



Universidad de la República
Facultad de Ciencias
Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales

Tesis para la obtención del título de Magíster

**“Efecto del fuego sobre la invasibilidad de una comunidad del pastizal y la
invasividad de *Eragrostis plana* (Ness)”**

PEDECIBA Biología

Autora: Lic. Lucía Farías Moreira

Tutoras: Dra. Anaclara Guido y Dra. Claudia Rodríguez

Tribunal

Presidente: Dr. Alejandro Brazeiro

Vocal: Dra. Daniella Bresciano

Vocal: Dr. Felipe Lezama

Montevideo, Uruguay

(2024)

“Solo se puede ver bien con el corazón, lo esencial es invisible a los ojos”

El Principito- Antoine de Saint-Exupéry

AGRADECIMIENTO

Este manuscrito no hace justicia al esfuerzo y dedicación del equipo por detrás de este trabajo de investigación. Como bien dice el Principito, “lo esencial es invisible a los ojos”.

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a mis tutoras Anaclara y Claudia, quienes, con su experiencia y conocimiento, me sostuvieron amigablemente durante todo el proceso. A mis compañeras y compañeros del laboratorio de Ecología de Pastizales, especialmente a Luis, mi referencia en quemas de pastizales, que me acompañó al campo y me ayudó con el diseño experimental de ambos capítulos. También a Bea, que siempre estuvo a mi lado, apoyándome en los detalles y brindándome su aliento.

A mi familia, que me apoya constantemente en mis proyectos personales y profesionales, y que está presente en cada tropiezo —que fueron muchos durante la tesis— y en cada logro. Gracias por todas las oportunidades que me han brindado.

A mis amigos y amigas, siempre dispuestos a ayudar, a escucharme e intercambiar ideas. Por las tardes de estudio compartidas que nos motivaron, y por compartir esta pasión por la naturaleza y sus secretos. Un abrazo especial a Eliana y Renzo, quienes estuvieron en una de las quemas, llenando el momento de alegría.

Finalmente, agradezco al Programa de Desarrollo en Ciencias Básicas (PEDECIBA) por permitirnos a los jóvenes investigadores continuar nuestra formación en el país, buscando contribuir al desarrollo del conocimiento. También agradezco a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la beca de maestría (POS_NAC_2019_1_157528), así como a la Facultad de Ciencias y a la Universidad de la República por brindarme la oportunidad de estudiar y formarme en instituciones de excelente calidad académica.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTO	2
RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Capítulo 1: Invasibilidad de la comunidad de pastizales por <i>E. plana</i> luego de una quema	12
INTRODUCCIÓN	12
METODOLOGÍA	18
Área experimental	18
Diseño experimental	18
Análisis de datos	21
RESULTADOS	23
DISCUSIÓN	28
Capítulo 2: Cambios en la invasividad de <i>E. plana</i> debidos al fuego	33
INTRODUCCIÓN	33
METODOLOGÍA	37
Experimento de germinación	37
Experimento de crecimiento: individuos juveniles y adultos	40
RESULTADOS	44
Experimento de germinación	44
Experimento de crecimiento: individuos juveniles y adultos	48
DISCUSIÓN	55
DISCUSIÓN GENERAL	60
BIBLIOGRAFÍA	64
ANEXOS	71

