005), determina una fuente de propágulos que aumentaría la probabilidad de invasión. La gramínea *Cynodon dactylon*, considerada entre las

cinco especies invasoras más importantes a nivel mundial (Holm et al. 1991) ha sido detectada en suelos con rastrojos y praderas convencionales en gran parte de los áreas agrícolas del país (Bautés y Zarza 1974). Asimismo se registra en sitios con sobrepastoreo y signos de degradación de las propiedades físicas del suelo, en particular en suelos superficiales (Panario 1994, Millot et al. 1987). Además, la creciente presencia de especies, como *Eragrostis plana* Nees (Capim anóni), en áreas marginales al norte del país, ya ha generado alerta sobre el riesgo de invasión, si bien aún no ha ocupado grandes extensiones (Pereira 2008, INIA 2007).

La presencia de estas especies, en algunos casos introducidas en forma voluntaria y en otros en forma accidental o natural, debe ser estudiada para evitar su propagación, como ha ocurrido en las Pampas argentinas.

Comprender las interacciones entre las especies invasoras y residentes así como identificar aquellos grupos funcionales nativos que promueven la resistencia a la invasión es esencial para el manejo y restauración de la vegetación nativa (Perelman et al. 2007, Corbin y D'Antonio 2004). Si bien es posible inferir la existencia de patrones generales en el proceso de invasión, es necesario profundizar en las causas que determinan estos procesos, considerando las condiciones ambientales locales. Conocer y comprender las causas del éxito en la colonización de especies exóticas es esencial para identificar las adecuadas estrategias de manejo de los ecosistemas (Blumenthal 2006, Vitousek et al. 1996).

La revalorización de las especies nativas como aquellas que "garantizan" la resistencia a la invasión, junto a otros servicios ecosistémicos que brindan las comunidades, permitirán abordar de manera integral la conservación de los pastizales, y mediante la difusión de la información obtenida aportar a los productores y técnicos para el manejo sustentable de los sistemas productivos.

Con esta tesis se espera aportar al conocimiento de las características de las comunidades de pastizales naturales en relación a la invasión. Al estudiar la invasión a escala regional y de parche, se pondrá a prueba como plantea Fridley et al. (2007)

"la paradoja de la invasión", referida a la relación entre riqueza de especies nativas y exóticas cuyo resultado parece depender de la escala de análisis.

1.2 SISTEMA DE ESTUDIO

La región de los pastizales templados subhúmedos del Río del Plata se ubica entre los 28° y 38° de latitud sur de América del Sur, cubriendo 700.000km². Abarca el centro-este de Argentina, todo el Uruguay y el sur de Brasil formando un arco alrededor del Río de la Plata (Soriano 1992).

Los pastizales naturales en Uruguay se distinguen en los Campos del norte y del sur, de acuerdo con los factores geomorfológicos, edáficos, de drenaje y la vegetación (Soriano 1992). Por otra parte se identifican cuatro regiones geomorfológicas: Cuesta Basáltica, Región Centro-Sur, Sierras del Este y Cuenca Sedimentaria del Noreste, caracterizada cada una por unidades de vegetación y ensamblajes de especies asociadas a diferentes posiciones macrotopográficas y con fisonomías distintivas (Lezama et al. 2011, Panario 1988). Los pastizales están compuestos por 253 especies de la familia Poaceae (Cayssials 2010), constituyendo una matriz de especies de gramíneas perennes, la mayoría con metabolismo fotosintético C₄, acompañadas de herbáceas y graminoides.

En Uruguay, numerosos estudios han demostrado los efectos de la actividad ganadera sobre la estructura y funcionamiento del tapiz vegetal, mediante análisis comparativos entre pastoreo y exclusión (Haretche y Rodríguez 2006, Altesor et al. 2006, 2005ab, 1998, Rodríguez et al. 2003). Bajo condiciones de pastoreo, el hábito de crecimiento postrado o la baja estatura de la cubierta vegetal constituye un mecanismo eficiente para evadir la herbivoría, de esta forma la mayor proporción de la biomasa vegetal se concentra al ras del suelo. Las especies que conforman este tapiz corresponden a gramíneas C₄ y a hierbas arrosetadas (Rodríguez y Cayssials 2011, Altesor et al. 2006, Rodríguez et al. 2003).

Asimismo, se han realizado estudios que describen la heterogeneidad estructural y funcional de los pastizales del país (Baeza et al. 2011, Lezama et al.

2011). Sin embargo, no se han realizado investigaciones que permitan evaluar cuáles son los atributos que determinan la resistencia a la invasión de especies exóticas, ni las causas que determinan la menor riqueza de invasoras en los Campos de Uruguay en comparación con las Pampas de Argentina.

En relación con el ecosistema elegido, el de pastizales provee las condiciones experimentales ideales para poner a prueba los modelos a los que respondería la invasión, por el tamaño de los organismos y por la duración de su ciclo de vida.

En este trabajo el objetivo general fue analizar los patrones de invasión en pastizales naturales a dos escalas espaciales: regional y de parche. A escala regional se describieron los patrones que caracterizan la relación entre riqueza y cobertura de especies de las comunidades nativas residentes y de las especies exóticas en las cuatro regiones geomorfológicas con mayor cobertura de pastizal natural en Uruguay. A escala de parche, se realizó un experimento en mesocosmos con el objetivo de evaluar el efecto de la riqueza de especies y de diferentes hábitos de crecimiento de las gramíneas C4 sobre la invasión por especies exóticas.

Los estudios a escala regional se llevaron a cabo a partir de la información obtenida por censos fitosociológicos realizados por el grupo de Ecología de Pastizales del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales de la Facultad de Ciencias entre 2001 y 2009. Comprendieron cuatro regiones geomorfológicas del país con alta proporción de pastizales naturales con uso pastoril: Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria, Centro Sur y Sierras del Este. La base de datos analizados fue generada por el mismo equipo de investigadores, aplicando un único método de muestreo en todos los sitios. De este modo disminuyen las diferencias producto de la subjetividad del observador y los resultados obtenidos son comparables entre regiones, lo que permite hacer inferencias más sólidas sobre los patrones de invasibilidad a estas escalas.

El estudio experimental se realizó a partir de muestras de parches de pastizales sometidos a diferente intensidad de pastoreo, provenientes de la localidad de Ecilda Paullier, Departamento de San José (región Centro Sur), obtenidas en agosto de

2008. Las mismas fueron posteriormente instaladas en el predio de la Facultad de Agronomía, Universidad de la República, en Montevideo y sembradas artificialmente con cuatro especies de exóticas.

1.3 HIPOTESIS

Para abordar los objetivos planteados, se postularon una serie de hipótesis, detalladas a continuación.

1. A escalas espaciales amplias sería esperable encontrar una relación positiva entre la riqueza de nativas y la riqueza y cobertura de exóticas, debido a que a esa resolución espacial las interacciones bióticas pierden importancia en relación a otros factores extrínsecos (e.g. heterogeneidad ambiental, presión de propágulos), que afectan a las especies con el mismo signo.

2. A escalas espaciales pequeñas, los individuos interactúan directamente entre sí y por lo tanto es esperable detectar los efectos de la competencia, en consecuencia se espera encontrar una relación negativa entre la riqueza y abundancia de especies nativas y exóticas.

3. Las especies C4 son las residentes más inhibidoras del establecimiento de especies invasoras debido a su eficiencia en el consumo de recursos. En este sentido, las comunidades que presenten mayor riqueza y cobertura-biomasa de gramíneas C4 nativas tendrán mayor resistencia biótica a la invasión.

4. Los tipos funcionales residentes de la comunidad nativa de pastizales tienen un efecto negativo sobre el establecimiento de las especies exóticas del mismo tipo funcional (hipótesis de *similitud límite*, Catford et al 2009, Emery 2007).

5. Las comunidades dominadas por gramíneas C4 acompañadas de hierbas serán más resistentes a la invasión al generar mayor interferencia por el uso del espacio, debido a que las hierbas ocupan los espacios intersticiales no cubiertos por las gramíneas.

6. La productividad, presión de propágulos y heterogeneidad ambiental afectan el éxito de la invasión, debido a que a escalas espaciales amplias el aumento de estos factores promueve la riqueza de especies exóticas.

1.4 OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo fue analizar los patrones de invasión de especies vegetales en pastizales naturales a diferentes escalas espaciales, regional y parche.

Los objetivos específicos planteados para abordar en mi tesis fueron:

A escala regional:

1. Describir la composición y abundancia de la flora exótica en pastizales naturales uruguayos sometidos a pastoreo en cuatro regiones geomorfológicas del país.

2. Analizar la relación entre la riqueza de especies nativas y la riqueza y cobertura de especies exóticas.

3. Analizar la relación entre la riqueza de especies nativas y la riqueza y cobertura de exóticas por tipo funcional.

4. Explorar el efecto de factores extrínsecos como la heterogeneidad espacial, la presión de propágulos y la productividad sobre la invasión.

A escala de parche:

5. Analizar la relación entre riqueza y biomasa de especies nativas y el establecimiento de especies exóticas.

6. Comparar la resistencia biótica a la invasión de gramíneas C4 con distintos hábitos de crecimiento (postrado y erecto).

7. Evaluar el papel de las hierbas en la resistencia biótica a la invasión de los pastizales pastoreados.

8. Evaluar las diferencias en la capacidad invasora de distintos tipos funcionales de especies exóticas.

Los objetivos 1 a 4 correspondientes al estudio a escala regional, son analizados en el Capítulo 3 de la tesis. En el caso de los objetivos 5 a 7 se desarrollan en el Capítulo 4, mientras que el objetivo 8 se analiza en ambos capítulos. En relación con las hipótesis, en el Capítulo 3 se evaluaron las hipótesis 1, 3, 4 y 6, mientras que en el Capítulo 4 fueron evaluadas las hipótesis 2, 4 y 5.

1.5 ORGANIZACION DE LA TESIS

Esta tesis comprende dos capítulos presentados con formato de artículo, correspondientes a datos originales aportados por un estudio de carácter descriptivo (Capítulo 3) y uno experimental (mesocosmos) (Capítulo 4).

El Capítulo 3 comprende el estudio a escala regional de los patrones que caracterizan la relación entre riqueza y abundancia en las comunidades nativas de pastizales y especies exóticas presentes en cuatro regiones geomorfológicas de Uruguay. Para esto se analizaron datos provenientes de 313 censos, totalizando un área de 13925 m² de los cuatro inventarios fitosociológicos (Lezama et al. 2011).

En el Capítulo 4 se evaluó, a través de un experimento a pequeña escala, el efecto de la riqueza, de tipos funcionales dominantes y abundancia de especies nativas residentes en la resistencia biótica a la invasión de especies exóticas en pastizales naturales. El experimento se basó en ensamblajes naturales, provenientes de pastizales sometidos a diferentes intensidades de pastoreo que representaron comunidades dominadas por gramíneas C4 erectas, C4 postradas solas y acompañadas de hierbas, en co-dominancia. La manipulación de este experimento consistió en la remoción manual de hierbas en el caso de las gramíneas postradas, el mantenimiento del hábito de crecimiento mediante cortes periódicos de las mismas y la siembra de cuatro especies exóticas en los tres tipos de comunidades puestas a prueba.

En el Capítulo 5 se presenta la discusión general de la tesis, a través de una síntesis de los resultados más importantes de ambos capítulos, en el marco

conceptual de la teoría ecológica de las invasiones. Además se plantean las perspectivas del desarrollo y aplicación de este tipo de estudio.

2. MARCO TEÓRICO

Las invasiones biológicas son consideradas un componente del cambio global y se relacionan con el cambio en el uso del suelo y el cambio climático, constituyendo una amenaza para la integridad ecosistémica (Vilà et al. 2008, Dukes y Mooney 1999, Vitousek et al. 1996). La invasión de las especies exóticas en forma voluntaria, accidental o natural constituye una de las principales causas de pérdida de la biodiversidad. Este proceso, es un fenómeno de carácter global que consiste en la expansión del rango de distribución de una especie, subespecie o taxón exótico mediado por el establecimiento de nuevas poblaciones viables fuera de su área de distribución natural pasada o presente. Incluye cualquier parte (semilla o propágulo) que pueda sobrevivir y reproducirse. Si bien estrictamente es un fenómeno de carácter natural, su tasa de ocurrencia se ha incrementado exponencialmente en el curso de la historia humana (Davis y Thompson 2000, Mack et al. 2000).

La introducción de especies con fines utilitarios tuvo sus orígenes muy tempranamente en la historia de la humanidad. En particular, el intercambio entre América y el Viejo Mundo se inicia con Cristóbal Colón que llevó desde América cerca de veinte plantas (como maíz, mandioca, papas, tomates, calabazas), y se continuó con las exploraciones realizadas por naturalistas para obtener plantas medicinales o de carácter ornamental (Lévêque 2000). Pero la introducción de plantas ha sido, fundamentalmente, unidireccional hacia América. Huston (1994) identifica la dominancia de las especies vegetales euroasiáticas provenientes de diferentes taxa como un patrón biogeográfico robusto. Las plantas consideradas “malas hierbas”, eran de origen euroasiático y fueron traídas a las Indias occidentales y México desde el siglo XV y XVI (acompañando al ser humano). Hacia el siglo XVII los amerindios de Nueva Inglaterra identifican al “llantén” (*Plantago sp.*) en sus territorios, al que denominan “pie de inglés”, porque creían que crecía por donde “habían pisado los ingleses y no lo conocían antes de su llegada a este país” (Berkeley y Berkeley 1965, citado por Crosby 1988). En el Río de la Plata, si bien se asume que la introducción de especies vegetales debió iniciarse durante el siglo XVI

con la introducción de los animales domésticos, los registros se inician con la llegada de Charles Darwin en el siglo XIX. En Argentina, Chile y Uruguay el “cardo de Castilla” se había propagado de tal manera que Darwin escribió “*Dudo, que se haya registrado un caso de invasión a tan gran escala de una planta sobre las autóctonas*” (Crosby 1988). La mayor parte de los sucesos de invasión están asociados fundamentalmente con la actividad agrícola (Huston 1994).

2.1 INVASIÓN: CONDICIONES Y ETAPAS DEL PROCESO

El proceso de invasión es consecuencia de tres factores: el número de propágulos que ingresan al ambiente, las características de las nuevas especies y la invasibilidad, entendida como la susceptibilidad del ambiente a la invasión (Lonsdale 1999). Las posibles barreras a este proceso dependen de factores bióticos (diversidad, competencia, mutualismos, enemigos naturales, entre otros) y abióticos (como fertilidad del suelo, perturbaciones, fluctuaciones climáticas). Estas barreras determinan la resistencia de la comunidad a la invasión (Shea y Chesson 2002).

Una vez superada las barreras geográficas para acceder a nuevos hábitats, pueden darse tres situaciones: que la especie exótica no sobreviva, que logre establecerse y persistir localmente y que se convierta en invasora (Ziller y Zalba 2007).

En particular, al considerar a las especies vegetales invasoras, éstas pueden presentar determinadas características que les confieren “ventajas” en relación a otras (Daneshgar y Jose 2009). Las plántulas invasoras se establecen y sobreviven más frente a eventos estocásticos y en la fase adulta, aumentan la capacidad de ocupar espacio y usar los recursos disponibles. Asimismo, el rápido crecimiento es el resultado de la elevada tasa fotosintética, que consiste en la capacidad de fijar y disponer de carbono y aumentar su superficie foliar específica, en comparación con las especies nativas residentes (Godoy et al. 2008). En relación con sus características reproductivas, suelen tener elevados niveles de autopolinización, lo cual asegura la descendencia y viabilidad de la población aunque ésta sea reducida, y aún en ausencia de polinizadores (Cronk y Fuller 1995). Otra característica es que, en

algunos casos, el período de floración de las plantas exóticas es más largo que el de las nativas, lo cual aumenta su éxito reproductivo (Godoy et al. 2008). Asimismo, la eficiencia de la dispersión de las semillas es fundamental para determinar la velocidad de propagación y conocer la distancia de propagación media y máxima; esto permite establecer la expansión de la población (Godoy et al. 2008, Cronk y Fuller 1995). Las semillas pueden poseer adaptaciones para una dispersión a larga y corta distancia, y los agentes dispersores pueden ser animales, principalmente mamíferos y aves, y el viento. En el caso de la dispersión a larga distancia, este mecanismo puede posibilitar el establecimiento de plántulas en nuevos sitios o focos de invasión. Además, las semillas son, en general longevas y poseen dispersión retardada, por ejemplo luego de eventos de fuego, como es el caso del género *Pinus* (Richardson 1998, Cronk y Fuller 1995).

Finalmente las características de estas especies son las mismas que las que se procuran para actividades agropecuarias: fácil reproducción, crecimiento rápido, vigor competitivo, flexibilidad para adaptarse a diversos ambientes, período juvenil corto, producción de descendencia abundante, a menudo conformando bancos de semillas muy abundantes (Richardson 1998, Cronk y Fuller 1995). Estas son algunas de las razones por las cuales debe tenerse especial cuidado con el manejo de algunas de las especies cultivadas que pueden ser potencialmente invasoras (Ziller y Zalba 2007, Mack et al. 2000), como es el caso de especies utilizadas para incrementar la productividad de los sistemas pastoriles.

El proceso de invasión de las especies exóticas consta básicamente de las etapas detalladas a continuación:

-Introducción: el ingreso puede ser de manera accidental, por ejemplo mediante el comercio internacional, o deliberado, como es el caso de las plantas que se usan como ornamentales, para la actividad agrícola y la forestación. De este modo las especies se trasladan distancias superiores a las que alcanzarían por dispersión natural (Davis 2009, Pysek et al. 2002). Uno de los problemas asociados a la introducción de especies exóticas no intencional es el desconocimiento del momento

en que ocurre, por lo tanto pueden haber estado mucho tiempo en un sitio sin ser detectadas (Davis 2009).

-Colonización: etapa en la que los factores abióticos, tales como temperatura, humedad, pueden operar como filtro para determinar cuáles son los propágulos que sobreviven en el nuevo hábitat y afectar la tasa de crecimiento (Theoharides y Duker 2007).

Establecimiento: consiste en la persistencia de la población en el nuevo ambiente, donde accede a los recursos necesarios para su mantenimiento, crecimiento y reproducción, constituyendo poblaciones autoregenerativas (Davis 2009, Ziller y Zalba 2007). Durante esta fase los filtros bióticos pueden limitar el tamaño poblacional de las especies invasoras, actuando como barrera para la invasión. Es por este motivo que los filtros bióticos no previenen necesariamente la germinación de semillas o la dispersión de especies invasoras, pero pueden afectar su sobrevivencia, crecimiento y reproducción (Theoharides y Duker 2007). La especie vegetal exótica puede ser facilitada en su establecimiento por medio de un agente dispersor o polinizador, o por la generación de una perturbación que altere las condiciones ambientales. Según Richardson et al. (2000) muchos ecosistemas son más susceptibles a la invasión por especies introducidas porque contienen un importante número de potenciales mutualistas (frugívoros, polinizadores generalistas u hongos micorrízicos con amplio rango de hospederos), que facilitan el proceso de invasión.

-Expansión: consiste en el aumento del tamaño poblacional, que permite el auto-sostenimiento de la misma. Si la población es pequeña está expuesta a fenómenos estocásticos que pueden llevarla a su extinción local. La expansión depende de factores como el número de propágulos disponibles para la dispersión, las características de la comunidad en la cual se produce la expansión, la disponibilidad de sitios y de nutrientes, así como la interacción con animales y plantas residentes (Williams et al. 2010, Mack 2003, Cronk y Fuller 1995). Para

lograr la expansión, la población puede utilizar los mismos vectores que permitieron su introducción u otros (Davis 2009, Cronk y Fuller 1995).

2.2 INVASIBILIDAD

La invasibilidad describe la susceptibilidad del ambiente a la colonización y establecimiento de nuevas especies; configura una propiedad emergente de ese ambiente particular (Davis et al. 2000, Lonsdale 1999). Depende de la interacción entre la especie introducida con las especies residentes (facilitadoras o inhibidoras) y de las condiciones ambientales (Vilà et al. 2008), por lo que constituye una condición o propiedad variable en el tiempo y en el espacio (Davis 2009).

2.2.1 Hipótesis sobre la invasibilidad

Se han generado numerosas hipótesis que intentan explicar situaciones ecológicas particulares, que posibilitan el pronóstico de la invasión para algunos casos, varias de las cuales resultan complementarias para explicar el proceso de invasión (Cronk y Fuller 1995). Las hipótesis ponen en juego mecanismos que están determinando el proceso de invasión, los cuales están estrechamente vinculados y pueden actuar de manera conjunta, generando mayor complejidad para su interpretación (Fridley et al. 2007).

2.2.1.1 Hipótesis de la diversidad–invasibilidad

Charles Elton en el libro *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (1958), con base en la hipótesis de “Diversidad-Estabilidad” de MacArthur (1955), establece que la resistencia de la comunidad a la invasión aumenta con la complejidad de la misma, en proporción al número de especies que la componen y el grado de conectividad entre ellas. La comunidad será más estable en la medida que contenga el conjunto de competidores, depredadores, parásitos y patógenos, que constituyen la *resistencia biótica*. Las interacciones de estos componentes bióticos inhibirían a la mayoría de los invasores (Mack et al. 2000, Cronk y Fuller 1995, Simberloff 1995). Esto implica que a mayor riqueza de especies nativas menor

riqueza de especies exóticas (Stohlgren et al. 2003, 1999, Shea y Chesson 2002, Cronk y Fuller 1995). En ambientes con comunidades ricas en especies, disminuiría la disponibilidad de nichos y determinaría escasos recursos para las especies que arriban. Por el contrario, en comunidades con menor riqueza, algunas funciones de los ecosistemas pueden no estar desempeñadas por ninguna especie, debido a constricciones filogenéticas o biogeográficas. En estos casos, el éxito en el establecimiento de una especie exótica aumentaría en ausencia de especies residentes capaces de competir, y de esta forma poder acceder a recursos no usados por las especies nativas (Hierro et al. 2005). Actualmente, la hipótesis de diversidad - invasibilidad se ha reformulado para plantear que la diversidad incluye otros aspectos más allá del número de especies, como es la diversidad funcional (Perelman et al. 2007, Fargione et al. 2003, Symstad 2000). Además factores extrínsecos, como las perturbaciones, pueden afectar a las comunidades y su riqueza. Pero, en la medida que las especies residentes sean capaces de controlar los recursos disponibles y mantengan una baja oportunidad de nichos para otras especies, la relación entre riqueza nativa y exótica seguirá siendo negativa (Fridley et al. 2007, Shea y Chesson 2002). En otras palabras, si los efectos de las interacciones bióticas son más potentes que los factores abióticos, la resistencia biótica superará el control ambiental (Fridley et al. 2007).

Sumado a las interacciones bióticas que afectan negativamente a las especies invasoras, recientemente se ha considerado con mayor atención la existencia de mecanismos de facilitación entre organismos de las comunidades nativas, que pueden incrementar la resistencia a la invasión (Bruno et al. 2003). Las comunidades con más especies tienen mayor probabilidad de contener especies clave facilitadoras que aumenten la resistencia biótica mediante aumento de producción de biomasa, ocupación del espacio, entre otros procesos (Mulder et al. 2001, citado por Bruno et al. 2003). Sin embargo, también la facilitación puede ocurrir cuando especies nativas mejoran las condiciones para las especies exóticas que llegan a un área nueva, en particular en ambientes restrictivos (Badano et al. 2007, Bruno et al. 2005, Bruno et

al 2003, Bertness y Callaway 1994). Una tercera “forma” de facilitación podría estar dada por la interacción entre las plantas exóticas, lo que determinaría una “crisis de invasión” (*invasional meltdown*), en la cual las especies exóticas invasoras se favorecen mutuamente (Jordan et al. 2008, Simberloff y Van Holle 1999).

2.2.1.2 Hipótesis del mayor potencial reproductivo o de presión de propágulos

La presión de propágulos se compone del número de individuos introducidos o liberados y de la frecuencia o número de repeticiones del evento de introducción en el tiempo, en una región en la cual no son nativos (Pino et al. 2008, Lockwood et al. 2005, Mack et al. 2000). La presión de propágulos puede ser un buen predictor del éxito o fracaso del establecimiento de una especie invasora y su importancia puede variar según las condiciones locales (Lockwood et al. 2005). Por ejemplo, puede ser necesaria poca presión de propágulos para colonizar sitios con condiciones ambientales benignas donde un disturbio eliminó los competidores nativos. Por otra parte, en sitios donde la competencia es intensa o las condiciones ambientales son extremas, es necesaria una mayor presión de propágulos para el éxito de la invasión (Theoharides y Dukes 2007). La entrada de propágulos a un sitio puede ser intencional o no. Por ejemplo, Lonsdale (1999) postuló que el número de plantas introducidas establecidas en reservas naturales fue positivamente correlacionado con el número de visitantes, lo cual implicaría la mediación de la actividad antrópica en este proceso.

