



FACULTAD DE
CIENCIAS
UDELAR | fcien.edu.uy

Universidad de la República
Facultad de Ciencias
Programa de Posgrado en
Ciencias Ambientales



Invasión de *Eragrostis plana* Nees. en pastizales de Uruguay: el estrés hídrico como oportunidad para su colonización

Autora: Ing. Agr. Maira Soares de Lima Núñez (maira.soaresdelima@gmail.com)

Orientadora: Dra. Anaclara Guido Bolioli (aguido@fcien.edu.uy)

Tribunal:

Dra. Claudia Rodríguez

Dra. Daniella Bresciano

Dr. Pedro Tognetti

2022

Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales

Resumen

Eragrostis plana (capín Annoni) es una importante gramínea invasora de los pastizales del Río de la Plata, frecuentemente asociada a sitios con alto grado de estrés abiótico (ej. estrés hídrico). El objetivo general de la tesis fue estudiar la influencia del estrés hídrico como posible oportunidad para la invasión de *E. plana*. El trabajo está estructurado en dos capítulos independientes y complementarios, donde se abordan la invasividad de la especie y la invasibilidad de comunidades de pastizal. En el capítulo I, se evaluó el efecto relativo del estrés hídrico en el desempeño individual y la habilidad competitiva de *E. plana*, en comparación con dos gramíneas nativas de pastizales de Uruguay (*Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*). Se observó que *E. plana* fue la especie más afectada por el estrés. Sin embargo, tuvo un mayor efecto supresor en el crecimiento de las gramíneas nativas, y su respuesta fue generalmente positiva o neutra cuando interactuó con éstas. Por lo tanto, aunque el estrés hídrico tuvo un mayor efecto en *E. plana*, su habilidad competitiva fue superior que las gramíneas nativas. En el capítulo II se evaluó la invasibilidad de tres comunidades de pastizal de Sierras del Este (ralo, denso e intersticios de pajonal) luego de un evento de estrés hídrico. Las comunidades fueron sometidas a dos tratamientos, con y sin estrés hídrico, en condiciones de laboratorio. Posteriormente se sembró *E. plana* y se evaluó el efecto del estrés en su germinación y sobrevivencia. La invasibilidad fue principalmente determinada por las características de cada comunidad (e.g. suelo, riqueza y composición de especies), siendo el pastizal ralo más invasible. Se concluye que el estrés hídrico afecta el desempeño de *E. plana* pero su habilidad competitiva fue superior, y que la invasibilidad de los pastizales está determinada por características intrínsecas que definen cada comunidad y su resistencia biótica.

[Palabras clave: Capín Annoni; Invasibilidad; Invasividad; Exótica; Pastizal; Sequía]

Agradecimientos

Para el que mira sin ver la Tierra es tierra nomás

-Atahualpa Yupanqui-

Agradecer, agradecer por haber tenido el privilegio de crecer rodeada de pastizales, responsables y objeto de gran parte de mi curiosidad, lo que me llevó a realizar esta maestría, en buena medida atada al arraigo sentimental en busca de respuestas y alternativas para controlar las amenazas que sufren.

Quiero agradecer primeramente a mi tutora Anaclara, esto no hubiera sido posible sin su apoyo continuo, su paciencia, su cariño y dedicación enseñándome a *hacer ciencia*, a pensar y describir la información de manera crítica y analítica; sin dudas no podría haber tenido mejor tutora.

A Amparo y Luis, colaboradores que además de apoyar en la parte experimental, aportaron su experiencia y conocimientos para la redacción, acompañando siempre con la mejor energía.

Agradecer al Grupo de Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias por inspirarme y enriquecer el proceso con sus valiosos aportes, así como al tribunal de tesis que permitieron mejorar la calidad del trabajo.

A quienes me apoyaron en distintas etapas de este proceso, funcionarios de INIA Treinta y Tres, a los amigos que siempre me motivaron a seguir y a los colegas de trabajo que me permitieron dedicarle horas a esto.

¿Qué sería de esto sin Pedro, Mica, Chechu, Lu, Martín y Santi? Horas de ayuda desinteresada, respondiendo preguntas, apoyando en detalles y bancando la moral; lo más valioso de esta etapa fue su amistad y el tiempo compartido.

Quiero agradecer también a toda mi familia, en especial a mamá por incentivar me permanentemente a la formación universitaria y a mis abuelos por despedirse siempre con un “usted siga para adelante negrita”.

Esta investigación fue posible gracias a los fondos del proyecto INIA-Uruguay “Plantas exóticas invasoras: herramientas para la prevención y control de su invasión en campo natural” y a la beca de maestría de la ANII (POS_NAC_2019_1_157890), Uruguay.

Índice de contenidos

Resumen	I
Agradecimientos	II
Índice de contenidos	III
Índice de figuras	V
Índice de tablas	VII
Introducción general	1
Capítulo I. Desempeño y habilidad competitiva de la gramínea invasora <i>Eragrostis plana</i> en condiciones de estrés hídrico	6
<i>Introducción</i>	6
<i>Materiales y métodos</i>	8
Área de estudio	8
Diseño experimental	8
Obtención de datos	10
Análisis de datos	12
<i>Resultados</i>	12
Experimento I. Efecto del estrés hídrico en el desempeño de las especies	12
Experimento II. Habilidad competitiva en estrés hídrico	15
<i>Discusión</i>	17
<i>Anexos I</i>	20
Capítulo II. Efecto del estrés hídrico en la invasión de distintas comunidades de pastizal	22
<i>Introducción</i>	22
<i>Materiales y métodos</i>	24
Caracterización de la zona de estudio.....	24
Diseño experimental y obtención de datos	25
Análisis de datos	27
<i>Resultados</i>	28

<u>Efecto del estrés hídrico en las comunidades.....</u>	<u>30</u>
<i>Discusión.....</i>	<i>35</i>
<i>Anexos II.....</i>	<i>38</i>
Discusión general	43
Conclusión	44
Bibliografía	45

Índice de figuras

- Figura 1** Etapas del proceso de invasión. Transporte de la especie a un nuevo ambiente, colonización de su población, establecimiento y propagación en el paisaje, entre barras (//) se mencionan las posibles barreras que debe superar la especie para lograr invadir. El tamaño de flecha indica la existencia de filtros que determinan la probabilidad de éxito en cada etapa. Basado en Richardson et al., 2000; Theoharides y Duker, 2007; Blackburn et al., 2011. 2
- Figura 2** Componentes que determinan el grado de invasión: presión de propágulos, invasibilidad de la comunidad e invasividad de la especie exótica invasora. 3
- Figura 3** Esquema de los dos experimentos del estudio. Se representa el experimento que evalúa el efecto del estrés hídrico en el desempeño individual de las especies y el experimento de habilidad competitiva en condiciones de estrés hídrico. Las especies utilizadas son las gramíneas nativas *Eragrostis bahiensis* () y *Sporobolus indicus* (), y la invasora *Eragrostis plana* () con sus respectivos tratamientos (Efecto del estrés hídrico: con y sin estrés hídrico; Habilidad competitiva en estrés hídrico: sin interacción y con distintas combinaciones de interacciones). Nótese que los tratamientos sin competencia con estrés hídrico corresponden a ambos experimentos. 9
- Figura 4** Promedio (n=5) de la tasa de producción de hojas (n° de hojas/día); tasa de senescencia foliar (n° de hojas senescentes/día); tasa de macollaje (n° de macollos/día); tasa de crecimiento en altura (cm/día) para los tratamientos con y sin estrés hídrico (EH) en las especies *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las barras indican el desvío estándar. Los * indican diferencias significativas (p<0.05) entre tratamientos (con y sin estrés hídrico) para cada especie. Por resultados de análisis estadísticos ver Anexo 2..... 14
- Figura 5** Promedio (n=5) de la tasa de crecimiento en biomasa (mg/día) y relación biomasa aérea/subterránea (g de biomasa aérea/ g de biomasa subterránea) para los tratamientos con y sin estrés hídrico (EH) en las especies *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las barras indican el desvío estándar. Los * indican diferencias significativas (p<0.05) entre tratamientos (con y sin estrés hídrico) para cada una de las especies. Por resultados de análisis estadísticos ver Anexo 4. 15
- Figura 6** Promedio (n=5) de los índices de intensidad interacción relativos (IIR) para la tasa de producción de hojas, tasa de macollaje y tasa de crecimiento en biomasa para cada especie objetivo (*Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) en interacción con las especies acompañantes. Las barras indican los intervalos de confianza al 95%. 16
- Figura 7** Promedio mensual (1991-2020) de precipitaciones acumuladas (mm), evapotranspiración Penman (INIA GRAS, datos estación meteorológica Treinta y Tres) y diferencia entre ambos. Nótese que en promedio de noviembre a febrero en los últimos 30 años existió diferencia negativa entre la precipitación y la demanda atmosférica. . 24
- Figura 8** Porcentaje de germinación acumulado al final del experimento (a) y porcentaje de sobrevivencia (b) de *Eragrostis plana* por tratamiento (n=5). Los tratamientos son el

resultado de la combinación del riego (CEH: con estrés hídrico; SEH: sin estrés hídrico) en tres comunidades distintas (pajonal, denso y ralo). Las barras representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (p -valor <0.05)..... 29

Figura 9 Relación entre el porcentaje de germinación acumulado al final del experimento y la riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de restos secos. Cada valor corresponde a un monolito ($n=30$) discriminado por comunidad ($n=10$). 30

Figura 10 Diferencias en el porcentaje de restos secos (a) y suelo desnudo (b) entre el tiempo 1 y tiempo 0 en las comunidades de pastizal (pajonal, denso y ralo) con estrés hídrico (CEH) y sin estrés hídrico (SEH). Las barras representan el intervalo de confianza (95 %). Valores distintos de cero indican cambios en el tiempo (*). 31

Figura 11 Análisis de escalamiento multifuncional (NMDS) de la composición botánica de las comunidades de pastizal (R: ralo, D: denso, P: pajonal). Se muestran las trayectorias de cada comunidad, antes (A=tiempo 0) y después (D= tiempo 1) el período de estrés hídrico, para ambos tratamientos de riego (SEH: sin estrés hídrico, CEH: con estrés hídrico). Los puntos blancos representan un monolito en cada tiempo $n=60$ (tiempo 0 + tiempo 1), las cruces el centroide y las flechas la trayectoria del tiempo 0 (antes del estrés hídrico) al tiempo 1 (después del estrés hídrico). 32

Índice de tablas

Tabla I Esquema de los eventos realizados durante el experimento con el número de meses desde la fecha de siembra, la humedad relativa promedio (HR %) y la temperatura (T °C) para los tratamientos con (EH) y sin estrés hídrico (SEH).	10
Tabla II Variables de respuesta estudiadas, abreviaciones, unidades y descripciones. 11	
Tabla III Resumen de los resultados del índice de intensidad de interacción relativo (IIR, Armas et al. 2004) para cada especie objetivo según la especie acompañante, considerando la tasa de producción de hojas (Tph), tasa de macollaje (Tm) y tasa de crecimiento en biomasa (Tc). IIR= 0: neutralidad; IIR<0 (-): competencia; IIR>0 (+): facilitación.	17
Tabla IV Análisis de suelo de las comunidades donde se colectaron los monolitos para el experimento. N%: porcentaje de nitrógeno, COrg%: porcentaje de carbono orgánico, P Bray: fósforo Bray. Laboratorio de análisis de Suelos, Plantas y Agua, La Estanzuela, 2019,	25
Tabla V Cronograma de los eventos, acondicionamiento y actividades realizadas durante el ensayo, así como la condición hídrica de los monolitos desde la colecta de los mismos hasta finalizado los conteos de germinaciones.	27
Tabla VI Resultados del análisis de varianza de dos vías para las variables de porcentaje de germinación acumulada y porcentaje de supervivencia de <i>Eragrostis plana</i>	29
Tabla VII P- valores resultantes del análisis de varianza de dos vías (factores: comunidad y riego) para la riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de restos secos en tiempo 1 (previo a la siembra de <i>Eragrostis plana</i> , luego del evento de estrés hídrico).	33
Tabla VIII Contrastes para los factores comunidad (ralo, denso y pajonal) y riego (con estrés hídrico: CEH; sin estrés hídrico: SEH), o interacción entre estos, que fueron significativos en Tabla VII. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0.05$) para cada variable respuesta (riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de restos secos).	33
Tabla IX Cobertura (%) y grupo funcional de las especies dominantes en los monolitos por comunidad en el tiempo 1 (previo a la siembra de <i>E. plana</i> , después del evento de estrés hídrico). DE: desvío estándar; H: hierba; J: juncácea; GC: gramínea cespitosa; GP: gramínea postrada. Todas las especies listadas son perennes	34

Introducción general

Durante las últimas décadas se ha observado un incremento de las invasiones biológicas, principalmente por el aumento del comercio internacional y la apertura de nuevos mercados (Pyšek et al. 2010; Vilà e Ibáñez 2011). La invasión de especies exóticas es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad en el mundo, afectando los ecosistemas naturales de forma irreversible (Elton 1958; Vitousek et al. 1996; Pyšek et al. 2012). Esto trae implicancias a nivel ecológico como a nivel económico y social, al afectar directamente la estructura del ecosistema o indirectamente al cambiar atributos que afectan los procesos y funciones de los mismos (Callaway et al. 2004; Strauss et al. 2006; Sousa et al. 2011). En consecuencia, organismos internacionales con incidencia a nivel mundial (Organización de las Naciones Unidas, Convención de la Diversidad Biológica, Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y el Panel Intergubernamental en Cambio Climático) asumieron la invasión de especies exóticas como una problemática global actual (McNeely et al. 2001; Gitay et al. 2002; CBD 2010; ONU 2015).

En caso de la invasión por plantas exóticas, el éxito se da ante la posibilidad de dispersarse rápidamente luego de superar las distintas barreras que existen en las etapas del proceso de invasión. Estas barreras fueron descritas por diversos autores (Richardson et al., 2000; Richardson y Pyšek, 2006; Theoharides y Dukes, 2007; Blackburn et al., 2011), y suponen restricciones a diferentes escalas espaciales durante las cuatro etapas del proceso de invasión: transporte a largas distancias, colonización, establecimiento y propagación en el paisaje (Figura 1). Las especies exóticas invasoras son transportadas intencional o accidentalmente por el ser humano desde su lugar de origen a largas distancias, y pueden ensamblarse en un nuevo *pool* de especies regional. Luego de esta primera barrera geográfica, factores ambientales, interacciones bióticas y procesos demográficos pueden limitar la colonización y el establecimiento de dicha especie en una nueva comunidad, ya que debe ser capaz de sobrevivir y reproducirse en el ambiente receptor. Una vez establecida, la especie exótica invasora debe lograr dispersarse con éxito en el paisaje, superando nuevamente barreras bióticas y abióticas para colonizar nuevos sitios de introducción (Richardson et al., 2000; Richardson y Pyšek, 2006; Theoharides y Dukes, 2007).

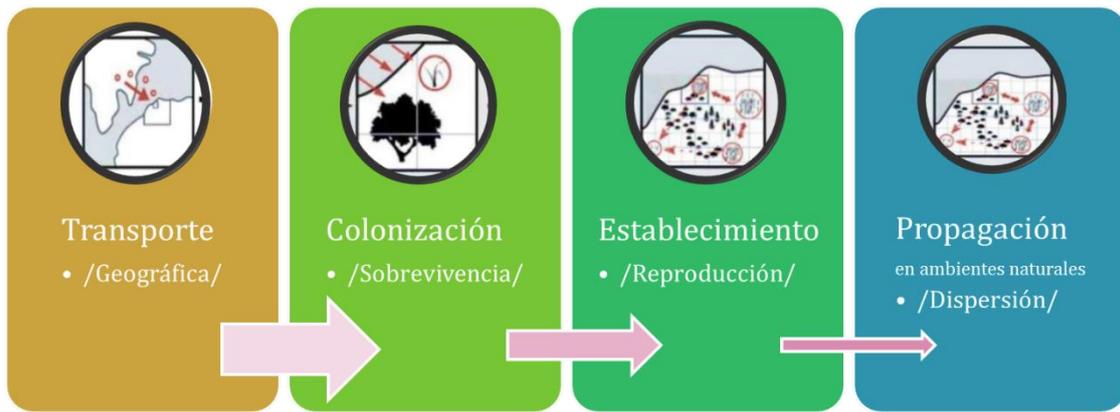


Figura 1 Etapas del proceso de invasión. Transporte de la especie a un nuevo ambiente, colonización de su población, establecimiento y propagación en el paisaje, entre barras (/) se mencionan las posibles barreras que debe superar la especie para lograr invadir. El tamaño de flecha indica la existencia de filtros que determinan la probabilidad de éxito en cada etapa. Basado en Richardson et al., 2000; Theoharides y Duker, 2007; Blackburn et al., 2011.

El grado de invasión de un ecosistema está determinado por la acción conjunta de tres componentes principales: la presión de propágulos, dada por el número y frecuencia de introducciones, la invasividad, entendida como la capacidad de invasión de una especie, y la invasibilidad, que se define como la susceptibilidad de la comunidad a ser invadida (Lonsdale, 1999; Richardson et al., 2000; Davis, 2005; Figura 2). Diversos trabajos han investigado cuáles son las características y mecanismos que subyacen a estos conceptos para entender qué atributos confieren mayor invasividad a las especies y qué factores tornan una comunidad más susceptible a la invasión (Levine et al., 2003; Liancourt et al., 2005; Gioria y Osborne, 2014). Las características de las plantas exóticas que le confieren invasividad se relacionan principalmente con su rápida y eficiente adquisición de recursos en el ambiente receptor, como por ejemplo elevada habilidad competitiva y rápido crecimiento (Vilá et al., 2008). Por otra parte, una de las hipótesis más aceptadas que responde a la invasibilidad de las comunidades es la teoría de los “recursos fluctuantes”, donde se sugiere que la invasión es facilitada por cambios en la disponibilidad de recursos en el tiempo (Davis et al. 2000). Los eventos de déficit hídrico son un ejemplo común de fluctuación de recursos, y por lo tanto, pueden presentar oportunidades para el establecimiento de las especies exóticas invasoras en determinadas comunidades (Hobbs y Huenneke, 1992).