RESUMEN

Eragrostis plana es una gramínea invasora de los pastizales del Río de la Plata. Su alto potencial invasor y su rápida dispersión han suscitado interés por comprender los mecanismos por detrás de este éxito. Este trabajo evalúa el efecto del fuego en el proceso de invasión de *E. plana*. Para ello, la tesis se dividió en dos capítulos. El primero tiene como objetivo evaluar la susceptibilidad a la invasión por *E. plana* de una comunidad de pastizales de Uruguay sujeta a quemas, y el segundo tiene como objetivo determinar si la quema modifica la invasividad de la especie. Para ello, se realizaron tres experimentos independientes y complementarios. Para el primer objetivo, se simuló una quema en el campo (comunidad fitosociológica de pastizal V) con posterior siembra de semillas de *E. plana*, donde se evaluó si la quema modifica características de la comunidad que la vuelven más susceptibles a la invasión. Para el segundo objetivo, se evaluó el efecto de la quema en tres etapas del ciclo de vida de *E. plana*: semillas, plantas juveniles y adultas. Las semillas fueron sometidas a tratamientos de luz (presencia/ausencia), humo (presencia/ausencia), y choque térmico (ambiente, 70°C, 100°C). Los juveniles y adultos fueron sometidos a un tratamiento de quema a campo. Se midieron atributos relacionados a la germinación, crecimiento y reproducción. Se obtuvo que la comunidad V es altamente susceptible a la invasión de *E. plana*, independientemente de la quema. A corto plazo, esta perturbación disminuye la riqueza de especies y aumenta el suelo desnudo siendo esta última una característica que incrementa la invasibilidad. En cuanto a la invasividad en respuesta al fuego, se observó que las semillas tienen un alto potencial germinativo y que las altas temperaturas (70°C y 100°C) disminuyen la germinación, siendo este efecto mayor en ausencia de luz. Cuando las plantas son juveniles, la quema disminuye su sobrevivencia un 40% y cuando son adultas se estimula el macollaje. Se concluye que la comunidad V es altamente susceptible a la invasión, independiente de la perturbación y que el fuego podría afectar diferencialmente atributos de *E. plana* según su estadio de vida.

PALABRAS CLAVES: invasiones biológicas, Capin Annoni, pastizales del Río de la Plata, fuego, perturbación.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las especies exóticas invasoras (EEI) son aquellas que se encuentran fuera de sus rangos de distribución original, capaces de colonizar ecosistemas naturales y establecer poblaciones viables de forma autónoma (Richardson *et al.*, 2000; Davis, 2009). Poseen una alta capacidad de propagación dado que generalmente presentan gran número de descendientes que logran extenderse por grandes distancias (Richardson *et al.*, 2000; Vilá *et al.*, 2008). Esto implica que la especie exótica debe tener la capacidad de establecerse y de expandirse a grandes distancias del foco inicial para ser considerada invasora (Richardson *et al.*, 2000; Richardson y Pyšek, 2006). Las EEI son uno de los principales factores del cambio global, generando afectación en los socio-ecosistemas tanto en su dimensión biofísica como socioeconómica (Vilá *et al.*, 2008; Vilá e Ibañez, 2011). Además, son consideradas una de las mayores causas de pérdida de biodiversidad, junto a la destrucción y fragmentación de hábitat (Gentili *et al.*, 2021).

De forma simplificada, el proceso de invasión puede descomponerse en diferentes etapas con sus correspondientes barreras, las cuales deben ser superadas por la especie exótica para transformarse en invasora. Estas etapas consisten en el transporte desde su lugar de origen (intencional o accidental), la introducción, el establecimiento y finalmente la propagación en el área introducida (Richardson *et al.*, 2000). El grado de invasión en un ecosistema está determinado por tres factores interrelacionados, uno de ellos es la presión de propágulos, que se entiende como el número y la frecuencia de las introducciones, otro es la invasibilidad que refiere a la susceptibilidad del ambiente receptor a ser invadido y el tercero son las características de la especie exótica que determinan su potencial invasor (invasividad) (Richardson y Pyšek, 2006; Vilá *et al.*, 2008; Davis, 2009).