2.2.1.3 Hipótesis de las perturbaciones

Un patrón asociado a la hipótesis diversidad- estabilidad es que la invasibilidad aumenta con las perturbaciones, tanto naturales como de origen antrópico, ya que éstas pueden afectar negativamente a las especies residentes, quedando recursos disponibles para otras. Las perturbaciones son todos aquellos eventos que modifican los patrones espaciales y temporales de recursos, la estructura y procesos tanto en las comunidades como a nivel ecosistémico o de paisaje (Moles et al. 2012, Mooney et al. 1995). Contribuyen a generar una heterogeneidad ambiental espacial y temporal,

creando en algunos casos un mosaico de parches de diferentes edades o estados sucesionales o micrositios (Smith y Knapp 1999, Pickett y White 1985). Los cambios en el uso del suelo y también eventos como incendios, entre otros, pueden generar recursos disponibles (nutrientes, espacio) para especies con gran capacidad de establecimiento. En particular para las plantas, pequeños pulsos de recursos, como puede ser el aumento de nitrógeno en el suelo, pueden desencadenar el crecimiento de una población exótica (Vilà et al. 2008, Thompson et al. 2001, Mack et al. 2000). La invasibilidad puede aumentar debido a los impactos sinérgicos de diferentes tipos de perturbaciones, particularmente cuando se combinan perturbaciones con usos históricos del sitio. En una revisión que incluyó 200 sitios en el mundo, Moles et al. (2012) analizaron el rol de la perturbación en la invasión, llegando a la conclusión que el mejor predictor de invasión de un ambiente es el cambio en el régimen de perturbación (por ejemplo frecuencia de incendios naturales), más que la perturbación “*per se*”.

2.2.1.4 Hipótesis de las fluctuaciones de recursos disponibles

Estrechamente vinculada a la anterior, esta hipótesis refiere a que la invasibilidad de un ambiente puede aumentar posteriormente a la ocurrencia de una perturbación ya que se generan cambios en el uso de los recursos por parte de la comunidad residente (Davis et al. 2000). A partir de esta teoría se desarrollan algunas predicciones posibles de poner a prueba: los ambientes pueden ser más susceptibles a invasión durante el período inmediatamente posterior a un incremento o reducción de un recurso limitante; la invasibilidad puede aumentar luego de una enfermedad o plaga que libera recursos no usados o capturados por la vegetación residente afectada (Davis et al. 2000).

2.2.1.5 Hipótesis de la ausencia de depredadores o enemigos naturales (Escape de Enemigos Naturales, EEN)

El éxito de algunas invasoras se debe a que en los ecosistemas que invaden no existen controladores biológicos, en particular especialistas, como depredadores, parásitos o enfermedades capaces de impedir su expansión. Las especies exóticas tendrán una ventaja sobre las nativas al no estar sometidas a la presión de consumo y por lo tanto ser más competitivas (Hierro et al. 2005). Por otro lado, la baja riqueza de especies residentes nativas o la disminución de la misma causada por las perturbaciones reducen la probabilidad de que una especie invasora encuentre resistencia por parte de competidores, depredadores o enfermedades en estos ambientes (Cronk y Fuller 1995, Sallabanks y Courtney 1992). La hipótesis EEN se basa en tres condiciones: los enemigos naturales regulan las poblaciones en su rango de distribución natural; tienen mayor impacto sobre las especies nativas que sobre las exóticas y la reducción en la regulación por enemigos naturales confiere ventajas demográficas a las invasoras (Santamaría et al. 2008).

2.3 DIVERSIDAD E INVASIBILIDAD A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES

El estudio de la relación entre riqueza nativa e invasión ha sido abordado a diferentes escalas espaciales. La escala espacial pequeña es aquella en donde todos o la mayoría de los individuos tienen potencial interacción directa con otros, y donde la heterogeneidad espacial, relacionada con procesos ambientales y dispersión de los organismos, es minimizada (Fridley et al. 2007). La escala espacial amplia, incluye hábitats que están ocupados por muchos individuos de diferentes especies, la mayoría de los cuales no tienen interacción directa, con excepción de los vecinos. A esta escala espacial la heterogeneidad ambiental es el factor que determina que una especie no pueda estar presente en toda el área (Fridley et al. 2007).

Han surgido numerosas evidencias a partir de investigaciones basadas en observaciones y análisis teóricos que describen los patrones a escalas espaciales

amplias, de 1km² o más. La mayoría de éstos coinciden en identificar como patrón que a mayor diversidad de especies nativas residentes, mayor riqueza de especies exóticas (Perelman et al. 2007, Lonsdale 1999; Stohlgren et al. 1999; 2003). Cuando las condiciones ambientales son restrictivas o menos favorables para las especies, serían afectadas negativamente tanto especies nativas como exóticas. En condiciones no restrictivas de recursos (agua, luz, porcentaje de nitrógeno en el suelo, entre otros), todas las especies pueden desarrollarse plenamente (Stohlgren et al. 2001). Sin embargo, Fridley et al. (2007) plantean que existen excepciones a esta regla; en comunidades terrestres tropicales la riqueza exótica es muy baja, y probablemente la relación con las nativas sea negativa, aunque no se han propuesto los mecanismos que operarían para explicarla.

A nivel experimental, y en la mayoría de los casos, a escala pequeña (resolución de 10 m² o menos), la relación entre riqueza nativa y exótica es negativa, es decir que se comprobaría la resistencia biótica operando a esta escala (Levine et al. 2004, Dukes 2002, Hector et al. 2001; Lyons y Schwartz 2001, Symstad 2000, Knops et al. 1999). A nivel experimental pueden surgir más claramente los procesos que explicarían este fenómeno, ya que la manipulación es importante a nivel de la composición de la comunidad residente, de las especies exóticas agregadas, y el control de factores abióticos (Levine et al. 2002, Shea y Chesson 2002). A escalas pequeñas las condiciones ambientales pueden ser más homogéneas, lo cual es crítico cuando se comparan los resultados con la variación natural de la diversidad o a través de un gradiente. A esta escala, los mecanismos que explicarían la relación positiva entre diversidad y resistencia probablemente involucra el uso complementario de los recursos por parte de las especies de comunidades más diversas así como mayor capacidad competitiva frente a especies exóticas similares (Fargione y Tilman 2005, Levine et al. 2002, Hector et al. 2001). También en estas comunidades aumentarían las probabilidades de que existan especies capaces de utilizar eficientemente los recursos, incluso frente a condiciones ambientales adversas (Tilman y Dowing 1994).

Shea y Chesson (2002) plantean una posible explicación de esta controversia (i.e., relación positiva a gran escala y negativa a pequeña). Proponen que los patrones que se detectan en ambas escalas, responden a los factores subyacentes, como las perturbaciones, la presión de propágulos y los recursos disponibles que covarían junto a la diversidad. Como en una estructura anidada, lo que se constata a escalas espaciales pequeñas refleja la relación negativa de la riqueza nativa y exótica para cada sitio. Dentro de cada grupo, un mayor número de especies nativas generaría menos oportunidades de recursos disponibles para las especies invasoras, determinando la relación negativa especies nativas y especies exóticas. Si los factores extrínsecos favorecen la riqueza de especies nativas también aumentan la oportunidad de nichos para las invasoras. Esto determinaría una relación positiva global entre especies exóticas y nativas cuando los datos se combinan en una escala espacial amplia (Figura 1). Sin embargo, debería hacerse una especial consideración a que las condiciones locales pueden ser muy diferentes, lo que implica que la validez del modelo dependerá de la fiabilidad de comparación entre escalas.

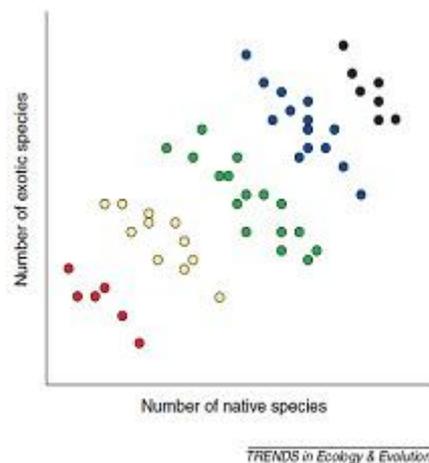


Figura 1. Modelo propuesto por Shea y Chesson (2002) para “reconciliar la relación entre la riqueza de especies nativas y el éxito en la invasión de especies exóticas a diferentes escalas espaciales”. Los círculos de diferentes colores corresponden al conjunto de datos para cada sitio de estudio hipotético.

Por su parte Fridley et al. (2007), en la revisión titulada “*The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions*” identifican ocho procesos que pueden generar los patrones de relación positiva o negativa entre riqueza nativa y exótica, que operarían a diferentes escalas espaciales. Los agrupan en función de la relación entre la riqueza nativa y exótica, y su casi perfecto correlato con la escala espacial. El primer grupo comprende tres mecanismos basados en las interacciones bióticas de las especies residentes con las exóticas, que determinarían, a escala pequeña -y con condiciones ambientales relativamente homogéneas-, la relación negativa entre riqueza nativa y exótica. Los otros cinco mecanismos explican las relaciones positivas entre riqueza nativa y exótica básicamente a escalas espaciales amplias. En estos casos, el control de la invasión estaría dado por las variables ambientales, tales como la heterogeneidad, y el régimen de perturbaciones. La elucidación de estos mecanismos ayuda a la comprensión del proceso de invasión, y los autores entienden que las teorías que se plantean sobre la invasión pueden incluir más de uno de estos mecanismos. Concluyen que la principal causa de la existencia de la paradoja de la invasión es la dificultad de yuxtaponer los resultados obtenidos a diferentes escalas y mediante diferentes métodos -experimentales y observacionales- (Figura 2). De esta manera, las condiciones pueden no ser necesariamente equivalentes y por lo tanto los sistemas no serían comparables.

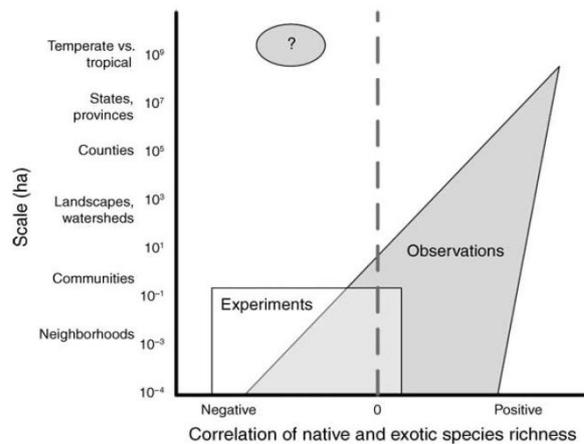


Figura 2. Diagrama conceptual sobre la *paradoja de la invasión*, en el que se representan los estudios de grano fino (experimentales), cuyos resultados tendrían una relación negativa entre riqueza nativa y exótica (resistencia biótica). Casi todos los estudios de grano grueso basado en observaciones indican correlaciones positivas entre la riqueza nativa y exótica (Fridley et al. 2007).

Sin embargo, para continuar el debate, en un estudio reciente en pastizales de California, Davies et al. (2011) analizaron la distancia filogenética entre especies nativas y exóticas invasoras a pequeña y gran escala. Sus resultados evidencian que a pequeña escala se confirma el patrón negativo entre la riqueza de especies nativas y exóticas. A esta escala la distancia filogenética entre las especies fue significativamente mayor en comparación a lo ocurrido a gran escala, evidenciando la exclusión competitiva. Cuando aumenta la escala espacial, la resistencia biótica se relajaría, pero seguiría operando para aquellas especies exóticas que están emparentadas filogenéticamente con las residentes. Concluyen que a gran escala, aún cuando la diversidad de especies nativas y exóticas está positivamente correlacionada -lo cual sugiere falta de saturación a nivel de la comunidad- la resistencia biótica seguiría siendo un factor estructurador de la comunidad. A esta escala espacial las comunidades nativas determinarían la identidad de las especies exóticas invasoras. Los autores proponen que estos resultados permitirían predecir cuáles especies invadirán una comunidad dada las especies presentes.

2.4 ANTECEDENTES DE ESTUDIOS DE INVASIBILIDAD EN PASTIZALES

2.4.1 Estudios a gran escala

Hasta el presente, los estudios que analizan las causas y procesos que determinan la invasión de especies exóticas se han basado en aspectos como la resistencia biótica, la disponibilidad de recursos y de sitios generados por efecto de las perturbaciones y la presión de propágulos. La relación entre riqueza nativa y exótica ha sido evaluada en investigaciones basadas en observaciones, a escalas espaciales extensas donde, en general, el patrón de invasión se relacionó positivamente con la riqueza de las especies residentes (Bennett et al. 2012, Davies et al. 2011, 2005, Perelman et al. 2007, Chaneton et al. 2002).

Los estudios regionales en el Río de la Plata muestran diferencias en el grado de invasión por especies exóticas, mientras que en la Pampa Inundable (Argentina) alcanza el 23% (Perelman et al. 2007), en el Basalto (Uruguay), de 274 especies observadas, sólo el 4,3% correspondió a exóticas, mayoritariamente hierbas de ciclo anual (Lezama 2005). Una posible explicación de esta diferencia en la presencia de exóticas es el uso agrícola actual o pasado en ambas regiones (Lezama 2005). En este sentido, surge una diferencia notoria en el porcentaje de suelo con uso agrícola actual o pasado, aproximadamente un 1,5% en la región del Basalto superficial frente a un 20% en la región de la Pampa Deprimida (Baldi et al. 2006, MGAP 2000). En relación con la composición de la comunidad nativa, Lezama et al. (2006) encontraron que los valores de importancia de especies C₄ fueron superiores a los reportados para la Pampa húmeda (Perelman et al. 2001). Al considerar la relación entre la riqueza de especies exóticas y la importancia relativa de pastos C₄ otros estudios en la región han demostrado que el aumento de la diversidad de especies nativas está directamente relacionado al aumento de la diversidad de exóticas, en particular en aquellos sitios donde se registra actividad pastoril y condiciones asociadas a restricciones ambientales, como estrés hídrico (Perelman et al. 2007, Chaneton et al. 2002).

2.4.2 Estudios a pequeña escala

Existen numerosos estudios basados en ensamblajes de especies de pastizales para estudiar el efecto de diferentes atributos (tales como riqueza, equidad, composición de tipos funcionales, biomasa), sobre el control de las exóticas que, si bien han generado resultados contradictorios, presentan evidencias sobre el efecto de la comunidad residente en la invasibilidad (Petermann et al. 2010, Fargione y Tilman 2005, Bakker y Wilson 2004, Fargione et al. 2003, Dukes 2002, Hector et al. 2001, Lyons y Schwart 2001, Higgins et al. 1999). Asimismo, otros han evaluado las características de las especies invasoras, su identidad y la comparación con las cualidades de las comunidades residentes receptoras (Holzmueller y Jose 2011, Emery 2007, Emery y Gross 2007, 2006).

En estudios sobre pastizales de Minnesota (USA), en los cuales se sembraron especies nativas y exóticas, se constató que los tipos funcionales tienen un efecto inhibitorio sobre las especies exóticas pertenecientes al mismo tipo funcional. Fundamentan que las gramíneas C4 son las especies residentes más inhibitorias y que este efecto ocurre por el consumo de recursos, en particular nitrógeno. Sugieren, basados en trabajos previos, que las gramíneas C4 son mejores competidoras por nitrógeno en particular durante los meses de verano (Fargione et al. 2003).

Petermann et al. (2010) establecieron a partir de un experimento de ensamblaje de comunidades de pastizales con un gradiente de riqueza y tipos funcionales de especies nativas, que la biomasa de las especies residentes tiene un efecto negativo sobre el número y la biomasa de las invasoras. Estos trabajos concluyen que la resistencia biótica de la comunidad residente estaría dada por la identidad de las especies y no por la riqueza de la misma.

En síntesis, los estudios realizados a diferentes escalas espaciales en pastizales han evidenciado y confirmado la existencia de los diferentes patrones en relación a la invasibilidad de pastizales y en función de aproximaciones metodológicas diferentes. Mientras que los estudios a pequeña escala confirmarían la hipótesis de resistencia biótica de la comunidad residente a la invasión, a escalas amplias la relación entre

riqueza nativa e invasión sería positiva y condicionada por factores ambientales, tales como las restricciones abióticas.

3. PATRONES DE INVASIÓN DE LOS PASTIZALES DE URUGUAY A ESCALA REGIONAL

PATTERNS OF INVASION IN GRASSLANDS OF URUGUAY AT A REGIONAL SCALE¹

Daniella Bresciano^{1*}, Claudia Rodríguez², Felipe Lezama¹, Alice Altesor²

1. Unidad de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

2. Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

* dbrescia@fagro.edu.uy

Titulo breve: Patrones de invasión en pastizales de Uruguay

Palabras clave: especies exóticas, invasibilidad, gramíneas nativas C4, resistencia biótica, riqueza, tipos funcionales.

Key- words: exotic species, invasibility, native C4 grasses, biotic resistance, richness, functional types.

¹ Publicado en Ecología Austral 24:83-93 (2014).

3.1 RESUMEN

Los estudios sobre la relación entre la riqueza de especies nativas y exóticas en comunidades vegetales han generado evidencias opuestas, dependiendo, entre otros factores, de la escala espacial de análisis. En este trabajo se evaluó la invasión por especies exóticas de los pastizales naturales de Uruguay, a escala regional. Se analizaron 313 censos de vegetación correspondientes a cuatro regiones geomorfológicas: Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria, Centro Sur y Sierras del Este. Los resultados mostraron una relación negativa entre la riqueza de nativas y exóticas en Centro Sur, y entre la riqueza de nativas y la cobertura de exóticas en Centro Sur y Cuenca Sedimentaria. Cuando los análisis se realizaron por tipos funcionales, se observó que en la mayoría de las regiones la riqueza de las gramíneas C4 está asociada negativamente con las exóticas en su conjunto y fuertemente relacionada con la cobertura de *Cynodon dactylon*, la única especie exótica de este tipo funcional. Por el contrario, la riqueza de las especies C3 (tanto gramíneas como no-gramíneas) mostró un patrón irregular en las asociaciones con las exóticas. Además, la riqueza acumulada de exóticas se relacionó positivamente con la superficie bajo uso agrícola y el porcentaje de cobertura vegetal nativa a escala regional. Nuestros resultados sugieren que si bien la presión de propágulos y la productividad regional favorecerían la introducción y establecimiento de las especies exóticas, el proceso de invasión en los pastizales naturales de Uruguay estaría en gran medida regulado por la composición funcional de la vegetación nativa, en particular por la presencia de gramíneas C4 perennes, que constituyen el grupo con mayor cobertura en estas comunidades. Esto podría explicar la baja incidencia de especies exóticas en los pastizales uruguayos.

3.2 ABSTRACT

Studies on the relationship between the richness of native and exotic plants have generated conflicting evidence depending, among others, on the spatial scale of analysis. This study assessed the invasion by exotic species in natural grasslands of Uruguay at a regional scale. We analyzed 313 vegetation census from four geomorphological regions: Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria, Centro Sur and Sierras del Este. The results showed that the relationship between native and exotic richness was negative for Centro Sur while the effect of native species richness on exotic plant cover was negative for Centro Sur and Cuenca Sedimentaria. In most analyses, the functional type C4 grasses was negatively associated with the exotic richness and cover, and strongly inhibits *Cynodon dactylon*, the only C4 exotic grass species present in the sites. Conversely, C3 species showed irregular patterns of association with the exotics. Also, exotic richness was positively related with the percentage of agricultural use and vegetation cover. Our results suggest that propagule pressure and productivity favour the introduction and establishment of exotic species, but they are largely controlled by the composition of the resident community, in particular by the presence of C4 perennial grasses, which are the group with the highest cover in these communities. This could explain the very low incidence of exotic species in Uruguayan grasslands.

3.3 INTRODUCCIÓN

En la actualidad, las invasiones biológicas constituyen actualmente una de las causas principales de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Mack et al. 2000). Consisten en la expansión del rango de distribución de una especie en un hábitat donde no estaba antes presente. Si bien estrictamente es un fenómeno de carácter natural, su tasa de ocurrencia se ha incrementado de forma exponencial en el curso de la historia humana (Vitousek et al. 1996; Mack et al. 2000). La invasibilidad, entendida como la susceptibilidad del ambiente a la invasión de nuevas especies, es una propiedad emergente de los ecosistemas, potencialmente afectada por varios factores que incluyen el clima local, las perturbaciones y las habilidades competitivas de las especies residentes (Lonsdale 1999). Además, el número de propágulos que arriban a una región (presión de propágulos) así como los atributos de las especies invasoras constituyen, junto con la invasibilidad, los tres factores principales que influyen en la invasión de un ambiente por nuevas especies (Davis et al. 2000).

Varias hipótesis y mecanismos han sido propuestos con el fin de explicar el éxito de la invasión de especies en los sistemas naturales (ver Catford et al. 2009). La hipótesis de diversidad-invasibilidad (Elton 1958), establece que las comunidades más ricas en especies son menos susceptibles a ser invadidas, debido principalmente al aumento de la *resistencia biótica*, es decir, el conjunto de efectos negativos que ejercen las especies residentes sobre las especies invasoras (Levine et al. 2004). En general se asume que la competencia es la principal fuerza reguladora de la invasión, al limitar la disponibilidad de recursos en el ambiente para las invasoras (Davis et al. 2000; Hierro et al. 2005), si bien también se reconoce que la acción de depredadores, herbívoros y patógenos aumenta la resistencia de las comunidades a ser invadidas (Levine et al. 2004; Petermann et al. 2010).

La relación entre la riqueza de especies nativas y exóticas fue analizada en numerosas investigaciones, y ha generado evidencias controvertidas según la escala de análisis de los estudios; esto ha sido postulado como “la paradoja de la invasión”

(Fridley et al. 2007). A escalas espaciales pequeñas ($< 10 \text{ m}^2$), en general se ha observado una relación negativa entre estas variables. Por el contrario, a escalas espaciales grandes (mayores a 1 km^2) generalmente se ha registrado una relación positiva (Lonsdale 1999; Fridley et al. 2007). Esta divergencia ha sido interpretada como consecuencia de los diferentes factores que operarían en las distintas escalas. A escalas pequeñas, los individuos podrían interactuar directamente entre sí y por lo tanto es esperable detectar los efectos de la competencia (Fridley et al 2007). Esta interpretación se ajusta a la teoría del nicho, en donde las especies invasoras aprovechan los nichos vacantes y los recursos no utilizados por las especies residentes en comunidades no saturadas. Por el contrario, las relaciones positivas entre la riqueza de especies nativas y exóticas observadas a escalas espaciales mayores, contradicen lo esperado por la teoría clásica de diversidad-invasibilidad y se han interpretado como evidencia de la importancia de factores tales como la presión de propágulos, las relaciones de facilitación, las perturbaciones y la heterogeneidad ambiental (Fridley et al. 2007).

Algunos de los factores que estarían operando a escalas grandes fueron incorporados en modelos que consideran que la sobrevivencia, crecimiento e interacciones entre las especies dependen de las propiedades del ambiente. Por ejemplo Huston (2004) plantea, en base al modelo de equilibrio dinámico (Huston 1979), que los procesos que influyen en el crecimiento y mortalidad de las especies nativas, en particular la productividad y las perturbaciones son los mismos que afectan los parámetros poblacionales de las especies exóticas. En consecuencia, las especies exóticas no difieren de manera cualitativa de las nativas y la relación entre la riqueza de ambas será positiva a cualquier escala de análisis. Además este modelo predice que el impacto de la invasión será mayor en los ambientes más productivos debido a que en éstos las tasas de crecimiento son altas, la diversidad es baja debido a la exclusión competitiva y las invasoras dominantes pueden potencialmente reemplazar a las especies nativas a partir de una perturbación.

Por otra parte, la paradoja de la invasión también puede analizarse a través de las hipótesis que prescindan del concepto de nicho, como la teoría neutral de la biodiversidad (Hubbell 2001). Esta teoría asume que las especies de un mismo nivel trófico son competitivamente idénticas y que el ensamblaje de las comunidades locales es un proceso azaroso guiado por la abundancia regional de propágulos y eventos demográficos estocásticos. En base a diversos estudios sobre invasiones, Daleo et al. (2009) señalan que esta teoría predice una relación positiva entre la riqueza de especies nativas y exóticas, tal como ha sido observado en los estudios a grandes escalas.

Otra predicción relacionada a la hipótesis clásica de diversidad-invasibilidad es que las especies residentes inhibirán más fuertemente el establecimiento de especies funcionalmente similares a ellas (i.e., hipótesis de la similitud límite o “limiting similarity”; Emery 2007; Catford et al 2009), mientras que la teoría neutral predice un ensamblaje azaroso, ya que considera a las especies funcionalmente equivalentes desde el punto de vista demográfico (Hubbell 2005). En este sentido, estudios experimentales apoyan la hipótesis clásica, al observar que las especies pertenecientes al mismo grupo funcional que la especie exótica son más efectivas para limitar la invasión (Fargione et al. 2003; Petermann et al. 2010). Además, otros trabajos reportaron que ciertos grupos funcionales confieren mayor resistencia a la invasión. En particular, Fargione & Tilman (2005) y Perelman et al. (2007) observaron que la biomasa y/o riqueza de las especies invasoras se correlaciona negativamente con la presencia de gramíneas C4 residentes, evidenciando que este grupo funcional, que exhibe eficiencias elevadas en el uso de agua y nutrientes, es altamente competitivo e inhibe, además de las especies de su mismo grupo funcional, especies funcionalmente diferentes.