Figura 2 Componentes que determinan el grado de invasión: presión de propágulos, invasibilidad de la comunidad e invasividad de la especie exótica invasora.

En el escenario de cambio global, el cambio climático implica el incremento continuo de la temperatura con aumentos de períodos de déficit hídrico, y situaciones más severas y frecuentes de eventos extremos (IPCC, 2007). Los períodos de déficit hídrico, conocidos como sequías, pueden darse por déficit de precipitaciones que, sumado a otros factores ambientales (ej. altas temperaturas, mayor radiación solar, vientos fuertes), derivan en situaciones donde el agua disponible en el suelo es insuficiente para el crecimiento vegetal. Las sequías son uno de los disturbios que afectan el funcionamiento de los ecosistemas, al disminuir la producción primaria y alterar la estabilidad de las comunidades (van Peer et al., 2004; Sala et al., 2012). En este sentido, los períodos de déficit hídrico podrían determinar pulsos en la disponibilidad de determinados recursos, debido a disminución del consumo por mortalidad de individuos, aumentando la invasibilidad de las comunidades (Davis et al., 2000). Por otra parte, se evidenció que algunas especies exóticas invasoras poseen mecanismos anatómicos y fisiológicos que les permiten colonizar rápidamente ambientes sometidos a este tipo de estrés, pudiendo superar el desempeño de las especies nativas (Rejmanek et al., 2005; Mojzes et al., 2020).

En particular, la invasión por *Eragrostis plana* Nees en los pastizales del Río de la Plata está causando impactos significativos en los sistemas ganaderos basados en este recurso (Medeiros et al. 2009). Esta especie es una gramínea cespitosa estival, originaria del sur de África, que fue introducida accidentalmente en la década de 1950 en el sur brasileño. La misma se comercializó en Brasil hasta 1970 como promisorio forrajero, prohibiéndose luego por presentar muy bajo valor forrajero y constatarse como una gran amenaza para los sistemas agropecuarios. En su ambiente original, *E. plana* se encuentra en pastizales y en llanuras aluviales, suelos arenosos y áreas alteradas, como campos de cultivo abandonados, bordes de caminos y sitios ricos en nutrientes (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/114171>; 5 de noviembre de 2022). En Sudáfrica, la especie se limita a la parte más oriental del país, donde se adapta bien a los suelos

ácidos, con clima templado, húmedo y con verano cálido (subtropical húmedo o sin estación seca - Cfa, Kottek et al., 2006). La invasión de *E. plana* se encuentra en expansión en América del Sur y, a través de la generación de un modelo bioclimático, se proyecta un aumento para la región (Barbosa et al., 2013).

Se ha observado que altos grados de invasión por *E. plana* reducen notablemente la riqueza y cobertura de especies nativas de los pastizales del Río de la Plata (Guido y Pillar, 2017; Dresseno et al., 2018). Esta sustitución de la vegetación nativa reduce la productividad por hectárea debido a su deficiente calidad nutricional, con valores 800 g/kg de materia seca de fibra detergente neutro que ofrece resistencia a la cosecha del ganado (Guido et al., 2021; Hall y Nascimento, 1978). Lo anteriormente mencionado afecta directamente la producción ganadera al disminuir la ganancia de peso individual de los animales (Ferreira, 2011; Pellegrini et al., 2016; Scheffer-Basso et al., 2016), e indirectamente al propiciar una mayor presión de pastoreo sobre las especies más palatables (McNaughton, 1987). El impacto trasciende la productividad ganadera, ya que aumenta los costos vinculados al control y desvaloriza la tierra, lo que facilita cambios en el uso de la misma a través de la transformación del pastizal natural en cultivos agrícolas o forestales (Ferreira y Filippi, 2010). Como consecuencia, la invasión de *E. plana* agrega un relevante aspecto económico, social y cultural a considerar.

En Uruguay, la problemática de las especies exóticas invasoras ha sido contemplada en la *Propuesta de Estrategia Nacional de Biodiversidad* (MVOTMA, 2016), siendo la especie en estudio reconocida como una “amenaza sobre la diversidad biológica, el desarrollo económico y la salud de Uruguay”. Su presencia se reportó en el país en el año 1980 y fue declarada plaga nacional en el año 2008. Actualmente se han observado significativos avances de su invasión, principalmente en los departamentos fronterizos con Brasil, encontrando focos desde Artigas hasta Rocha (MGAP-DGSA, 2015, 2017; Quiñones et al., 2021). Es por esto, que se encuentra en la lista uruguaya de las cuatro especies vegetales prioritarias para su control (Comité de Especies Exóticas Invasoras, 2017). No obstante, el conocimiento de los patrones de invasión en el territorio nacional, así como el entendimiento de los mecanismos asociados a su establecimiento es alarmantemente escaso, y con frecuencia especulativo. Identificar qué condiciones aumentan la invasibilidad de los pastizales y cuáles medidas afectan la resistencia biótica son claves para entender el proceso de invasión. A escala regional, se observó que los focos de invasión de los pastizales del sur brasileño estarían asociados a eventos de estrés hídrico, los cuales podrían significar una eventual oportunidad para la colonización y establecimiento de algunas especies exóticas invasoras (Guido et al., 2016). Sin embargo, esta hipótesis aún no ha sido comprobada de forma experimental para poder realizar una afirmación causal sobre el grado de invasión y las eventuales sequías estivales de la región.

Es menester conocer qué condiciones le otorgan a *E. plana* mayor habilidad competitiva y probabilidad de éxito en las comunidades de pastizales a fin de orientar medidas de manejo en el momento adecuado, y así poder prevenir su establecimiento y propagación. En este marco, en esta tesis se propuso estudiar la influencia del estrés hídrico como posible oportunidad para la invasión de *E. plana*, considerando tanto su habilidad competitiva como la susceptibilidad de comunidades de pastizales a su invasión. Para ello, la tesis cuenta con dos capítulos independientes y complementarios sobre el efecto del estrés hídrico en el proceso de invasión, donde en el primero se realiza un enfoque en la respuesta individual de la especie exótica invasora (invasividad), y en el segundo, se enfatiza el estudio de la comunidad receptora (invasibilidad).

Objetivo general

Evaluar la relevancia del estrés hídrico como potencial generador de oportunidades para la invasión de *Eragrostis plana*.

Objetivos específicos

- I. Comparar el efecto relativo del estrés hídrico en el desempeño de *E. plana*, en comparación con gramíneas nativas de los pastizales del Río de la Plata (capítulo I)
- II. Evaluar la habilidad competitiva de *E. plana* en condiciones de estrés hídrico, considerando sus efectos y su respuesta cuando interacciona con especies nativas (capítulo I).
- III. Evaluar la susceptibilidad de distintas comunidades de pastizales de Sierras del Este a la invasión de *E. plana*, luego de un evento de estrés hídrico (capítulo II).

Capítulo I. Desempeño y habilidad competitiva de la gramínea invasora *Eragrostis plana* en condiciones de estrés hídrico

Este artículo fue publicado en Ecología Austral:

Soares de Lima, M.; Quiñones, A.; Guido, A. 2022. Desempeño y habilidad competitiva de la gramínea invasora *Eragrostis plana* en condiciones de estrés hídrico. *Ecología Austral* 32: 972-983.

Introducción

A nivel individual y poblacional, las especies exóticas invasoras han sido asociadas con características que le confieren gran capacidad de establecimiento y propagación (i.e. invasividad). A partir de combinaciones pareadas con especies nativas, se ha demostrado que las especies exóticas invasoras pueden tener un mayor desempeño en altura, crecimiento lateral, tasa de crecimiento, diferencias en asignación de biomasa, entre otras variables (Daehler, 2003; Vilà y Weiner, 2004; Van Kleunen et al., 2010). Estas características pueden significar una ventaja al momento de competir por recursos limitantes con especies vecinas, debido a una mayor eficiencia en la adquisición y/o utilización de los mismos, aumentando así su invasividad en ciertas condiciones (Funk, 2013; Gioria y Osborne, 2014). Por lo tanto, la competencia interespecífica entre especies exóticas invasoras y especies nativas es uno de los procesos más estudiados para el entendimiento del éxito de una invasión biológica en comunidades vegetales (Goldberg, 1996; Levine et al., 2003; Vilà y Weiner, 2004; Gioria y Osborne, 2014).

La habilidad competitiva se define como el efecto de suprimir el crecimiento de las especies vecinas (efecto competitivo) y/o de tolerar niveles de recursos que han sido reducidos por la competencia (respuesta competitiva; Goldberg y Werner, 1983; Goldberg, 1990; Bakker y Wilson, 2001; Vilà y Weiner, 2004; Young y Mangold, 2008; Gruntman et al., 2014; Schultheis y MacGuigan, 2018). La superioridad competitiva de las especies exóticas invasoras ha sido destacada como un mecanismo clave en las primeras etapas del proceso de invasión (Goldberg, 1996; Vilà y Weiner, 2004; Gioria y Osborne, 2014). Esta superioridad competitiva se ha observado inclusive en condiciones de baja disponibilidad de recursos, como por ejemplo en situaciones de estrés hídrico, donde las plantas exóticas invasoras podrían ser más eficientes en la adquisición de agua y/o en la utilización de niveles bajos de este recurso (Nernberg y Dale, 1997; Mason et al., 2012).

En el contexto mundial de cambio climático, se espera que la región de los Pastizales del Río de la Plata presente modificaciones en el régimen de precipitaciones, generando períodos de sequías 30% más frecuentes, 10% más severos y menos duraderos (Penalba

y Rivera, 2013, 2015). Este escenario de cambio global afecta el éxito de las invasiones biológicas por aumentar el nivel de las perturbaciones a través de eventos climáticos extremos, lo que resulta en fluctuaciones mayores y más frecuentes en la disponibilidad de recursos (Bradley et al., 2010). Observaciones a campo en los pastizales brasileños del Río de la Plata indicaron que los focos de invasión de plantas exóticas se asociaron a zonas con mayor déficit hídrico (Guido et al., 2016). Las predicciones para esta región sugieren un aumento en la riqueza de especies exóticas invasoras, y especialmente gramíneas de metabolismo C₄ de origen africano (Barbosa, 2016), posiblemente por su tolerancia a climas más cálidos y secos. Por lo tanto, estas condiciones de déficit hídrico que se proyectan serán más frecuentes, podrían ser ventanas de oportunidad para desencadenar el proceso de invasión biológica en los pastizales del Río de la Plata.

En particular, la invasión por *Eragrostis plana* Nees, una gramínea perenne-estival originaria del sur de África, está causando impactos significativos en los pastizales del sur de Brasil y Uruguay, por afectar la diversidad de especies y la producción ganadera debido a su baja palatabilidad (Medeiros et al., 2009; Favaretto et al., 2015a; Guido y Pillar, 2017; Dresseno et al., 2018; Guido et al., 2021). Según un estudio experimental en el sur brasileño, *E. plana* presenta mayor habilidad competitiva en comparación con gramíneas nativas de la región (Guido et al., 2019). Generalmente *E. plana* posee características ventajosas para competir por recursos, como, por ejemplo, su rápido crecimiento (Scheffer-Basso et al. 2019), gran producción de semillas de rápida germinación (Guido et al., 2017; Maldaner et al., 2019) y potencial alelopático (Favaretto et al., 2011, 2015b; Bittencourt et al., 2018; Guido et al., 2020). Además, tiene alto contenido de materia seca foliar (Guido et al., 2021) y un sistema radicular denso con espacios aireados en la pared cortical (Favaretto et al., 2015a), lo cual le podría brindar mayor tolerancia a eventos de déficit hídrico. Sin embargo, no existen evidencias empíricas que demuestren su tolerancia y superioridad competitiva en situaciones de estrés hídrico, como posible explicación de su invasividad en los pastizales del Río de la Plata.

En este contexto, este trabajo propone evaluar el efecto del estrés hídrico en la invasividad de la gramínea exótica invasora *E. plana*, mediante la evaluación de su desempeño individual y habilidad competitiva. Los objetivos específicos son (i) evaluar el efecto relativo del estrés hídrico en el desempeño de *E. plana* en comparación con dos gramíneas nativas co-ocurrentes (*Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) y (ii) evaluar la habilidad competitiva de *E. plana* en condiciones de estrés hídrico, considerando sus efectos y respuestas cuando interacciona con estas mismas especies. Se espera que el efecto del estrés hídrico en *E. plana* sea menor que en las gramíneas nativas, por presentar características asociadas a mayor eficiencia en la utilización del agua (alta densidad radicular con espacios aireados en la pared cortical), y, por lo tanto, le brindaría mayor habilidad competitiva.

Materiales y métodos

Área de estudio

Este trabajo se ejecutó luego de haber realizado observaciones a campo en la región de pastizales de Sierras del Este en Uruguay, donde en sitios invadidos por *Eragrostis plana* coocurren las gramíneas nativas *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las tres especies son gramíneas de la subfamilia Chloridoideae, de ciclo de vida perenne estival, con hábito de crecimiento cespitoso y de metabolismo fotosintético C₄, evitando así posibles efectos relacionados a diferentes grupos funcionales (Powell y Knight, 2009). El período de floración de estas tres especies se extiende desde octubre a abril. A nivel productivo, las especies nativas son consideradas de mediana a baja palatabilidad (Rosengurtt, 1979); mientras que la especie exótica invasora es considerada una especie poco palatable, consumida principalmente en períodos de escasez forrajera (Medeiros y Focht, 2007; Guido et al., 2021).

Diseño experimental

Se realizaron dos experimentos complementarios y paralelos, uno para cada objetivo específico, i) efecto del estrés hídrico y ii) habilidad competitiva en estrés hídrico, en un invernáculo del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria de Uruguay (INIA Treinta y Tres, Uruguay).

Los propágulos se obtuvieron de colectas de semillas en Artigas para *E. plana* (abril 2018), y en la localidad de Treinta y Tres para *S. indicus* (febrero 2019) y *E. bahiensis* (abril 2018). En marzo de 2019, se sembraron una o dos especies por maceta, según experimento y tratamiento (Figura 3), colocándose 10 cariopses por especie para garantizar su establecimiento. Se utilizaron 45 macetas en total, siendo 15 exclusivas para cada experimento y otras 15 compartidas (Figura 3). Las macetas fueron de 12 cm de diámetro con sustrato de arena (1/5), sustrato orgánico (3/5) y perlita (1/5). El invernáculo contó con riego automático por aspersores, el cual fue regulado según la temperatura durante el período de estudio (10-15 ml diarios). Para reducir posibles diferencias en cuanto a calidad de la luz y temperatura dentro del invernáculo, las macetas se rotaron semanalmente de forma aleatoria. Una vez germinadas (abril 2019), se realizó un raleo aleatorio de las plántulas, dejando un único individuo de cada especie por maceta (Figura 3). Las especies crecieron con alta disponibilidad hídrica, con un nivel de humedad volumétrica entre el 30 y 50% previo a la aplicación de los tratamientos (se midió con el método TDR a través de la utilización de sonda de tres puntas).

Para el primer objetivo específico, se instaló un experimento para evaluar el efecto del estrés hídrico en individuos de las tres especies (*E. plana*, *E. bahiensis* y *S. indicus*), el cual consistió en la aplicación de dos tratamientos: con estrés hídrico y sin estrés (Figura 3), en cinco réplicas por especie (total: 30 macetas). Para el segundo objetivo específico, se instaló un experimento de habilidad competitiva con las tres especies bajo

condiciones de estrés hídrico, considerando todas las interacciones interespecíficas posibles: (i) *E. bahiensis* vs. *E. plana*; (ii) *E. bahiensis* vs. *S. indicus*; (iii) *S. indicus* vs. *E. plana*. Cada combinación tuvo cinco réplicas y cada una consistió en un único individuo por especie en cada maceta. Los individuos aislados en condiciones de estrés hídrico del primer experimento se utilizaron como control sin interacción de este último, por lo cual 15 macetas son compartidas por ambos experimentos (Figura 3).

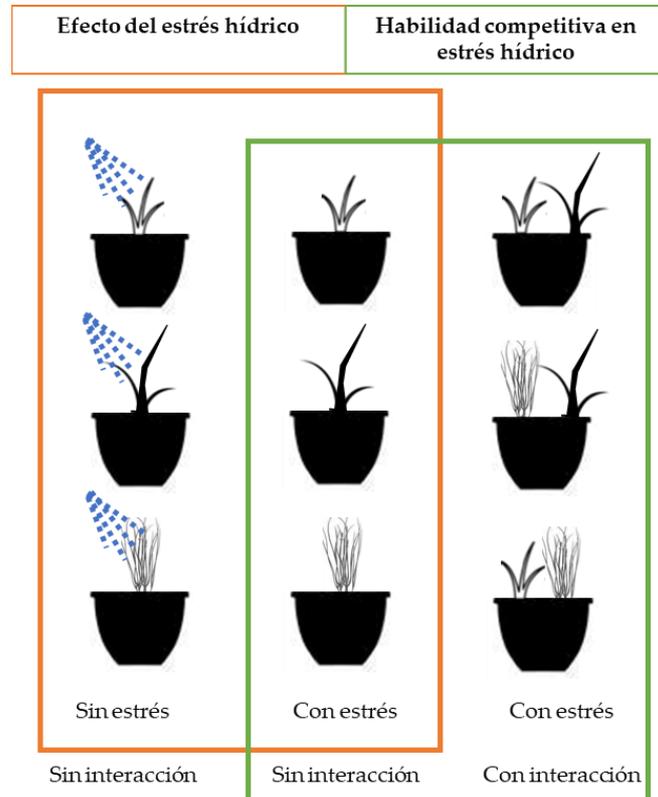


Figura 3 Esquema de los dos experimentos del estudio. Se representa el experimento que evalúa el efecto del estrés hídrico en el desempeño individual de las especies y el experimento de habilidad competitiva en condiciones de estrés hídrico. Las especies utilizadas son las gramíneas nativas *Eragrostis bahiensis* () y *Sporobolus indicus* (), y la invasora *Eragrostis plana* () con sus respectivos tratamientos (Efecto del estrés hídrico: con y sin estrés hídrico; Habilidad competitiva en estrés hídrico: sin interacción y con distintas combinaciones de interacciones). Nótese que los tratamientos sin competencia con estrés hídrico corresponden a ambos experimentos.