Se ha evidenciado que las invasiones biológicas ocurren relacionadas o facilitadas por otros eventos que afectan la dinámica y el funcionamiento de un ecosistema, como pueden ser las perturbaciones (Didham *et al.*, 2007). Se entiende por una perturbación a los procesos que provocan la remoción o daño de la biomasa (Grime, 1979), o a eventos relativamente discretos en el tiempo que afectan la estructura de las poblaciones, las comunidades o los ecosistemas, generando cambios sobre los

recursos, la disponibilidad de sustrato o el ambiente físico (Pickett y White, 1985). El fuego es una de las perturbaciones que ha sido asociada a procesos de invasión en el mundo (Zouhar *et al.*, 2008), aumentando la invasibilidad de las comunidades (Loockwood *et al.*, 2013). Éste disminuye el dosel de la vegetación aumentando transitoriamente la disponibilidad de luz y nutrientes. El fuego también actúa sobre ciertas características de la especie invasora que pueden incrementar su desempeño en la comunidad. Por ejemplo, en el Cerrado brasileño se ha observado que las fluctuaciones de temperaturas provocadas por el fuego promueven la germinación de dos especies de gramíneas africanas debido a la ruptura de la dormancia de sus semillas, aumentando su capacidad de invasión (Gorgone-Barbosa *et al.*, 2016). Las perturbaciones, como por ejemplo las quemadas, pueden ser vistas como factores que desencadenan procesos sucesionales (Chapin III *et al.*, 2011), y dependiendo del impacto de la perturbación será la respuesta de la comunidad en las etapas tempranas del proceso (Chapin III *et al.*, 2011). Es entonces en estas etapas tempranas del proceso sucesional donde la comunidad vegetal puede encontrarse más susceptible a la invasión, ya que se genera una ventana de oportunidad para los propágulos de especies exóticas invasoras.

En este contexto, donde el proceso de invasión puede verse facilitado por una perturbación, las quemadas son una de las perturbaciones a las que están expuestos los ecosistemas abiertos, ya sean naturales o prescritas, desempeñando un rol histórico y evolutivo importante en su conservación (Behling *et al.*, 2007, Pausas y Bond 2020, Paruelo *et al.*, 2022). Los pastizales presentan las características ideales para que el fuego se genere y propague (Zedler, 2007), ya que la vegetación predominante son las gramíneas, y muchas de éstas se caracterizan por retener las hojas senescentes que se acumulan en pie y actúan como combustible. En caso de no ser removidas por los herbívoros, es posible acumular suficiente biomasa seca como combustible (Zedler, 2007). Además, la vegetación en su configuración espacial presenta cierta continuidad para que el fuego se propague. Finalmente, la fuente de ignición en algunos ecosistemas abiertos, como las sabanas del Cerrado Brasileño o en Sudáfrica o los pastizales de la cuenca mediterránea y Australia puede ser natural, pero en otros como es el caso de los pastizales de Uruguay, las quemadas son de origen antrópico, completando el triángulo del fuego (Cheney y Sullivan, 2008; Manson *et al.*, 2009).

Uruguay pertenece a los pastizales templados subhúmedos del Río de la Plata (Soriano, 1991). Las especies dominantes de este ecosistema son las gramíneas, principalmente las de metabolismo C4, acompañadas por hierbas y graminoides (Altesor *et al.*, 2006). En Uruguay se pueden distinguir cinco comunidades fitosociológicas según composición florística (Lezama *et al.*, 2019). La comunidad V de Sierras del Este se caracteriza por presentar especies formadoras de maciegas como la gramínea *Saccharum angustifolium* (Nees) Trin., cuyo tamaño alcanza entre 60-70 cm de cobertura y no es apetecible para el ganado (López-Mársico *et al.*, 2019a). Esta especie acumula gran cantidad de restos secos en pie lo que no es deseable para los productores ganaderos. Por medio de quemas de campo se logra reducir temporalmente la abundancia de esta y generar rebrotes tiernos, lo que mejora la calidad del forraje y promueve el consumo por parte del ganado (López-Mársico *et al.* 2019a). En cuanto a las características de las quemas en estos pastizales, éstas son de rápida propagación y corta duración, debido a que el material combustible está formado principalmente por gramíneas y restos secos provenientes de sus hojas senescentes finas y pequeñas (Zelder, 2007). Además, el fuego genera cambios en la vegetación, ya sea afectando su biomasa aérea y en algunos casos subterránea, así como promoviendo cambios locales de composición (Zelder, 2007, López-Mársico *et al.*, 2019a).