Los pastizales de Uruguay cubren el 59% de la superficie del territorio (MVOTMA FAO, 2013). Forman parte de los pastizales templados subhúmedos del Río de la Plata, que abarcan el centro-este de Argentina, todo el Uruguay y el sur de Brasil (Soriano 1992). Los pastizales uruguayos están dominados por gramíneas

mayoritariamente con metabolismo fotosintético C4, acompañadas por hierbas y graminoides como especies subordinadas (Altesor et al. 2006).

En la región existen ciertos antecedentes de trabajos sobre especies invasoras en pastizales, mientras que en Uruguay los estudios son escasos. Recientemente, Fonseca et al. (2013) sintetizaron la información disponible sobre los registros de especies exóticas de los pastizales templados del Río de la Plata. Otros estudios más puntuales se han realizado en Brasil sobre la gramínea *Eragrostis plana* Nees, que ha invadido aproximadamente el 10% del bioma en Rio Grande (Medeiros & Focht 2007). En la Pampa Inundable (Argentina) se analizaron los patrones de riqueza de especies nativas y exóticas, encontrándose casi 23% de especies exóticas (Chaneton et al. 2002, Perelman et al. 2007), en su mayoría hierbas anuales invernales. Este porcentaje contrasta con lo reportado por Lezama et al. (2006) para la Cuesta Basáltica de Uruguay, donde sólo se registró 4.3% de especies invasoras. Las diferencias en el grado de invasión de pastizales cercanos fitogeográficamente muestran que la invasión es un proceso multicausal y en ese sentido es un desafío hallar los mecanismos que explican estas diferencias.

En este trabajo describimos la composición y abundancia de la flora exótica en pastizales naturales uruguayos sometidos a pastoreo de las principales regiones geomorfológicas del país. Asimismo analizamos la relación entre la riqueza de especies nativas y la riqueza y cobertura de especies exóticas en los pastizales de estas regiones. De acuerdo a los antecedentes sería esperable encontrar una relación positiva entre estas variables, ya que a esta resolución espacial las interacciones bióticas pierden importancia en relación a otros factores extrínsecos (e.g. heterogeneidad ambiental, presión de propágulos) (Shea & Chesson 2002; Davies et al 2005). Sin embargo, la capacidad competitiva de las gramíneas C4 (Fargione & Tilman 2005; Perelman et al. 2007), dominantes en estos pastizales, podría interferir en esta relación, generando resultados diferentes a lo esperado. Por ello se buscaron evidencias que apoyaran la hipótesis de la similitud límite como mecanismo complementario de la resistencia biótica, analizando por tipos funcionales las

relaciones entre especies nativas y exóticas. En caso de operar la resistencia biótica, esperaríamos encontrar que los tipos funcionales nativos inhiban más fuertemente el establecimiento de especies exóticas funcionalmente similares a ellos.

3.4 MÉTODOS

3.4.1. Sitio de estudio

El área de estudio abarca 116.302 km² (66%) del territorio de Uruguay (30 y 35° latitud sur y 53 y 58° longitud oeste), con proporción elevada de pastizales naturales con uso pastoril. Comprende cuatro regiones geomorfológicas definidas por sus materiales geológicos, relieve, tipo de suelos y regionalización geográfica: Cuesta Basáltica, Centro Sur, Cuenca Sedimentaria y Sierras del Este (Panario 1988) (Figura 1, Tabla 1). Para la descripción de la heterogeneidad florística de los pastizales se realizaron un total de 313 censos de la vegetación distribuidos en estas regiones geomorfológicas (Lezama et al. 2011). Los censos se realizaron en pastizales pastoreados, evitando áreas con alto grado de perturbación y signos de actividad agrícola. La vegetación se muestreó de acuerdo al método relevé (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), en noviembre y diciembre del 2001 al 2009. La descripción del método de muestreo se detalla en Lezama et al. (2006) y Lezama et al. (2011); aquí se describen sólo algunos aspectos. Se utilizaron cuadrantes de 100 m² que posteriormente fueron ajustados a 25 m² al constatarse que esta superficie representaba el área mínima. Los cuadrantes fueron ubicados en el centro de áreas de vegetación homogénea (stands), donde se registraron todas las especies presentes. A cada especie se le asignó un valor de cobertura -abundancia siguiendo la escala de Braun-Blanquet (1950). La lista de especies se completó luego de una amplia recorrida del stand por 10 minutos. De esta forma, se contó con 55 censos de la región Centro Sur, 70 de la Cuenca Sedimentaria, 80 de la Cuesta Basáltica y 108 de Sierras del Este. El conjunto de los 313 censos totalizaron un área de 13.925 m². La información se complementó con la identificación visual del porcentaje de cobertura vegetal por stand.

Tabla 1. Características generales de las cuatro regiones geomorfológicas.

Table 1. General characteristics of the four geomorphological regions.

Región	ha 10 ⁶ (% de superficie total del país)*	Superficie relativa (%)*		Características generales del paisaje y suelo**
		pastizales naturales	uso agrícola	
Cuesta Basáltica	4,39 (21)	91,4	5,1	Suelos superficiales y profundos. Sierras, colinas y lomadas
Cuenca Sedimentaria	2,52 (14,3)	69,3	21,5	Amplia variedad de materiales geológicos y suelos asociados. Lomadas fuertes y colinas.
Centro Sur	2,25 (12,8)	72,1	22,2	Suelos superficiales y profundos. Relieve ondulado.
Sierras del Este	2,52 (14,3)	87,6	1,2	Predominio de suelos superficiales y muy superficiales, pedregosos. Relieve enérgico.

*Baeza et al. (2011), según la cartografía de aproximadamente 70% de la superficie total de las regiones

**Milot et al. (1987)

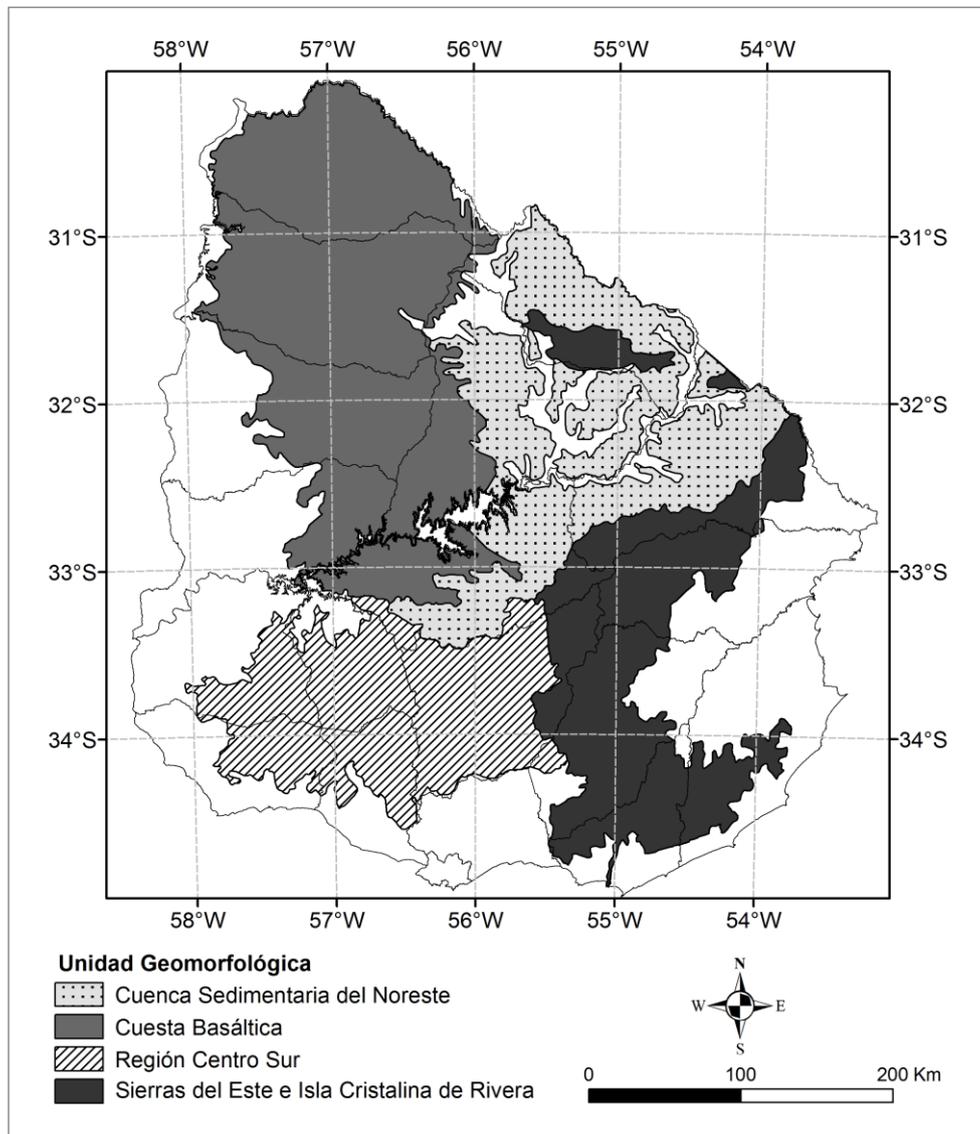


Figura 1. Regiones geomorfológicas de Uruguay donde se realizaron los censos (de Panario 1988).

Figure.1 Uruguayan geomorphological regions where *relevés* were conducted (from Panario 1988).

3.4.2. Análisis de datos

Se procesaron los datos de riqueza y cobertura de las especies nativas y exóticas, para todos los censos de los cuatro inventarios fitosociológicos. Las

especies registradas se asignaron a las categorías de tipos funcionales gramíneas y no-gramíneas (incluyen hierbas, graminoides y arbustos) con metabolismo fotosintético C3 y C4 (Rosengurtt 1979; Sage & Monson 1999) y ciclo de vida anual y perenne (Rosengurtt 1979). Para cada región se calculó la diversidad alfa (α = riqueza promedio de especies en los censos), la diversidad gama (γ = número de especies registradas en el conjunto de censos) y la diversidad beta ($\beta = \gamma / \alpha - 1$) de las especies nativas y exóticas (Whitaker 1972). Asimismo se calculó el valor de constancia de las especies exóticas en cada región, como la proporción de censos en los que apareció una especie en relación con el número total de censos realizados (Matteucci & Colma 1982).

Para la comparación de la riqueza y cobertura promedio de especies exóticas entre regiones se aplicaron modelos lineales generalizados con función de enlace log, del paquete estadístico INFOSTAT con interfase en R (aplicación distribución libre Runner) al no cumplir con los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad. Los datos de cobertura de las exóticas fueron transformados a clases de cobertura (números enteros entre 1 y 10) (Fridley 2013). Cuando los resultados fueron significativos se aplicaron pruebas de LSD Fisher ($\alpha = 0.05$), con ajuste por Bonferroni, para analizar las diferencias. Los datos de riqueza y cobertura de especies nativas cumplieron con los supuestos, y por tanto se aplicaron ANOVA's y pruebas a posteriori de LSD Fisher.

La relación entre la riqueza de especies nativas y la riqueza y cobertura de especies exóticas se analizó en cada región geomorfológica. Para los análisis se aplicaron modelos de regresión log lineal con distribución de Poisson [modelo $\log(\mu) = a + bx$]. Los datos fueron corregidos por sobre-dispersión mediante el método de quasi-similitud (Crawley et al. 1999). Los mismos modelos fueron ajustados para analizar la relación entre los diferentes tipos funcionales de especies nativas y exóticas. Como *Cynodon dactylon* fue la única gramínea exótica C4 registrada en todas las regiones, para este tipo funcional analizamos únicamente la variable de cobertura.

Para explorar el efecto de factores extrínsecos sobre la invasión, se realizaron regresiones simples, utilizando como variable dependiente la diversidad gamma de exóticas de cada región. Las variables independientes utilizadas fueron: la diversidad beta de las especies nativas (como estimador de la heterogeneidad espacial; Davies et al. 2005), el porcentaje de uso agrícola del suelo (como estimador de la presión de propágulos) y la cobertura vegetal nativa promedio (como estimador de la productividad). Se comprobó previamente el cumplimiento de los supuestos para este análisis.

3.5. RESULTADOS

El número total de especies exóticas registrado fue de 49 (7% de la riqueza total). De éstas correspondieron 14 a la familia *Poaceae* y 35 a no-gramíneas pertenecientes a 14 familias, con predominio de la familia *Asteraceae* (13 especies). Las especies exóticas fueron mayoritariamente de ciclo de vida anual con metabolismo C3 (82%) (Anexo 1). La cobertura promedio fue del $4.7 \pm 0.7\%$, correspondieron 77.7% a gramíneas y 22.3% a no-gramíneas. Las especies que presentaron mayor porcentaje de cobertura fueron las gramíneas *Cynodon dactylon* ($2.8 \pm 0.6\%$) y *Gaudinia fragilis* ($1.5 \pm 0.3\%$). *Lotus subbiflorus* fue la especie que registró el mayor porcentaje de cobertura para el grupo de las no-gramíneas ($1.2 \pm 0.7\%$).

Asimismo, las regiones presentaron diferencias significativas tanto en riqueza promedio ($X^2=175,5$, $P<0,0001$, g.l.=3) como en cobertura de especies exóticas ($X^2=753,3$, $P<0,0001$, g.l.=3). Centro Sur fue la región más rica en exóticas y la que presentó el mayor valor de cobertura mientras que Cuesta Basáltica fue la región con menor riqueza y cobertura (Tabla 2). Por el contrario, para las especies nativas no se observaron diferencias en la riqueza promedio ($F=1,5$, $P=0,22$; g.l.=3), si bien la cobertura varió entre las regiones ($F=3,9$, $P=0,01$ g.l.=3) siendo Centro Sur y Cuenca Sedimentaria las regiones en donde se registraron los valores más altos (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza promedio (diversidad alfa), diversidad beta, riqueza total (diversidad gamma) y cobertura media (\pm EE) de especies nativas y exóticas en cada región geomorfológica. Letras distintas representan diferencias significativas dentro de las columnas (prueba LSD $P < 0,05$).

Table 2. Native and exotic species diversity (alpha, beta and gamma) and cover (\pm SE) in the four geomorphological regions. Different letters indicate significant differences within columns (test LSD $P < 0,05$).

Regiones	Especies exóticas (%)	Diversidad α		Cobertura (%)		Diversidad β		Diversidad γ	
		Nativa	Exótica	Nativa	Exótica	Nativa	Exótica	Nativa	Exótica
Cuesta Basáltica	3,8 \pm 0,4a	55,0 \pm 1,3a	2,2 \pm 0,2 ^a	82,6 \pm 2,7ab	0,6 \pm 0,2a	6,5	11,7	350	14
Cuenca Sedimentaria	6,7 \pm 0,4b	56,3 \pm 0,9a	4,0 \pm 0,2b	86,2 \pm 2,1b	3,8 \pm 1,2b	6,0	10,7	332	32
Centro Sur	10,9 \pm 0,5c	53,3 \pm 1,3a	6,3 \pm 0,3c	87,1 \pm 2,8b	10,2 \pm 2,6d	5,4	7,2	284	38
Sierras del Este	4,7 \pm 0,3a	54,1 \pm 0,9a	2,6 \pm 0,2 ^a	77,7 \pm 1,7a	5,6 \pm 1,1c	6,9	10,0	365	16

También se observó un escaso solapamiento funcional entre la flora exótica y nativa. Las exóticas de ciclo de vida anual con metabolismo fotosintético C3, tanto gramíneas como no-gramíneas, fueron mayoritarias en todas las regiones, mientras que en cobertura predominaron las gramíneas perennes C4 (*C. dactylon*) y las gramíneas anuales C3. Para las nativas, en todas las regiones prevalecieron las perennes, en particular las gramíneas C4 y las no-gramíneas C3 (Figuras 2 y 3).

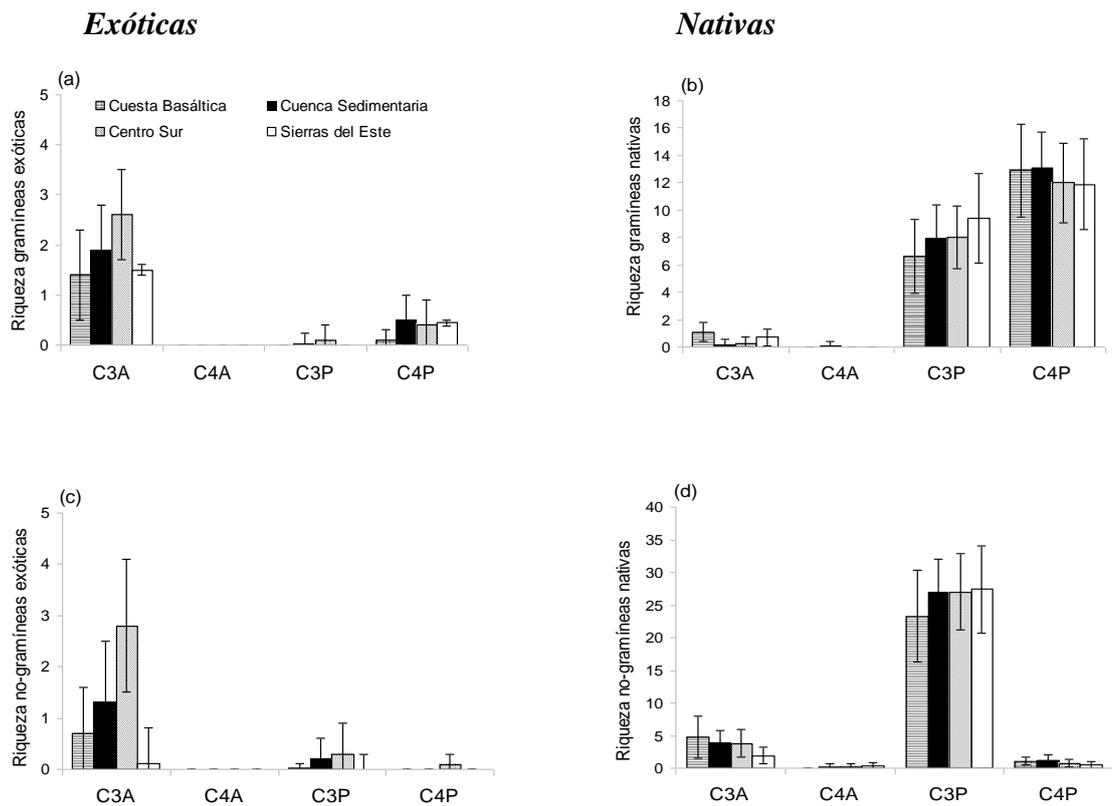
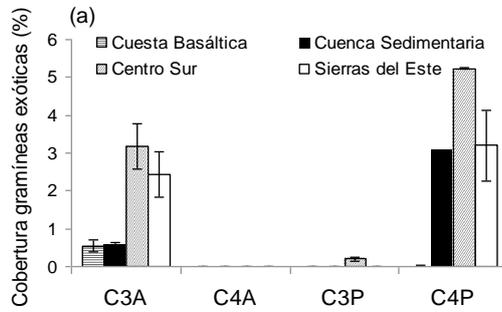


Figura 2. Riqueza (\pm EE) de gramíneas (a, b) y no-gramíneas (c, d) exóticas y nativas en las cuatro regiones geomorfológicas. Cada columna representa la riqueza promedio de especies por tipo funcional según metabolismo fotosintético (C3 o C4) y ciclo de vida (anual o perenne).

Figure 2. Species richness (\pm SE) of exotic and native grasses (a, b) and non-grasses (c, d) in the four geomorphological regions. Each column represents the mean number of species by functional type according to photosynthetic pathway (C3 or C4) and cycle (annual or perennial).

Exóticas



Nativas

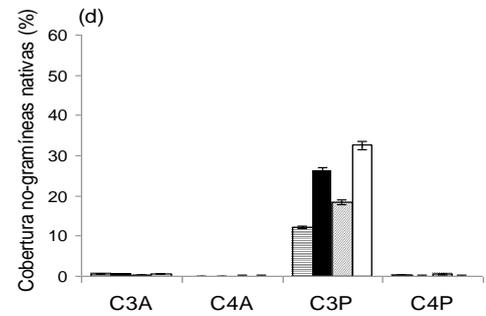
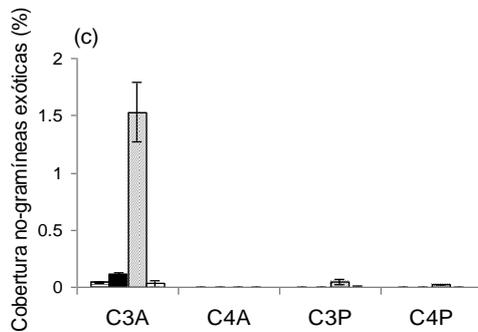
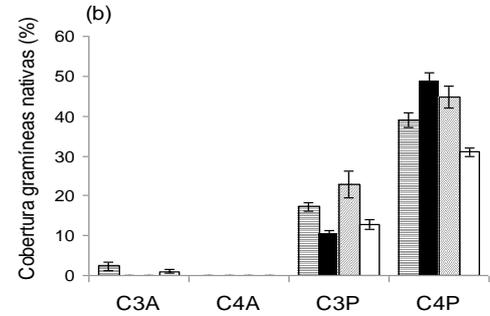


Figura 3. Cobertura (\pm EE) de gramíneas (a, b) y no-gramíneas (c, d) exóticas y nativas en las cuatro regiones geomorfológicas. Cada columna representa el porcentaje de cobertura promedio de especies por tipo funcional según metabolismo fotosintético (C3 o C4) y ciclo de vida (anual o perenne).

Figure 3. Cover (\pm SE) of exotic and native grasses (a, b) and no-grasses (c, d) in the four geomorphological regions. Each column represents the mean cover by functional type according to photosynthetic pathway (C3 or C4) and cycle (annual or perennial).

La relación entre la riqueza de especies nativas y de especies exóticas no fue significativa en la mayoría de las regiones geomorfológicas, excepto en la Región Centro Sur donde se observó una relación negativa entre ambas variables. Por su parte, la relación entre la riqueza de nativas y la cobertura de exóticas fue negativa en

la Cuenca Sedimentaria y Centro Sur, mientras que en las otras regiones no fue significativa (Tabla 3). También se detectó una relación negativa entre la riqueza de las gramíneas C4 nativas y la riqueza y cobertura de las especies exóticas en todas las regiones a excepción de la Cuesta Basáltica. Los otros tipos funcionales (gramíneas y no-gramíneas nativas C3) no mostraron asociaciones significativas con estas variables salvo en la región Centro Sur, donde las gramíneas nativas C3 se asociaron negativamente con la cobertura de exóticas y en la región Sierras del Este, donde esta asociación fue positiva (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de las regresiones de Poisson entre la riqueza de especies nativas y la riqueza y cobertura de especies exóticas en cada región geomorfológica. En negrita valores significativos ($P \leq 0,05$). GC4, gramíneas C4; GC3, gramíneas C3; NGC3, no-gramíneas C3; CB, Cuesta Basáltica; CS, Cuenca Sedimentaria; CSur, Centro Sur y SE, Sierras del Este.

Table 3. Poisson regressions between native species richness and exotic richness and cover within each geomorphological region. Significant values ($P \leq 0,05$) in bold. GC4, C4 grasses; GC3, C3 grasses; NGC3, C3 non-grasses. CB, Cuesta Basáltica; CS, Cuenca Sedimentaria; CSur, Centro Sur and SE, Sierras del Este.

Región	Riqueza Nativas	Riqueza Exóticas			Cobertura Exóticas		
		<i>Constante</i>	<i>Estimador</i>	<i>P</i>	<i>Constante</i>	<i>Estimador</i>	<i>P</i>
CB (n=80)	Todas	0,20	0,01	<i>0,232</i>	0,07	0,005	<i>0,412</i>
	GC4	1,20	-0,03	<i>0,248</i>	0,45	-0,01	<i>0,724</i>
	GC3	0,40	0,05	<i>0,131</i>	0,36	-0,003	<i>0,917</i>
	NGC3	0,25	0,02	<i>0,154</i>	0,06	0,01	<i>0,385</i>
CS (n=70)	Todas	1,67	-0,01	<i>0,372</i>	2,39	-0,04	0,003
	GC4	2,50	-0,08	<0,001	1,96	-0,12	<0,001
	GC3	0,14	-0,00	<i>0,963</i>	0,58	-0,02	<i>0,531</i>
	NGC3	1,35	0,00	<i>0,882</i>	0,77	-0,01	<i>0,428</i>
CSur (n=55)	Todas	2,50	-0,01	0,025	3,09	-0,05	<0,001
	GC4	2,30	-0,04	0,037	2,48	-0,17	<0,001
	GC3	2,14	-0,04	<i>0,083</i>	1,96	-0,17	<0,001
	NGC3	2,29	-0,01	<i>0,066</i>	1,42	-0,03	<i>0,151</i>
SE (n=108)	Todas	1,49	-0,01	<i>0,210</i>	1,33	-0,01	<i>0,058</i>
	GC4	1,46	-0,04	0,014	1,44	-0,08	<0,001
	GC3	0,62	0,03	<i>0,224</i>	0,03	0,05	0,023
	NGC3	1,32	-0,01	<i>0,298</i>	1,05	-0,02	<i>0,113</i>

Los análisis de regresión entre tipos funcionales revelaron asociaciones negativas entre la riqueza de gramíneas C4 nativas y la cobertura de la única especie exótica de este tipo funcional (*C. dactylon*) en todas las regiones. En la Cuesta Basáltica no fue posible realizar el análisis ya que *C. dactylon* fue registrada solo en un censo con 1% de cobertura, mientras que en los tres censos restantes el porcentaje fue menor a 1%. También este tipo funcional nativo mostró asociaciones negativas con otros tipos funcionales exóticos en todas las regiones, pero siempre el efecto fue menor que con su propio tipo funcional. Por su parte, las gramíneas nativas C3 mostraron patrones irregulares. Sólo se observaron asociaciones negativas de este grupo con las exóticas de su mismo tipo funcional en Centro Sur (con la riqueza) y en Cuenca Sedimentaria (con la cobertura). En la región Centro Sur, el efecto inhibitorio sobre especies de otros tipos funcionales fue mayor que sobre su propio tipo funcional y en Sierras del Este las asociaciones fueron positivas. Las no-gramíneas nativas C3 sólo se relacionaron negativamente con las gramíneas C3 exóticas en la Cuenca Sedimentaria y en Centro Sur (Tabla 4).