El tratamiento con estrés hídrico de ambos experimentos consistió en someter a las especies a dos eventos de déficit hídrico, un evento a los 140 días y otro a los 175 días del inicio del experimento (Tabla I). Cada evento consistió en la suspensión total del riego. La duración de la suspensión de riego fue diferente para cada evento, 20 días para el primer evento y 14 días para el segundo, dependiendo del momento de aparición de síntomas de estrés (hojas plegadas, senescencia de hojas, cambio de color), y evitando la mortandad de las plantas. La temperatura media del invernáculo para el primer y segundo evento de estrés hídrico fue de 19 °C y 24 °C, respectivamente. Al finalizar cada

evento, el sustrato presentó un contenido de humedad relativo entre 0 y 5%, mientras que aquellos sin estrés mantuvieron valores entre 30-50%. La disminución promedio del peso de las macetas luego de los períodos de estrés hídrico fue de 35 a 40%, respecto al peso sin estrés (Anexo 1). En noviembre de 2019, a los 50 días de la aplicación del tratamiento, los individuos fueron cosechados y fraccionados en biomasa aérea y subterránea (Tabla I).

Tabla I Esquema de los eventos realizados durante el experimento con el número de meses desde la fecha de siembra, la humedad relativa promedio (HR %) y la temperatura (T °C) para los tratamientos con (EH) y sin estrés hídrico (SEH).

N° mes	1	2	2-6	7	8
Fecha día/mes 2019	13/03	10/04	04 - 09	30/09 - 20/10	4-18/11
Evento	Siembra	Raleo	Mantenimiento y seguimiento	Estrés 1	Estrés 2
HR% EH			30-50	0-5	0-5
HR% SEH			30-50	40-50	40-50
T °C				19	24

Obtención de datos

Al inicio y al final de la aplicación del tratamiento (30 de septiembre y 18 de noviembre) se evaluó el desempeño de cada individuo considerando las siguientes variables: altura, número de hojas (verdes y secas), número de macollos e inflorescencias. Se calculó la tasa de producción de hojas (Tph), tasa de senescencia (Ts), tasa de macollaje (Tm) y tasa de crecimiento en altura (Ta, ver Tabla II). Para cada individuo, las variables Tph, Ts, Tm y Ta fueron calculadas respecto al día de la aplicación del tratamiento (i.e. el día de aplicación del primer evento de estrés hídrico fue el tiempo inicial). Esta relativización se realizó para disminuir posibles diferencias iniciales entre individuos y/o especies. Al final del experimento, los individuos se cosecharon, se secaron y pesaron (a 60 °C por 72 h) para obtener la biomasa seca total y su asignación de biomasa aérea y subterránea. Se calculó la tasa de crecimiento en biomasa (Tc) y la relación biomasa aérea/biomasa subterránea (A/S, ver Tabla II). La tasa de crecimiento en biomasa (Tc) se calculó desde el día de la siembra al fin del experimento (cosecha, día 250). Además, se calculó el contenido relativo de agua foliar (CRA; tres réplicas por individuo, total n= 15 por tratamiento) mediante el método descrito por Barrs y Weatherley (1962), ya que es un indicador del estado hídrico de las plantas.

Tabla II Variables de respuesta estudiadas, abreviaciones, unidades y descripciones.

Variable	Abreviación	Unidades	Descripción
Contenido relativo de agua	CRA	$(g \cdot g^{-1}) * 100$	Porcentaje de contenido hídrico relativo a su potencial turgente
Biomasa		g	Peso seco post cosecha
N° de inflorescencias		n° de inflorescencias	Diferencia en el n° de inflorescencias desde la aplicación del tratamiento al final del experimento
Tasa de producción de hojas	Tph	n°hojas/día	Incremento en el número de hojas relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de senescencia foliar	Ts	n°hojas senescentes/día	Incremento en el número de hojas senescentes relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de macollaje	Tm	n°macollos/día	Incremento en el número de macollos relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de crecimiento en altura	Ta	cm/día	Incremento en altura relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de crecimiento en biomasa	Tc	g/día	Incremento en biomasa relativo a la siembra (0)
Relación Aéreo/subterráneo	A/S	g/g	Relación de biomasa aérea respecto a la subterránea post cosecha
Índice de intensidad de interacción relativo	IIR		Cambios en los valores de las variables en interacción con otras especies respecto a sin interacción (Armas et al. 2004)

Análisis de datos

Primeramente, se realizó una comparación descriptiva entre el desempeño potencial de las tres especies (i.e. sin estrés hídrico y sin interacciones), para evaluar posibles diferencias de estrategias de crecimiento. Para ello, se utilizaron los valores finales de altura, número de hojas, número de macollos, número de inflorescencias y biomasa al final del experimento. Para cada variable, se evaluaron diferencias entre especies utilizando el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis.

En el experimento sobre el efecto del estrés hídrico en el desempeño de las especies, se utilizaron las distintas variables de respuesta (Tph, Ts, Tpm, Ta, Tc, y A/S) y CRA (ver Tabla II) para comparar la situación con y sin estrés. Para cada variable, se evaluó el efecto acumulativo de los dos eventos de estrés en cada especie, mediante el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis con prueba entre pares. Se comparó la magnitud del efecto del estrés en el CRA entre las especies, a través del estadístico de Cohen (1988), el cual indica mayor tamaño del efecto en valores más altos.

En el experimento de habilidad competitiva, se calculó el índice de intensidad de interacción relativa (IIR) para la tasa de producción de hojas, de macollaje y de crecimiento en biomasa en cada interacción considerada (Armas et al., 2004). De esta manera $IIR = (V_w - V_0) / (V_w + V_0)$, donde V es la variable de estudio (en nuestro caso se utilizó la Tph, Tpm y Tc), w el valor en competencia (interacción) y o el valor sin competencia (sin interacción). Los resultados se expresan en valores de -1 a 1, desde competencia ($IIR < 0$), neutralidad ($IIR = 0$) a facilitación ($IIR > 0$, Armas et al., 2004), con un intervalo del 95% de confianza. Si el límite no incluye el cero, consideramos que existe interacción significativa. Todos los análisis fueron realizados en INFOSTAT (Di Rienzo et al., 2019).

Resultados

Experimento I. Efecto del estrés hídrico en el desempeño de las especies

Se observaron distintas estrategias de crecimiento y de asignación de recursos entre las especies estudiadas sin estrés hídrico (Anexo 2). Al final del experimento, la especie invasora *E. plana* obtuvo mayor o igual desempeño que las especies nativas *E. bahiensis* y *S. indicus* (Anexo 2). Se destaca su menor relación de biomasa aérea/subterránea, en comparación con ambas especies nativas. Sin embargo, *E. plana* fue la única especie que no floreció durante el experimento, indicando que no asignó recursos a la reproducción sexual (Anexo 2).

Los resultados mostraron distintas respuestas de las especies a los eventos de estrés hídrico. El estrés hídrico disminuyó el contenido relativo de agua (CRA) en *E. plana* (sin estrés: 86.2 ± 13.1 %; con estrés: 24.4 ± 10.5 %), y en *E. bahiensis* (sin estrés: 97.0 ± 5.3 %; con estrés: 65.5 ± 27.2 %), siendo la magnitud de este efecto significativamente

mayor en la especie invasora (Anexo 3). El estrés hídrico afectó el desempeño de *E. plana* en la medida que disminuyó la tasa de producción de hojas y la tasa de crecimiento en altura (Figura 4 A y J), aumentando la tasa de senescencia foliar (Figura 4 D). Las tasas de crecimiento en altura para las especies nativas *E. bahiensis* y *S. indicus* fueron menores en el tratamiento con estrés hídrico (Figuras 4 K y L), pero no se observaron respuestas en las tasas de producción de hojas, macollaje o crecimiento en biomasa. La relación de biomasa aérea/subterránea fue significativamente afectada por el estrés hídrico en *S. indicus* (Figura 5 F). Por detalle de parámetros estadísticos ver Anexo 4.

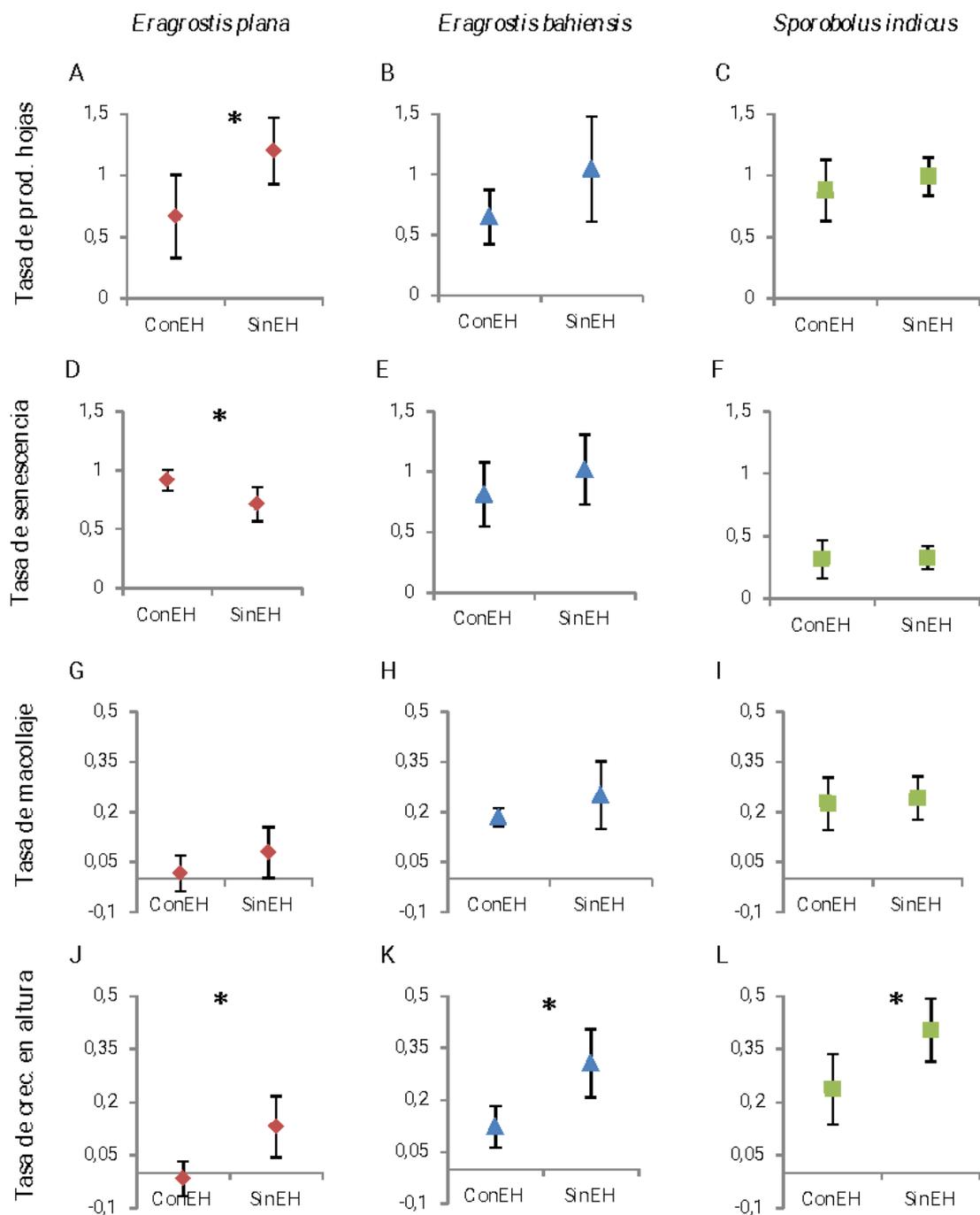


Figura 4 Promedio (n=5) de la tasa de producción de hojas (n° de hojas/día); tasa de senescencia foliar (n° de hojas senescentes/día); tasa de macollaje (n° de macollos/día); tasa de crecimiento en altura (cm/día) para los tratamientos con y sin estrés hídrico (EH) en las especies *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las barras indican el desvío estándar. Los * indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos (con y sin estrés hídrico) para cada especie. Por resultados de análisis estadísticos ver Anexo 2.

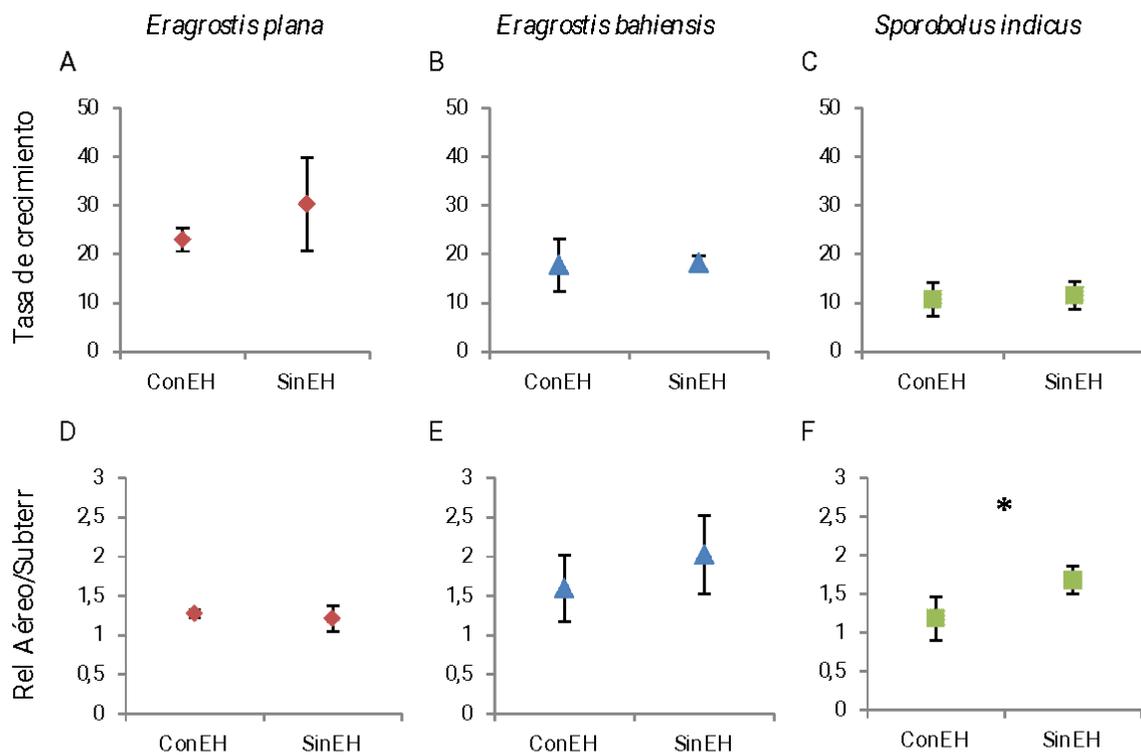


Figura 5 Promedio (n=5) de la tasa de crecimiento en biomasa (mg/día) y relación biomasa aérea/subterránea (g de biomasa aérea/g de biomasa subterránea) para los tratamientos con y sin estrés hídrico (EH) en las especies *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las barras indican el desvío estándar. Los * indican diferencias significativas (p<0.05) entre tratamientos (con y sin estrés hídrico) para cada una de las especies. Por resultados de análisis estadísticos ver Anexo 4.

Experimento II. Habilidad competitiva en estrés hídrico.

Los índices de intensidad de interacción relativa (IIR) evidenciaron interacciones interespecíficas de competencia (IIR<0), neutralidad (IIR=0) y facilitación (IIR > 0), dependiendo de la especie objetivo y acompañante. Para *E. plana*, la tasa de producción de hojas no fue afectada en interacción con las especies nativas (Figura 6 A), mientras que su tasa de macollaje se favoreció (Figura 6 D). El IIR para la tasa de crecimiento en biomasa de *E. plana* cuando estuvo acompañada por *E. bahiensis* fue inferior a 0, lo cual indica un efecto inhibitorio de la especie nativa sobre la invasora para esta variable (Figura 6 G).

Los valores de IIR para las distintas variables de crecimiento de la especie nativa *E. bahiensis* fueron negativos en interacción con *E. plana* (IIR<0) y neutros en presencia de *S. indicus* (IIR=0; Figuras 6 B, E y H). En relación a las respuestas de *S. indicus* a las interacciones, tanto *E. plana* como *E. bahiensis* presentaron efectos negativos para todas sus variables de crecimiento (Figuras 6 C, F, I). Sin embargo, la competencia entre

S. indicus con *E. plana* fue más intensa en comparación con *E. bahiensis*, presentando valores menores de IIR (Figuras 6 C, F e I).