Una de las especies exóticas invasoras de los pastizales del Río de la Plata es *Eragrostis plana* Ness (Guido y Quiñones, 2021, Guido *et al.*, 2024), conocida como Capin Annoni. Es autóctona de la región de África del Sur encontrándose en países como Malawi, Mozambique, Zambia y Sudáfrica (Fish *et al.*, 2015) (Figura 1). En su distribución natural se encuentra en regiones con alta precipitación, en áreas anegadas, siendo indicadora de sobrepastoreo y en zonas quemadas y perturbadas (Fish *et al.*, 2015). Es una gramínea cespitosa, perenne estival, con metabolismo fotosintético C4, cuyas características le confieren gran capacidad invasiva. Es un pasto que contiene un alto porcentaje de fibra y baja digestibilidad, lo que le confiere ventajas frente a la herbívora (Medeiros y Focht, 2007). Tiene una alta tasa de macollaje (Scheffer-Basso *et al.* 2012) y posee un sistema radicular denso que dificulta su extracción manual (Medeiros y Focht, 2007). Por otro lado, produce una gran cantidad de semillas (232 kg/ha (Coelho (1983) en Reis 1993, página 10) con

alto poder germinativo (Guido *et al.* 2017) y alta viabilidad, que persiste luego de estar enterrada y por un largo tiempo (Medeiros y Focht, 2007).