Tabla 4. Relaciones entre la riqueza de tipos funcionales nativos y la riqueza y cobertura de tipos funcionales exóticos, estimadas por modelos de regresión de Poisson. Se muestra el valor del estimador (*b*). En negrita valores significativos ($P \leq 0,05$). GC4, gramíneas C4; GC3, gramíneas C3; NGC3, no-gramíneas C3; CB, Cuesta Basáltica; CS, Cuenca Sedimentaria; CSur, Centro Sur y SE, Sierras del Este.

Table 4. Relationship between richness of native functional types and richness and cover of exotic functional types. Values provided indicate parameter estimates from Poisson regression models. Significant values ($P \leq 0,05$) in bold. GC4, C4 grasses; GC3, C3 grasses; NGC3, C3 non-grasses. CB, Cuesta Basáltica; CS, Cuenca Sedimentaria; CSur, Centro Sur and SE, Sierras del Este.

REGIÓN	TF NATIVOS	TF EXÓTICOS				
		Riqueza †		Cobertura		
		GC3	NGC3	GC4	GC3	NGC3
CB	GC4	-0,02	-0,02	-	0,01	-0,09***
	GC3	0,03	0,06	-	0,00	0,00
	NGC3	0,01	0,04	-	0,01	-0,01
CS	GC4	-0,05*	-0,12**	-0,14***	-0,07	0,00
	GC3	-0,00	0,02	-0,02	-0,10*	0,00
	NGC3	-0,00	0,02	-0,01	-0,04*	0,03
CSur	GC4	-0,01	-0,04	-0,18***	-0,03	-0,12***
	GC3	-0,01*	-0,08**	-0,18***	-0,03	-0,12**
	NGC3	-0,02*	-0,00	-0,01	-0,04**	0,01
SE	GC4	-0,00	-0,08	-0,11***	0,03	-0,03*
	GC3	0,02	-0,04	0,05*	0,02	0,03*
	NGC3	-0,01	-0,02	-0,01	-0,01	0,00

*, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$

† Ausencia de valores en GC4 debido a $n = 1$

En relación con los factores extrínsecos, la diversidad gamma de exóticas se asoció positivamente con el porcentaje de superficie agrícola ($R^2=0,922$, $P=0,039$) y

con la cobertura vegetal promedio ($R^2=0,975$, $P=0,012$), mientras que no se detectó una relación significativa con la diversidad beta de las especies nativas ($R^2=0,865$, $P=0,070$) (Figura 4).

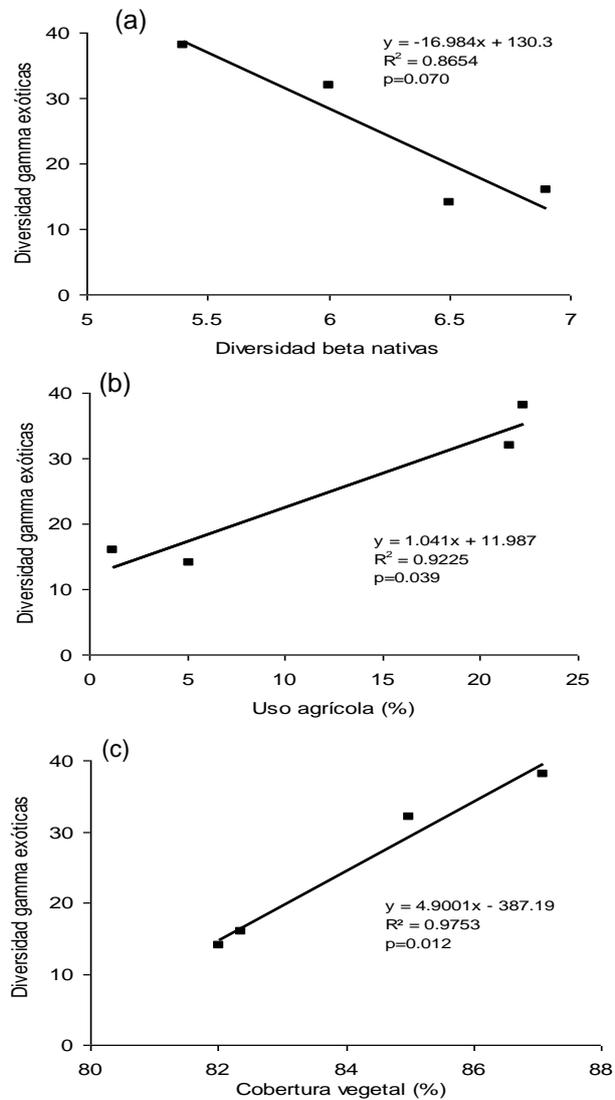


Figura 4. Relación entre la diversidad gamma de exóticas y (a) la diversidad beta de nativas, (b) el porcentaje de uso agrícola del suelo y (c) el porcentaje de cobertura vegetal de las cuatro regiones geomorfológicas.

Figure 4. Relationship of exotic gamma diversity with (a) native beta diversity, (b) percentage of agricultural land-use and (c) percentage of vegetation cover of the four geomorphological regions.

3.6. DISCUSIÓN

El relevamiento de una porción amplia del territorio uruguayo para describir la heterogeneidad de los pastizales naturales reveló tres aspectos particularmente interesantes relacionados con la invasión de especies. Los mismos distinguen a estos pastizales dentro de la región y son: la baja incidencia de especies exóticas, la existencia de patrones sugiriendo resistencia biótica a la invasión a escala regional y la importancia de las gramíneas C4 nativas como el tipo funcional más efectivo para controlar esta invasión.

La invasión por especies exóticas fue en general limitada, tanto en términos de riqueza como de cobertura, ¿Qué mecanismos promoverían la invasión -si bien escasa- de estos pastizales? Por una parte, nuestros resultados muestran un escaso solapamiento entre la composición funcional de la flora nativa y exótica en las cuatro regiones geomorfológicas analizadas. La flora nativa está compuesta principalmente por especies perennes (tanto gramíneas como no-gramíneas), mientras que las especies exóticas son mayoritariamente hierbas anuales C3. Las plantas exóticas pertenecientes a tipos funcionales diferentes a los dominantes en la comunidad nativa tendrían ventajas para establecerse, debido probablemente a la existencia de recursos no usados o sub-utilizados por parte de las especies residentes (Davis et al. 2000; Hierro et al. 2005), generando complementariedad en el uso de los recursos (Fargione & Tilman 2005). Por otra parte, la disponibilidad de propágulos provenientes de sitios bajo uso agrícola provocaría un aumento en la invasión por exóticas (D'Antonio et al. 2001; Haretche & Rodríguez 2006). El porcentaje de suelo destinado a la agricultura y la riqueza total de exóticas en las regiones estuvieron directamente relacionados. La Cuesta Basáltica y Sierras del Este fueron las regiones con menor riqueza de plantas exóticas y son las que presentan el menor porcentaje de transformación en el uso del suelo, por lo que la presión de propágulos sería baja. Por su parte Centro Sur y Cuenca Sedimentaria, con más del 20% de superficie bajo uso agrícola, son las regiones más ricas en exóticas. Además, la relación positiva encontrada entre la cobertura vegetal y la riqueza total de exóticas de cada región

sugiere que la productividad podría ser otro factor que favorece la invasión. En este sentido, Cuenca Sedimentaria y particularmente Centro Sur contarían con mayor disponibilidad de recursos y por lo tanto menores restricciones para el establecimiento y desarrollo de las especies exóticas que arriben al área (Huston 2004).

Por último, la ausencia de relación entre la heterogeneidad espacial en la composición de especies nativas (diversidad beta) y la riqueza total de exóticas contradice lo esperado por la teoría, en relación a que los ambientes más heterogéneos permiten una mayor coexistencia de especies y difiere de las asociaciones positivas observadas en otras investigaciones (Shea & Chesson 2002; Davies et al. 2005). En nuestro estudio, el rango de variación de la diversidad beta de las regiones es pequeño en comparación con otros trabajos donde utilizan esta variable como descriptora de la heterogeneidad ambiental (e.g. Davies et al. 2005). Esto podría deberse a que las cuatro regiones están sometidas a una presión de pastoreo relativamente uniforme, que actúa como factor generador de homogeneidad espacial, tal como fue reportado por Lezama et al. (2013) para los pastizales del Río de la Plata.

Los mecanismos discutidos anteriormente sugieren que la composición funcional de las invasoras, la presión de propágulos y la productividad podrían estar afectando la magnitud de la invasión de estas regiones, pero no explicarían la baja incidencia de exóticas en el territorio.

Con el fin de explorar si la comunidad receptora actúa como barrera a la invasión, buscamos evidencias compatibles con la hipótesis de resistencia biótica. La relación entre la riqueza de especies nativas y la riqueza y/o cobertura de exóticas fue negativa para las regiones Centro-Sur y Cuenca Sedimentaria y no significativa para la Cuesta Basáltica y Sierras del Este. Las relaciones negativas entre estas variables constituyen un resultado no esperado de acuerdo a nuestra hipótesis de trabajo y son consistentes con la predicción del modelo clásico de invasión (Elton 1958) que establece que la riqueza de la comunidad nativa afecta negativamente a las exóticas,

fundamentalmente a través de las interacciones de competencia que se establecen entre ellas. Sin embargo, a escalas espaciales mayores a 1 km² generalmente se observa una relación positiva entre especies nativas y exóticas, lo que ha sido interpretado como consecuencia del aumento en la variación de las condiciones ambientales y la dilución de los efectos de la competencia (Fridley et al. 2007; Perelman et al. 2007; Souza et al. 2011). Este patrón también es el esperado bajo los supuestos de las hipótesis que prescinden de las interacciones interespecíficas para explicar el fenómeno de la invasión, como el modelo de equilibrio dinámico de Huston (2004) o la teoría neutral de Hubbell (2001). Por lo tanto, las relaciones negativas observadas en nuestro trabajo constituyen un patrón poco frecuente en los estudios sobre invasiones realizados a estas escalas y sugieren que los mecanismos que determinan estas relaciones pueden variar entre sistemas, dependiendo del contexto (Souza et al. 2011).

Por otra parte, la relación negativa entre la riqueza de especies nativas y la cobertura de especies exóticas podrían deberse a que las comunidades residentes, más que impedir el establecimiento de las exóticas, actuarían como barrera para su propagación, impidiendo que alcancen valores altos de cobertura. Esta interpretación se ajusta a lo planteado por Levine et al. (2004), quienes dividen el proceso de invasión en cuatro fases: introducción, establecimiento, propagación e impacto. Según estos autores, la hipótesis de Elton (1958) sugiere que la resistencia biótica debería operar más fuertemente en la fase de establecimiento. Sin embargo, a partir de los resultados de un meta-análisis que incluye varios estudios en comunidades vegetales, los autores postulan que las comunidades receptoras actúan posteriormente en el proceso de invasión (en las fases de propagación e impacto), estableciendo un efecto regulador o de contención, más que de resistencia a la invasión.

Nuestros resultados apoyan la hipótesis de la similitud límite como mecanismo complementario de la resistencia biótica solamente para el tipo funcional de gramíneas C4. En todas las regiones (a excepción de la Cuesta Basáltica donde no fue posible realizar el análisis), el mayor impacto negativo de las gramíneas nativas

C4 se registró sobre la cobertura de *C. dactylon* (única gramínea C4 exótica) y también mostró asociaciones negativas con otros tipos funcionales exóticos. Por otro lado, fue el único tipo funcional que consistentemente exhibió relaciones negativas con la riqueza y cobertura total de exóticas. Estos resultados coinciden con el patrón observado en otros estudios (e.g. Smith & Knapp 1999; Fargione et al. 2003; Fargione & Tilman 2005; Perelman et al. 2007) que mostraron el fuerte efecto inhibidor que ejerce este tipo funcional en la invasión. Las gramíneas C4 son el tipo funcional con mayor cobertura en los pastizales uruguayos sometidos a pastoreo (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2006). Su dominancia podría explicarse por sus elevadas tasas de crecimiento relativo, tasas de macollaje y de producción de hojas (Leoni et al. 2009). Además de limitar la invasión de especies de su mismo tipo funcional, el dosel más cerrado de las gramíneas C4 luego de su período de crecimiento a finales del verano, también podría limitar el establecimiento y propagación del conjunto de exóticas, mayoritariamente anuales C3, cuyo reclutamiento ocurre principalmente durante el fin del verano o a principios de otoño (Perelman et al. 2007). Por su parte, las gramíneas nativas con metabolismo fotosintético C3 mostraron un patrón irregular de asociación con las exóticas. En la región Centro Sur, el efecto inhibitorio de este grupo de nativas fue mayor sobre especies de otros tipos funcionales exóticos que sobre su propio tipo funcional mientras que en Sierras del Este estas asociaciones fueron positivas. Las no-gramíneas nativas C3 mostraron pocas asociaciones negativas, y en todos los casos fue con las gramíneas exóticas C3. Estos resultados indican que la hipótesis de similitud límite no se aplica para los grupos funcionales con metabolismo fotosintético C3. Además no se observaron relaciones significativas entre estos grupos y la riqueza total de exóticas y, salvo en una región, tampoco hubo relación con la cobertura, lo que reflejaría una menor capacidad de las especies C3 para inhibir la invasión.

En comparación con la Pampa Inundable en Argentina, aunque existe un predominio de plantas exóticas C3 de ciclo anual en ambos países, el porcentaje de

especies exóticas en Uruguay es sensiblemente menor (7%) que el registrado en la Pampa Inundable (23%, Perelman et al. 2007) y las relaciones entre especies nativas y exóticas son de signos opuestos (negativa en los pastizales uruguayos y positiva en la Pampa Inundable). Nuestros resultados sugieren que el predominio de gramíneas C4 confiere resistencia biótica a la invasión de los pastizales uruguayos, mientras que en la Pampa Inundable, según Perelman et al. (2007), el proceso de invasión estaría regulado principalmente por factores abióticos y el tamaño del pool regional de especies excepto en las praderas húmedas con mayor cobertura de gramíneas C4. Para lograr una comprensión integral del proceso de invasión en ambos países debería incorporarse otras variables tales como la tasa e intensidad de transformación del uso de la tierra y la historia de uso de los pastizales (Paruelo et al. 2006; Blum et al. 2008). Los procesos subyacentes asociados a estas variables pueden aportar más información para comprender la diferencia entre los patrones a grandes escalas en ambos países.

En síntesis, nuestros resultados indican que la resistencia biótica estaría operando en la mayor parte de los pastizales naturales de Uruguay a escala regional, principalmente debido a la presencia de gramíneas C4 perennes, que constituyen el grupo con mayor cobertura en estas comunidades. Asimismo identificamos ciertos factores ambientales, como la presión de propágulos y la productividad a nivel regional, que estarían favoreciendo la invasión de los pastizales. En este mismo sentido, en un reciente estudio a escala mundial, Seabloom et al. (2013) encontraron que los principales predictores de la invasión de pastizales eran la riqueza de gramíneas nativas y la proximidad de áreas cultivadas. Sin embargo la susceptibilidad de las comunidades a la invasión no es un atributo estático o permanente, sino una propiedad emergente de cada una de las comunidades o ecosistemas (Davis et al. 2000). Esto significaría que si las actuales condiciones varían, debido al aumento e intensificación del uso del suelo, el escenario de las invasiones podría ser menos promisorio para nuestros pastizales.

3.7. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a B. Costa por sus valiosos comentarios al manuscrito y A. Borges por su asesoramiento estadístico. Tres revisores anónimos aportaron numerosas sugerencias para mejorar el trabajo. D. Bresciano ha recibido financiación de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) para la realización de su doctorado.

3.8. BIBLIOGRAFÍA

- ALTESOR, A; G PIÑEIRO; F LEZAMA; RB JACKSON; M SARASOLA & JM PARUELO. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *J. Veg. Sci.*, **17**:323-332.
- BAEZA, S; F GALLEGO; F LEZAMA; A ALTESOR; JM PARUELO. 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Pp. 33-54 en: Altesor, A; W Ayala; JM Paruelo, JM (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA INIA 26, Uruguay.
- BLUM, A; I NARBONDO; G OYHANTCABAL & D SANCHO. 2008. *Soja transgénica y sus impactos en Uruguay. La nueva colonización*. Ed. M.I. Cárcamo. RAPAL- Uruguay. 194 pp.
- BRAUN BLANQUET, J. 1950. *Sociología vegetal*. ACME. Buenos Aires. 444 pp.
- CATFORD, J; R JANSSON & C NILSSON. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity Distrib.*, **15**: 22-40.
- CHANETON, EJ; SB PERELMAN; M OMACINI & RJC LEÓN. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biol. Invasions*, **4**:7-24.
- CRAWLEY, MJ, SL BROWN, MS HEARD & GR EDWARDS. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecol. Lett.*, **2**:140-148.

- DALEO, P; J ALBERTI & O IRIBARNE. 2009. Biological invasions and the neutral theory. *Diversity Distrib.*, **15**:547-553.
- D'ANTONIO, C; J LEVINE & M THOMSEN. 2001. Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *J. Med. Ecol.*, **2**:233–245.
- DAVIES, KF, P CHESSON, S HARRISON, BD INOUE, BA MELOBOURNE & KJ RICE. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, **86**: 1602–1610.
- DAVIS, MA; JP GRIME & K THOMPSON. 2000. Fluctuation resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.*, **88**:528-534.
- ELTON, CS. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- EMERY, SM. 2007. Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *J. Ecol.*, **95**:1027-1035.
- FARGIONE, J & D TILMAN. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecol. Lett.*, **8**:604-611.
- FARGIONE, J; CS BROWN & D TILMAN. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *PNAS* **100**:8916-8920.
- FONSECA, CR; DL GUADAGNIN; C EMER; S MASCIANDRI; P GERMAIN & S ZALBA. 2013. Invasive alien plants in the Pampas grasslands; a tri-national cooperation challenge. *Biol. Invas.* doi: 10.1007/s10530-013-0406-2.
- FRIDLEY, JD. 2013. Generalized linear models in R. <http://plantecology.syr.edu/fridley/bio793/glm.html>. acceso 5 de agosto de 2013.
- FRIDLEY, JD; JJ STACHOWICZ; S NAEEM; DF SAX; W. SEABLOOM et al. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, **88**:3-17.
- HARETCHE, F & C RODRÍGUEZ. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral*, **16**:105-113.

- HIERRO, JL; JL MARON & RM CALLAWAY 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, **93**:5-15.
- HUBBELL, ST. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.*, **19**:166-172.
- HUBBELL SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- HUSTON, M. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity Distrib*, **10**:167–178
- HUSTON, MA. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, **113**:81–101.
- LEONI, E; A ALTESOR, A & JM PARUELO. 2009. Explaining patterns of production from individual level traits. *J. Veg. Sci.*, **20**:612-619.
- LEVINE, JM; PB ADLER & SG YELENIK. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.*, **7**:975-989.
- LEZAMA, F, S BAEZA, A ALTESOR, A CESA, EJ CHANETON & JM PARUELO. 2013. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *J. Veg. Sci.*, Doi:10.1111/jvs.12053.
- LEZAMA, F; A ALTESOR; M PEREIRA & JM PARUELO. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. Pp.15-32. In: Altesor, A., Ayala, W. Paruelo, J.M. (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA- INIA 26. Uruguay.
- LEZAMA, F; A ALTESOR; RJ LEÓN & JM PARUELO. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, **16**:167-182.
- LONSDALE, WP. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **8**:1522-1536.
- MACK, RN; D SIMBERLOFF; WM LONSDALE; H EVANS; M CLOUT & FA BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, **10**:689-710.

- MATTEUCCI, S & A COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Monografía OEA, Washington, DC pp: 53-54.
- MEDEIROS, RB DE & T FOCHT. 2007. Invasão, prevenção, controle e utilização do capim-annoni 2 (*Eragrostis plana* Nees) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Agropecuária Gaúcha*, **13**:105-114.
- MGAP, DIEA. 2001. Censo General Agropecuario. 2000.
URL:<http://www.mgap.gub.uy/Dieaanterior/CENSOVOL2/indice.htm>
- MILLOT, JC; D RISSO & R METHOL. 1987. *Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay*. Informe Técnico, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo. 199 pp.
- MUELLER-DOMBOIS, D & H. ELLENBERG. 1974. *Aim and methods of vegetation ecology*. John Wiley, Nueva York. 547 pp.
- PANARIO, D. 1988. *Geomorfología del Uruguay*. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- PARUELO, JM; JP GUERSCHMAN; G PIÑEIRO; EG JOBBÁGY; SR VERÓN; G BALDI ET AL. 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, **10**:47-61.
- PERELMAN, SB; WB BATISTA; E CHANETON & RJC LEÓN. 2007. Habitat stress, species pool size, and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *J. Ecol.*, **95**:662-673.
- Petermann, JS; AJF Fergus; C Roscher; LA Turnbull; A Weigelt et al. 2010. Biology, chance, or history? The predictable reassembly of temperate grassland communities. *Ecology*, **91**:408-421.
- RODRIGUEZ, C; E LEONI; F LEZAMA & A ALTESOR. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *J. Veg. Sci.*, **14**:433-440.
- ROSENGURTT, B. 1979 *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Publicación de la Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay. 86 pp.

- SAGE, RF; M LI & RK MONSON. 1999. The taxonomic distribution of C4 photosynthesis. pp:551-581 In RF Sage & RK Monson (eds.). *C4 plant biology Academic Press*.
- SEABLOOM, E; ET BORER; Y BUCKLEY; WE CLELAND ; K DAVIES et al. 2013. Predicting invasion in grassland ecosystems: is exotic dominance the real embarrassment of richness? *Glob. Change Biol.*, doi: 10.1111/gcb.12370.
- SHEA, K & P CHESSON. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.*, **17**:170-176.
- Smith, MD & AK Knapp. 1999. Exotic plant species in a C4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia*, **120**:605-612.
- Soriano, A. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407 in: Coupland RT (ed.) *Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier.
- SOUZA, L; WA BUNN; D SIMBERLOFF; RM LAWTON & NJ SANDERS. 2011. Biotic and abiotic influences on native and exotic richness relationship across spatial scales: favourable environments for native species are highly invulnerable. *Funct. Ecol.*, **25**:1106-1112.
- VITOUSEK, PM; CM D'ANTONIO; LL LOOPE & R WESTBROOKS. 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am.Sci.*, **84**: 468-478.
- WHITAKER, RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.

4. THE GROWTH FORM OF DOMINANT GRASSES REGULATES THE
INVASIBILITY OF URUGUAYAN GRASSLANDS²

Daniella Bresciano^{1, †}, Alice Altesor², Claudia Rodríguez²

1. Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía,
Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

2. Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias,
Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

†E-mail: dbrescia@fagro.edu.uy

4.1. ABSTRACT

In this paper we report the results of a small-scale experiment on patches of natural grasslands in Uruguay. We analyzed whether growth form of C₄ grasses affects invasion success. The experimental plots represented three patch-types arising from short-term grazing effects and were dominated by prostrate C₄ grasses, erect C₄ grasses and codominated by prostrate C₄ grasses and forbs. We seeded the plots with four exotic species: one perennial C₄ grass, one annual C₃ grass, one perennial forb and one annual legume. Contrary to many studies conducted at small spatial scales, our results suggest that in our system, the processes that control invasibility are not directly linked with resident species richness or biomass, but rather are driven by growth form. Emergence of invaders did not differ among patch-types, but seedlings survived less in plots dominated by erect grasses. We suggest that the erect growth form of C₄ grass species is more successful in preventing invasion by mediating seedling competition for light under the canopy for a longer period of time. Grazing management, through its ability to regulate canopy architecture, is a potentially important tool in controlling invasion.

Keywords: biotic resistance, erect C₄ grasses, experiment, light competition, mesocosm, prostrate C₄ grasses, seed addition.