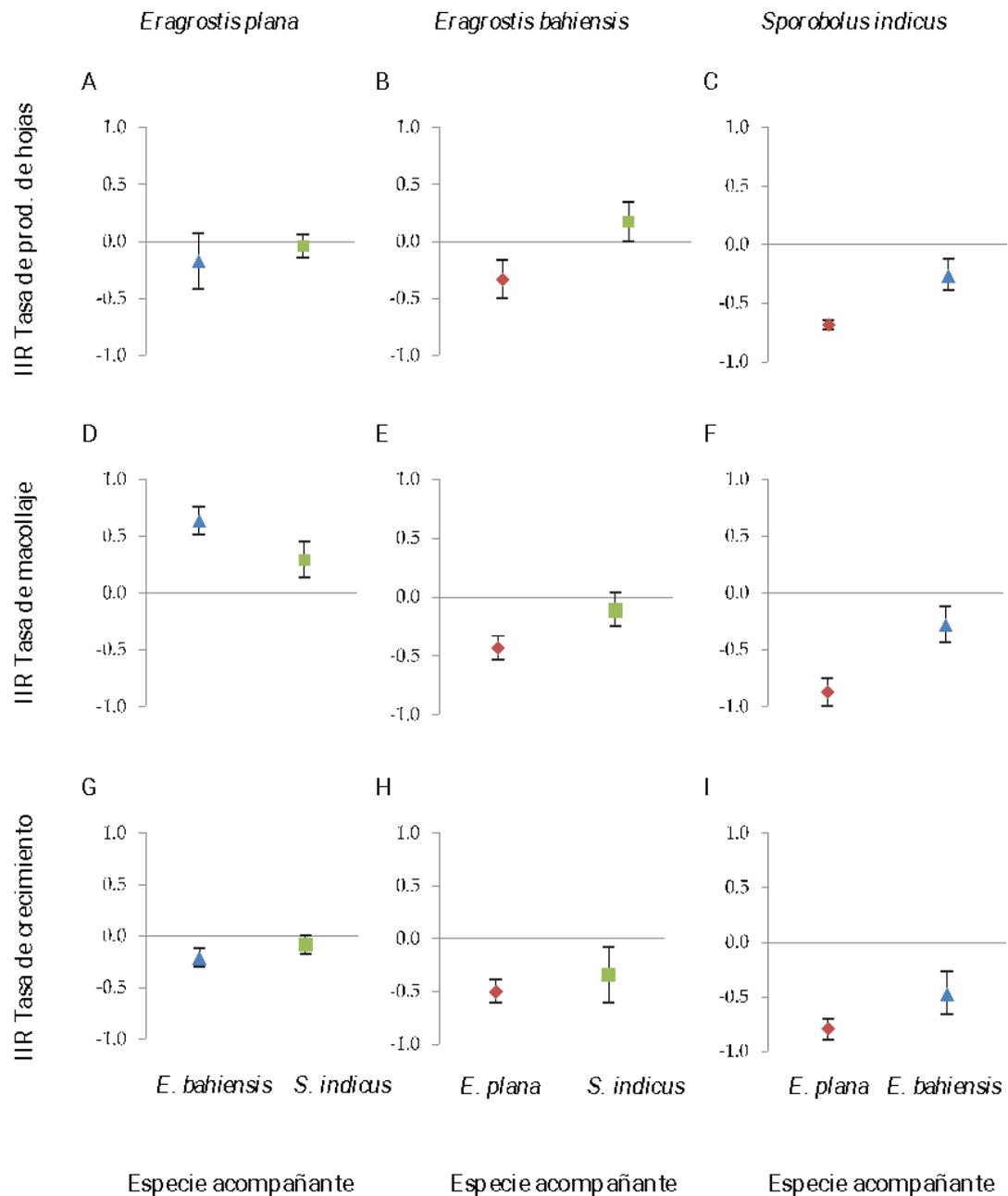


Figura 6 Promedio (n=5) de los índices de intensidad interacción relativos (IIR) para la tasa de producción de hojas, tasa de macollaje y tasa de crecimiento en biomasa para cada especie objetivo (*Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) en interacción con las especies acompañantes. Las barras indican los intervalos de confianza al 95%.

En la Tabla III se resumen las interacciones interespecíficas descritas anteriormente: *E. plana* inhibe el crecimiento de las especies nativas y generalmente no fue afectada o fue favorecida por dicha interacción; *E. bahiensis* fue inhibida por *E. plana* y no por *S. indicus*; *S. indicus* fue negativamente afectado por ambas especies, pero su crecimiento fue más inhibido por *E. plana*.

Tabla III Resumen de los resultados del índice de intensidad de interacción relativo (IIR, Armas et al. 2004) para cada especie objetivo según la especie acompañante, considerando la tasa de producción de hojas (Tph), tasa de macollaje (Tm) y tasa de crecimiento en biomasa (Tc). IIR= 0: neutralidad; IIR<0 (-): competencia; IIR>0 (+): facilitación.

Especie acompañante	Especie objetivo								
	<i>E. plana</i>			<i>E. bahiensis</i>			<i>S. indicus</i>		
	Tph	Tm	Tc	Tph	Tm	Tc	Tph	Tpm	Tc
<i>E. plana</i>	-			-	-	-	-	-	-
<i>E. bahiensis</i>	0	+	-	-			-	-	-
<i>S. indicus</i>	0	+	0	0	0	0	-		

Discusión

A partir de dos experimentos de corta duración y relativamente sencillos, se evaluó el efecto del estrés hídrico en el desempeño de *E. plana*, una gramínea exótica invasora de los pastizales del Río de la Plata, y su habilidad competitiva en interacción con dos gramíneas nativas. Este abordaje permitiría proyectar si eventos de estrés hídrico, los que se espera que sean más severos y frecuentes en la región, podrían favorecer el proceso de invasión de *E. plana* a través del aumento de su invasividad en estas condiciones. Estas ideas están asociadas a hipótesis de la literatura, donde se sugiere que las especies exóticas invasoras pueden ser exitosas inclusive en ambientes estresantes, debido a su capacidad de tolerancia a niveles bajos de recursos (Hobbs y Huenneke, 1992; Dukes y Mooney, 1999; Funk y Vitousek, 2007; Funk, 2013), y por lo tanto, podrían explicar su gran habilidad competitiva.

Nuestra hipótesis inicial fue parcialmente confirmada, ya que esperábamos que en condiciones de estrés hídrico *E. plana* fuera menos afectada y más competitiva que las gramíneas nativas. Encontramos que la especie exótica invasora y las dos nativas seleccionadas respondieron de forma diferente a los eventos de estrés hídrico, posiblemente debido a sus distintas estrategias de utilización del agua. Por un lado, *E. plana* presentó siempre mayor o igual valor en las variables de desempeño que las

especies nativas, destacándose su gran proporción de biomasa subterránea (Anexo 2), lo cual coincide con características de plantas con superioridad competitiva (Westoby et al., 2002; Funk, 2013; Sheffer-Basso et al., 2019). Algunos trabajos han demostrado una mayor captación de agua en especies exóticas que invaden sistemas deficientes en disponibilidad de agua a través de una mayor inversión en biomasa subterránea (Funk, 2013). Así, al momento de aplicación de los tratamientos, *E. plana* había adquirido mayor desempeño que las especies nativas, y especialmente mayor biomasa radicular, siendo una ventaja competitiva en situaciones estresantes (Weiner y Fishman, 1994; Han et al., 2012). Por otro lado, las gramíneas nativas *E. bahiensis* y *S. indicus* florecieron y continuaron la floración inclusive en condiciones de estrés hídrico, lo cual indica diferencias en asignación de recursos entre las especies. Esta estrategia de floración temprana puede responder al escape de una sequía estival (Levitt, 1980; Volaire, 2018), diferenciándose de la especie exótica invasora la cual en campo comúnmente florece desde la primavera tardía a fines del verano (Medeiros y Fotch, 2007).

Sin embargo, el desempeño de *E. plana* fue significativamente afectado luego de la aplicación de los eventos de estrés hídrico, y el tamaño de dicho efecto fue inclusive mayor que el observado para las especies nativas. En el tratamiento con estrés hídrico, *E. plana* disminuyó notoriamente el contenido relativo de agua de las hojas verdes, en comparación con ambas especies nativas. Estos resultados indicarían que la especie exótica invasora fue más afectada por el estrés hídrico que las gramíneas nativas seleccionadas, al menos en las condiciones experimentales del presente trabajo. Si bien existen estudios que muestran a las especies exóticas invasoras como más exitosas que las nativas en situaciones estresantes (Dukes y Mooney, 1999; Mojzes et al., 2020; Welles y Funk, 2021), también hay trabajos que destacan la gran tolerancia de las nativas, principalmente debido a una posible adaptación a períodos adversos que ocurren naturalmente en su ambiente (Hobbs y Huenneke, 1992; Alpert et al., 2000; Funk y Vitousek, 2007). Por lo tanto, en la literatura se encuentran resultados contrastantes (e.g. Rejmanek y Richardson, 1996; Funk y Zachari, 2010; Han et al., 2012), lo cual indica que las respuestas de las especies nativas y exóticas invasoras en condiciones de escasez de recursos pueden ser un fenómeno contexto-dependiente y de difícil generalización (Gioria y Osborne, 2014).

Por otro lado, demostramos que *E. plana* tiene la capacidad de suprimir el crecimiento de ambas especies nativas, y en general, su desempeño se ve facilitado o no se afecta con estas especies vecinas (Tabla III). Estos resultados de efectos y respuestas reafirman su gran habilidad competitiva, ya reportada en otro trabajo previo de la región (Guido et al., 2019), ahora con la novedad que esta capacidad se mantiene en condiciones estresantes de déficit hídrico. Cuando *E. plana* es acompañada por *E. bahiensis* y *S. indicus*, se ve favorecida porque aumenta su tasa de macollaje (Tabla III), sugiriendo una posible estrategia de colonización a través de la propagación vegetativa, sin inversión de energía en reproducción sexual. Esta estrategia podría presentar una ventaja en las

primeras etapas del proceso de invasión por brindarle la capacidad de colonizar rápidamente espacios vacíos luego de una sequía severa. Nuestros resultados son similares a otros experimentos donde evalúan interacciones entre especies exóticas invasoras y nativas en condiciones estresantes, demostrando que, aunque el efecto del estrés pueda ser más adverso en la especie exótica invasora, su superioridad competitiva se mantiene (Nernberg y Dale, 1997; Mason et al., 2012; Schultheis y MacGuigan, 2018). Es importante mencionar que además de la competencia, nuestras observaciones podrían también ser el resultado de otras interacciones en simultáneo, como la alelopatía, siendo también reportada como un posible mecanismo de invasión de *E. plana* (Favaretto et al., 2018; Guido et al., 2020).

En suma, concluimos que eventos de estrés hídrico afectaron de forma desigual al desempeño de las especies estudiadas, siendo mayormente perjudicada la especie exótica invasora *E. plana*. Sin embargo, su gran habilidad competitiva que ya fue reportada en estudios previos (Guido et al., 2019), se extiende para situaciones de estrés hídrico, lo cual podría explicar su invasividad y algunos patrones observados a campo (Guido et al., 2016). De acuerdo a los resultados obtenidos, y las probabilidades de que ocurran sequías más frecuentes y severas en los pastizales del Río de la Plata (Penalba y Rivera, 2013, 2015), eventos de estrés hídrico podrían ser una ventana de oportunidad para el proceso de invasión de *E. plana*. Debido a que la ganadería extensiva es una actividad fundamental en estos pastizales, las sequías significarían no solamente pérdidas de forraje sino también una amenaza para la invasión de una especie exótica altamente competitiva y de baja calidad forrajera, lo cual podría comprometer la producción de estos sistemas. Sin embargo, es importante mencionar que este trabajo fue a nivel de planta individual, en condiciones de invernáculo y considerando únicamente dos especies nativas. Por lo tanto, para complementar nuestros resultados y lograr un mayor entendimiento del proceso de invasión de *E. plana* es necesario expandir estudios a un mayor número de especies nativas y también estudiar la invasibilidad a nivel de comunidades a campo. Además, experimentos que evalúen otras condiciones asociadas a las predicciones del cambio climático, como por ejemplo temperatura y niveles de CO₂, podrían ser complementarios para evaluar conjuntamente la invasividad de *E. plana* y la invasibilidad de los pastizales, obteniendo así un mejor entendimiento del proceso de invasión.

Anexos I

Anexo 1. Disminución promedio del peso de las macetas luego de los períodos de estrés hídrico respecto al peso sin estrés hídrico.

Especie con estrés hídrico	Disminución peso de las macetas
<i>E. bahiensis</i>	37%
<i>E. plana</i>	39%
<i>S. indicus</i>	36%

Anexo 2. Valores promedios y desvíos estándares de altura, número de hojas, proporción de hojas verdes/secas; número de macollos, número de inflorescencias, biomasa total y relación de biomasa aérea/subterránea para cada especie (*Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) sin estrés hídrico. Los valores corresponden al número promedio (n=5) al final del experimento (250 días). Letras distintas (A, B) indican diferencias significativas entre especies para cada variable considerada luego de un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis.

Variables	Especies							
	H	p	<i>Eragrostis plana</i> (invasora)		<i>Eragrostis bahiensis</i> (nativa)		<i>Sporobolus indicus</i> (nativa)	
Altura (cm)	7.6	0.02	40.8±5.1	A	28.8±4.4	B	39.0±7.5	A
N° de hojas	10.1	<0.01	158.0±20.7	A	124.2±21.0	AB	97.6±13.5	B
N° hojas Verdes/Secas	10.5	<0.01	1.6±0.2	B	1.2±0.4	B	4.0±1.3	A
N° macollos	1.82	0.39	27.0±3.7	A	32.0±5.2	A	27.4±4.8	A
N° de inflorescencias	11.4	<0.01	0.0	B	8.4±1.7	A	0.8±0,5	AB
Biomasa total (g)	12.5	<0.01	7.6±2.7	A	4.6±0.4	AB	2.9±0.8	B
Relación Aérea/Subterr.	8.9	0.01	1.24±3.4	B	2.0±0.6	A	1.7±0.2	A

Anexo 3. Valores promedio y desvío estándar (D.E) del contenido relativo de agua (CRA %) para cada especie, sin y con estrés hídrico. Para cada especie, se calculó el tamaño del efecto (*d* Cohen) donde valores de *d* mayores indican mayor tamaño del efecto de estrés hídrico. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas entre los tratamientos sin y con estrés hídrico para cada especie.

CRA	Sin EH	D.E	Con EH	D.E	<i>d</i> Cohen
<i>Eragrostis plana</i> *	86.2	13.1	24.4	10.5	5.24
<i>Eragrostis bahiensis</i> *	97.0	5.3	65.5	27.2	1.94
<i>Sporobolus indicus</i>	90.8	2.4	79.1	27.8	0.77

Anexo 4. Resultados del análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis para cada especie estudiada. En cada variable respuesta se comparó el tratamiento con y sin estrés hídrico (n=5).

Especie	Variable respuesta	H	p
<i>Eragrostis plana</i>	Tasa de producción de hojas	3.94	0.05
	Tasa de macollaje	2.45	0.12
	Tasa de crecimiento en altura	4.81	0.03
	Tasa de senescencia	4.36	0.03
	Tasa de crecimiento en biomasa	2.45	0.15
	Rel. biomasa aérea/subterránea	0.27	0.68
<i>Eragrostis bahiensis</i>	Tasa de producción de hojas	1.09	0.32
	Tasa de macollaje	0.53	0.52
	Tasa de crecimiento en altura	4.81	0.03
	Tasa de senescencia	0.88	0.38
	Tasa de crecimiento en biomasa	0.27	0.69
	Rel. biomasa aérea/subterránea	1.84	0.22
<i>Sporobolus indicus</i>	Tasa de producción de hojas	3.39	0.60
	Tasa de macollaje	0.1	0.84
	Tasa de crecimiento en altura	4.36	0.04
	Tasa de senescencia	0.17	0.73
	Tasa de crecimiento en biomasa	0.53	0.55
	Rel. biomasa aérea/subterránea	5.28	0.04

Capítulo II. Efecto del estrés hídrico en la invasibilidad de distintas comunidades de pastizal

Introducción

Al estudiar qué determina la susceptibilidad de una comunidad a la invasión por especies exóticas, se responde la pregunta de cuán invasible es dicha comunidad. La diferencia de invasibilidad entre comunidades está condicionada por diversos factores escala-dependientes, entre ellos: historia evolutiva, estructura de la comunidad, presencia de disturbios, y disponibilidad de recursos (Lonsdale, 1999). A escala local, la invasibilidad depende principalmente del resultado de la interacción entre la especie exótica con las que forman parte de la comunidad residente (resistencia biótica), así como de las condiciones y la disponibilidad de recursos del ambiente (Elton, 1958; Williamson y Fitter, 1996; Theoharides y Dukes, 2007; Davis, 2009). Tomando en consideración la hipótesis de “Diversidad-Estabilidad” de MacArthur (1955), Elton (1958) propone una de las hipótesis clásicas más estudiadas en invasiones biológicas: hipótesis de resistencia biótica. La misma establece que la resistencia de la comunidad a la invasión aumenta con la complejidad de la misma, en relación al número de especies que la componen y al grado de conectividad entre ellas. Esto implica que, a mayor riqueza de especies en la comunidad residente, existe mayor complementariedad en la utilización de recursos, y por lo tanto, disminuye la susceptibilidad a la invasión por especies exóticas (Elton, 1958).

La hipótesis clásica de resistencia biótica de Elton (1958) ha sido ampliamente estudiada, corroborada y refutada. En las últimas décadas, diversos trabajos han ampliado conceptualmente la relación de diversidad-invasibilidad, ya que la diversidad incluye otras variables adicionales al número de especies, como es la diversidad funcional (Emery, 2007; Daneshgar y Jose, 2009). Esta teoría, conocida como hipótesis de similitud límite, postula que las especies de la comunidad residente inhibirán más fuertemente el establecimiento de especies funcionalmente similares a ellas (MacArthur y Levinis, 1967; Emery, 2007; Catford et al., 2009). Esto se debe a que existe mayor superposición de nichos entre la especie exótica y las residentes, y por lo tanto, la competencia por recursos limitantes será mayor (MacDougall et al., 2009). Por lo tanto, además de la riqueza de especies, la composición funcional es un factor significativo que puede modular la resistencia biótica de las comunidades de plantas (Fargione et al., 2003; Fargione y Tilman, 2005; Perelman et al., 2007; Bresciano et al., 2014).