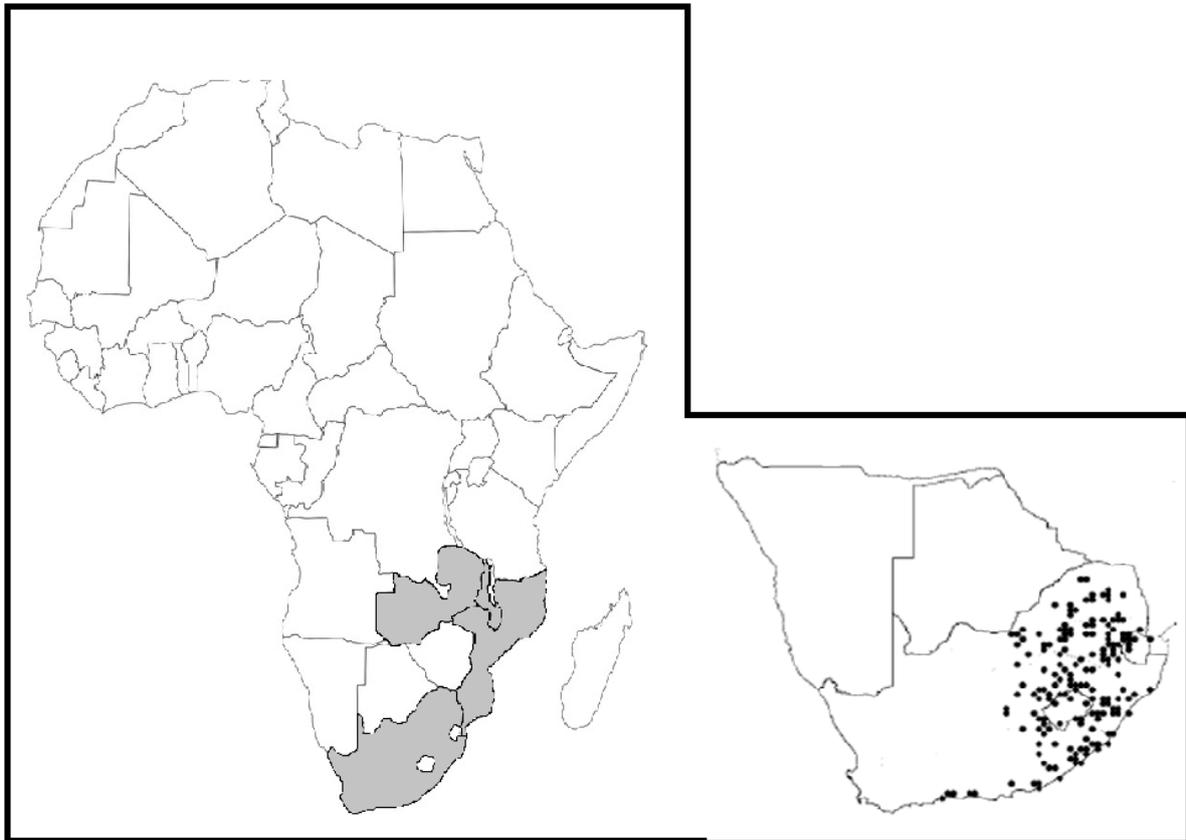


Figura 1. Mapa del continente africano donde se evidencia la distribución natural de *Eragrostis plana* en el sur de África, en los países de Sudáfrica, Malawi, Zambia y Mozambique (color gris). Los puntos negros en la imagen de la derecha son registros a campo de la especie en Sudáfrica (Fuente: Fish *et al.*, 2015).

Eragrostis plana ingresó a la región primeramente en los pastizales de Rio Grande do Sul en la década de 1950, introducida accidentalmente con semillas para forraje. Posteriormente se promovió su siembra como especie forrajera por asociaciones agropecuarias brasileñas, debido a su “amplio rango de adaptación a las condiciones climáticas, edáficas y su resistencia al sobrepastoreo” (Medeiros y Focht, 2007; Guido y Quiñones, 2021). Sin embargo, luego fue desvalorizada por su baja calidad forrajera, y en la década del 1970 ya era considerada especie problemática en Brasil (Medeiros y Focht, 2007), siendo actualmente imposible su erradicación (Guido *et al.*, 2016).

En la década del 1980 ya se habían detectado focos de *E. plana* en campos de Uruguay que se encuentran próximos a la frontera con Brasil, siendo el tránsito de vehículos y maquinaria entre países los principales vectores de dispersión. Para principios del siglo XXI ya era preocupante su rápida propagación, encontrándose principalmente en las banquinas de las rutas nacionales y caminos vecinales, en los departamentos fronterizos como Artigas, Tacuarembó y Cerro Largo (MGAP-DGSA, 2017; Guido y Quiñones, 2021; Quiñones *et al.*, 2021). En el año 2008 fue declarada plaga nacional (Decreto 68/008) y está reconocida por el Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras (CEEI) como una de las plantas de mayor riesgo, que afecta la provisión de servicios ecosistémicos (Brazeiro *et al.*, 2021). Se ha constatado que *E. plana* altera la estructura de las comunidades, reduciendo la riqueza y cobertura de especies nativas (Dresseno *et al.*, 2018) y además afecta la producción agropecuaria del país, ya que reduce el valor forrajero del tapiz, afectando la dieta de los animales (Bremm *et al.*, 2012, 2016).

En los últimos años, principalmente en el sur de Brasil y Uruguay, se han estado realizando diferentes investigaciones con el fin de contribuir a entender el proceso de invasión de *E. plana* desde diferentes abordajes. Entre los diversos objetivos se encuentran describir el desempeño de la especie en nuestros pastizales y evidenciar los mecanismos a diferentes niveles que conllevan a su invasión. A modo de ejemplo, se han estudiado aspectos relacionados a su germinación, observando que germina en un amplio rango de temperaturas (20-40°C), que presenta su pico máximo de germinación a los 35°C y que es favorecida por la luz (Bittencourt *et al.*, 2017). Además, presenta tasas rápidas y porcentajes altos de germinación llegando al 73% en 24 hs. (Guido *et al.*, 2017). En cuanto a la emergencia de las plántulas, se señala que ésta disminuye con la profundidad de entierro, siendo nula por debajo de los 4 cm, atribuyendo las causas a la reducción en la fluctuación de la temperatura y a la poca reserva de nutrientes debido a su pequeña cariósida (Bittencourt *et al.*, 2017). También se ha evaluado el impacto de *E. plana* sobre la vegetación del pastizal, observando que al aumentar su cobertura disminuye la riqueza de la comunidad receptora (Dresseno *et al.*, 2018). Además, se reporta que la presencia de la especie afecta diferencialmente los grupos funcionales, ya que disminuye la riqueza de pastos y la cobertura de hierbas, principalmente perennes y de hábito de crecimiento erecto, mientras que las especies leñosas, anuales y con hábito postrados no son tan