4.2. INTRODUCTION

Biological invasions by non-native species can cause deep changes in the structure and functioning of natural ecosystems (Mooney and Hobbs 2000). The reason why some communities are less invaded than others is the subject of many studies and debates in ecology. The biotic resistance hypothesis was originally put forward by Elton (1958) and postulates that species-rich communities are less vulnerable to invasion because vacant niches are less common and the intensity of interspecific competition is more severe (Levine and D'Antonio 1999, Tilman 1999, Kennedy et al. 2002, Dukes 2002, Hector et al. 2001, Fargione et al. 2003, Frankow-Lindberg 2012). A decrease in invasibility with increasing species richness could occur by sampling effects, where more diverse communities are more likely to contain strongly competitive species, like the dominant species of a community (Shea and Chesson 2002, Fargione and Tilman 2005, Emery and Gross 2006, 2007) or biotic controls, such as predators, herbivores and pathogens (Levine et al. 2004, Hooper et al. 2005). Also, increasing species richness promotes greater resource use by species that exhibit different spatial and temporal patterns of resource uptake, leaving less resource for invaders and thus reducing invasibility ("resource use complementarity"; Wardle 2001, Fargione and Tilman 2005). Other factors not related to species number alone, like the diversity of functional types, have been proposed to influence invasibility (Daneshgar and Jose 2009, Emery 2007). It has been postulated that species in a given functional type should most strongly inhibit invasion by functionally similar species with the same resource requirements (Fargione et al. 2003, Emery 2007). Particularly, resident perennial C₄ grasses have been found to strongly inhibit invaders, not only of their own functional type, but also other functionally different ones (Smith and Knapp 1999, Fargione et al. 2003, Fargione and Tilman 2005, Perelman et al. 2007, Bresciano et al. 2014).

Evidence in favour of Elton's (1958) diversity–invasion resistance hypothesis mostly come from small-scale experimental manipulations of diversity conducted in

microcosms and other controlled environments (e.g. Naeem et al. 2000, Kennedy et al. 2002, Fargione et al. 2003, Hooper and Dukes 2010, Petermann et al. 2010). Artificially assembled communities have the advantage of isolating the direct effects of diversity on invasion. However, they give no information about the strength of diversity effects compared to other factors that also influence invasions, as most of the variation in these factors is usually eliminated in the relatively homogeneous experimental systems (Levine 2000). Additionally, manipulated experiments may mask the importance of non-random species assemblages and the interspecific interactions found in natural systems (Stohlgren et al. 1999), making it difficult to be certain how well their results might scale to older, larger systems (Naeem et al. 2000). By contrast, studies conducted in natural assembled communities have been less frequent, although this approach provides insights on whether other factors covarying with diversity may be more important than species richness in driving invasion success (Robinson et al. 1995, Stohlgren et al. 1999, Levine 2000). However, confounding factors like disturbance levels, land use or soil resources make it difficult to isolate mechanisms by which diversity affects invasibility (Emery and Gross 2007).

In Uruguay, most of the country is occupied by natural grasslands (ca. 59% Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente-FAO 2013). Grazing by domestic herbivores induces changes on community structure and drastically alters plant species composition, increasing species richness (Altesor et al. 2006, Lezama et al. 2013). Vegetation cover of natural grasslands range between 80-100% (Bresciano et al. 2014) and is dominated by perennial C₄ grasses that exhibit two types of growth forms, prostrate and erect. Prostrate grasses are the group with higher cover in grazed communities and spread by means of rhizomes and stolons close to the ground. Erect growth form is represented by bunch grasses that reach 15 to 30 cm in height (Rodríguez et al. 2003, Altesor et al. 2005, 2006). A recent observational study performed at a large spatial scale showed that exotic species (mostly annual C₃ plants) comprise approximately 10% of the flora. The

relationships between native species richness and exotic richness and cover were negative, suggesting that biotic resistance, mainly exerted by the C₄ grasses, may control alien invasion (Bresciano et al. 2014).

Here we report the results of a small-scale experiment on patches of a natural grassland in Uruguay. We analyzed the invasion in patches that differed in the growth form of the C₄ grasses, species richness and biomass. We used plots where, unlike most reported studies, the resident communities were not assembled *de novo*, but were taken from naturally occurring assemblages. The experimental plots represent patches dominated by a) prostrate C₄ grasses, b) erect C₄ grasses and c) codominated by prostrate C₄ grasses and forbs. We seeded the plots with four exotic species: one perennial C₄ grass, one annual C₃ grass, one perennial forb and one annual legume.

4.3. METHODS

The outdoor mesocosm experiment was performed using experimental plots transplanted from a natural grassland belonging to the Southern Campos of the Rio de la Plata grasslands (34°19'S, 57°02'W). The average annual precipitations of the site for the last 40 years was 1370 mm, and the mean temperature for the same period was 18.9°C, ranging from 12.6°C in July to 26.3°C in January. In this area, grazing usually leads to a two-strata system: a low and dense stratum, no more than 5 cm high, dominated by prostrate grasses and rosette forbs, and a higher stratum of bunch erect grasses and small woody plants (Altesor et al. 2005, 2006). C₄ native grasses dominate across the whole region and vegetation cover is around 80% (Altesor et al. 2006).

In August, 2008 we selected three types of vegetation patches which correspond to the most common assemblages in these grasslands. Patches varied in the growth form of the dominant C₄ grasses and forbs and were selected from a small flat area (ca. 1000 m²) situated on a homogeneous Mollisol. Therefore, we assumed that there were no differences in soil nutrients among patch-types. Vegetation differences result from short-term differences in the grazing regime: prostrate growth

dominate in areas continuously grazed, while erect growth is favored in areas that have been under rest during the previous growing season.

From each patch-type, we extracted cylindrical blocks of soil of 30 cm diameter x 10 cm depth with the plant species present. Each block of grassland was placed in a bottomless plastic cylinder, allowing root growth in the place where they settled. The mesocosm consisted of 20 replicates of each patch-type: a) Prostrate C₄ grasses dominance (P), b) Erect C₄ bunch-grasses dominance (E), and c) codominance of prostrate C₄ grasses and forbs (P+F). We also included 10 equal cylinders with bare soil as control plots (70 plots total).

The experiment was installed on the campus of the Facultad de Agronomía (Universidad de la República, Uruguay), in a fenced field of 300 m². The fenced and surrounding area were periodically mowed since the beginning of the experiment. The plots were placed in rows separated by buffer strips of approximately 50 cm. The species composition of each plot was recorded at the beginning and at the end of the experiment, when the resident plants were harvested. No new species was registered at the final date. In order to control for soil moisture as a potential confounding variable, plots were watered weekly to field capacity. Using a soil moisture sensor (ML Theta Probe 2) we corroborated the effectiveness of the treatment as we did not register significant differences among patches (data not shown). Before each sowing date, litter was removed to avoid affecting seed germination and establishment (Facelli and Pickett 1991). Afterward, litter accumulated as in field conditions. The effort to control for confounding variables probably modified the conditions found in nature, but we think it was the only way to isolate the effect of vegetation growth-form on invasion. Canopy height of the plots was measured at the end of the experiment.

We used four exotic species belonging to different functional types that were recorded in natural grassland of Uruguay (Bresciano et al. 2014): a perennial warm-season C₄ grass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.), an annual cool-season C₃ grass (*Lolium multiflorum* Lam), a perennial cool-season forb (*Plantago lanceolata* L) and an annual warm-season legume (*Lotus subbiflorus* Lag.). With the exception of *P.*

lanceolata, all species are abundant and broadly distributed in native communities (Bresciano et al. 2014).

We tested seed germination of the four species following standard protocols (ISTA, 2009) before installing the experiment. Seeds were placed on moist filter paper in Petri dishes (200 seeds/species) and maintained in the dark at 5°C for seven days. Afterwards, they were placed in a germination chamber under a regime of 8 hours light/30°C and 16 hours darkness/20°C, for a maximum of 21 days. The estimated percentage of germination was 94% for *L. multiflorum*, 80.6% for *P. lanceolata*, 52-56% (March and October respectively) for *C. dactylon* and 39-62.5% (March and October respectively) for *L. subbiflorus*. Based on germination rates we adjusted the number of sown seeds of each invader to ensure 50 potentially germinating seeds of each species in each plot. Seeds were sown in early autumn (March 2009) and spring (October 2009) in order to ensure equal opportunities of germination and growth to cool and warm-season species. The seedlings of each species were recorded daily during the first week and monthly throughout six months in each experimental period. Seedlings that germinate and emerged during the spring-summer period were marked with plastic rings in order to estimate their survival until their harvest, six months after they were sown.

At the end of the experiment the resident plants of the plots were harvested. The species were grouped in four plant functional types (prostrate C₄ grasses, erect C₄ grasses, erect C₃ grasses and forbs) and aerial and below-ground components were separated and oven-dried (48 h at 70°C) to determine dry biomass. As incident light reaching the soil surface depends on the distribution of the aerial biomass in the space, we estimated the aerial biomass density as $D = \text{biomass} / \pi * r^2 * h$, where r = plot radius and h = mean canopy height in each patch-type.

We estimated the percent of Photosynthetic Active Radiation (PAR) reaching the bottom of the canopy from measurements of incoming and reflected PAR and estimates of PAR absorption by the canopy derived from Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) measurements. A 50 cm linear sensor LICOR (Li Quantum Sensor, model Cavadevices) was used to measure incoming and reflected PAR.

Taking into account that the canopy of plots was 30 cm wide, we covered 20 cm of the sensor with black polyethylene. NDVI was calculated from measurements on red (R) and near infrared (NIR) reflectance using a SKYE radiometer. NDVI was calculated as $(IR - R) / (IR + R)$. NDVI is a linear estimate of the fraction of the PAR absorbed by green tissues (fAPAR) (Di Bella et al. 2004). Among the several models that relate NDVI and fPAR we used one locally calibrated (Piñeiro et al. 2006). The percentage of radiation transmitted to the soil surface (% Transmitted PAR) was calculated as $(\text{incoming PAR} - \text{reflected PAR} - \text{absorbed PAR}) / \text{incoming PAR}$. All measurements were performed around noon during 1 hour under completely clear sky conditions in December 2010. Three replicates of PAR were measured at each plot.

4.3.1. Data analyses

Differences in richness, biomass, biomass density and light transmittance among the three patch-types were analyzed using ANOVAs. Biomass data were log₁₀-transformed prior to analysis. Tukey's HSD post-hoc test was used for mean separation. A simple linear regression using the full data set ($n=60$) was performed to analyze the relationship between resident species richness and resident biomass. The frequency of C₄ grass species was estimated as the proportion of plots of each patch-type where the species was present. To assess if the dominant species identity varied among patch-types, we compared the composition of C₄ grasses using the Jaccard similarity index: $J_{A-B} = c / (a + b + c)$ (Southwood 1978), where $a = C_4$ grasses exclusive to patch-type A, $b = C_4$ grasses exclusive to patch-type B and $c = C_4$ grasses shared by patch-types A and B.

The establishment success of invaders was estimated as the mean number of individuals of each invader species in each vegetated treatment relative to the mean success of the species in the bare plots. We also estimated the relative establishment success of all invaders for each patch-type. This allowed us to ensure that results were due to the presence of vegetation. The proportion data were logit transformed to improve normality. The value 0.01 was added to proportions equal to 0 and subtracted from proportions equal to 1 in order to avoid undefined transformed

values (Warton and Hui 2011). We performed ANCOVA analyses to compare the establishment success of invaders among treatments, using patch-type as a categorical factor and resident species richness or aerial biomass as covariates. Homogeneity of slopes was tested prior to analysis using an F test and showed evidence of compliance ($P > 0.05$). Hence, the interaction term was removed from the final analysis. Fisher LSD post-hoc test was used for mean separation. Absolute values of emerged and established plants in the three patch-types were compared using ANOVA to estimate seedling survival during the second experimental period (spring-summer). All analyses were performed using the statistical software PAST, version 2.09 (Hammer et al. 2001).

4.4. RESULTS

Mean richness of resident species was significantly different in the three patch-types analyzed ($F_{2,57}=41.05$, $P<0.0001$). The patch-type codominated by prostrate C_4 grasses and forbs (P+F) was the richest in species, mainly due to the contribution of the forbs functional group (55%). The patch-type dominated by erect C_4 grasses (E), where forbs were scarce, presented the lowest species richness (Fig. 1).

The patch-type with greatest species richness (P + F) exhibited the lowest total biomass, differing significantly from the E and P patch-types ($F_{2,57}=10.53$, $P<0.001$). The grasses (C_4 grasses in particular) contributed more than 75% of the total biomass in all patch-types, whereas the contribution of forbs was low (0.24-11%) (Fig.1). The composition of C_4 grass species was similar in the three patch-types, with more than 50% of shared species ($J_{E-P}=0.70$, $J_{E-P+F}=0.68$, $J_{P-P+F}=0.57$) although their frequency varied among patches (Table 1). When plots of the three patch-types were pooled together, resident richness was inversely related to biomass of resident species ($r=-0.399$, $P=0.002$, $n=60$).

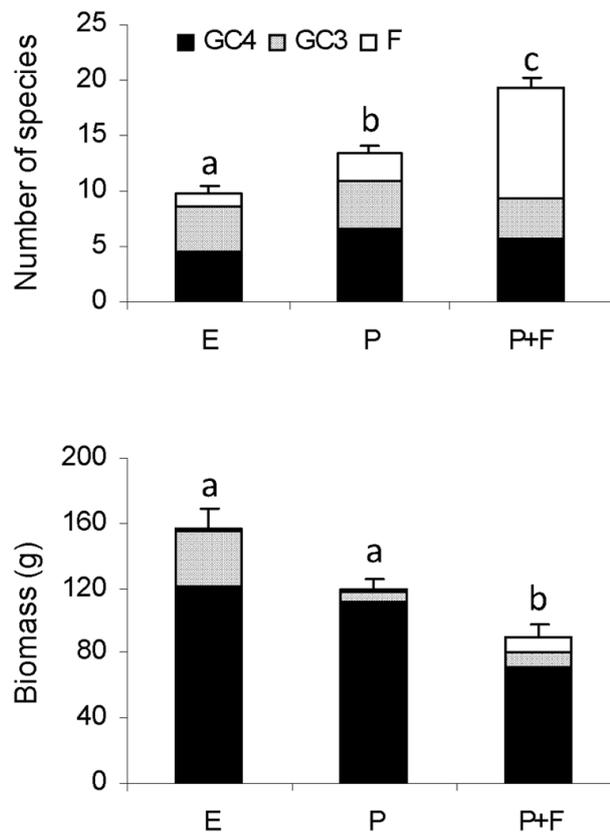


Fig. 1. Mean (+ 1 SE) richness and biomass of patch-types (E, dominated by erect C₄ grasses; P, dominated by prostrate C₄ grasses; P+F, codominated by prostrate C₄ grasses and forbs). Means with different letters are significantly different from each other ($P < 0.05$). Different colors indicate proportion of functional groups within each patch-type (GC4, C₄ grasses; GC3, C₃ grasses; F, forbs).

Table 1. Growth form, life cycle, origin and frequency of occurrence (proportion of plots of each patch-type where the species was recorded) of C₄ grass species at three patch-types: E, dominated by erect C₄ grasses; P, dominated by prostrate C₄ grasses; P+F, codominated by prostrate C₄ grasses and forbs ($n = 20$ for each patch-type).

Species	Growth form	Life cycle	Origin	E	P	P+F
<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Wess	Erect	Perennial	Native	45	10	10
<i>Aristida murina</i> Cav.	Erect	Perennial	Native	15	35	25
<i>Aristida venustula</i> Arechav.	Erect	Perennial	Native	0	0	10
<i>Axonopus affinis</i> Chase	Prostrate	Perennial	Native	50	95	90
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	Erect	Perennial	Native	25	85	75
<i>Chloris</i> sp. SW.	Erect	Perennial	Native	0	5	0
<i>Coelorachis selloana</i> (Hack.) A. Camus	Erect	Perennial	Native	80	75	55
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Prostrate	Perennial	Exotic	10	60	30
<i>Eragrostis bahiensis</i> Schrad. Ex Schult.	Erect	Perennial	Native	0	30	0
<i>Eragrostis lugens</i> Nees	Erect	Perennial	Native	0	0	40
<i>Eragrostis neesii</i> Trin.	Erect	Perennial	Native	0	15	55
<i>Panicum hians</i> Elliott	Erect	Perennial	Native	0	10	0
<i>Panicum milioides</i> Ness ex Trin.	Erect	Perennial	Native	0	5	0
<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	Erect	Perennial	Native	5	10	5
<i>Panicum</i> sp L.	Erect	Perennial	Native	0	0	25
<i>Paspalum notatum</i> Flügge	Prostrate	Perennial	Native	60	85	90
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Erect	Perennial	Native	35	20	30
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. Ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	Erect	Perennial	Native	50	25	0

<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	Erect	Perennial	Native	15	0	15
<i>Setaria geniculata</i> P. Beauv.	Erect	Perennial	Native	10	40	10
<i>Setaria vaginata</i> Spreng.	Erect	Perennial	Native	5	10	0
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	Erect	Perennial	Native	35	25	30
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	Prostrate	Perennial	Native	10	25	10

Differences in total biomass among patch-types were explained mainly by differences in aerial biomass. The E patch-type presented the highest aerial biomass, followed by P and P+F ($F_{2,57}=18.49$, $P<0.001$). Below-ground biomass in P+F was significantly lower than in E and P ($F_{2,57}=3.37$, $P=0.04$) (Fig. 2). The aerial biomass in P and P+F was distributed between 0-7 cm, while in E it was distributed between 0-30 cm. Therefore, biomass density was higher in the prostrate plots than in E plots ($F_{2,57}=22.98$, $P<0.001$), while light transmittance was lower ($F_{2,57}=12.4$, $P<0.001$) (Fig. 3).

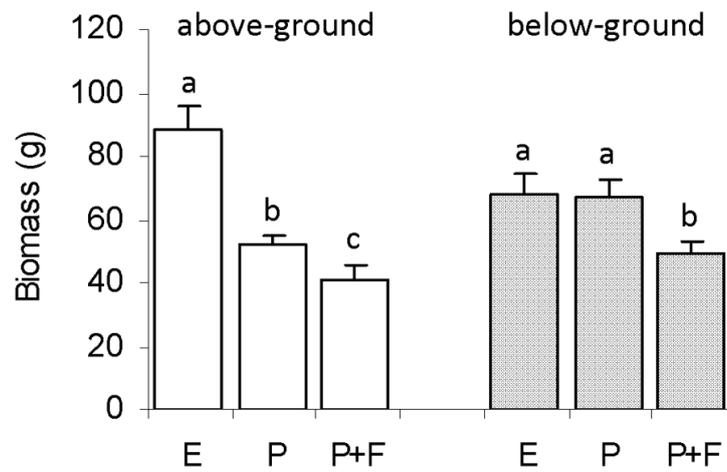


Fig. 2. Above-ground and below-ground biomass (mean + 1SE) of resident plants in each patch-type (E, dominated by erect C₄ grasses; P, dominated by prostrate C₄ grasses; P+F, codominated by prostrate C₄ grasses and forbs). Means with different letters are significantly different from each other ($P < 0.05$).

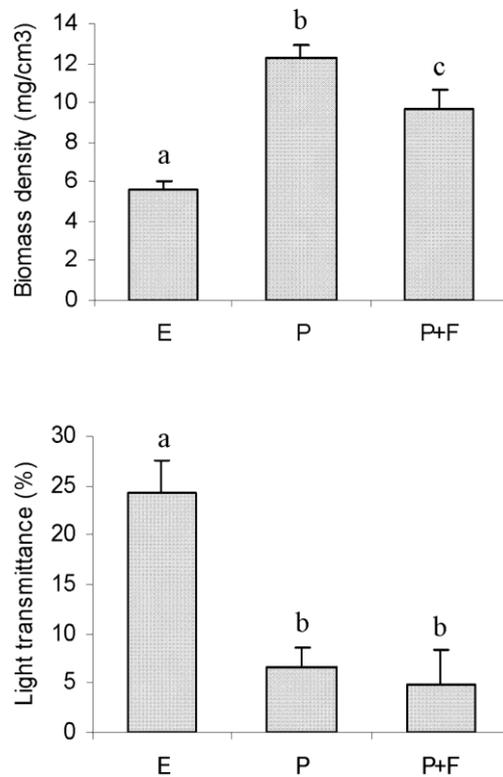


Fig. 3. Aerial biomass density and percentage of full sunlight reaching the soil surface (mean + 1SE) in each patch-type (E, dominated by erect C₄ grasses; P, dominated by prostrate C₄ grasses; P+F, codominated by prostrate C₄ grasses and forbs). Means with different letters are significantly different from each other ($P < 0.05$).

There was a significant effect of patch-type on invasion success (Table 2). The exotic establishment was significantly greater in plots dominated by prostrate grasses (P and P+F). Patch-type E (dominated by erect grasses) showed values lower than 11% (Fig. 4a). Conversely, resident species richness and aerial biomass, used as covariates, were not related to invasion success (Table 2, Figure 4b and c). The interaction terms between the covariates and the patch-type were nonsignificant (species richness: autumn-winter, $F_{2,54}=1.38$, $P=0.261$; spring-summer, $F_{2,54}=0.72$, $P=0.492$), (aerial biomass: autumn-winter, $F_{2,54}=0.99$, $P=0.378$; spring-summer, $F_{2,54}=1.25$, $P=0.294$) and were excluded from the analyses.

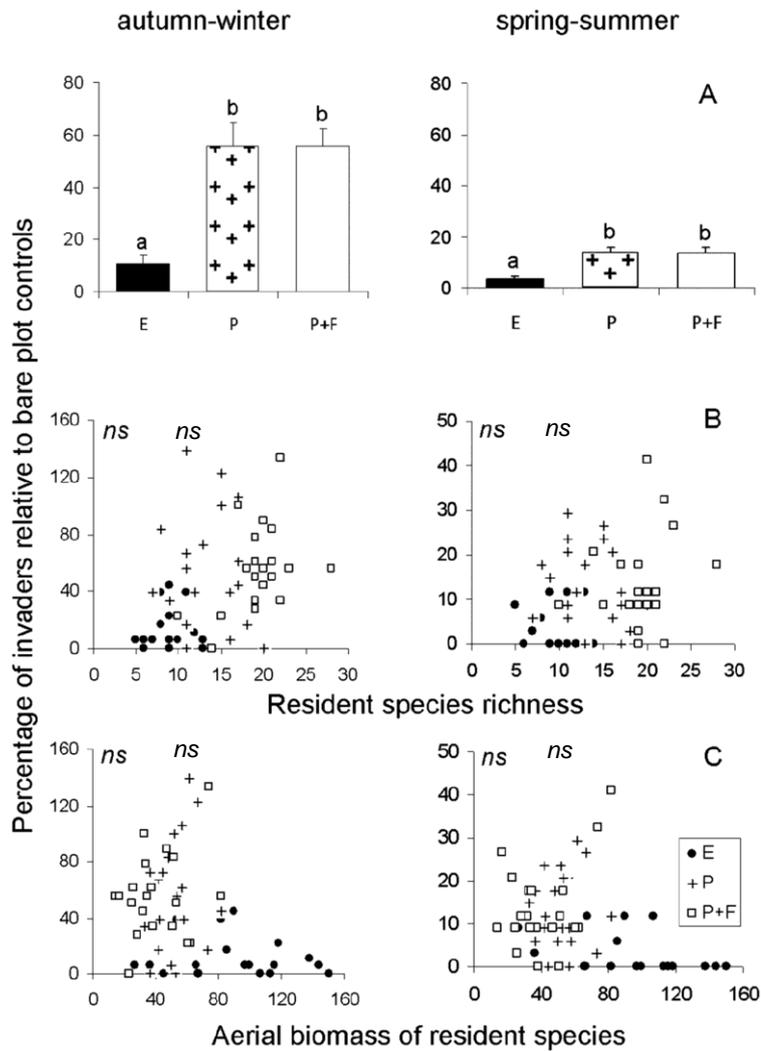


Fig. 4. (A) Success of invaders at two sowing dates expressed as the number of established individuals per plot standardized as a percentage of establishment in bare plots (mean + 1 SE). Lowercase letters represent statistically significant differences ($P < 0.05$) among patch-types: E, dominated by erect C_4 grasses; P, dominated by prostrate C_4 grasses; P+F, codominated by prostrate C_4 grasses and forbs. (B) Relationship between invasion success and resident species richness in each patch-type at two sowing dates. (C) Relationship between invasion success and aerial biomass of resident species in each patch-type at two sowing dates. Invasion success was logit transformed for analyses; here we present raw data. Regression slopes do not differ significantly from 0.

Table 2. ANCOVA results for invader success (number of established individuals per plot standardized as a percentage of establishment in bare plots) at two sowing dates. Source of variance are patch-type (erect C₄ grasses, prostrate C₄ grasses and prostrate C₄ grasses + forbs) and resident species richness or aerial biomass as covariates. Homogeneity of slopes was tested prior to analyses using an *F* test and showed evidence of compliance ($P > 0.05$). Hence, the interaction term was removed from the final analyses. Missing values in *Cynodon dactylon* and absence of data for *Lotus subbiflorus* are due to failure in the establishment of the species. Error degrees of freedom 56 for all tests. In bold, significance at $P < 0.05$.