Por otra parte, además del componente biótico, la invasibilidad de las comunidades también depende de los recursos disponibles que garanticen la colonización y establecimiento de las especies. Una de las hipótesis más aceptadas que responden al éxito de las especies exóticas invasoras es la teoría de los “recursos fluctuantes”, la cual indica que la invasión es facilitada por cambios en la disponibilidad de recursos en el

tiempo (Davis et al., 2000). Esta fluctuación puede ocasionarse por aumento de un recurso, o una disminución del consumo por parte de la comunidad, lo que podría generar “ventanas de oportunidad” para la colonización y establecimiento de especies exóticas invasoras (Davis et al., 2000). Eventos de precipitaciones y fluctuaciones de temperaturas son factores que alteran la disponibilidad de recursos relevantes para el desarrollo y reproducción de las plantas (Budowski, 1965; Levitt, 1980; Sage y Kubien, 2007). Los eventos de estrés hídrico son un ejemplo de fluctuación y pueden representar oportunidades para el establecimiento de las especies exóticas invasoras (Hobbs y Huenneke, 1992) al reducir la cobertura de especies nativas no tolerantes a estas condiciones, y, por lo tanto, liberar recursos como espacio y luz (Davis et al., 2000; Jiménez et al., 2011). A partir de esta hipótesis se han desarrollado predicciones, como por ejemplo, que los ambientes son más susceptibles a invasión durante el período inmediatamente posterior a un incremento o reducción de un recurso limitante (Davis et al., 2000).

En los pastizales del Río de la Plata, son frecuentes períodos primavera-estivales de estrés hídrico (Figura 7), conocidos como sequías, que afectan la producción primaria y la estabilidad de las comunidades (van Peer et al. 2004; Sala et al. 2012). Estos períodos pueden determinar pulsos en la disponibilidad de ciertos recursos debido a disminución del consumo por mortalidad de individuos no tolerantes al estrés. El efecto del estrés hídrico sobre los pastizales ha sido bien constatado en otras ocasiones por observaciones agrostológicas (Rosengurtt, 1946; Millot, 1987), donde se observa senescencia con mortandad de algunas especies pertenecientes a la tribu de las paníceas (en especial *Paspalum notatum*). Un trabajo reciente en los pastizales del sur brasileño observó que los focos de invasión de ciertas plantas exóticas poseen una asociación positiva con el índice de aridez climática (Guido et al., 2016). Sin embargo, en Uruguay no existen evidencias empíricas que demuestren si las comunidades de pastizal podrían tornarse más vulnerables a la invasión por especies exóticas luego de un evento de sequía. Esto sería de interés para predecir eventos de invasión luego de estos períodos para aplicar las herramientas necesarias de monitoreo y control en ambientes más susceptibles.

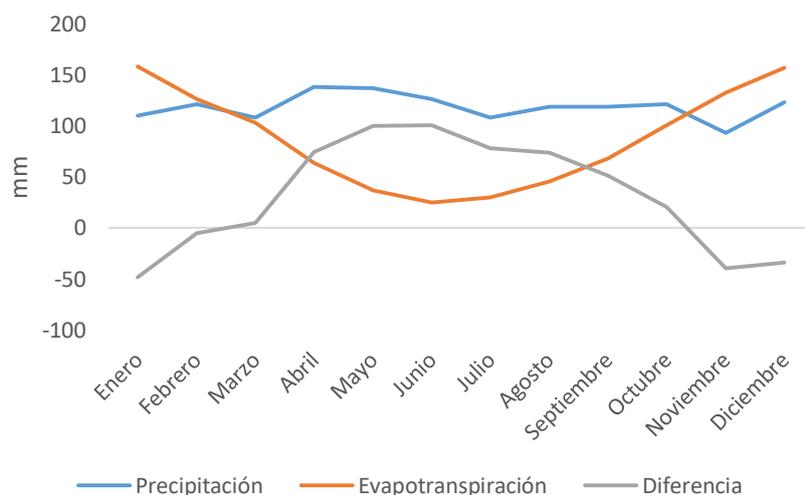


Figura 7 Promedio mensual (1991-2020) de precipitaciones acumuladas (mm), evapotranspiración Penman (INIA GRAS, datos estación meteorológica Treinta y Tres) y diferencia entre ambos. Nótese que en promedio de noviembre a febrero en los últimos 30 años existió diferencia negativa entre la precipitación y la demanda atmosférica.

El objetivo del presente capítulo fue evaluar la invasibilidad de distintas comunidades de pastizales de Sierras del Este (Uruguay) a la invasión por *Eragrostis plana* luego de un evento de estrés hídrico. En consecuencia, se parte de la siguiente hipótesis: el estrés hídrico favorece la invasión de *E. plana* por disminuir la resistencia biótica de las comunidades (mayor mortalidad y senescencia de especies) y aumentar la disponibilidad de ciertos recursos (espacio y luz). Por lo tanto, se espera que aquellas comunidades con mayor efecto del estrés hídrico, presenten mayor número de emergencias de *E. plana* debido a cambios en la composición de especies, reducción del número de especies, aumento de la cobertura de restos secos y suelo desnudo.

Materiales y métodos

Caracterización de la zona de estudio

Para evaluar el efecto del estrés hídrico sobre la invasibilidad de pastizales se realizó una colecta de monolitos de vegetación nativa en tres comunidades en la zona de Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres, de la región Sierras del Este de Uruguay. Esta región conforma un conjunto de elevaciones con una dirección SW-NE, representa la región con mayor energía de relieve de todo el territorio uruguayo y ocupa una superficie aproximada de 2.52 millones de ha (14.3% de la superficie del país, Baeza et al., 2019). Comprende una gran diversidad de tipos de suelos, predominando los superficiales y muy superficiales con alto contenido de gravilla y pedregosidad. La región está dominada por pastizales y pastizales arbustivos naturales (aproximadamente un 90%), aunque también son importantes en términos de superficie arbustales y bosques (Baeza et al., 2019).

Las comunidades de la región de Sierras del Este y Cuenca Sedimentaria del Noreste, entendidas como combinaciones de especies que coinciden en su ocurrencia en ambientes semejantes, se diferencian en composición botánica, riqueza de especies y proporción de grupos funcionales (Lezama et al., 2019), así como profundidad y propiedades de suelo (Tabla IV). En el presente trabajo se consideró el estudio de tres comunidades de esta región: pastizales ralos de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y región Centro-Sur (en este trabajo se le llamará ralo); pastizales densos de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y región Centro-Sur (en este trabajo se le llamará denso); y pastizales densos y altos de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro-Sur (en este trabajo se les llamará pajonal). La comunidad de pastizal ralo tiene como especies indicadoras a *Trachypogon montufarii*, *Halimium brasiliense* y *Galactia marginalis*, y se caracteriza por la presencia de especies mesoxerófitas en suelos superficiales (Lezama et al. 2019; Paruelo et al. 2020). El pastizal denso posee como especies indicadoras a *Eryngium horridum*, *Juncus capillaceus* y *Bothriochloa laguroides*, siendo especies principalmente mesófitas y gramíneas de alto valor forrajero, de suelos medios y profundos (Lezama et al. 2019; Paruelo et al. 2020). El pastizal de pajonal, tiene como especies indicadoras a *Chascolytrum poomorphum*, *Paspalum pumilum* y *Dichantherium sabulorum*, y se caracteriza por sus suelos profundos sobre laderas cóncavas de colinas y lomadas y valles de arroyos y cañadas, donde se observan gramíneas de alto porte (e.j. *Paspalum quadrifarium* o *Saccharum angustifolium*). Debido a las limitaciones de espacio en la cámara de crecimiento, se consideró únicamente los intersticios de la comunidad de pajonal.

Tabla IV Análisis de suelo de las comunidades donde se colectaron los monolitos para el experimento. N%: porcentaje de nitrógeno, COrg%: porcentaje de carbono orgánico, P Bray: fósforo Bray. Laboratorio de análisis de Suelos, Plantas y Agua, La Estanzuela, 2019,

	ph	N %	C Org %	P Bray
Denso	5.5	0.24	2.56	1.3
Pajonal	5.5	0.18	2.08	1.5
Ralo	5.5	0.14	1.46	3.0

Diseño experimental y obtención de datos

En noviembre de 2019 se colectaron 10 monolitos de 25 cm de diámetro y 10 cm de profundidad en cada una de las tres comunidades (Tabla V). Las comunidades no presentaban invasión de *E. plana* y no se constataron focos cercanos. Los monolitos fueron trasladados a un cuarto de crecimiento de la Facultad de Ciencias, donde las condiciones de temperatura (25°C), luz (fotoperiodo de 12h) y agua (a demanda) fueron controladas. Los monolitos estuvieron en un período de aclimatación de 50 días (20 de noviembre – 9 de enero) y se los mantuvo a 10 cm de altura cortando y removiendo el excedente de biomasa de forma periódica durante todo el experimento (Tabla V). Luego del período de aclimatación, se realizó un relevamiento de la vegetación inicial de cada

monolito (Tabla V). El mismo consistió en un censo botánico, donde se realizó la identificación de todas las especies presentes y su porcentaje de cobertura, el porcentaje de restos secos (biomasa muerta en pie) y porcentaje de suelo desnudo.

Posteriormente, cinco monolitos (n=5) aleatorios de cada comunidad fueron sometidos a un evento de estrés hídrico donde se les detuvo totalmente el riego por 20 días consecutivos (Tabla V). La duración del evento de estrés se definió por estimación visual de aparición de síntomas de estrés, tales como senescencia y pliegue de hojas, y evitando la mortalidad de toda la comunidad. La pérdida de agua estimada de los monolitos fue de entre un 15 y un 20%, la cual fue estimada por la diferencia de peso entre el inicio (9 de enero, tiempo 0) y fin del evento de estrés hídrico (29 de enero, tiempo 1; Tabla V). Inmediatamente se procedió a realizar un segundo relevamiento de la vegetación para evaluar el efecto del estrés hídrico en la composición y estructura de la comunidad (Tabla V). Posterior a ello, se procedió a la siembra de *E. plana*, donde en cada monolito (con y sin estrés) se sembraron 100 cariopses (presión de propágulos constante con porcentaje de germinación de $93\pm 5\%$). El mismo día de la siembra se volvió a la condición inicial de riego (cantidad de agua a demanda). Por lo tanto, el diseño experimental consistió en seis tratamientos (n=5), dados por la combinación de riego (con y sin estrés hídrico) y el tipo de comunidad de pastizal (ralo, denso y pajonal). Se debió retirar un monolito de la comunidad rala sin estrés hídrico por proliferación de un alga que cubrió toda la superficie.

Se evaluó semanalmente el grado de invasión de *E. plana* en cada monolito a través del conteo de semillas germinadas (emergencias) hasta el 26 de febrero de 2020 (Tabla V), resultando en cuatro instancias de conteo. Cada evento de conteo fue marcado de forma distintiva para evaluar las muertes y las nuevas germinaciones en el tiempo. Los conteos de plántulas se realizaron hasta que el número de emergencias acumuladas se estabilizó en dos evaluaciones consecutivas.

Tabla V Cronograma de los eventos, acondicionamiento y actividades realizadas durante el ensayo, así como la condición hídrica de los monolitos desde la colecta de los mismos hasta finalizado los conteos de germinaciones.

Fecha	18/11/2019	19/11/2022 – 8/01/2020	9/01/2020	29/01/2020	30/01/2020 - 26/02/2020
			Tiempo 0	Tiempo 1	
Evento	Colecta monolitos y traslado a cuarto de crecimiento	Período de adaptación		Siembra	
Acondicionamiento	Preparación packs de siembra. Estudio del potencial germinativo semillas		Corte a 10 cm		
Actividad			Relevamiento de la vegetación	Relevamiento de la vegetación	Conteo semanal de emergencias
Condición hídrica		Riego uniforme	Estrés	Fin de estrés	Riego uniforme

Análisis de datos

Para evaluar la invasibilidad de las comunidades, se comparó el grado de invasión entre y dentro de las comunidades, con y sin estrés hídrico. Para ello, se utilizó un análisis de varianza de dos vías, siendo los factores el riego (con y sin estrés hídrico) y el tipo de comunidad (ralo, denso y pajonal). Se realizaron los contrastes solamente cuando los factores, o su interacción, fue significativa ($p < 0.05$) a través de un Test de Tukey para comparar las medias. Se utilizó como variable respuesta el porcentaje de germinación final acumulada y la sobrevivencia. Se calculó el porcentaje de sobrevivencia como el número de (germinadas-muertas) /germinadas*100 de aquellos monolitos donde existieron germinaciones.

A partir de los datos de los relevamientos de la vegetación en el tiempo 1 (después del estrés hídrico), se evaluó el porcentaje de germinación acumulada en función de la riqueza de especies, el porcentaje de resto seco y de suelo desnudo. Para ver la relación entre estas variables, se realizaron regresiones lineales simples, considerando todos los monolitos en su conjunto. A su vez, se listaron las especies dominantes de cada comunidad (aquellas que superaron el 10% de cobertura) y se las clasificó según grupo funcional (gramínea cespitosa, gramínea erecta, juncácea y hierba).

Adicionalmente, se evaluó el efecto del estrés hídrico en la composición de especies, el porcentaje de suelo desnudo y el porcentaje de resto seco, comparando los valores antes (tiempo 0) y después (tiempo 1) del evento de estrés hídrico, para cada uno de los seis tratamientos. Para ello, se comparó siempre el mismo monolito en el tiempo, evitando posibles diferencias iniciales entre ellos. Para la composición de especies, se realizó un análisis del escalamiento multifuncional (NDMS) a partir de la matriz de

cobertura de todas las especies, antes y después del estrés hídrico. Se calcularon las trayectorias de las comunidades a partir de los centroides de cada tratamiento. Para las variables de porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de resto seco, se calculó la diferencia entre ambos tiempos (tiempo 1 - tiempo 0), considerando un intervalo de confianza del 95%. Cuando el intervalo incluye el cero, se consideró que no existieron cambios en la cobertura en el tiempo.

Para los análisis de datos se utilizó el programa INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2019) y el R Studio. Se verificó la normalidad y homocedasticidad de los datos, transformando aquellos que no cumplieron con los supuestos.

Resultados

Efecto del estrés hídrico en la invasión de *E. plana*

En términos generales, los resultados mostraron que el porcentaje de germinación acumulada y la sobrevivencia de las emergencias de *E. plana* estuvo principalmente asociado al tipo de comunidad (Tabla VI). En cuanto al porcentaje de germinación acumulada, existió interacción comunidad*estrés ($p=0.034$) indicando que el efecto del estrés hídrico dependió de cada tipo de pastizal. Se observó un gradiente del porcentaje de germinación de *E. plana* entre los tratamientos experimentales (Figura 8a), siendo el porcentaje más bajo en la comunidad de pajonal sin estrés hídrico ($2.8 \pm 2.5\%$), seguido por el pastizal denso con estrés hídrico ($6.2 \pm 6.0\%$), denso sin estrés hídrico ($8.2 \pm 4.6\%$) y pajonal con estrés hídrico ($10.6 \pm 10.5\%$) a pesar de que entre estas medias no existieron diferencias significativas. Las comunidades de pastizal ralo presentaron los mayores valores del porcentaje germinación acumulada (con estrés hídrico $26.2 \pm 15.1\%$ y sin estrés hídrico $44.2 \pm 8.9\%$), diferenciándose significativamente de las otras dos comunidades (Figura 8a). Dentro de cada comunidad, no se observaron diferencias significativas del porcentaje de germinación entre los tratamientos con y sin estrés hídrico (Figura 8a, Tabla VI).

Tabla VI Resultados del análisis de varianza de dos vías para las variables de porcentaje de germinación acumulada y porcentaje de supervivencia de *Eragrostis plana*.

FV	Germinaciones acumuladas		Supervivencia	
	F	p-valor	F	p-valor
Modelo	10.94	<0.0001	4.12	0.0114
Estrés	1.19	0.2861	0.04	0.8388
Comunidad	24.44	<0.0001	9.96	0.0012
Estrés*Comunidad	3.95	0.0335	0.02	0.9796
CM Error	100.66		575.71	

Se observaron diferencias significativas en la supervivencia de las emergencias de *E. plana* entre las comunidades, pero no se registró un efecto del estrés hídrico para esta variable (Figura 8b; Tabla VI). La comunidad de pastizal ralo presentó los mayores valores de porcentaje de supervivencia ($64 \pm 21\%$), mientras que la comunidad densa registró los valores menores ($14.4 \pm 15.9\%$). Entre las comunidades densa y pajonal no se observaron diferencias significativas en la supervivencia de las emergencias ($14.4 \pm 15.9\%$ y $28.4 \pm 25.7\%$, respectivamente).

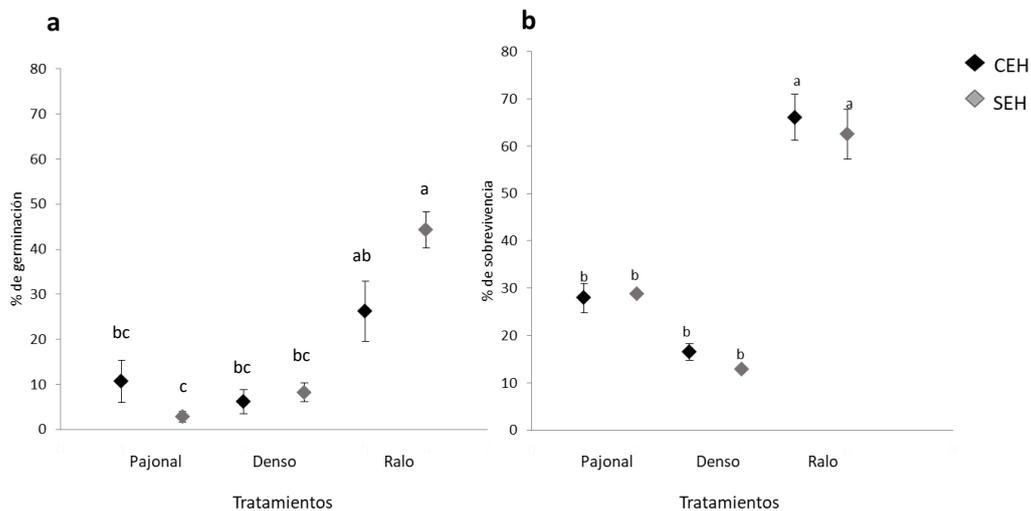


Figura 8 Porcentaje de germinación acumulado al final del experimento (a) y porcentaje de supervivencia (b) de *Eragrostis plana* por tratamiento (n=5). Los tratamientos son el resultado de la combinación del riego (CEH: con estrés hídrico; SEH: sin estrés hídrico) en tres comunidades distintas (pajonal, denso y ralo). Las barras representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (p-valor<0.05).