afectadas por su presencia (Dresseno *et al.*, 2018). Baggio *et al.* (2018) evaluaron el manejo del pastizal en cuanto a la intensidad de pastoreo y la introducción de especies exóticas que incrementan la cantidad de forraje en invierno, ya que estas prácticas pueden afectar la invasibilidad de la comunidad del pastizal, y encontraron que el sobrepastoreo y la escarificación del suelo aumentan la invasión del pastizal por *E. plana*. Recientemente se ha llevado a cabo un trabajo que evaluó la relación entre la invasión por *E. plana* y el estrés hídrico para comunidades de pastizales en Uruguay (Soares de Lima, 2022). Se encontró que la invasibilidad de las comunidades es determinada por características propias de cada comunidad, como la riqueza de especies, los grupos funcionales dominantes y el tipo de suelo. La comunidad más susceptible fue la de pastizal ralo que presentó menor riqueza de especies, mayor cobertura de suelo desnudo y dominancia de hierbas, grupo funcional diferente al que pertenece *E. plana* (Soares de Lima, 2022). También se ha evaluado el efecto del estrés hídrico sobre el desempeño individual y la habilidad competitiva de la especie en comparación con gramíneas nativas de Uruguay (*Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*). Su desempeño fue altamente afectado por el estrés hídrico pero su habilidad competitiva fue superior que el de las gramíneas nativas (Soares de Lima *et al.*, 2022).

En cuanto a la interacción de *E. plana* y el fuego, poco se ha investigado, pero dentro de las prácticas agropecuarias está contraindicado el uso del fuego para su control, ya que no disminuye la sobrevivencia de las macollas ni las semillas, y además en zonas ya invadidas se ha observado que el foco de invasión tiende a aumentar luego de una quema (Pereira, 2008). Un trabajo reciente que evaluó la distribución de las principales invasoras en Uruguay en campos conservados encontró una baja ocurrencia de *E. plana* (Guido *et al.*, 2024). Sin embargo, se ha registrado alto grado de invasión de esta especie en banquinas de caminos en departamentos limítrofes con Brasil (Quiñones *et al.*, 2021). Esto podría sugerir que se encuentra aún en las primeras etapas de su proceso de invasión, pero existe un alto riesgo de invasión desde estos focos hacia el campo (Quiñones *et al.*, 2021; Guido *et al.*, 2024).

Dado el contexto descrito este trabajo se plantea como objetivo:

Generar información ecológica que aporte al entendimiento del proceso de invasión de *E. plana* en relación a las quemadas, para así contribuir a prevenir la dispersión y expansión de esta especie.

Con esto en mente, como señalan Richardson y Pysek (2006), es fundamental entender ¿qué características tornan a una especie exótica en una exitosa invasora? y ¿qué factores influyen para que una comunidad sea invadible?

Este trabajo se dividió en dos capítulos. El primero buscó evaluar si el fuego varía la susceptibilidad de la comunidad a ser invadida por *E. plana*. Para evaluar si el fuego modifica características de la comunidad que la vuelven más invadible, se realizó un experimento donde se compararon sitios quemados y no quemados en cuanto a riqueza de especies, suelo desnudo y cobertura de gramínoideas. Para evaluar la susceptibilidad a la invasión se simuló la invasión por parte de *E. plana* (presión constante de propágulos) y se estimó el grado de invasión a través de la proporción de germinación y sobrevivencia de las plántulas. El segundo capítulo se centró en caracterizar atributos de la historia de vida de la especie *E. plana* y evaluar si alguno de ellos se modificó por el fuego, incrementando el potencial invasor en diferentes estadios del desarrollo (cariópside, juvenil y adulto). Para la etapa de cariópside (de ahora en más semilla), se realizó un experimento que consistió en someter las semillas a diferentes tratamientos de humo, calor y luz para evaluar la germinación. Para el estadio juvenil y adulto, se sembró *E. plana* para obtener plantas que luego fueron sometidas a una quema controlada y evaluar su efecto en el crecimiento.