	Source of Variance	<i>df</i>	Autumn-winter			Spring-summer		
			<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
All invaders	Patch-type	2	7.30	8.30	0.0007	2.60	11.14	<0.0001
	Richness	1	0.05	0.06	0.8079	0.22	0.92	0.4919
<i>Lolium multiflorum</i>	Patch-type	2	6.54	12.07	<0.0001	1.69	3.94	0.0253
	Richness	1	0.77	0.59	0.4450	0.42	0.46	0.4983
<i>Plantago lanceolata</i>	Patch-type	2	0.07	0.83	0.4410	2.62	3.56	0.0652
	Richness	1	0.01	0.10	0.7494	3.12	4.80	0.0627
<i>Cynodon dactylon</i>	Patch-type	2	-	-	-	0.65	2.75	0.0730
	Richness	1	-	-	-	0.39	2.37	0.1294
All invaders	Patch-type	2	10.63	12.34	<0.0001	1.70	7.28	0.0015
	Aerial biomass	1	1.06	1.23	0.2730	0.21	0.92	0.3401
<i>Lolium multiflorum</i>	Patch-type	2	9.95	11.24	0.0001	2.16	4.19	0.0204
	Aerial biomass	1	0.00	0.001	0.9775	0.03	0.04	0.8447
<i>Plantago lanceolata</i>	Patch-type	2	0.08	0.85	0.4250	2.83	3.20	0.0687
	Aerial biomass	1	0.00	0.02	0.9021	2.46	3.41	0.0703
<i>Cynodon dactylon</i>	Patch-type	2	-	-	-	0.60	2.65	0.080
	Aerial biomass	1	-	-	-	0.32	1.83	0.1815

During spring-summer, when seedlings were followed throughout six months, seedling emergence did not differ among patch-types ($F_{2,57}=2.66$, $P=0.08$). However, seedlings survived less in E plots, and established plants at the end of the experimental period were lower than in P and P+F ($F_{2,57}=16.02$, $P<0.001$) (Fig. 5).

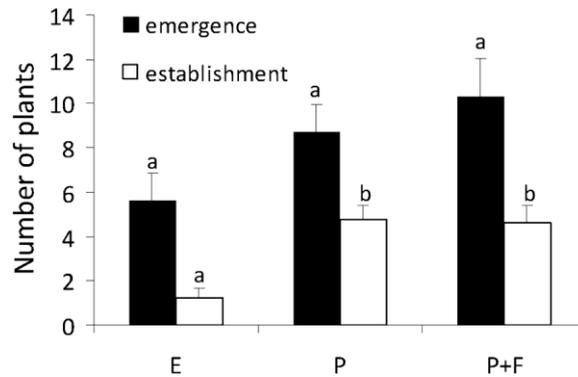


Fig. 5. Emergence and establishment of invaders (mean + 1SE) in spring-summer. Established plants were those that germinated and emerged during the experimental period and survived until their harvest, six months after they were sown. (E, patch-type dominated by erect C_4 grasses; P, dominated by prostrate C_4 grasses; P+F, codominated by prostrate C_4 grasses and forbs). Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$) from each other (within a response variable).

Of the four sowed invaders, only *Lolium multiflorum* showed significant differences on invasion success among patch-types at the two sowing dates. Its success, measured as established individuals relative to bare plot establishment, was lower in E compared to P and P+F patch-types. *Plantago lanceolata* and *Cynodon dactylon* showed very low values of invasion success and *Lotus subbiflorus* never established at all (Fig. 6, Table 2).

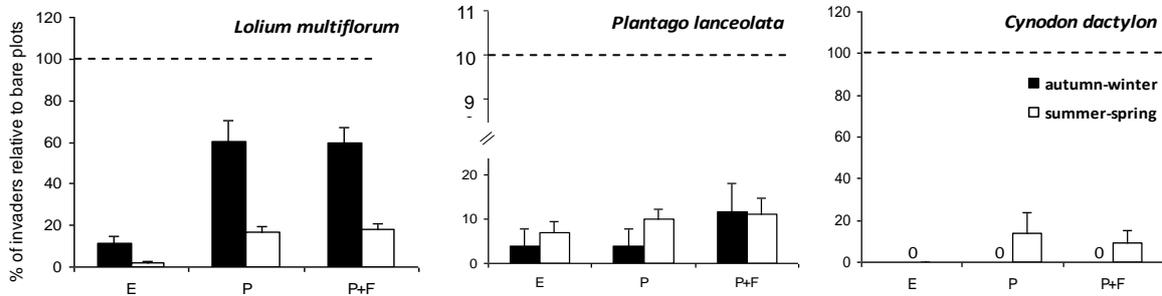


Fig. 6. Success of *Lolium multiflorum*, *Plantago lanceolata* and *Cynodon dactylon* at two sowing dates, expressed as the number of established individuals per plot standardized as a percentage of establishment in bare plots (mean + 1 SE). *Lotus subbiflorus* never established at all. Dashed line at 100% reflects success of invaders in bare plots. Patch-types: E, dominated by erect C₄ grasses; P, dominated by prostrate C₄ grasses; P+F, codominated by prostrate C₄ grasses and forbs (for significant differences see Table 2).

4.5. DISCUSSION

Our work analyzed the differential invasion success in vegetation patches representative of temperate sub-humid grasslands of Uruguay. Patches resulting from short-term differences in the grazing regime were similar in species composition of the dominant functional type but differed in species richness, aerial biomass and canopy architecture. Our experiment showed that patches dominated by erect C₄ grasses were less invaded by exotic species compared to those dominated by prostrate C₄ grasses or codominated by prostrate C₄ grasses and forbs.

Several studies conducted at small spatial scales have found an inverse association between resident species richness and invasion success (e.g. Naeem et al. 2000, Symstad 2000, Hector et al. 2001, Lyons and Schwart 2001, Kennedy et al. 2002, Fargione et al. 2003). In these systems, diverse communities occupy more space, generate more biomass, and use more resources, increasing invasion resistance (Fargione and Tilman 2005). In our system, and contrary to these studies, resident

richness and biomass were inversely related. Species richness increment was driven by the presence of small forbs, a subordinate group of perennial C₃ species that occupies the spatial interstices left by the dominant grasses (Altesor et al. 1998, Rodríguez et al 2003). Although abundant, forbs contributed little to biomass (0.24-11%) and are presumably weak competitors, leaving more resources to invaders.

In our system, the ANCOVA results indicated that neither the resident richness, nor the aerial biomass were related to invasion success. Given the same species richness or amount of aerial biomass, the plots dominated by erect C₄ grasses were the less invaded (Figure 4). By contrast, the categorical variable (patch-type) showed significant effects, suggesting a strong influence of the canopy architecture on invasion success. Invaders establishment may be affected by competition for space, light, nutrients (Naeem et al. 2000) and water (Dukes 2001). Our experimental design attempted to control for water (watering weekly to field capacity), soil resources (extracting the plots from the same soil type), litter (removing the litter before sowing) and dominant species composition (selecting plots with high similarity in C₄ grasses composition). We thus hypothesize that light should be controlling invasion success. Many authors have pointed out that light is one of the most important resources that limit plant production in humid and subhumid grasslands (Semmartin and Oesterheld 1996, Knapp et al. 1998). Canopy architecture could modify light availability and, in turn, the time course of germination, emergence and establishment of invader species.

In our study, light transmittance was higher in the patch-type with the highest aerial biomass, dominated by erect C₄ grasses. In the patch-types dominated by prostrate grasses (with and without forbs), most of the above-ground plant biomass was distributed between 0-7 cm, while at the patch-type dominated by erect grasses the largest portion of the biomass was between 0-30 cm. This unequal aerial biomass distribution affected biomass density and consequently the percentage of light transmitted to the soil: in the plots dominated by erect species light transmitted was higher (24.4% of incident light) than in those plots dominated by prostrate grasses (4.8-6.5%). The thinner (but more compact) plant layer in the plots dominated by

prostrate C₄ grasses reduced the light reaching the soil, but this only would affect the initial phase of growth of the invader seedling. However, at this phase, seed reserves may support seedling growth. Promptly, seedlings reach full irradiance and light stops being the limiting factor. On the other hand, the taller canopy of the plots dominated by erect C₄ grasses would keep the invaders in a shadowed environment for a longer period preventing the establishment of exotic species. Our results support this explanation: we did not find differences in emergence among patch-types, but seedling survival was between 50-60% lower in plots dominated by erect C₄ grasses compared to other plots.

Lolium multiflorum was the most successful invader. *L. multiflorum* is a cool-season annual grass and, as expected, its recruitment occurred mostly during the autumn-winter period, when resident perennial C₄ grasses grow less actively. Therefore, one might assume that invaders and dominant residents have complementary resource-use patterns. The fact that species that belong to a functional group absent in a community invade more easily than species belonging to functional groups already present has been observed in many studies (Fargione et al. 2003, Turnbull et al. 2005, Mwangi et al. 2007). *Cynodon dactylon*, a perennial C₄ grass species, was a weak invader that only established in the summer-spring period, during the peak growing season of the C₄ grasses functional type. Its invasion success could be limited by the overlap in resource requirements with the dominant resident species. Biotic resistance exerted by resident species was even stronger against forbs. *Plantago lanceolata* showed a poor performance at both sowing dates, while *Lotus subbiflorus* did not establish at all. *P. lanceolata* is a flat rosette that grows close to the ground and survives less in relatively dense vegetation (van Tienderen and van der Toorn 1991). The annual legume *L. subbiflorus* probably needs larger gaps for establishment to overcome the resource limitation determined by their small seeds (Rauschert and Shea 2012).

Certain considerations about our experiment need to be mentioned. Our experiment modified some of the conditions found in nature to control for potential confounding variables like soil moisture, soil nutrients, litter and propagule pressure.

Further investigations are required to confirm the relative importance of these factors in determining invasibility at a landscape scale. Additionally, as we only examined the initial establishment of invading species, we can not be sure whether the same results would persist in the longer term. However, seedling recruitment is often a key life stage in population growth (Emery and Gross 2007).

Our study shows that growth form of the dominant species affects the success of invaders in Uruguayan grassland communities. Invasion resistance associated with the presence of native perennial C₄ grasses has been documented both in observational large-scale studies (Perelman et al. 2007, Bresciano et al. 2014) as in experimental small-scale ones (Smith and Knapp 1999, Fargione et al. 2003, Fargione and Tilman 2005). Our study suggests that architectural variation of the plant canopy constitutes an important factor that should be considered when trying to understand the mechanisms underlying biotic resistance of C₄ grasses. Grazing management, through its ability to regulate canopy architecture, is a potentially important tool in controlling invasion (Focht and Medeiros 2012).

4.6. ACKNOWLEDGMENTS

We thank V. Cayssials, G. Fernández and E. Leoni for their assistance in the field and J. M. Paruelo for helpful comments on the manuscript. F. Lezama and A. Rossado kindly help us with species identification. E. Correa collaborated with sample processing and A. Borges with statistical advice. M. Perring and two anonymous reviewers made very useful commentaries to the manuscript. This work was partially funded by the Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) of Uruguay.

4.7. LITERATURE CITED

Altesor, A., G. Piñeiro, F. Lezama, R. B. Jackson, M. Sarasola and J. M. Paruelo. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17:323–332.

- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama and C. Rodríguez. 2005. Effects of grazing on community structure and productivity of Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83-91.
- Altesor, A. E. Di Landro, H. May, and E. Ezcurra. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9:173-180.
- Bresciano, D., C. Rodríguez, F. Lezama and A. Altesor. 2014. Patrones de invasión de los pastizales de Uruguay a escala regional. *Ecología Austral* 24:83-93.
- Daneshgar, P. and S. Jose. 2009. Role of species identity in plant invasions: experimental test using *Imperata cylindrica*. *Biological Invasions* 11:1431-1440.
- Di Bella, C. M., J. M. Paruelo, J. E. Becerra, C. Bacour and F. Baret. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing* 25:5415-5427.
- Dukes, J. S. 2002. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications* 12:602-617.
- Dukes, J. S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* 126:563-568.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Emery, S. M. 2007. Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *Journal of Ecology* 95:1027–1035.
- Emery, S. M. and K. L. Gross. 2007. Dominant species identity, not community evenness, regulates invasion in experimental grassland plant communities. *Ecology* 88:954-964.
- Emery, S. M. and K. L. Gross. 2006. Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos* 115:549-558.
- Facelli, J.M. and S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57:1–33.

- Fargione, J. and D. Tilman. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters* 8:604-611.
- Fargione, J., C. S. Brown, and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America* 100:8916-8920.
- Focht, T. and R.B. de Medeiros. 2012. Prevention of natural grassland invasion by *Eragrostis plana* Nees using ecological management practices. *Revista Brasileira de Zootecnia* 41: 1816-1823.
- Frankow-Lindberg, B. E. 2012. Grassland plant species diversity decreases invasion by increasing resource use. *Oecologia* 169:793-802.
- Hammer, O., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:19-20.
- Hector, A., K. Dobson, A. Minns, E. Bazeley-White and J. H. Lawton. 2001. Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research* 16:819-831.
- Hooper, D.U. and J. S. Dukes. 2010. Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology* 98:764-777.
- Hooper, D.U. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- ISTA. 2009. International Rules for Seed Testing. International seed testing association. Bassersdorf, Switzerland.
- Kennedy, T.A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-368.
- Knapp A.K., J.M. Briggs, J.M. Blair and C.L. Turner 1998. Patterns and controls of aboveground net primary production in tallgrass prairie. In: Knapp A.K., J.M. Briggs,

- D.C. Hartnett and S.L. Collins (eds.), *Grassland Dynamics. Long-Term Ecological Research in Tallgrass Praire*. Oxford University Press, New York, pp. 193–221.
- Levine, J. M. 2000. Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Science* 288:852-854.
- Levine, J.M. and D. M. D’Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87:15-26.
- Levine, J. M., P. B. Adler and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975–989.
- Lezama, F., S. Baeza, A. Altesor, A. Cesa, E. J. Chaneton and J. M. Paruelo. 2013. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25: 8–21. Doi: 10.1111/jvs.12053.
- Lyons, K. and K. W. Schwart. 2001. Rare species loss alters ecosystem function invasion resistance. *Ecology Letters* 4:358-365.
- Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente – Food and Agriculture Organization. 2013. *Land Cover Classification System Uruguay*. Montevideo, Uruguay.
- Mooney, H. A. and R. J. Hobbs. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, D.C.
- Mwangi, P.N., M. Schmitz, C. Scherber, C. Roscher, J. Schumacher, M. Scherer-Lorenzen, W. W. Weisser and B. Schmid. 2007. Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* 95:65-78.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy and S. Gale. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91:97-108.
- Perelman, S.B., W. B. Batista, E. Chaneton and R. J. C. León. 2007. Habitat stress, species pool size, and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 95:662-673.

- Petermann, J.S., A. J. F. Fergus, C. Roscher, L. A. Turnbull, A. Weigelt and B. Schmid. 2010. Biology, chance, or history? The predictable reassembly of temperate grassland communities. *Ecology* 91:408-421.
- Piñeiro, G., J. M. Paruelo, and M. Oesterheld. 2006. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology* 12:1267-1284.
- Rauschert, E.S.J. and K. Shea. 2012. Influence of microsite disturbance on the establishment of two congeneric invasive thistles. *PLoS ONE* 7:1-7.
- Robinson, G.R., J.F. Quinn and M.L. Stanton. 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* 76: 786-794.
- Rodríguez, C., E. Leoni, F. Lezama and A. Altesor. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14:433-440.
- Semmartin M. and M. Oesterheld. 1996. Effect of grazing pattern on primary productivity. *Oikos* 75:431-436.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176.
- Smith, M. D. and A. K. Knapp. 1999. Exotic plant species in a C₄-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia* 120:605-612.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods*. 2nd ed. Chapman and Hall, London.
- Stohlgren, T. J., D. Binkley, G. W. Chong, M. A. Kalkhan, L. D. Schell, K. A. Bull, Y. Otsuki, G. Newman, M. Bashkin and Y. Son. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69:25-46.
- Symstad, A. J. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* 81:99-109.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.

Turnbull, L. A., S. Rahm, O. Baudois, S. Eichenberger-Glinz, L. Wacker and B. Schmid. 2005. Experimental invasion by legumes reveals non-random assembly rules in grassland communities. *Journal of Ecology* 93:1062-1070.

van Tienderen, P. H. and J. van der Toorn. 1991. Genetic differentiation between populations of *Plantago lanceolata*. I. Local adaptation in three contrasting habitats. *Journal of Ecology* 79:27-42.

Wardle, D. A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility - evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos* 95:161-170.

Warton, D. I. and F. K. C. Hui. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92:3-10.

5. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

En estas últimas décadas el debate sobre las invasiones biológicas como problema ambiental ha generado un sinnúmero de investigaciones que analizan el tema desde diferentes perspectivas y abordajes metodológicos. En la búsqueda de evidencias sobre los patrones y procesos que operan en la invasión, se ha evaluado el rol de la resistencia biótica de las comunidades nativas a la invasión en diferentes escalas espaciales con resultados finales opuestos, lo que constituye la “*paradoja de la invasión*” (Davies et al. 2011, Fridley et al. 2007, Davies et al., 2005, Levine et al., 2004, Shea y Chesson 2002, Stohlgren et al. 1999, 2003). En el contexto de este debate y para aportar al conocimiento sobre el proceso de invasión en Uruguay, el objetivo general de esta tesis fue explorar los patrones de invasión de especies vegetales exóticas en pastizales nativos, a dos escalas espaciales: región y parche.

A través del análisis descriptivo basado en estudios a escala regional se indagaron cuáles son los patrones en la relación entre la diversidad de las comunidades nativas y la invasión por especies exóticas. A escala de parche se evaluó la relación entre riqueza, biomasa de especies nativas y el hábito de crecimiento de las gramíneas C4 y la invasión.

La elección de comunidades con dominancia de gramíneas C4 (con hábito de crecimiento postrado y erecto) para la realización del experimento en mesocosmos, se basó en que es el tipo funcional característico de los pastizales naturales uruguayos, y por lo tanto representativo de la composición y estructura de ese tapiz vegetal. Además, estas comunidades seleccionadas provinieron de una de las regiones analizadas a escala región (Centro Sur). En todos los casos, la base de datos sobre las cuales realicé los análisis comprende las mismas variables vegetales y alcanza el mismo nivel de detalle biológico para que sea, en alguna medida, comparable (Perelman et al. 2007). En este sentido, las variables analizadas fueron: la riqueza de especies, su abundancia y principales tipos funcionales de plantas. De esta manera, contrasté la relación entre estos atributos para plantas nativas y exóticas a distintas escalas y enfoques de estudio (de observación y experimental) para

aportar también, al debate sobre la “*paradoja de la invasión*” (Fridley et al 2007, Shea y Chesson 2002).

A continuación se presenta la discusión de los principales resultados en función de las hipótesis planteadas en la tesis y desarrollados en los capítulos 3 y 4.

5.1 RELACIÓN ENTRE ESPECIES NATIVAS Y EXÓTICAS A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES

Los resultados obtenidos tanto a escala regional (Capítulo 3) como a pequeña escala experimental (Capítulo 4) muestran un escaso éxito de establecimiento de plantas exóticas en general. Las comunidades nativas residentes de pastizales ejercerían un fuerte control en el proceso de invasión.

Los patrones de invasión fueron diferentes en función de la escala espacial de análisis y opuestos a lo planteado por otras investigaciones (Davies et al. 2011, Fridley et al., 2007, Davies et al., 2005, Shea y Chesson, 2002, Lonsdale 1999). Los procesos que operarían y explicarían estos patrones dependen de la escala espacial de referencia.

5.1.1 Riqueza y abundancia de las comunidades e invasiones

A escala regional, contrariamente a lo propuesto por la primer hipótesis, basada en el modelo de Shea y Chesson (2002) y respaldado por numerosos investigadores (Davies et al. 2011, Fridley et al. 2007, Davies et al. 2005, Levine et al. 2004, Stohlgren et al. 2003), nuestros resultados muestran una relación negativa entre la riqueza y cobertura de especies nativas y de exóticas para dos regiones (Centro Sur y Cuenca Sedimentaria). Esto sugiere que la resistencia biótica estaría operando aún a estas escalas, y que las especies nativas actuarían como barrera para la propagación de las plantas exóticas que arribaron a los sitios (Levine et al. 2004). Esto podría responder a que las comunidades estarían saturadas, y por lo tanto no existirían recursos disponibles para ser utilizados por las nuevas especies que llegan al sitio (Tilman 1997). Este resultado es consistente con la predicción del modelo clásico de invasión (Elton 1958) y, por tanto, contrario a los reportados por estudios realizados

a grandes escalas espaciales, donde sitios con mayor riqueza pueden contener mayor número de especies exóticas (*“rich get richer”*) (Fridley et al. 2007, Perelman et al. 2007, Stohlgren et al. 1999, 2003, Shea y Chesson 2002). También Stohlgren et al. (2006) proponen la teoría de *“aceptación biótica”*, la cual postula que en ambientes no restrictivos, las condiciones ambientales que son favorables para las especies nativas, también lo serían para las exóticas, contrariamente a los resultados del presente estudio. ¿Cuáles serían las causas de esta respuesta? Sólo se establecerían aquellas plantas exóticas que requieren de recursos disponibles y no usados por las especies residentes. Las especies exóticas *“exitosas”* serían aquellas que representan diferentes ciclos de vida, metabolismo y fenologías que las residentes (Hooper y Dukes 2010, Hierro et al. 2005, Davis et al. 2000), como se observó en este estudio (capítulo 3 y 4). En los pastizales de Uruguay, la mayoría de las especies exóticas registradas fueron las anuales C3 de ciclo invernal, hierbas principalmente, que además están escasamente representadas en la flora nativa, donde predominan las especies perennes. Esto significaría que cuando la demanda de recursos de las especies nativas y exóticas implica el mínimo solapamiento entre ellas, aumentan las probabilidades de coexistencia (Shea y Chesson 2002).

La heterogeneidad ambiental no parece ser un factor que incida en la invasibilidad a esta escala espacial. Siguiendo a Davies et al. (2005), la relación negativa entre riqueza nativa e invasión tiende a ser detectada a escalas donde el ambiente y los recursos son relativamente homogéneos. En estas circunstancias dominaría el modelo clásico de partición de nicho, donde habría menos oportunidades para las invasoras, ya que los nichos estarían ocupados por las especies residentes. Si acordamos con este planteo, podemos inferir que las variables ambientales a escala país no influirían en la invasibilidad debido probablemente a cierto grado de *“homogeneidad”* del ambiente, como consecuencia del manejo del pastoreo similar en todas las regiones (Lezama et al. 2013, Stachowicz et al. 2002, citado por Davies et al. 2005). Destaco que este aspecto requiere de un análisis más profundo que permita llegar a inferencias más claras. Sin embargo, el mayor detalle de la expresión de la heterogeneidad -natural y antrópica- se evidenciaría finalmente

en la relación riqueza – invasión dentro de cada región. En condiciones ambientales favorables operaría el control biótico por parte de la comunidad residente (contrariamente a la primera hipótesis), lo cual ocurrió en la región Centro Sur.

El porcentaje de superficie con uso agrícola, significativamente menor en Sierras del Este y Cuesta Basáltica, se correspondería con una menor riqueza de plantas exóticas en esas regiones. Por el contrario, en Centro Sur y Cuenca Sedimentaria, con mayor superficie bajo uso agrícola, dos factores asociados a esta actividad incidirían en la magnitud de la invasión a escala regional (McGlone et al. 2011, Lockwood et al. 2005, Meiners et al. 2002). Además, el probable aumento de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo por el efecto de la fertilización incrementaría la productividad, y por lo tanto generaría condiciones más favorables para el éxito de invasión de las especies (McGlone et al. 2011). Otros factores abióticos tales como rocosidad, pedregosidad y profundidad del suelo (entre otros) deberían incorporarse para evaluar su incidencia en la invasión de las regiones.

A nivel experimental, la riqueza no permitió predecir la invasión en las comunidades, contrariamente a la segunda hipótesis del estudio y a la numerosa evidencia empírica basada en la construcción de comunidades a escalas espaciales pequeñas (Peterman et al. 2010, Fargione et al. 2003, Kennedy et al. 2002, Dukes 2002, Hector et al. 2001, Lyons y Schwart 2001, Knops et al. 1999). Las comunidades con mayor biomasa presentaron menor riqueza nativa, contrariamente a los resultados obtenidos por Fargione y Tilman (2005). Sin embargo, esto no se relacionó con el éxito del establecimiento de las plantas exóticas. Probablemente este resultado sea consecuencia de otros factores que inciden en el proceso de invasión a esta escala, y que en la mayoría de los estudios experimentales no se evidenciarían, debido al diseño de los mismos. En estos estudios se construyen comunidades con un amplio rango de riqueza nativa, desde muy simplificadas a muy diversas (desde 1 hasta 80 especies), y probablemente en algunos casos no contemplan el ensamblaje natural e histórico de las comunidades (Rejmánek et al. 2005). El experimento de esta tesis se realizó en parches constituidos por ensambles naturales de especies, provenientes de pastizales con diferentes intensidades de pastoreo, y por lo tanto

buscando ser lo más representativo de las condiciones naturales del sistema. En este sentido, proponemos que los resultados obtenidos reflejarían la acción de factores subyacentes relacionados con la estructura de la comunidad que estarían incidiendo en la invasibilidad (Souza et al. 2011, Davis 2009, Fridley et al. 2007), tal como la identidad del tipo funcional dominante de los ensambles.