Se observaron relaciones significativas entre el porcentaje de germinación y las variables de riqueza ($p=0.003$; negativa), suelo desnudo ($p=0.058$; marginal positiva) y restos secos ($p=0.022$; negativa; Figura 9).

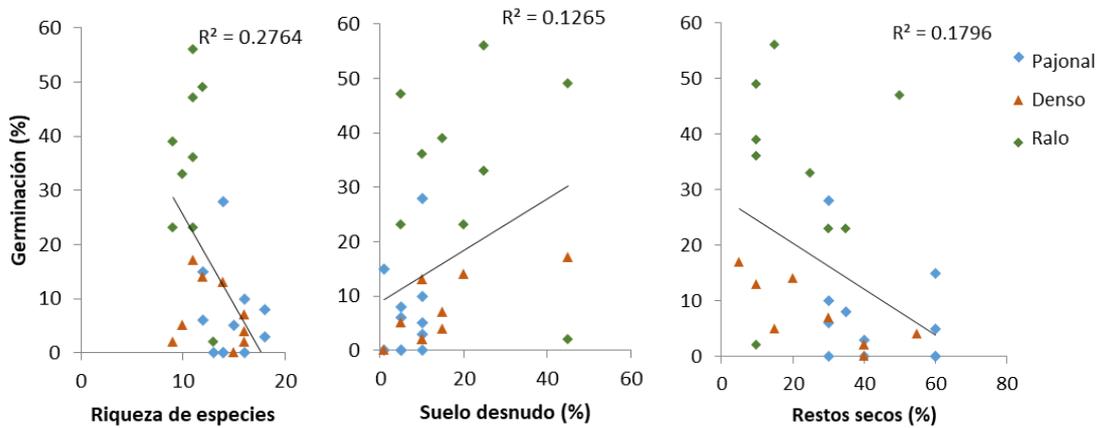


Figura 9 Relación entre el porcentaje de germinación acumulado al final del experimento y la riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de restos secos. Cada valor corresponde a un monolito ($n=30$) discriminado por comunidad ($n=10$).

Efecto del estrés hídrico en las comunidades

El estrés hídrico promovió un incremento del porcentaje de restos secos en todas las comunidades, mientras que la respuesta del porcentaje de suelo desnudo fue dependiente de cada comunidad (Figura 10). La comunidad de pajonal fue la única que incrementó el porcentaje de restos secos en ambas situaciones de riego (con y sin estrés hídrico, Figura 10a). El estrés hídrico aumentó el porcentaje de suelo desnudo únicamente en la comunidad de pajonal. La comunidad densa disminuyó el porcentaje de suelo desnudo sin estrés hídrico, mientras que en la comunidad rala el riego no promovió cambios (Figura 10b).

El NMDS mostró que las comunidades se diferenciaron en composición de especies, siendo las comunidades de pajonal y densa más similares entre sí, en comparación con el pastizal ralo (Figura 11). Además, se observó que las comunidades sometidas a estrés hídrico tuvieron mayor magnitud de cambio en el tiempo (trayectoria temporal entre antes y después del estrés hídrico; Figura 11) en comparación con aquellas sin estrés.

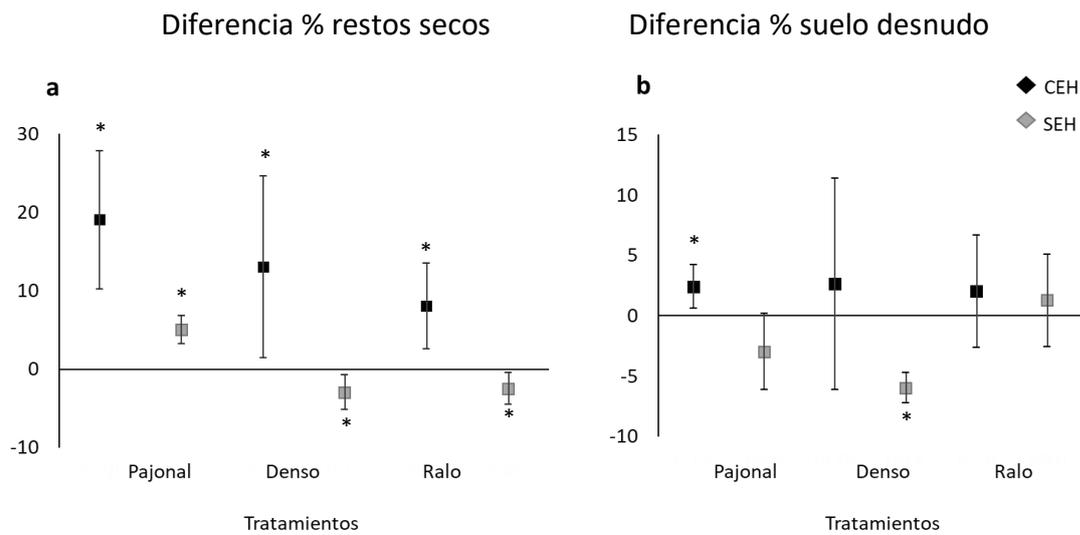


Figura 10 Diferencias en el porcentaje de restos secos (a) y suelo desnudo (b) entre el tiempo 1 y tiempo 0 en las comunidades de pastizal (pajonal, denso y ralo) con estrés hídrico (CEH) y sin estrés hídrico (SEH). Las barras representan el intervalo de confianza (95 %). Valores distintos de cero indican cambios en el tiempo (*).

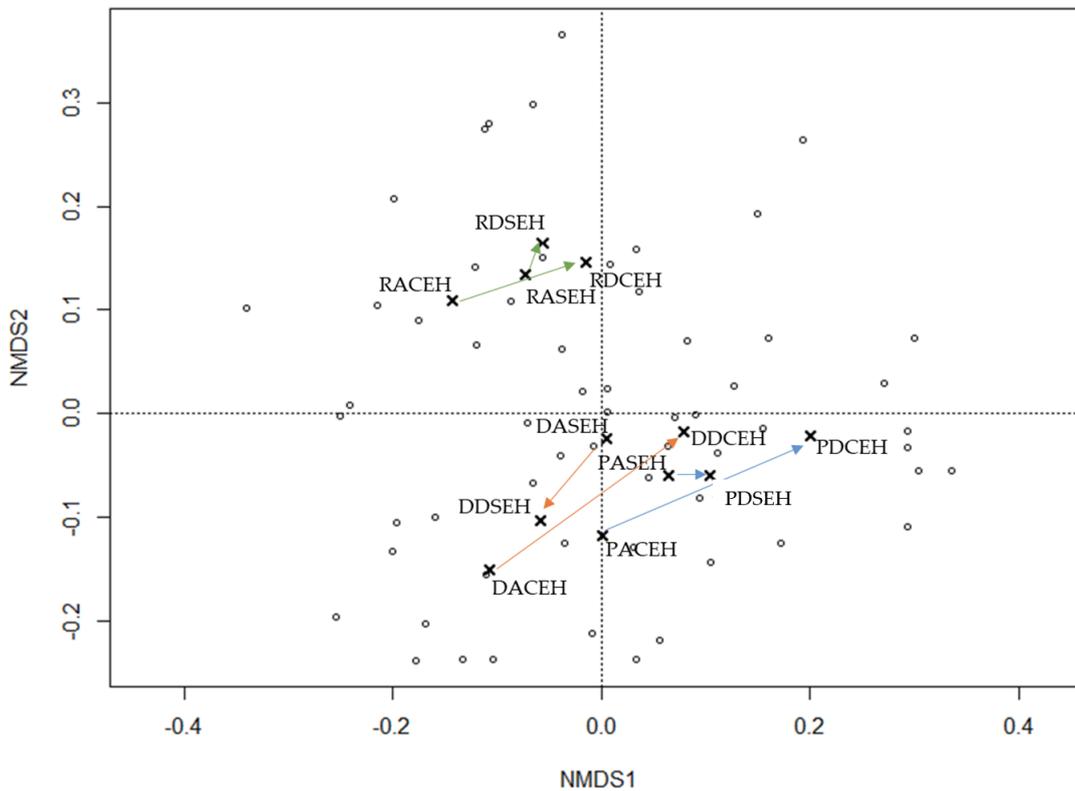


Figura 11 Análisis de escalamiento multifuncional (NMDS) de la composición botánica de las comunidades de pastizal (R: ralo, D: denso, P: pajonal). Se muestran las trayectorias de cada comunidad, antes (A=tiempo 0) y después (D= tiempo 1) el período de estrés hídrico, para ambos tratamientos de riego (SEH: sin estrés hídrico, CEH: con estrés hídrico). Los puntos blancos representan un monolito en cada tiempo n=60 (tiempo 0 + tiempo 1), las cruces el centroide y las flechas la trayectoria del tiempo 0 (antes del estrés hídrico) al tiempo 1 (después del estrés hídrico).

Se constataron diferencias en la riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y de restos secos al momento de la siembra (tiempo 1; Tablas VII y VIII). Sin embargo, el efecto de cada factor, comunidad y riego, y su interacción, fue distinto para cada variable respuesta (Tabla VII). Sin estrés hídrico, la comunidad rala fue la que presentó menor número de especies (10.3 ± 0.8), mientras que denso y pajonal registraron valores similares (15.0 ± 2.0 ; 16.2 ± 1.0 , respectivamente). La comunidad densa fue la única que disminuyó la riqueza de especies con estrés hídrico (Tabla VIII). Las diferencias en el porcentaje de suelo desnudo fueron debido al tipo de comunidad, y no al estrés hídrico (Tabla VII), siendo el pastizal ralo el que presentó mayor porcentaje (Tabla VIII). En cuanto al porcentaje de restos secos, hubo efecto del tipo de comunidad y del riego (Tabla VII). La comunidad de pajonal fue la que presentó mayor porcentaje de restos secos, y que el estrés hídrico promovió un aumento de esta variable (Tabla VIII). En cuanto a la composición de grupos funcionales, se observó mayor cobertura de

gramíneas en la comunidad de pajonal y denso, y una clara predominancia de hierbas en la comunidad rala (Tabla IX). Todas las especies dominantes fueron perennes y las gramíneas pertenecieron al grupo de metabolismo C4.

Tabla VII P- valores resultantes del análisis de varianza de dos vías (factores: comunidad y riego) para la riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de restos secos en tiempo 1 (previo a la siembra de *Eragrostis plana*, luego del evento de estrés hídrico).

Factor	p-valor		
	Riqueza	Suelo desnudo	Restos secos
Comunidad	0.0001	0.0265	0.0065
Riego	0.0079	0.4510	0.0348
Comunidad*Riego	0.0019	0.4485	>0.9999

Tabla VIII Contrastes para los factores comunidad (ralo, denso y pajonal) y riego (con estrés hídrico: CEH; sin estrés hídrico: SEH), o interacción entre estos, que fueron significativos en Tabla VII. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0.05$) para cada variable respuesta (riqueza de especies, porcentaje de suelo desnudo y porcentaje de restos secos).

Riqueza			
Comunidad	Estrés	Media	
Ralo	SEH	10.3±0.8	A
Ralo	CEH	11.2±1.3	AB
Denso	CEH	11.2±1.7	AB
Pajonal	CEH	13.8±1.3	BC
Pajonal	SEH	15.0±2.0	C
Denso	SEH	16.2±1.0	C

Suelo desnudo (%)			
Ralo		21.6±14.3	A
Denso		13.6±11.7	AB
Pajonal		6.7±3.6	BC

Restos secos (%)			
Pajonal		44.0±13.6	A
Denso		29.0±15.1	AB
Ralo		21.3±14.3	B
	CEH	37.3±17.7	A
	SEH	25.3±14.3	B

Tabla IX Cobertura (%) y grupo funcional de las especies dominantes en los monolitos por comunidad en el tiempo 1 (previo a la siembra de *E. plana*, después del evento de estrés hídrico). DE: desvío estándar; H: hierba; J: juncácea; GC: gramínea cespitosa; GP: gramínea postrada. Todas las especies listadas son perennes

Comunidad	Especie	Cobertura (%)	DE	GF
Pajonal	<i>Andropogon ternatus</i>	12.8	6.8	GC
	<i>Axonopus fissifolius</i>	10.3	5.8	GP
	<i>Hypoxis decumbens</i>	16.6	8.7	H
	<i>Mnesithea selloana</i>	14.2	11.2	GC
	<i>Paspalum notatum</i>	29.1	15.8	GP
	<i>Paspalum plicatulum</i>	17.4	20.0	GC
	<i>Richardia humistrata</i>	10.8	3.4	H
Denso	<i>Axonopus fissifolius</i>	18.6	10.2	GP
	<i>Hypoxis decumbens</i>	18.7	10.2	H
	<i>Paspalum notatum</i>	10.4	5.4	GP
	<i>Schizachyrium microstachyum</i>	14.3	0.0	GC
	<i>Scutellaria racemosa</i>	24.1	13.0	H
	<i>Steinchisma hians</i>	21.6	14.8	GC
Ralo	<i>Borreria verticillata</i>	24.5	22.4	H
	<i>Evolvulus sericeus</i>	25.7	26.0	H
	<i>Hypochaeris sp.</i>	11.5	10.4	H
	<i>Hypoxis decumbens</i>	22.0	11.1	H
	<i>Juncus sp.</i>	11.0	10.8	J
	<i>Mnesithea selloana</i>	10.5	5.7	GC
	<i>Paspalum notatum</i>	29.2	15.9	GP
	<i>Richardia humistrata</i>	18.8	12.2	H

Discusión

Numerosos trabajos han estudiado qué características tornan una comunidad más susceptible a la invasión por especies exóticas invasoras. Dentro de estas características, las condiciones climáticas extremas, tales como eventos de estrés hídrico, pueden ser desencadenantes del proceso de invasión debido a cambios en la disponibilidad de recursos claves para las plantas (luz, nutrientes, espacio; Schrama y Bardgett, 2022). En particular, este trabajo muestra resultados experimentales que ayudan a entender los mecanismos que subyacen cambios en la invasibilidad de los pastizales luego de eventos de estrés hídrico en diferentes comunidades. Se observó que el estrés hídrico, en general, afectó la estructura de las comunidades debido a cambios en la riqueza y composición de especies, así como aumento de restos secos. Sin embargo, el estrés hídrico no fue determinante en las diferencias del grado de invasión de *E. plana*, ya que tanto el porcentaje de germinación como la sobrevivencia estuvieron asociadas a características intrínsecas que definen cada tipo comunidad. Dentro de estas características se encuentran, riqueza de especies, composición de grupos funcionales dominantes, proporción de restos secos y suelo desnudo. Como resultado, se observó que la comunidad de pastizal ralo fue la más invasible, registrando el mayor porcentaje de germinación y sobrevivencia de *E. plana*, mientras que denso y pajonal fueron más resistentes a su invasión.

La mayor invasibilidad de la comunidad de pastizal ralo se podría explicar, en parte, por la menor resistencia biótica dada por la menor riqueza de especies y por los grupos funcionales dominantes (hierbas). Esto coincide con la hipótesis clásica de resistencia biótica, la cual predice que cuanto mayor el número de especies en la comunidad menor será la invasibilidad, ya que existe mayor complementariedad en la utilización de los recursos de las especies residentes (Elton 1958). Además, menor riqueza de especies podría limitar la capacidad de resistir a disturbios, tal como un evento de estrés hídrico, ya que existen menos especies que puedan compensar la senescencia o la mortalidad causada por la insuficiencia de agua. Por otra parte, la comunidad de pastizal ralo se caracteriza por presentar mayor proporción de suelo desnudo (Lezama et al., 2019), con lo cual podría aumentar la probabilidad de germinación de *E. plana*. Por otro lado, esta comunidad posee menor proporción de restos secos en comparación con las comunidades de pastizal denso y pajonal, principalmente generado por la acumulación de biomasa senescente de las gramíneas cespitosas dominantes. Esta característica estructural podría disminuir la disponibilidad de luz en la comunidad y, por lo tanto, reducir la germinación y sobrevivencia de *E. plana* (Maldaner et al., 2019).

Por otra parte, además del número de especies en la comunidad, diversos estudios enfatizan la relevancia de la identidad y cobertura de las especies nativas dominantes en el establecimiento de las especies exóticas (e.g. Smith et al., 2004; Perelman, 2007; van Riper y Larson, 2009). Las comunidades de pastizal denso y de pajonal fueron más

resistentes a la invasión, lo cual coincide con las observaciones de Fargione y Tilman (2005), Perleman et al. (2007) y Bresciano et al. (2014), donde la invasibilidad fue menor en espacios dominados por gramíneas cespitosas. Bresciano et al. (2014) concluye que el proceso de invasión en los pastizales naturales de Uruguay estaría en gran medida regulado por la composición funcional de la vegetación nativa, y en particular, por la presencia de gramíneas C4 perennes cespitosas. Adicionalmente, *E. plana* pertenece al mismo grupo funcional, ya que es una gramínea cespitosa de metabolismo C4, y por lo tanto, los resultados coinciden con las predicciones de la hipótesis de similitud límite (McArthur y Levinis, 1967). Estos resultados también fueron encontrados en los experimentos de Fargione et al. (2013) y Perelman et al. (2007), donde las especies pertenecientes al mismo grupo funcional que la especie exótica fueron más efectivas en limitar la invasión.

Por otra parte, es importante mencionar las diferencias en la estructura y composición del suelo que existen entre las comunidades de pastizales estudiadas, las que podrían tener alguna influencia en las diferencias de invasibilidad registradas. Los pastizales ralos se asocian a suelos más superficiales que las comunidades densa y de pajonal (Lezama et al., 2019), y poseen menor contenido de nitrógeno y carbono orgánico con mayor proporción de fósforo (Tabla IV). En consecuencia, esta menor profundidad de suelo implica menor capacidad de almacenamiento de agua, y posiblemente condiciones más estresantes para las plantas. Por lo tanto, en los períodos estivales de Uruguay (INIA GRAS, 2022) la comunidad rala estaría expuesta a condiciones de déficit hídrico con mayor frecuencia y duración que las comunidades de pastizal denso y pajonal. Otros trabajos en pastizales han reportado asociaciones entre la invasibilidad de las comunidades y la profundidad del suelo. Por ejemplo, contrario a los resultados de este trabajo, MacDougal et al. (2006) observaron menor invasibilidad en ambientes con suelos superficiales debido a la superioridad competitiva de las especies residentes, por estar mejor adaptadas a condiciones estresantes de déficit hídrico y altas temperaturas (MacDougal et al., 2006). Por otra parte, la microbiología del suelo y su rol en la invasibilidad está siendo considerada con gran interés, y podrían dar respuestas a vacíos de información. Un ejemplo de ello es la relación hongos/bacterias en el suelo, la cual tendría implicancias tanto en la resistencia a los eventos de estrés como en la disponibilidad de nutrientes posterior a ellos, generando condiciones que afectan el proceso de invasión (De Vries et al., 2012; Schrama y Bardgett, 2022). Por lo tanto, la invasibilidad de las comunidades es el resultado de la interacción de varios factores contexto-dependientes de difícil generalización, los cuales precisan ser analizados en experimentos específicos.

A partir de los resultados obtenidos en este capítulo se puede inferir que las diferencias de invasibilidad entre las comunidades de pastizal están principalmente determinadas por las características que las definen y su rol en la resistencia biótica. Dado que la invasibilidad es una propiedad emergente de la comunidad, y por lo tanto variable en el

tiempo y en el espacio (Davis et al., 2005), la condición de dicha comunidad en el momento del estrés hídrico puede determinar su respuesta, y consecuentemente, su invasibilidad. Los resultados suponen una alerta para las comunidades de pastizal ralo localizadas en las Sierras del Este, donde se deberían priorizar las medidas de manejo debido a la mayor susceptibilidad a la invasión de *E. plana*. Sin embargo, es importante mencionar que todas las comunidades fueron susceptibles a la invasión por *E. plana*. Considerando las características reproductivas de esta especie (alto grado de producción de semillas viables por individuo), se deberían tomar medidas de manejo en todas las comunidades, ya que si la implantación de al menos una semilla prospera, podría desencadenarse exitosamente el proceso de invasión.

Anexos II

Lista de especies de cada comunidad antes (Tiempo 0) y después del evento de estrés hídrico (Tiempo 1), para los tratamientos con (CEH) y sin estrés hídrico (SEH). Se muestran los porcentajes de cobertura media relativa a la cobertura total verde.

Pajonal CEH	Tiempo 0	Tiempo 1
<i>Andropogon selloanus</i>	6.8	2.6
<i>Andropogon ternatus</i>	8.6	17.6
<i>Aristida venustula</i>	1.5	1.5
<i>Axonopus fissifolius</i>	15.4	9.8
<i>Bothriochloa laguroides</i>	1.0	4.3
<i>Chaptalia excapa</i>	14.6	15.2
<i>Chaptalia piloselloides</i>	6.5	4.1
<i>Chaptalia runcinata</i>	4.5	1.7
<i>Cyperacea</i>	0.7	
<i>Dichondra sericea</i>	3.3	1.5
<i>Eryngium horridum</i>	5.9	
<i>Evolvulus seiceus</i>	1.6	2.2
<i>Fimbristylis</i>	5.9	
<i>Galactia marginalis</i>	0.9	0.9
<i>Galium richardianum</i>	0.7	
<i>Graminea S1</i>	2.2	0.9
<i>Hierba S1</i>	0.5	
<i>Hierba S12</i>	0.6	
<i>Hypoxis decumbens</i>	14.1	20.6
<i>Juncus sp.</i>	2.9	2.8
<i>Kyllinga sp.</i>	10.7	3.6
<i>Lotus subbiflorus</i>	0.6	
<i>Microbriza poamorfa</i>	5.3	
<i>Mnesithea selloana</i>	17.8	16.0
<i>Paspalum notatum</i>	24.6	34.5
<i>Paspalum plicatulum</i>	0.9	2.4
<i>Piptochaetium montevidense</i>	4.5	2.0
<i>Richardia humistrata</i>	7.9	11.2
<i>Richardia stellaris</i>	1.5	1.5
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	5.4	2.1
<i>Schizachyrium tenerum</i>	1.5	
<i>Sisyrinchium sp.</i>	0.7	
<i>Sporobolus indicus</i>	3.0	2.2
<i>Steinchisima hians</i>	7.9	10.4
<i>Stenandrium dyphillum</i>	0.7	0.8

Pajonal SEH	Tiempo 0	Tiempo 1
<i>Andropogon ternatus</i>	13.5	3.2
<i>Axonopus fissifolius</i>	10.0	11.1
<i>Bothriochloa laguroides</i>	4.9	8.4
<i>Chaptalia piloselloides</i>	1.0	1.1
<i>Chaptalia runcinata</i>	0.9	1.0
<i>Chevreulia acuminata</i>	4.2	4.4
<i>Cuphea glutinosa</i>	1.4	1.6
<i>Cynodon dactylon</i>	0.9	0.9
<i>Cyperacea</i>	0.7	0.7
<i>Dichondra sericea</i>	5.1	8.1
<i>Eragrostis bahiensis</i>	1.4	1.6
<i>Eragrostis neesii</i>	0.7	0.7
<i>Eryngium horridum</i>	8.6	8.7
<i>Galium richardianum</i>	0.7	0.7
<i>Hierba SI</i>	1.1	0.9
<i>Hydrocotyle sp</i>	2.7	3.2
<i>Hypoxis decumbens</i>	8.8	12.7
<i>Juncus sp.</i>	3.4	1.4
<i>Kyllinga sp.</i>	1.1	1.1
<i>Lotus subbiflorus</i>	1.0	1.2
<i>Mnesithea selloana</i>	14.1	12.4
<i>Paspalum notatum</i>	24.5	23.8
<i>Paspalum plicatulum</i>	29.1	27.5
<i>Piptochaetium montevidense</i>	0.9	0.9
<i>Richardia humistrata</i>	10.1	10.6
<i>Richardia stellaris</i>	0.7	0.7
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	11.2	11.4
<i>Steinchisima hians</i>	7.6	7.8

Denso CEH	Tiempo 0	Tiempo 1
<i>Aristida venustula</i>	0.6	1.1
<i>Axonopus fissifolius</i>	23.0	16.3
<i>Bothriochloa laguroides</i>	3.8	5.8
<i>Briza subaristata</i>	1.2	
<i>Chaptalia excapa</i>	6.2	1.9
<i>Chaptalia piloselloides</i>	0.8	0.7
<i>Danthonia cirrata</i>	6.8	2.0
<i>Dichantherium sabulorum</i>	7.4	5.6
<i>Dichondra sericea</i>	1.2	6.9
<i>Hierba SI</i>	0.6	
<i>Hydrocotyle sp</i>	0.6	
<i>Hypoxis decumbens</i>	17.5	20.0
<i>Juncus sp.</i>	6.2	4.2
<i>Kyllinga sp.</i>	6.2	
<i>Microbriza poamorfa</i>	0.8	0.7

<i>Mnesithea selloana</i>	13.2	14.2
<i>Oxalis</i> sp.	1.3	
<i>Paspalum notatum</i>	7.1	11.8
<i>Poa lanigera</i>	0.6	
<i>Richardia humistrata</i>	4.7	1.5
<i>Richardia stellaris</i>	1.4	1.5
<i>Ruellia morongii</i>	1.2	1.9
<i>Ruellis hypericoides</i>	6.2	
<i>Scutellaria racemosa</i>	19.3	30.7
<i>Sporobolus indicus</i>	1.4	2.0
<i>Steinchisima hians</i>	23.9	29.6
<i>Trachypogon spicatus</i>	6.2	

Denso SEH	Tiempo 0	Tiempo 1
<i>Acmella decumbens</i>	1.3	1.2
<i>Axonopus fissifolius</i>	21.4	21.0
<i>Baccharis trimera</i>	0.8	0.8
<i>Borreria verticillata</i>	0.9	0.8
<i>Bothriochloa laguroides</i>	3.8	5.9
<i>Chaptalia excapa</i>	7.2	6.3
<i>Chaptalia piloselloides</i>	6.3	5.8
<i>Chaptalia runcinata</i>	3.3	2.7
<i>Cyperacea</i>	1.3	1.1
<i>Dichantherium sabulorum</i>	1.0	1.0
<i>Dichondra sericea</i>	0.8	1.2
<i>Eragrostis bahiensis</i>	1.3	1.2
<i>Glandularia selloi</i>	1.8	1.4
<i>Gramínea SD2</i>	1.3	1.2
<i>Hierba SI</i>	0.9	0.8
<i>Hierba SI2</i>	0.6	0.6
<i>Hydrocotyle</i> sp.	1.6	1.4
<i>Hypoxis decumbens</i>	17.4	17.6
<i>Juncus</i> sp.	3.6	1.2
<i>Kyllinga</i> sp.	1.3	1.2
<i>Mnesithea selloana</i>	7.3	6.2
<i>Paspalum notatum</i>	8.2	9.2
<i>Paspalum plicatulum</i>	1.6	1.6
<i>Piptochaetium montevidense</i>	5.5	4.4
<i>Plantago tomentosa</i>	9.1	7.9
<i>Richardia humistrata</i>	12.6	12.8
<i>Richardia stellaris</i>	0.8	0.8
<i>Ruellia morongii</i>	4.1	3.7
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	9.2	14.4
<i>Scutellaria racimosa</i>	12.8	17.6
<i>Setarea parviflora</i>	7.8	
<i>Steinchisima hians</i>	13.5	15.2

<i>Stenandrium dyphyllum</i>	0.8	0.8
<i>Trifolium polymorphum</i>	0.9	

Ralo CEH	Toempo 0	Tiempo 1
<i>Apium leptophyllum</i>	1.5	1.2
<i>Aristida laevis</i>	14.9	7.8
<i>Axonopus fissifolius</i>	28.8	
<i>Borreria verticillata</i>	11.7	27.9
<i>Bothriochloa laguroides</i>	7.4	6.1
<i>Carex</i> sp.	1.0	1.1
<i>Cyperacea</i>	9.6	2.3
<i>Danthonia rizomatosa</i>	1.4	
<i>Dichondra sericea</i>	1.1	2.5
<i>Eragrostis bahiensis</i>	7.5	1.6
<i>Eragrostis neesii</i>	3.4	2.5
<i>Evolvulus seiceus</i>	20.5	37.6
<i>Galactia marginalis</i>	0.8	
<i>Hypochaeris</i> sp.	0.8	1.2
<i>Hypoxis decumbens</i>	7.6	14.4
<i>Juncus</i> sp.	18.6	7.3
<i>Kyllinga</i> sp.	0.8	1.2
<i>Mnesithea selloana</i>	1.4	3.4
<i>Nassella charruana</i>	0.8	1.2
<i>Paspalum notatum</i>	32.1	17.3
<i>Piptochaetium montevidense</i>	1.4	16.9
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0.8	1.2
<i>Richardia humistrata</i>	13.3	17.8
<i>Richardia stellaris</i>	4.2	3.6
<i>Steinchisima hians</i>	0.7	1.7
<i>Stenandrium dyphyllum</i>	0.7	0.6
<i>Trachypogon spicatus</i>	0.8	1.2

Ralo SEH	Tiempo 0	Tiempo 1
<i>Andropogon ternatus</i>	1.8	3.4
<i>Aristida laevis</i>	9.2	
<i>Borreria verticillata</i>	1.9	17.9
<i>Bothriochloa laguroides</i>	3.6	4.5
<i>Bowlesia</i> sp.		0.9
<i>Cyperacea</i>	1.6	1.6
<i>Dorstenia brasiliensis</i>	1.6	1.6
<i>Eragrostis neesii</i>	5.7	4.8
<i>Evolvulus seiceus</i>	11.2	10.7
<i>Galactia marginalis</i>	0.9	
<i>Gamochoeta spicata</i>	9.2	
<i>Gramínea SI</i>	1.2	

<i>Hierba SI</i>	1.1	
<i>Hierba SI2</i>	1.8	
<i>Hypochaeris</i> sp.	18.1	22.0
<i>Hypoxis decumbens</i>	33.7	37.4
<i>Juncus</i> sp.	11.8	16.6
<i>Mnesithea selloana</i>	10.6	14.1
<i>Paspalum notatum</i>	38.0	41.1
<i>Rhynchospora</i> sp	2.2	
<i>Richardia humistrata</i>	18.2	22.0
<i>Richardia stellaris</i>	1.9	1.8
<i>Setaria parviflora</i>	4.1	3.7
<i>Sporobolus indicus</i>	1.8	3.4
<i>Steinchisima hians</i>	9.7	9.7

Discusión general

En esta tesis se estudió el efecto del estrés hídrico en la invasión de *Eragrostis plana*, una de las principales gramíneas invasoras de los pastizales del Río de la Plata. A través de distintos experimentos en condiciones controladas se estudiaron dos de los tres componentes claves del proceso de invasión biológica: la invasividad de la especie y la invasibilidad de las comunidades (Lonsdale, 1999; Richardson et al., 2000; Davis, 2005). En el primer capítulo, se evaluó el efecto del estrés hídrico en el desempeño individual y en la habilidad competitiva de *E. plana*, donde se encontró que el estrés disminuye su desempeño, sin que esto afecte su superioridad competitiva frente a las gramíneas nativas. Por otro lado, en el segundo capítulo se analizó el efecto del estrés hídrico en la invasibilidad de distintas comunidades de pastizales, y se observó que, a pesar de que el estrés genera cambios en las mismas, la invasibilidad depende de las características que definen cada comunidad y su rol en la resistencia biótica. En conjunto, se estudiaron distintas etapas del ciclo de vida de la especie exótica invasora (germinación y crecimiento), para entender las diferentes limitaciones que podría presentar en las etapas del proceso de invasión biológica, propuestas en general como “barreras” que la especie debe superar para tener éxito (Richardson et al., 2000; Richardson y Pyšek, 2006; Theoharides y Dukes, 2007). Se estudiaron factores ambientales locales (e.g. estrés hídrico y profundidad del suelo) e interacciones bióticas que poseen un rol fundamental en la colonización y establecimiento de *E. plana* (Elton, 1958). De acuerdo a los resultados obtenidos, ante predecibles eventos de sequía en los pastizales de Uruguay (Penalba y Rivera, 2013, 2015), se espera que la invasividad de *E. plana* continúe siendo alta debido a su gran habilidad competitiva en estas condiciones. Este resultado estuvo principalmente asociado a su capacidad de afectar negativamente a gramíneas nativas y a su gran tolerancia cuando interacciona con éstas, lo cual ya fue sugerido en otro trabajo previo (Guido et al. 2019). Adicionalmente, la sequía modifica la estructura de las comunidades, pero estos cambios no fueron los principales determinantes de la invasibilidad, ya que el grado de invasión estuvo mayormente asociado a las características de cada comunidad y su relación, directa o indirecta, con la resistencia biótica (e.g. tipo de suelo, riqueza, dominancia de grupos funcionales). La mayor invasibilidad se observó en la comunidad de pastizal ralo, donde se registró menor riqueza de especies, dominancia de hierbas (grupo funcional distinto a la especie exótica invasora), mayor proporción de suelo desnudo, y donde los suelos son superficiales (menor capacidad de retención de agua). Estas características coinciden con la hipótesis clásica de resistencia biótica (Elton, 1958) y con la hipótesis de similitud límite (McArthur y Levinis, 1967) anteriormente mencionadas.

En suma, los resultados de esta tesis demuestran la necesidad de seguir investigando sobre la invasión de gramíneas en los pastizales del Río de la Plata y determinar qué condiciones suponen un avance de este proceso. Dado que los cambios en el uso del

suelo de pastizales a otros sistemas productivos implican la pérdida de servicios ecosistémicos (Paruelo et al., 2006), las invasiones biológicas son una amenaza para la conservación de los mismos, acelerando aún más la transformación de estas áreas valiosas. En efecto, la comunidad científica debería seguir sumando esfuerzos a fin de obtener resultados que sean utilizados por tomadores de decisiones para visibilizar su importancia y promover la producción basada en la conservación de este ecosistema.

Conclusión

Las evaluaciones realizadas en este trabajo apuntan a que el estrés hídrico genera cambios en el desempeño individual de la especie invasora y de las comunidades que ésta invade. Se concluye que el estrés hídrico afecta el desempeño de *E. plana* pero su habilidad competitiva fue superior a las gramíneas nativas, lo cual comprueba su gran invasividad. La invasibilidad de los pastizales no aumenta con eventos de estrés hídrico, sino que está determinada por características que definen cada tipo de comunidad y su relación con la resistencia biótica. Debido a que todas las comunidades fueron susceptibles a la invasión, y conociendo la superioridad competitiva de *E. plana*, este trabajo reafirma el peligro que supone esta invasora para mantener los servicios ecosistémicos que brindan los pastizales del Río de la Plata.