5.1.2 Tipos funcionales nativos e invasión

La composición de los tipos funcionales más que la riqueza como atributo de las comunidades de pastizales, juega un papel fundamental en la invasibilidad de los sistemas. Como se evidenció en el estudio observacional, las gramíneas C4 constituyen el tipo funcional que ejerce el mayor control sobre las especies exóticas. Este resultado confirma la tercera hipótesis de la tesis. La resistencia biótica asociada a este tipo funcional ha sido ampliamente documentada en estudios a escalas espaciales amplias (Perelman et al. 2007) y a nivel experimental (Daneshgar y Jose 2009, Fargione y Tilman 2005, Fargione et al 2003, Smith y Knapp 1999). Los mecanismos propuestos a escala regional se corresponderían con la competencia que ejerce este tipo funcional de plantas, que ha sido evaluada en numerosas investigaciones, que no fue puesta a prueba en este estudio. Las gramíneas C4 son eficientes en su desempeño, debido a la captación y uso de los recursos, altas tasas de crecimiento relativo, producción de biomasa y cobertura (Daneshgar y Jose 2009, Leoni et al. 2009, Perelman et al. 2007, Fargione y Tilman 2005, Fargione et al. 2003, Ehleringer y Monson 1993). Además, el hábito de crecimiento erecto de las gramíneas tendría un rol importante en el control de la invasión, tal como se comprobó a nivel experimental. La interferencia producida por la biomasa aérea en comunidades con gramíneas cespitosas, determinaría el “fracaso” en el establecimiento de plantas exóticas (Frankow-Lindber 2011, Corbin y D'Antonio 2004, Naeem et al. 2000). En las comunidades dominadas por gramíneas postradas, éstas conforman un entramado compacto de baja altura que disminuye la disponibilidad de luz en el suelo. Esto afectaría las etapas iniciales de crecimiento de las plántulas exóticas. Sin embargo las condiciones limitantes se revertirían

rápidamente, ya que las plántulas continuarían creciendo, en algunos casos mediante el consumo de las reservas contenidas en sus semillas o por tener una alta tasa de crecimiento, hasta alcanzar la altura del dosel. En cambio, en las comunidades dominadas por gramíneas erectas, si bien el dosel es menos compacto y permite una mayor entrada de luz, su mayor altura mantiene a las invasoras en un ambiente sombreado durante más tiempo, actuando como barrera para el establecimiento de las plantas exóticas. Estos resultados son consistentes con los estudios de campo que han comprobado la colonización de hierbas anuales exóticas de ciclo invernal en comunidades dominadas por gramíneas postradas nativas (Chaneton et al. 2002, Oosterheld y Sala 1990, Facelli 1988), aunque en estos casos pueden intervenir otros factores asociados a la actividad pastoril.

5.1.3 Similitudes entre tipos funcionales nativos y exóticos

Se aportó evidencia para la cuarta hipótesis que propone el efecto negativo de los tipos funcionales residentes en el establecimiento de las especies exóticas del mismo tipo funcional -o hipótesis de la *similitud límite*- (Hooper y Dukes 2010, Peterman et al. 2010, Emery 2007, Abrams 1983). El tipo funcional de gramíneas C4 ejerce un efecto inhibitorio sobre algunos tipos funcionales y sobre la comunidad de exóticas en su conjunto, pero el mayor efecto inhibitorio fue observado sobre las especies de su mismo grupo funcional (*C. dactylon*), confirmando el solapamiento de nicho entre especies del mismo tipo funcional como mecanismo de interferencia biótica (Hooper y Dukes 2010, Daneshgar y Jose 2009, Emery 2007, Bakker y Wilson 2004, Fargione et al. 2003). La falta de un patrón consistente entre los restantes tipos funcionales podría deberse a que estos tipos funcionales son competidores débiles o a la escasa representación de las plantas C3 anuales nativas (gramíneas y no gramíneas) tanto en riqueza como cobertura en la comunidad, lo que contrasta con el predominio de este tipo funcional entre las exóticas. Las exóticas del mismo tipo funcional tendrían ventajas para establecerse, al igual que en los pastizales de la Pampa Inundable, en Argentina (Perelman et al. 2007, Chaneton et al.

2002), debido probablemente a la existencia de recursos no usados o parcialmente utilizados por las nativas (Hierro et al. 2005, Davis et al. 2000).

5.1.4 El rol de las hierbas nativas en la invasibilidad

A nivel experimental no se comprobó la quinta hipótesis puesta a prueba sobre el incremento de la resistencia biótica en las comunidades de gramíneas postradas acompañadas de hierbas, por mayor interferencia en el uso del espacio. Contrariamente a lo esperado, la presencia de hierbas no afectó el desempeño de las especies exóticas, debido a su escaso poder competitivo, probablemente relacionado con el bajo aporte de biomasa que hacen al total de la comunidad (aproximadamente 10%). Por otra parte, las hierbas incrementan de manera fundamental la riqueza de las comunidades nativas (50% de la riqueza total de los plots) pero, bajo condiciones experimentales, no parecen ser un factor de control de la invasión. Sin embargo, el rol de este tipo de plantas puede asociarse a condiciones donde el pastoreo afecta la cobertura vegetal, generando espacios o claros en el tapiz. En estos casos, las hierbas ocuparían los espacios intersticiales, disminuyendo los sitios disponibles para la ocupación de otras plantas (Rodríguez et al. 2003, Altesor et al 1998).

5.1.5 Principales características de las especies exóticas

El éxito en el establecimiento de las especies exóticas estaría condicionado por características tales como tipo de planta, ciclo de crecimiento, ciclo de vida, y metabolismo. Las especies exóticas presentaron diferencias en su capacidad de invasión, evidenciado en la frecuencia y cobertura de las especies detectadas en el estudio observacional, y a través del reclutamiento y de la biomasa a nivel experimental. Las plantas con ciclo de vida anual y metabolismo C3 fueron las más exitosas en general. En los pastizales naturales estas especies representaron el 82% del total de plantas exóticas. En el experimento, la gramínea anual C3 *L. multiflorum* fue la especie con mayor establecimiento. La fácil reproducción, crecimiento rápido y vigor competitivo, entre otras características que presentan estas plantas, favorecería su capacidad de invasión (Seabloom et al. 2003, Burke y Grime 1996).

Para lograr la colonización en nuevos sitios estas plantas asignan preferencialmente recursos a hojas y semillas. Esta solución de compromiso permitiría a las exóticas crecer más rápidamente y tratar de competir por encima del suelo, incluso con un tapiz vegetal instalado previamente (Seabloom et al. 2003, Duker 2002), como se evidenció en los plots dominados por gramíneas postradas. La capacidad de establecerse dependerá además, de los mecanismos que se desencadenen en la interacción con la comunidad residente. Por ejemplo el patrón de uso complementario de los recursos determinaría una “coexistencia” temporal entre las especies exóticas y las nativas, cuando pertenecen a diferentes tipos funcionales (i.e. *L. multiflorum*).

Como ya se indicó, *L. multiflorum* fue la especie que mejor respondió en el experimento y además fue registrada en las cuatro regiones analizadas. Esta especie es una forrajera muy valorada productivamente y de uso extendido en el país. Ha sido detectada en áreas alejadas de los cultivos, logrando el establecimiento de manera espontánea. Además, existen evidencias que esta especie ha generado resistencia al glifosato (Formoso et al. 2008). Por estos motivos resulta de particular interés evaluar el riesgo de expansión en los pastizales.

Por otro lado, la escasa presencia de especies exóticas perennes (i.e. *Cynodon dactylon*), no debería subestimarse. Esta especie tiene escaso éxito de propagación reproductiva, y un largo período de implantación y emergencia, pero una exitosa propagación clonal (a través de rizomas y estolones). Por lo tanto sería necesario implementar estudios a largo plazo (Symstad et al. 2003), para detectar sitios donde aún no esté presente y sean potencialmente invasibles, con el fin de evitar su colonización.

Finalmente, como se plantea en el capítulo 1, la diferencia en el porcentaje de especies exóticas en los pastizales de Uruguay y de Argentina (7% vs. 23%, respectivamente), permite comprender la importancia de la composición de las comunidades en la resistencia biótica a la invasión. En este sentido, el dominio de especies perennes y particularmente gramíneas C4 nativas en los pastizales de Uruguay sería un factor determinante en el control de la invasión por especies

exóticas en comparación con la Pampa Inundable, en la cual predominan especies perennes C3 (Perelman et al. 2007). Mientras que en Uruguay, en algunos casos operaría la resistencia biótica, en la Pampa Inundable el patrón positivo en la relación de riqueza nativa y exótica estaría condicionado por factores abióticos (Perelman et al. 2007). No obstante es necesario considerar otros factores naturales y antrópicos, tales como la heterogeneidad ambiental, la historia y tasas de transformación del uso de la tierra (Blum et al. 2008, Arbeletche y Carballo 2007, Paruelo et al. 2006), que podrían influir en los patrones de invasibilidad opuestos observados a gran escala en ambos países.

5.2 ¿PARADOJA DE SIGNO CONTRARIO?

Fridley et al. (2007) plantean posibles mecanismos que determinan la relación entre diversidad e invasión a diferentes escalas. Paradójicamente, los modelos que proponen para pequeñas escalas (y basadas en experimentos) coincidirían en nuestro caso con lo ocurrido a gran escala. Esto evidencia las dificultades en el abordaje de un tema que presenta grandes incertidumbres, y donde falta mucho por explorar en nuestro país. En la figura 1 se representan gráficamente los resultados obtenidos en el estudio observacional (escala regional) y en el experimento (escala parche) de esta tesis, en el contexto del diagrama conceptual de la *paradoja de la invasión*, de Fridley et al. (2007).

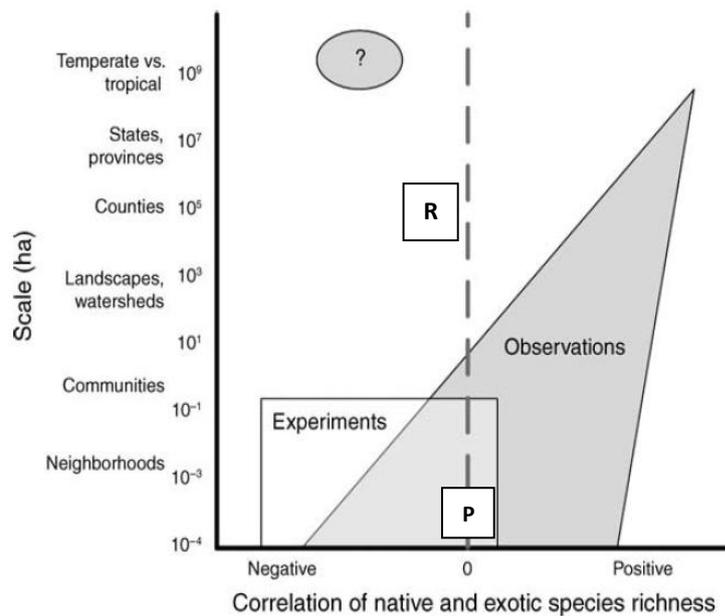


Figura 1: En base al diagrama conceptual de Fridley et al. (2007) sobre la *paradoja de la invasión* (ver introducción), se representan los resultados obtenidos en este estudio. En el caso de la escala regional (R), se ubica opuesto a los patrones dominantes de invasión. Los resultados del experimento a escala parche (P), no se corresponden con el patrón más común registrado en las investigaciones experimentales.

La experimentación es esencial para llegar a conclusiones que permitan construir herramientas para el manejo de los ecosistemas, pero debe ser complementaria a los estudios basados en observaciones de campo. En este sentido, es necesario integrar análisis a diferentes escalas y comprender en detalle los mecanismos que operan en cada una de ellas (Fridley et al. 2007, Hierro et al. 2005, Shea y Chesson 2002). Las posibles explicaciones de la divergencia en la relación riqueza de nativas - exóticas entre escalas espaciales extensas no son necesariamente las mismas para la escala experimental (Fridley et al. 2007). En el mesocosmos, al contemplar la representatividad de las comunidades naturales de pastizales fue

posible comparar con mayor confianza lo que ocurre en las otras escalas espaciales (Fridley et al. 2007, Shea y Chesson 2002).

5.3 CONCLUSIONES E IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACION

La principal contribución de esta tesis es que constituye el primer estudio sobre los patrones de invasión de los pastizales nativos, postulando posibles mecanismos que expliquen la relación entre la diversidad de especies nativas y de especies exóticas en Uruguay. Los resultados señalan la importancia de la composición de los tipos funcionales nativos en la generación de resistencia biótica a la invasión a diferentes escalas espaciales.

Los resultados más destacables de esta tesis son resumidos en los siguientes puntos:

a) El abordaje del estudio de las invasiones a través de la observación a gran escala (regional) y de la experimentación a pequeña escala (parche) permitió, de forma complementaria, describir los patrones y explorar los posibles mecanismos de resistencia a la invasión de especies exóticas en los pastizales de Uruguay.

b) La identidad de los tipos funcionales de las comunidades nativas sería determinante de la generación de resistencia biótica a la invasión. Las comunidades dominadas por gramíneas perennes C4 actuarían como barrera para la invasión. La relación entre el tipo funcional gramíneas C4 nativas y plantas exóticas sería negativa a diferentes escalas espaciales.

c) El hábito de crecimiento de las especies dominantes en las comunidades de pastizales afectaría su invasibilidad. Experimentalmente se evidenció que las gramíneas C4 con crecimiento erecto inhibirían fuertemente el establecimiento de especies exóticas debido probablemente, a la competencia por luz. Esta forma de crecimiento de las gramíneas constituiría otro factor determinante de la baja incidencia de invasoras en los pastizales en Uruguay. Este resultado tendría implicancias en el manejo del pastoreo, ya que altas cargas de ganado determinan la dominancia de especies postradas e hierbas. Por el contrario, un ajuste adecuado de la carga ganadera propiciaría la presencia de gramíneas nativas con hábito de

crecimiento erecto, y por lo tanto menor éxito en la colonización por especies invasoras.

d) Se aportaron evidencias que apoyan la hipótesis de la *similitud límite* como mecanismo complementario de la resistencia biótica, ya que el tipo funcional de gramíneas C4 nativas afectó negativamente la cobertura de la especie exótica del mismo tipo funcional.

e) El porcentaje de invasión en los pastizales analizados a escala país fue bajo. Estos resultados contrastan con la invasión registrada en la Pampa Inundable (Argentina), que es significativamente superior, y explicarían la importancia de la composición de las comunidades en la resistencia a la invasión, y también de factores extrínsecos como la presión de propágulos y la productividad. En Uruguay el dominio de especies perennes y particularmente de gramíneas C4 determinaría la menor invasión por especies exóticas, en comparación con la Pampa Inundable, donde predominan las especies perennes de ciclo metabólico C3.

Algunas especies invasoras ya están instaladas en nuestro territorio, en algunos casos desde larga data. Sin embargo, deberían ser objeto de estudio y seguimiento, para evitar la expansión hacia áreas donde no se comportan -aún- como invasoras, más cuando son citadas a nivel regional como problemáticas (Ziller et al. 2005, Holm et al. 1991). No obstante, debemos destacar que probablemente existan áreas del territorio nacional donde el porcentaje de exóticas supera ampliamente los datos aquí presentados. Esto puede ocurrir particularmente en aquellos sitios con mayor porcentaje de suelo con uso agrícola. Por lo tanto, no debe descartarse que este proceso continúe en función de los cambios generados en el uso del suelo, tanto en intensidad como en extensión. Además, es imprescindible evaluar previamente a la introducción especies de interés forrajero y como fuente de energía alternativa (biocombustibles), el potencial riesgo de constituirse en invasoras del sistema.

Son numerosos los ejemplos en el mundo, de los impactos que genera la invasión biológica, así como los costos y dificultades en el control de las especies invasoras, que evidencian la importancia del tema (Esler et al. 2010, Zalba y Ziller 2007, Mack et al. 2000). Las medidas para evitar que se desencadene el proceso,

serían las más eficientes y económicas, incluso partiendo de la base de aplicar el Principio de Precaución (ONU 1992).

Existe un creciente interés en Uruguay sobre la temática de las invasiones biológicas. Continuar profundizando en el estudio de este fenómeno y en la historia natural de los ecosistemas dará más elementos para comprender la dimensión del problema y explorar las posibles variables de manejo para mitigar sus impactos o evitar su desarrollo. En el escenario actual y futuro de expansión e intensificación de la agricultura, fuente de propágulos de especies exóticas, y el marco de los lineamientos políticos que se ha propuesto el MGAP para el período 2010-2014, donde se establece como “*prioridad nacional la investigación del campo natural...*” y el “*manejo sostenible de la biodiversidad, con énfasis en el campo natural*”, esta tesis de investigación pretende aportar al conocimiento del proceso de invasión por especies exóticas y por lo tanto brindar elementos para la toma de decisiones en diferentes ámbitos. En este sentido, los resultados obtenidos proveen evidencias sobre los factores que promoverían la ocurrencia de la invasión biológica en pastizales naturales bajo uso pastoril. Asimismo, espero que este trabajo constituya un aporte a la comprensión del proceso de invasión biológica y que brinde elementos sobre las posibles variables de manejo que puedan promover o mitigar este fenómeno, que en lo nacional tiene escasos antecedentes de estudio. Estas decisiones incluyen desde manejos que promuevan o conserven la composición y estructura original de las comunidades nativas bajo uso pastoril hasta la incorporación de comunidades de pastizales al Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Altesor A, Piñeiro G, Lezama F; Jackson RB, Sarasola M, Paruelo JM. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17: 323-332.
- Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodríguez C. 2005b. Effects of grazing on community structure and productivity of Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- Altesor A, Piñeiro G, Lezama F, Rodríguez C, Leoni E, Baeza S, Paruelo JM. 2005a. El efecto del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de las praderas naturales uruguayas: ¿qué sabemos y cómo podemos usar ese conocimiento para manejarlas mejor? INIA, Serie Técnica 151: 2-32.
- Altesor A, Di Landro E, May H, Ezcurra E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*, 9: 173-180.
- Arbeletche P, Carballo C. 2007. Dinámica agrícola y cambios en el paisaje. En: Simposio CEISAL; ESE-6: Dinámicas productivas, territorios y planificación en las periferias latinoamericanas y europeas. La construcción de espacios litorales atlánticos, desafíos y potencialidades para el siglo XXI. Bruselas, Bélgica [En línea]. 15 de marzo 2010. <http://www.reseau-amerique-latine.fr/ceisal-bruxelles/ESE/ESE-6-arbeletche-carballo.pdf>
- Badano EI, Villarroel E, Bustamante RO, Marquet P, Cavieres LA. 2007. Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems *Journal of Ecology*, 95: 682-688.
- Baeza S, Gallego F, Lezama F, Altesor A, Paruelo JM. 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En: Altesor A; Ayala W, JM Paruelo, JM. eds. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA INIA 26, Uruguay. 33-54.
- Bakker JD, Wilson SD. 2004. Using ecological restoration to constrain biological invasion. *Journal of Applied Ecology*, 41:1058-1064.

- Baldi G, Guerschman JP, Paruelo JM. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture Ecosystems y Environment*, 116: 197-208.
- Bautes CD, Zarza A. 1974. Efecto de la fertilización nitrogenada y la frecuencia de cortes sobre el comportamiento productivo de dos pasturas de *Cynodon dactylon* (L) Pers en La Estanzuela. CIAAB. Informe. 13 p.
- Bennett JR, Dunwiddie PW, Giblin DE, Arcese P. 2012. Native versus exotic community patterns across three scales: roles of competition, environment and incomplete invasion. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 381-392.
- Bertness MD, Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 191–193.
- Blum A, Narbondo I, Oyhantcabal G, Sancho D. 2008. Soja transgénica y sus impactos en Uruguay. La nueva colonización. Ed. M.I. Cárcamo. RAPAL- Uruguay 194 p.
- Blumenthal DM. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 9: 887-895.
- Braun Blanquet, J. 1950. Sociología vegetal. ACME. Buenos Aires. 444 p.
- Bresciano D, Rodríguez C, Lezama F, Altesor A. 2014. Patrones de invasión de los pastizales de Uruguay a escala regional. *Ecología Austral*, 24: 83-93.
- Briske DD, Derner JD. 1998. Clonal biology of caespitose grasses. En: Cheplick GP ed. *Population biology of grasses*. Cambridge University Press, Cambridge. 106-135.
- Bruno, JF, Fridley JD, Bromberg KD, Bertness MD. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. En: Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD eds. *Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Inc., USA. 13-40.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18(3): 119-125.

- Burke KJW, Grime JP. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77(3): 776-790.
- Carámbula M. 2006. Pasturas y forrajes. Insumos, implantación y manejo de pasturas. Editorial Hemisferio Sur. Tomo II, pp: 259-263.
- Cattford J, Jansson R, Nilsson C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypothesis into a single theoretical framework. *Diversity Distribution*, 15(1): 22-40.
- Cayssials V. 2010. Relación entre atributos de las gramíneas nativas de pastizales uruguayos y el ambiente: efectos del hábitat y del pastoreo. Tesis Maestría. Montevideo, Uruguay. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas. PEDECIBA. Facultad de Ciencias 70 p.
- Chaneton EJ, Perelman SB, Omacini M, León RJC. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions*, 4: 7-24.
- Clasadonte L, Arbeletche P, Tourrand JF 2009. El cambio rural. *Revista Plan Agropecuario* 130: 54-57. Disponible en: [http://www.planagropecuario.org.uy/Revistas/140/N%C2%B0130-Mayo-2009/junio 2014](http://www.planagropecuario.org.uy/Revistas/140/N%C2%B0130-Mayo-2009/junio%202014). Cirad-Francia.
- Corbin JD, D'Antonio CM. 2004. Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology*, 85: 1273-1283.
- Crawley MJ, Brown SL, Heard MS, Edwards GR. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecological Letters*, 2: 140-148.
- Cronk QCB, Fuller JL. 1995. Plantas invasoras. La amenaza para los ecosistemas naturales. Ed. Nordan Uruguay. 205 p.
- Crosby AW. 1988. Imperialismo ecológico. La expansión biológica de Europa, 900-1900. Editorial Crítica. Grupo editorial Grijalbo. Barcelona pp: 165-191.

- Daleo P, Alberti J, Iribarne O. 2009. Biological invasions and the neutral theory. *Diversity Distribution*, 15:547-553.
- Daneshgar P, Jose S. 2009. Role of species identity in plant invasions: experimental test using *Imperata cylindrica*. *Biological Invasions*, 11(6): 1431-1440.
- D'Antonio C, Levine J, Thomsen M. 2001. Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *Journal of Mediterranean Ecology*, 2: 233-245.
- Davies KF, Cavender-Bares J, Deacon N. 2011. Native communities determine the identity of exotic invaders even at scales at which communities are unsaturated *Diversity and Distributions*, 17: 35-42.
- Davies KF, Chesson P, Harrison S, Inouye BD, Melbourne BA, Rice KJ. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native–exotic diversity relationship. *Ecology*, 86(6): 1602-1610.
- Davis MA. 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press, New York. 244 p.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. 2000. Fluctuation resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528-534.
- Davis MA, Thompson K. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a propose nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81: 226-230.
- Di Bella CM, Paruelo JM, Becerra JE, Bacour C, Baret F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *Int J Remote Sensing*, 25: 5415-5427.
- Dukes JS. 2002. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications*, 12(2): 602-617.
- Dukes, JS. 2001. Biodiversity and invisibility in grassland microcosms. *Oecologia* 126:563-568.

- Dukes JS, Mooney HA. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *TRENDS in Ecology & Evolution*, 14(4): 135-139.
- Ehleringer JR, Monson RK. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 411-439.
- Elton CS. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK. 196 p.
- Emery SM. 2007. Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *Journal of Ecology*, 95: 1027-1035.
- Emery SM, Gross KL. 2007. Dominant species identity, not community evenness, regulates invasion in experimental grassland plant communities. *Ecology*, 88: 954 - 964.
- Emery SM, Gross KL. 2006. Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos*, 115: 549-558.
- Esler KJ, Prozesky H, Sharma GP, McGeoch M. 2010. How wide is the “knowing-doing” gap in invasion biology? *Biological Invasions*, 12: 4065-4075.
- Evaluación Ecosistémica del Milenio 2005. “Strengthening Capacity to Manage Ecosystems Sustainably for Human Well-Being” [En línea] noviembre 2011. www.millenniumassessment.org UNEP/LAC-IGWG.XV/9.
- Facelli JM, Pickett STA. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57: 1-33
- Facelli JM. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio*, 78: 21-25.
- Fargione J, Tilman D. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters*, 8: 604-611.
- Fargione J, Brown CS, Tilman D. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *PNAS*, 100(15): 8916-8920.