Bibliografía

- Armas, C., R. Ordiales, and F.I. Pugnaire. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85: 2682-2686. <https://doi.org/10.1890/03-0650>
- Alpert, P., E. Bone, and C. Holzapfel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3(1): 52-66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Baeza, S., J. Paruelo, F. Lezama, A. Altesor. 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas.
- Bakker, J., and S. Wilson. 2001. Competitive abilities of introduced and native grasses. *Plant Ecology* 157: 119-27. <https://doi.org/10.1023/A:1013972403293>
- Barbosa, F. 2016. The future of invasive African grasses in South America under climate change. *Ecological Informatics* 36: 114-117. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.10.006>.
- Barbosa, F., V. Pillar, A. R. Palmer, and A. S. Melo. 2013. Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion. *Austral Ecology* 38(3): 260-267. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x>
- Barrs, H. D., and P. E. Weatherley. 1962. A Re-Examination of the relative turgidity techniques for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15: 413-428. <http://dx.doi.org/10.1071/BI9620413>
- Bittencourt, H., M. Trezzi, S. Teixeira, B. L. da Silva, A. Garcias de Vargas, et al. 2018. Chemical ecology of *Eragrostis plana* helps understanding of the species' invasiveness in an agroecosystem community. *Crop and Pasture Science* 69: 1050-1060. <https://doi.org/10.1071/CP18339>
- Blackburn, T., P. Pyšek, S. Bacher, J. Carlton, R. Duncan, V. Jarošík, J. Wilson, and D. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions, *Trends in Ecology & Evolution* 26(7); 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>.
- Bradley, B. A., D.M. Blumenthal, D.S. Wilcove, and L.H. Ziska. 2010. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution* 25(5): 310–318. <https://doi.org/doi:10.1016/j.tree.2009.12.003>

- Bresciano, D., A. Altesor, C. Rodríguez. 2014. The growth form of dominant grasses regulates the invasibility of Uruguayan grasslands. *Ecosphere*. 5: 111. <https://doi.org/10.1890/ES14-00004.1>.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American trees in the light of successional process. *Turrialba* 15: 40–42.
- Callaway, R., and W. Ridenour. 2004. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front Ecol Environ* 2: 436–443. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)
- Catford, J., R. Jansson, and C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15: 22-40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- CBD (Convención sobre la diversidad biológica). 2010. Especies exóticas que amenazan a los ecosistemas, los hábitats o las especies. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-06-dec-23-es.pdf>
- Daehler, C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 183-211. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403>
- Daneshgar, P., and S. Jose. 2009. Role of species identity in plant invasions: experimental test using *Imperata cylindrica*. *Biological Invasions* 11: 1431-1440.
- Davis, M., J. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Davis, M. A. 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28: 696-704. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04205.x>
- Davis, M. 2009. 2009. *Invasion biology*. Oxford University Press, Oxford. 241p.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, C.W. Robledo. 2019. InfoStat versión 2019. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dresseno, A. L., A. Guido, V. Balogianni, and G. E. Overbeck. 2018. Negative effects of an invasive grass, but not of native grasses, on plant species richness along a

- cover gradient. *Austral Ecology* 43(8): 949-954.
<https://doi.org/10.1111/aec.12644>
- Dukes, J. S., and H. A. Mooney. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14(4): 135-139.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01554-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01554-7).
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Mathuen, London, England. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>
- Emery, S., and K. Gross. 2007. Dominant species identity, not community evenness, regulates invasion in experimental grassland plant communities. *Ecology* 88:954–964. <https://doi.org/10.1890/06-0568>
- Fargione, J., C. Brown, and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 8916-8920.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1033107100>
- Fargione, J., and D. Tilman. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters* 8: 604-611.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00753.x>
- Favaretto, A., S. O. Chini, S. M. Scheffer-Basso, A. M. Sobottka, C. D. Bertol, et al. 2015b. Pattern of allelochemical distribution in leaves and roots of tough lovegrass (*Eragrostis plana* Nees). *Australian Journal of Crop Science* 9: 1119-1125.
<https://search.informit.org/doi/10.3316/informit.773700995504308>
- Favaretto, A., J. Santos, C. M. Carneiro, and S. M. Scheffer-Basso. 2015a. The first anatomical and histochemical study of tough lovegrass (*Eragrostis plana* Nees, Poaceae). *African Journal of Agricultural Research* 10: 2940-2947.
<http://dx.doi.org/10.5897/AJAR2014.9145>.
- Favaretto, A., S. M. Scheffer-Basso, and N. B. Perez. 2018. Allelopathy in Poaceae species present in Brazil. *Agronomy for Sustainable Development* 38: 22.
<https://doi.org/10.1007/s13593-018-0495-5>
- Favaretto, A., M. Simone, V. Scheffer-Basso, A. Felini, Z. Neto, et al. 2011. Growth of white clover seedlings treated with aqueous extracts of leaf and root of tough lovegrass. *Revista Brasileira de Zootecnia* 40(6): 1168-1172.
<https://doi.org/10.1590/S1516-35982011000600002>

- Ferreira, N., and E. Filippi. 2010. Economic, social and environmental reflexes of South African love grass (*Eragrostis plana* Nees) biological invasion in the pampa biome. *Cadernos de Ciência e Tecnologia* 27(1-3): 47-70.
- Ferreira, A. 2011. Uma “Exótica” No Campo: O Capim Annoni-2 e Suas Influências na Produção Agropecuária na Coxilha de São Rafael, Município de Quaraí — RS. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Funk, J. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* 1: 1-17 <https://doi.org/10.1093/conphys/cot026>
- Funk, J., and P. Vitousek. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446: 1079-81. <https://doi.org/10.1038/nature05719>
- Funk, J., and V. Zachary. 2010. Physiological responses to short-term water and light stress in native and invasive plant species in southern California. *Biological Invasions* 12: 1685-1694 <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9581-6>
- Gioria, M., and B. A. Osborne. 2014. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Frontiers in Plant Science* 5: 1-21. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
- Gitay, H., A. Suarez, R. Watson, and D. Dokken. 2002. IPCC Technical Paper V. (Eds.). *Climate Change and Biodiversity*. IPCC, Génova. 85p. (Technical paper n°5)
- Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. Pp 27-49 in J. B Grace, J.B., and D. Tilman (eds). *Perspectives of Plant Competition*. Academic Press, New York, New York, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294452-9.50007-2>
- Goldberg, D. E., and P. A. Werner. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany* 70: 1098-104.
- Goldberg, D.E. 1996. Competitive ability: definitions, contingency and correlated traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Science* 351: 1377-1385. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0121>
- Gruntman, M. P., A. Katrin, J. Srijana, and T. Katja. 2014. Competitive dominance of the invasive plant *Impatiens glandulifera*: using competitive effect and response with a vigorous neighbour. *Biological Invasions* 16: 141-151. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0509-9>

- Guido, A., C. Blanco, and V. Pillar. 2021. Disentangling by additive partitioning the effects of invasive species on the functional structure of communities. *Journal of Vegetation Science* 32. <https://doi.org/10.1111/jvs.13004>.
- Guido, A., D. Hoss, and V. Pillar. 2017. Exploring seed to seed effects for understanding invasive species success. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.006>.
- Guido, A., D. Hoss, and V. Pillar. 2019. Competitive effects and responses of the invasive grass *Eragrostis plana* in Río de la Plata grasslands. *Austral Ecology* 44: 1478-1486. <https://doi.org/doi:10.1111/aec.12822>
- Guido, A., and V. Pillar. 2017. Invasive plant removal: assessing community impact and recovery from invasion. *Journal of Applied Ecology* 54. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12848>.
- Guido, A., A. Quiñones, A. Pereira, and E. Silva. 2020. ¿Las gramíneas invasoras *Cynodon dactylon* y *Eragrostis plana* son más fitotóxicas que una nativa coexistente? *Ecología Austral* 30: 295-303. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1090>.
- Guido, A., E. Vélez-Martin, G. Overbeck, and V. Pillar. 2016. Landscape structure and climate affect plant invasion in subtropical grasslands. *Applied Vegetation Science* 19. <https://doi.org/10.1111/avsc.12263>.
- Hall, G., and A. Nascimento. 1978. Estudos comparativos de capimannoni 2 (*Eragrostis plana* Nees) e pastagem nativa de várzea da região de Santa Maria, RS. II Crescimento ponderal e rebrote. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* (Brasília) 13(2):15-21.
- Han, Y., Y. Buckley and J. Firn. 2012. An invasive grass shows colonization advantages over native grasses under conditions of low resource availability. *Plant Ecology* 213: 1117-1130 <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0070-0>
- Hobbs, R., and L. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>
- IPCC. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 p.
- Jiménez, M., F. Jaksic, J. Armesto, A. Gaxiola, P. Meserve, D. Kelt, and J. Gutiérrez. 2011. Extreme climatic events change the dynamics and invasibility of semi-arid

- annual plant communities. *Ecology Letters* 14: 1227-1235.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01693.x>
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf and F. Rubel. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3): 259-263.
<https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, et al. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings Biological Science* 270: 775-781. <https://doi.org/doi:10.1098/rspb.2003.2327>
- Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Lezama, F., M. Pereira, A. Altesor, and J. Paruelo. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia* 49.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0215>.
- Liancourt, P., R. M. Callaway, and R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618. <https://doi.org/10.1890/04-1398>
- Liao, C., R. Peng, Y. Luo, X. Zhou, X. Wu, C. Fang, J. Chen, and B. Li. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist* 177: 706-714. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x>
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2)
- Maldaner, J., K. Steffen, G. Pauli, E. Missio, C. Witt, T. Silveira Moro, I. Conterato, R. Flores, and R. Matos de Moraes. 2019. Variations in Luminosity, Temperature and Osmotic Potential Affect the *Eragrostis plana* Germination. *Agrociencia (Uruguay)* 23(1): 11-17. <https://doi.org/10.31285/agro.23.1.4>
- Mason, T. J., K. French, and K. Russell. 2012. Are competitive effects of native species on an invader mediated by water availability? *Journal of Vegetation Science* 23: 657-666. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01393.x>
- McArthur, R., R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- MacDougall, A. and Turkington, R. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems?. *Ecology* 86: 42-55.
<https://doi.org/10.1890/04-0669>

- MacDougall, A., J. Boucher, R. Turkington and G. Bradfield. Patterns of Plant Invasion along an Environmental Stress Gradient. *Journal of Vegetation Science* 17(1): 47-56. <http://www.jstor.org/stable/4096777>
- McNeely, J., H. Mooney, L. Neville, P. Schei, J. Waage (editores). 2001. Estrategia mundial sobre especies exóticas invasoras. UICN Gland, Suiza; Cambridge, Reino Unido. 50 p.
- McNaughton. 1987. Adaptation of herbivores to seasonal changes in nutrient supply. In: Hacker, J.; Teernought, J. eds. *The nutrition of herbivores*. New York, Academic Press. pp 391-408.
- Medeiros, R. B., and T. Focht. 2007. Invasão, prevenção, controle e utilização do capim-annoni-2 (*Eragrostis plana* Nees) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisa Agropecuária Gaúcha* 13(1/2): 105-114.
- Medeiros, R. B., J. C. Saibro, and T. Focht. 2009. Invasão do capim-annoni (*Eragrostis plana* Nees) no bioma Pampa do Rio Grande do Sul. Pp. 317-330 in V. D. Pillar, S. C. Müller, Z. M. Castilhos, et al. (eds.). *Campos Sulinos – conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, Brasil.
- MGAP - DGSA. 2017. Relevamiento capimannoni 2017. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/noticia/unidad-organizativa/direccion-general-de-serviciosagricolas/14-01-2018/dgsa-presento>
- Millot, J., R. Methol, and D. Risso. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y Mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. FUCREA, MGAP. 195p.
- Mojzes, A., G. Ónodi, B. Lhotsky, T. Kalapos, and G. Kröel-Dulay. 2020. Experimental drought indirectly enhances the individual performance and the abundance of an invasive annual weed. *Oecologia* 193(3): 571-581. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04711-y>
- MVOTMA. 2016. Estrategia Nacional para la Conservación y Uso Sostenible de la Diversidad Biológica del Uruguay 2016 - 2020. Montevideo. 60p.
- Nernberg, D., and M. R. Dale. 1997. Competition of five native prairie grasses with *Bromus inermis* under three moisture regimes. *Canadian Journal of Botany* 75(12): 2140-2145. <https://doi.org/10.1139/b97-925>
- Organización de Naciones Unidas. 2015. Agenda 2030 sobre desarrollo sostenible, meta 15.8. Disponible en: <https://www.un.org/sustainabledevelopment/es/biodiversity/>

- Paruelo, J., J. Guerschman, G. Piñeiro, E. Jobbágy, G. Verón, S. Baeza. 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia* 10:47-61.
- Paruelo, P., F. Lezama, S. Baeza, M. Pereira, and A. Altesor. 2020. Campo Natural: ¿es todo lo mismo? Las comunidades de pastizal natural de Uruguay. *Revista INIA* 62.
- Pellegrini, C. Borges, R.; Barcelos S.; Laerte J.; Porto Alegre, R.; Vargas, C. 2012. Caracterização de pastagem nativa com predominância de *Eragrostis plana* Nees e desempenho reprodutivo de vacas primíparas suplementadas. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*. 7(4): 697-705. <http://dx.doi.org/10.1590/1089-6891v17i216953>
- Penalba O., and J. A. Rivera. 2013. Future Changes in Drought Characteristics over Southern South America Projected by a CMIP5 Multi-Model Ensemble. *American Journal of Climate Change* 2: 173-182. <https://doi.org/10.4236/ajcc.2013.23017>.
- Penalba O., and J. A. Rivera. 2015. Regional aspects of future precipitation and meteorological drought characteristics over Southern South America projected by a CMIP5 multi-model ensemble. *International Journal of Climatology* 36: 974-986. <https://doi.org/10.1002/joc.4398>
- Perelman, S., W. Batista, E. Chaneton, and R. 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01255.x>
- Powell, K., and T. Knight. 2009. Effects of nutrient addition and competition on biomass of five *Cirsium* species (Asteraceae), including a serpentine endemic. *International Journal of Plant Science* 170: 918-925. <https://doi.org/10.1086/600140>
- Pyšek P., and D. Richardson. 2010. Invasive species, environmental change and management, and health. *Ann Rev Environ Res* 35. <https://doi:10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- Pyšek P., V. Jaršík, P. Hulme, J. Pergl, M. Hejda, et al. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species 'traits and environment. *Global Change Biology* 18: 1725-1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>

- Quiñones, A., A. Guido, S. Baeza. 2021. Mapeo de las principales especies invasoras de los pastizales en al caminería nacional. Informe técnico.
- Rejmanek M., and D. Richardson. 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology* 77(6): 1655-1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>
- Rejmánek, M., D. Richardson, and P. Pyšek. 2005. Plant invasions and invisibility of plant communities. In: van der Maarel (ed.). *Vegetation Ecology*. Blackwell, Maiden. pp. 332-335.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. Dane Panetta, et al. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Richardson, D. M., and P. Pyšek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*. 30: 409-431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>.
- Rosengurtt, B., J. Gallinal, E. Campal, L. Aragon. 1946. Estudio sobre praderas naturales del Uruguay: 5a. contribución. Montevideo, Rosgal. pp. 443 - 474.
- Rosengurt B. 1979. Tabla de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. 86 p.
- Theoharides, K.; Dukes, J. 2007. Plant invasion across space and time: Factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytology*. 176: 256-273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- Sage, F., and D. Kubien. 2007. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 30: 1086-1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>
- Sala, O., L. Gherardi, L. Reichmann, E. Jobbágy, and P. Debra. 2012. Legacies of precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. B367: 3135-3144. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0347>
- Schrama, M. and Bardgett, R.D. 2016. Grassland invasibility varies with drought effects on soil functioning. *Journal of Ecology* 104: 1250-1258. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12606>
- Schultheis, E. H., and D. J. MacGuigan. 2018. Competitive ability, not tolerance, may explain success of invasive plants over natives. *Biological Invasions* 20(10): 2793-2806. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1733-0>

- Sheffer-Basso, S., F. JrR. Fiorentin, and A. Favaretto. 2019. Influence of phenology and post-harvest processing of vegetal material on the allelopathy of Annoni grass (*Eragrostis plana*) extracts. *Planta Daninha* 37: e019175663.
<https://doi.org/10.1590/s0100-83582019370100013>.
- Smith, M., J. Wilcox, T. Kelly, and A. Knapp. 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos* 106: 253-262.
<https://www.jstor.org/stable/3548110>
- Strauss, S., C. Webb, N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proc Natl Acad Sci* 103(15):5841-5.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0508073103>.
- Van Kleunen, M., E. Weber, and M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235-245.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>.
- Van Peer, L.; I. Nijs, D. Reheul, B, de Cauwer. 2004. Species richness and susceptibility to heat and drought extremes in synthesized grassland ecosystems: compositional vs physiological effects. *Funct. Ecology*. 18: 769-778.
<https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00901.x>
- Van Riper, L., and D. Larson. 2009. Role of invasive *Melilotus officinalis* in two native plant communities. *Plant Ecology* 200: 129-139.
<https://doi.org/10.1007/s11258-008-9438-6>
- Vilà, M., and J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105(2): 229-238.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12682.x>
- Vilà, M., F. Valladares, A. Traveset, L. Santamaria, and P. Castro. 2008. Invasiones biológicas. Consejo Superior de Investigaciones científicas, Madrid. 215p.
- Vilà, M., and I. Ibáñez. 2011. Plant invasions in the landscape. *Landscape Ecology*. 26: 461-472. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9585-3>.
- Vitousek, P., C. D'Antonio, L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1996. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21.
- Volaire, F. 2018. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Global Change Biology* 24: 2929-2938.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14062>

- Weiner, J., and L. Fishman. 1994. Competition and allometry in *Kochia scoparia*. *Annals of Botany* 73(3): 263-271. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1031>.
- Welles, S., and J. Funk. 2021. Patterns of intraspecific trait variation along an aridity gradient suggest both drought escape and drought tolerance strategies in an invasive herb. *Annals of Botany* 127 (4): 461-471. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa173>
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Williamson, M., and A. Fitter. 1996. The Varying Success of Invaders. *Ecological Society of America*. 77(6): 1661-1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>
- Young, K., and J. Mangold. 2008. Medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*) outperforms Squirreltail (*Elymus elymoides*) through interference and growth rate. *Invasive Plant Science and Management* 1(1): 73-81. <https://doi.org/10.1614/IPSM-07-021.1>