- Fonseca CR, Guadagnin DL, Emer C, Masciandri S, Germain P, Zalba S. 2013. Invasive alien plants in the Pampas grasslands; a tri-national cooperation challenge. *Biological Invasions*, doi: 10.1007/s10530-013-0406-2.
- Formoso F, Ríos A, Fernández G. 2008. Evaluación de la susceptibilidad de raigras espontáneo (*Lolium multiflorum* Lam.) a glifosato en sistemas de siembra directa del litoral agrícola. En: Seminario Internacional "Viabilidad del glifosato en sistemas productivos sustentables. Serie de Actividades de Difusión 554 INIA, Uruguay.
- Focht, T, Medeiros RB de. 2012. Prevention of natural grassland invasion by *Eragrostis plana* Nees using ecological management practices. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 41:1816-1823.
- Frankow-Lindberg BE. 2011. Grassland plant species diversity decreases invasion by increasing resource use. *Oecologia*, 3:793-802.
- Fridley JD. 2013. Generalized linear models in R. <http://plantecology.syr.edu/fridley/bio793/glm.html>. acceso 5 de agosto de 2013.
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax SF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Von Holle B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88(1): 3-17.
- Godoy O, Valladares F, Castro P, Costa M. 2008. Características de las plantas invasoras. En Vilà M, Valladares F, Traveset A y Castro P. eds. *Invasiones biológicas*. Colección divulgación. CSIC. Madrid. 53-64.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Haretche F, Rodríguez C. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral*, 16:105-113.
- Hector A, Dobson K, Minns A, Bazeley-White E, Lawton JH. 2001. Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a

- grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research*, 16: 819–831.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93: 5-15.
- Higgins SI, Richardson DN, Cowling RM, Trinder-Smith TH. 1999. Predicting the landscape -scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*, 13(2): 303-313.
- Holm LR, Plucknett DL, Pancho, JV, Herberger JP. 1991. *Cynodon dactylon* (L.) Pers. In: *The world's worst weeds; distribution and biology*. Malabar, Fla., Krieger. 25-31.
- Holzmueller EJ, Jose S. 2011. Invasion success of cogongrass an alien C4 perennial grass, in the southeastern United States: exploration of the ecological basis. *Biological Invasions*, 13:435-442.
- Hooper DU, Dukes JS. 2010. Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland, *Journal of Ecology*, 98: 764-777.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monograph*, 75:3-35.
- Hubbell ST. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19:166-172.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Huston M. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition, *Diversity Distribution*, 10:167–178.

- Huston MA. 1994. Case studies: endemism and invasion. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. Cap. 11.
- Huston MA. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113:81–101.
- INIA 2007. Seminario Control y manejo de malezas de campo sucio en Artigas [En línea] 26 abril 2008. Disponible en: www.inia.org.uy.
- Irisarri P, Milnitsky F, Monza J, Bedmar EJ. 1996. Characterization of rhizobia nodulating *Lotus subbiflorus* from Uruguayan soils. *Plant and Soil*, 180:39-47.
- ISTA. 2009. International Rules for Seed Testing. International seed testing association. Bassersdorf, Switzerland.
- Jiang XL, Zhang EWG, Wang EG (2007) Biodiversity effects on biomass production and invasion resistance in annual versus perennial plant communities. *Biodiversity Conservation*, 16: 1983–1994
- Jordan NR, Larson DL, Huerd SC. 2008. Soil modification by invasive plants: effects on native and invasive species of mixed-grass prairies. *Biological Invasions*, 10:177 - 190.
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636-668.
- Knapp A.K., J.M. Briggs, J.M. Blair and C.L. Turner 1998. Patterns and controls of aboveground net primary production in tallgrass prairie. In: Knapp A.K., J.M. Briggs, D.C. Hartnett and S.L. Collins (eds.), *Grassland Dynamics. Long-Term Ecological Research in Tallgrass Praire*. Oxford University Press, New York, pp. 193–221.
- Knops J MH, Wedin D, Tilman D. 1999. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems *Oecologia*, 126: 429 - 433.
- Leoni E, Altesor A, Paruelo JM. 2009. Explaining patterns of production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science*, 20: 612-619.
- Lévêque C. 2000. Síntomas de globalización. *Mundo científico*, 216: 50-54.

- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecological Letters*, 7: 975-989.
- Levine JM, Kennedy T, Naeem S. 2002. Neighbourhood scale effects of species diversity on biological invasions and their relationship to community patterns. En: Loreau M, Naeem S, Inchausti P eds. *Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Oxford University Press. 114-126.
- Levine JM. 2000. Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Science*, 288(5467): 852-854.
- Levine JM, D'Antonio DM. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *OIKOS*, 87:15-26.
- Lezama F, Baeza S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM. 2013. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, Doi: 10.1111/jvs.12053.
- Lezama F, Altesor A, Pereira M, Paruelo JM. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo J.M. eds. *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA- INIA 26*. Uruguay. 15-32.
- Lezama F, Altesor A, León RJ, Paruelo JM. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, 16: 167-182.
- Lezama F. 2005. Las comunidades herbáceas de un área de pastizales naturales de la región basáltica, Uruguay. Tesis Maestría. Montevideo, Uruguay. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas – PEDECIBA Facultad de Ciencias – Universidad de la República. 62 p.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20(5): 223-228.

- Lonsdale WP. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5): 1522-1536.
- Lyons K, Schwart KW. 2001. Rare species loss alters ecosystem function invasion resistance. *Ecology Letters*, 4: 358-365.
- MacArthur RH. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- Mack RN. 2003. Global plant dispersal, naturalization and invasion: pathways, modes and circumstances. En: Ruiz GM, Carlton JT ed. *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press, Washington, DC. 3-30.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689-710.
- Matteucci, S & A Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía OEA, Washington, DC. 53-54.
- Mc Glone CM, Hull Sieg C, Kolb TE. 2011. Invasion resistance and persistence: established plants win, even with disturbance and high propagule pressure. *Biological Invasions*, 13: 291-304.
- Medeiros RB de, Focht T. 2007. Invasão, prevenção, controle e utilização do capim-annoni-2 (*Eragrostis plana* Nees) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Agropecuária Gaúcha*, 13: 105-114.
- Meiners S J, Pickett STA, Cadenasso ML. 2002. Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *ECOGRAPHY*, 25: 215-223.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigación y Estadística Agropecuaria. 2000. Censo General Agropecuario. Uruguay
URL:<http://www.mgap.gub.uy/Dieaanterior/CENSOVOL2/indice.htm>
- Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente – Food and Agriculture Organization. 2013. Uruguay. 2013. Land Cover Classification System Uruguay. 61 p.

- Millot JC, Risso D, Methol R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Informe Técnico, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo-FUCREA. 199 p.
- Moles, AT, Moreno HF, Bonser SP, Warton DI, Helm A, Warman L, Eldridge DJ, Jurado E, Hemmings FA, Reich PB, Cavender-Bares J, Seabloom EW, Mayfield MM, Sheil D, Djietror JC, Peri PL, Enrico L, Cabido MR, Setterfield SA, Lehmann CER, Thomson FJ. 2012. Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology*, 100: 116-127.
- Mooney HA, Hobbs RJ. 2000. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington, D.C. 425-434.
- Mooney HA, Lubchenco J, Dirzo R, Sala OE. 1995. Biodiversity and ecosystem functioning: basis principles. En: Heywood, VT (exec. ed.) and Watson, RT (chair), *Global biodiversity assessment*. Cambridge Univ. Press. 281-325.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. Aim and methods of vegetation ecology. John Wiley, Nueva York. 547 p.
- Mwangi PN, Schmitz M, Scherber C, Roscher C, Schumacher J, Scherer-Lorenzen M, Weisser WW, Schmid B 2007. Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology*, 95: 65-78.
- Naeem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *OIKOS*, 91: 97-108.
- Oosterheld M y Sala OE 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science*, 1: 353-358.
- ONU. 1992. Declaración de Río sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo. <http://www.un.org/spanish/esa/sustdev/agenda21/riodeclaration.htm>.

- Panario D. 1994. Evolución y tendencia de la vegetación nativa uruguaya en: Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín Técnico 13. MGAP, Dirección de Suelos y Aguas. Uruguay. 37-47.
- Panario D. 1988. Geomorfología del Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 32 p.
- Paruelo JM, Guerschman JP, Piñeiro G, Jobbágy EG, Verón SR, Balde G, Baeza S. 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, 10(2): 47-61.
- Pereira M. 2008. [Capim Annoni: ¿un pasto maleza finalmente condenado? \[En línea\], Revista Plan Agropecuario 126: 56- 59. 15 setiembre 2010.](http://www.planagropecuario.org.uy/publicaciones/revista/R126/R_126_56.pdf)
http://www.planagropecuario.org.uy/publicaciones/revista/R126/R_126_56.pdf
- Perelman SB, Batista WB, Chaneton E, León RJC. 2007. Habitat stress, species pool size, and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 95(4): 662-673.
- Perelman SB, León RJC, Oesterheld M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 89 (4): 562-577.
- Perring, M.P. and M. J. Hovenden. 2012. Seedling survivorship of temperate grassland perennials is remarkably resistant to projected changes in rainfall. *Australian Journal of Botany*, 60:328–339.
- Petermann JS, Fergus AJF, Roscher C, Turnbull LA, Weigelt A, Schmid, B. 2010. Biology, chance, or history? The predictable reassembly of temperate grassland communities. *Ecology*, 91(2):408-421.
- Pickett STA, White PS. 1985 Natural disturbance and patch dynamics: and introduction. En: Pickett STA and White PS eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, USA. 3-13.
- Pino J, Gassó N, Vilà M, Sol D. 2008. Regiones y hábitats más invadidos. En: Vilà M, Valladares F, Traveset A y Castro P. eds. *Invasiones biológicas*. Colección divulgación. CSIC. Madrid. 41-52.

- Piñeiro G, Paruelo JM, Oesterheld M. 2006. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biological*, 12:1267-1284.
- Pysek P, Jarosik V, Kucera T. 2002. Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation*, 104: 13-24.
- Rauschert ESJ, Shea K. 2012. Influence of microsite disturbance on the establishment of two congeneric invasive thistles [en línea]. *PLoS ONE* 7(9): e45490. doi:10.1371/journal.pone.0045490. 30 noviembre 2012
- Rejmánek M, Richardson DM, Pyšek P. 2005. Plant invasions and invisibility of plant communities. En: van der Maarel E. ed. *Vegetation ecology*. Oxford. Blackwell Publishing. 332-355.
- Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6: 93-107.
- Richardson DM. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12(1): 18-26.
- Robinson, G.R., J.F. Quinn and M.L. Stanton. 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology*, 76: 786-794.
- Rodríguez C, Cayssials V. 2011. Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería En: Altesor A, Ayala W y Paruelo JM eds. *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA- INIA 26, Uruguay. 69-78.
- Rodríguez C, Leoni E, Lezama F, Altesor A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14: 433-440.
- Rosengurtt B. 1979. *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Publicación de la Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay.

- Sallabanks R, Courtney, SP. 1992. Frugivory, Seed Predation, and Insect-Vertebrate Interactions Annual Review of Entomology, 37: 377-400.
- Sancho L. 2011. Estrategias y mecanismos políticos e institucionales orientados hacia la concertación y las interrelaciones entre el sector forestal y otros sectores del desarrollo nacional (Uruguay). Consultoría FAO/GCP/INT/812/MUL.
- Santamaría L, Pericàs J, Carrete M, Tella JL. 2008. La ausencia de enemigos naturales favorece las invasiones biológicas. En: Vilà M, Valladares F, Traveset A y Castro P. eds. Invasiones biológicas. Colección divulgación. CSIC. Madrid. 91-102.
- Seabloom E, Borer ET, Buckley Y, Cleland WE, Davies K et al. 2013. Predicting invasion in grassland ecosystems: is exotic dominance the real embarrassment of richness? Global Change Biological, doi: 10.1111/gcb.12370.
- Seabloom E, Harpole S, Reichman OJ, Tilman D. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. PNAS, 100:13384-13389.
- Semmartin M. and M. Oesterheld. 1996. Effect of grazing pattern on primary productivity. Oikos, 75: 431-436.
- Shea K, Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. TRENDS in Ecology & Evolution, 17(4): 170-176.
- Simberloff D, Van Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? Biological Invasions, 1: 21-32.
- Simberloff D. 1995. Introduced species. En: Nieremberg WA ed. Encyclopedia of environmental biology Academic Press. California. 323-356.
- Smith MD, Knapp AK. 1999. Exotic plant species in a C4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. Oecologia, 120: 605-612.

- Soriano A. 1992. Río de la Plata grasslands. En: Coupland R.T. ed. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere. Elsevier, Amsterdam, NL. 367-407.
- Southwood, T. R. E. 1978. Ecological Methods. 2nd ed. Chapman and Hall, London.
- Souza L, Bunn WA, Simberloff D, Lawton RM, Sanders NJ. 2011. Biotic and abiotic influences on native and exotic richness relationship across spatial scales: favourable environments for native species are highly invulnerable. *Functional Ecology*, 25: 1106-1112.
- Stohlgren T, Jarnevichl C, Chong GW, Evangelista PH. 2006. Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia*, 78: 405–426.
- Stohlgren TJ, Barnett DT, Kartesz JT. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States [En línea] 30 de marzo 2011. The Ecological Society of America. www.frontiersinecology.org.
- Stohlgren TJ, Otsuki Y, Villa CA, Lee M, Belnap J. 2001. Patterns of plant invasions: a case example in native species hotspots and rare habitats *Biological Invasions*, 3: 37-50.
- Stohlgren T. J, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA, Schell LD, Bull KA, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69: 25-46.
- Symstad AJ, Chapin, FS, Wall, DH, Gross, KL, Huenneke, LF, Mittelbah, GG, Peters, PC y Tilman D. 2003. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystems functioning. *BioScience*, 53(1): 89-98.
- Symstad AJ. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, 81(1): 99-109.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176: 256-273.

- Thompson K, Hodgson JG, Grime JP, Burke MJW. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology*, 89: 1054-1060.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80:1455-1474.
- Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78(1): 81-92.
- Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367(27): 363-365.
- Turnbull LA, Rahm S, Baudois O, Eichenberger-Glinz S, Wacker L, Schmid B. 2005. Experimental invasion by legumes reveals non-random assembly rules in grassland communities. *Journal of Ecology*, 93: 1062-1070.
- van Tienderen PH, Van der Toorn J. 1991. Genetic differentiation between populations of *Plantago lanceolata* L. Local adaptation in three contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 79: 27-42.
- Vilà M, Castro P, García-Berthou, E. 2008. ¿Qué son las invasiones biológicas? En: Vilà, Valladores, Traveset, Santamaría, Castro Coords. *Invasiones Biológicas*. CSIC. Madrid. 21-28.
- Villalba J, Fernández G. 2005. Otra flor amarilla peligrosa: *Senecio madagascariensis*. *Tambo*, 150:46-48.
- Vitousek PN, D' Antonio CM, Loope LL, Westbrook R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468-478.
- Wardle DA. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility - evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos*, 95:161-170.
- Warton DI, Hui FKC. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology, *Ecology*, 92:3-10.
- Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.

- Wilken DH. 1993 *Lolium* in J. C. Hickman (ed.) *The Jepson manual: higher plants of California* University of California Press, Berkley, California. 1400.
- Williams PA, Kean JM, Buxton RP. 2010. Multiple factors determine the rate of increase of an invading non-native tree in New Zealand. *Biological Invasions*, 12: 1377-1388.
- Ziller S y Zalba S. 2007. Propostas de ação para prevenção e controle de espécies exóticas invasoras. *Natureza y Conservação*, 5(2): 8-15.
- Ziller SR, Reaser JK, Neville LE y Brandt K. 2005. *Invasive alien species in South America: national reports y directory of resources*. Global Invasive Species Programme. Cape Town, South Africa.

6. ANEXOS

ANEXO 1. Especies exóticas registradas en 313 censos ubicados en las cuatro regiones geomorfológicas con mayor porcentaje de pastizales naturales de Uruguay. A = anual, B = bianual, P = perenne; CB, Cuesta Basáltica; CS, Cuenca Sedimentaria; CSur, Centro Sur y SE, Sierras del Este.

APPENDIX 1. Exotic species recorded in 313 *relevés* located in the four geomorphological regions with higher percentage of natural grasslands of Uruguay. A = annual, B = biennial, P = perennial; CB, Cuesta Basáltica; CS, Cuenca Sedimentaria; CSur, Centro Sur and SE, Sierras del Este.

Especies	Familia	Ciclo de vida	Metabolismo fotosintético	Constancia por región (%)			
				CB	CS	CSur	SE
Gramíneas				CB	CS	CSur	SE
<i>Aira caryophylla</i> L.	Poaceae	A	C3		7		3
<i>Aira elegans</i> Willd	Poaceae	A	C3		51	33	32
<i>Briza maxima</i> L.	Poaceae	A	C3			2	
<i>Briza minor</i> L.	Poaceae	A	C3	50	86	84	46
<i>Bromus commutatus</i> Schrad.	Poaceae	A	C3			6	
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Poaceae	A	C3			16	
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Poaceae	P	C4	5	49	42	44
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Poaceae	P	C3			2	
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	Poaceae	P	C3		3	2	

<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	A	C3	17	40	52	
<i>Holcus lanatus</i> L.	Poaceae	P	C3		4		
<i>Koeleria phleoides</i> (Villars) Pers.	Poaceae	A	C3	40	6	7	
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Poaceae	A	C3	36	21	69	14
<i>Poa annua</i> L.	Poaceae	A	C3	13	6	6	
No gramíneas							
<i>Ammi majus</i> L.	Apiaceae	A	C3		2		
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Acanthaceae	A	C3	1	16		
<i>Anthemis sp.</i> L.	Asteraceae	A-B	C3	1			
<i>Carduus acanthoides</i> L.	Asteraceae	A	C3		2		
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	Asteraceae	A	C3	1		2	
<i>Carduus sp.</i> L	Asteraceae	A	C3	3	1	6	
<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	Asteraceae	A	C3		2		
<i>Carthamus lanatus</i> L.	Asteraceae	A	C3	3		4	
<i>Carthamus sp.</i> L.	Asteraceae	A	C3		4		
<i>Centaurea sp.</i> L.	Asteraceae	A	C3		1	6	
<i>Centaureum pulchellum</i> (Sw.) Druce	Gentianaceae	A	C3	15	9	2	
<i>Centunculus minimus</i> L.	Primulaceae	A	C3	25	28	55	9

<i>Cerastium sp.</i> L.	Caryophyllaceae	A	C3		3	15	
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	A	C3	11	6	2	
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	A	C3	9	30	60	17
<i>Echium plantagineum</i> L.	Boraginaceae	A	C3		3	9	
<i>Erodium sp.</i> L'Hér ex Aiton	Geraniaceae	A-B	C3				2
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	Cyperaceae	P	C4			7	
<i>Hypochoeris glabra</i> L.	Asteraceae	A	C3		3	2	7
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	Asteraceae	A	C3		7	35	10
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Fabaceae	P	C3			24	
<i>Lotus subbiflorus</i> Lag.	Fabaceae	A	C3	1	11	35	2
<i>Medicago lupulina</i> L.	Fabaceae	A	C3		1	4	
<i>Medicago sp.</i> L	Fabaceae	A	C3		4	7	
<i>Mentha pulegium</i> L.	Lamiaceae	P	C3		7	6	
<i>Parentucellia viscosa</i> (L.) Caruel	Orobanchaceae	A	C3				2
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	P	C3			2	
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Caryophyllaceae	A	C3				5

<i>Senecio madagascariensis</i> Poir	Asteraceae	P	C3		2		
<i>Silene gallica</i> L.	Caryophyllaceae	A	C3	6	18	8	
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Asteraceae	A-B	C3	1	7		
<i>Veronica arvensis</i> L.	Plantaginaceae	A	C3	4			
<i>Veronica peregrina</i> L.	Plantaginaceae	A	C3	4			
<i>Veronica polita</i> Fr.	Plantaginaceae	A	C3	5			
<i>Veronica sp.</i> L.	Plantaginaceae		C3	1	1		

ANEXO 2

Especies exóticas. Estudio de la capacidad germinativa de las semillas

Las especies elegidas para el experimento (capítulo 4) fueron: *Cynodon dactylon* (L.)Pers. (Poaceae) (gramínea perenne C₄), *Lolium multiflorum* Lam (Poaceae) (gramínea anual C₃), *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) (herbácea perenne) y *Lotus subbiflorus* Lag. (Fabaceae) (leguminosa anual).

C. dactylon es una especie originaria del sur de África, cosmopolita e introducida en forma intencional en nuestro país probablemente desde inicios del siglo XX. Presenta rizomas y estolones, lo que permite su exitosa estrategia de propagación vegetativa. Está registrada en la Base de datos sobre Invasiones Biológicas de Uruguay y Argentina, y citada para Venezuela (I3N, Ziller et al. 2005).

L. multiflorum es una gramínea forrajera de crecimiento anual o bianual, originaria del norte de África y Asia menor. En la actualidad se encuentra diseminada por todo el mundo (Wilken 1993). Su introducción ha sido voluntaria al constituir una especie de preferencia por su alto valor productivo forrajero y de amplia extensión en nuestro país. Está incluida en la Base de datos sobre Invasiones Biológicas de Argentina y Uruguay (I3N). En estudios realizados en diferentes regiones de Uruguay ha sido registrada (Altesor et al 1998, Rodriguez et al. 2003, Altesor et al 2005) y se ha demostrado la resistencia de plantas pequeñas de *L.multiflorum* a herbicidas (glifosato) (Formoso et al. 2008), lo que aumentaría su capacidad invasora, en el contexto de una expansión en el uso de esta tecnología.

P.lanceolata proviene de Europa y Asia. Al igual que las dos especies anteriores, está incluida como especie invasora exótica en la base de datos de Argentina (I3N). En Uruguay no hay registro de eventos de invasión, pero por los antecedentes regionales se consideró de importancia considerarla para este estudio. Esta especie está, además, probándose como forrajera en nuestro país (Barrrios et al. 2007).

L. subbiflorus es una leguminosa de origen mediterráneo, de uso agropecuario en Uruguay. Si bien no ha sido identificada como especie invasora, su uso como

forrajera y la capacidad de nodulación (Irisarri et al. 1996) que favorece su expansión, determinan su elección en este ensayo.

La técnica utilizada para la germinación fue oportunamente descrita en el Capítulo 3. Se consideró semilla germinada cuando la radícula emergió desde la cubierta seminal (en el caso de las leguminosas) y cuando apareció la radícula junto al coleoptile (en el caso de las gramíneas) (Carámbula 2006). (Figura 1).

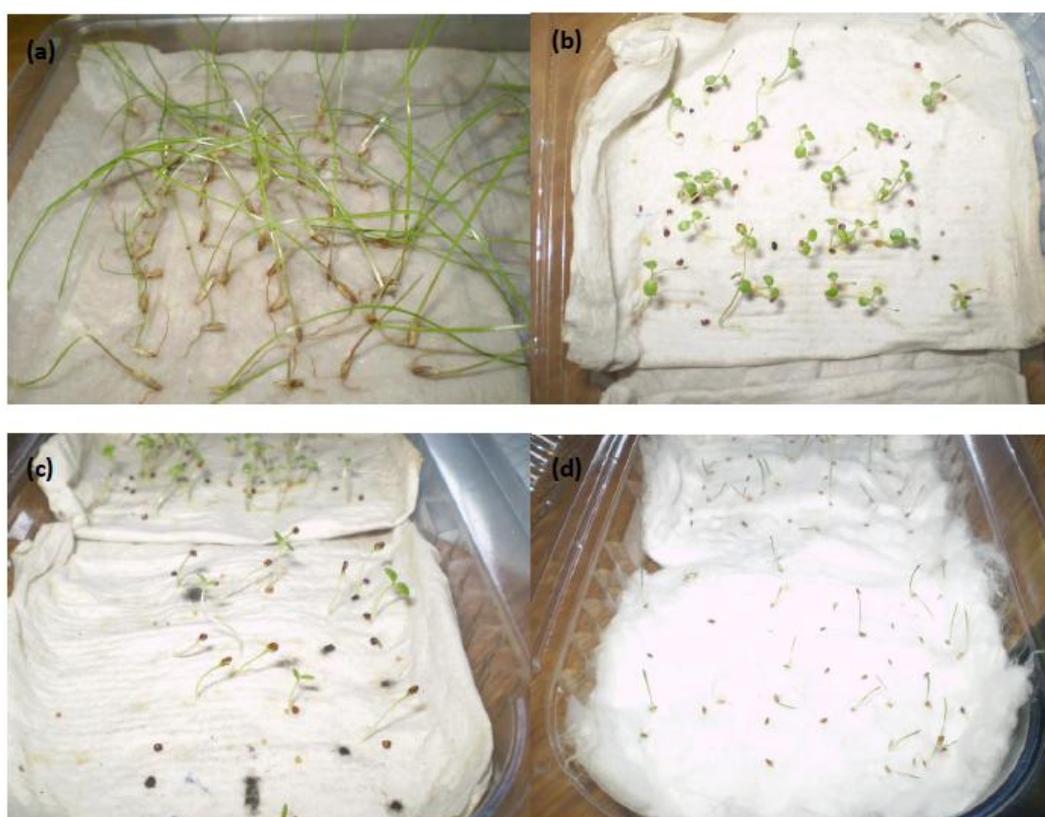


Figura 1. Semillas germinadas en cámara de *L. multiflorum* (a), *L. subbiflorus* (b), *P. lanceolata* (c) y *C. dactylon* (d).

En relación con la germinación en cámara, para *L. multiflorum* se alcanzó el máximo porcentaje de germinación en los primeros dos días (95% en las dos fechas), mientras que para las tres especies restantes se registraron diferencias en el porcentaje de germinación, alcanzando el máximo entre los 10 y 15 días (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de germinación de las cuatro especies exóticas en condiciones controladas en dos fechas (marzo y setiembre de 2009)

Especie	% germinación (marzo)	% germinación (setiembre)
<i>Cynodon dactylon</i>	35	20,5
<i>Lolium multiflorum</i>	95	95
<i>Lotus subbiflorus</i>	39	52,5
<i>Plantago lanceolata</i>	81	77