Capítulo 1: Invasibilidad de la comunidad de pastizales a la invasión por *E. plana* luego de una quema

INTRODUCCIÓN

La distribución de las especies exóticas invasoras no es igual en todos los ecosistemas y hábitats (Pino *et al.*, 2008) y esto se debe a que el proceso de invasión biológica está determinado por múltiples factores. El grado de invasión de un ecosistema depende de tres aspectos, uno de ellos está relacionado a las propiedades inherentes o rasgos funcionales de la especie exótica que determina su invasividad, otro es la presión de propágulos que está determinada por el número de propágulos y la frecuencia de introducciones, y un tercero se relaciona con las características del ecosistema receptor (Vila *et al.*, 2008; Gioria *et al.*, 2023). El ecosistema receptor dependiendo de sus características, tanto bióticas como abióticas, puede ser más o menos susceptible a la invasión y esta propiedad se la define como invasibilidad. Ésta cambia en el tiempo y espacio, ya que las características de la comunidad (ejemplo: riqueza y composición específica), y los factores ambientales (ejemplo: condiciones y disponibilidad de recursos) son variables. Se ha observado que algunos factores bióticos, tales como la falta de competencia, de enemigos naturales y la presencia de interacciones mutualistas, podría aumentar la susceptibilidad de la comunidad a la invasión (Pino *et al.*, 2008). Otro aspecto importante que influye en la susceptibilidad de la comunidad está relacionado con las condiciones ambientales, tales como las perturbaciones, ya sean naturales o antrópicas, debido a la liberación de recursos, como luz, nutrientes y espacio, que podrían ser utilizados por las especies exóticas invasoras (Vilá *et al.*, 2008).

Históricamente se ha buscado entender los mecanismos que favorecen el proceso de invasión, ¿por qué hay especies más exitosas que otras? y ¿por qué hay ecosistemas más susceptibles? lo que ha llevado a que se propongan diferentes hipótesis ecológicas (Richardson y Pysek, 2006; Cadford *et al.*, 2009; Gioria *et al.*, 2023). Entre estas múltiples explicaciones para entender el éxito de las invasiones biológicas se

pueden citar las hipótesis de resistencia biótica, de similitud límite y la de fluctuación de recursos (Gioria *et al.*, 2023) que se pondrán a prueba en este trabajo.

La hipótesis de resistencia biótica fue propuesta por Elton en (1958), uno de los primeros ecólogos en abordar la temática de las invasiones biológicas (Carvallo, 2009). Esta enfatiza en cómo las interacciones biológicas entre las especies residente y la exótica podrían determinar la invasibilidad de una comunidad (Gioria *et al.*, 2023). Propone una relación negativa entre la diversidad de especies nativas (generalmente estimada como la riqueza de especies) y la susceptibilidad de la comunidad (Richardson y Pysek, 2006). Es decir, aquellas comunidades más ricas en especies son menos susceptibles a ser invadidas (Lavine *et al.*, 2004). Esto se debe a que presentan mayor resistencia biótica, lo que implica que las especies nativas actúan como “enemigas” de la exóticas, reduciendo el éxito de la invasión ya sea por competencia o enfermedad (Carvallo, 2009). La hipótesis de similitud-límite propone que el éxito de una planta invasora es mayor cuando se establece en comunidades donde predominan especies funcionalmente diferentes a ésta. Esta hipótesis se asemeja mucho a lo ya planteado por Darwin en 1859 bajo el nombre de hipótesis de naturalización (Emery, 2007), la cual establece que, si la especie invasora pertenece al mismo género que las especies presentes en el ambiente a ser invadido, debería ser menos probable el éxito de colonización, ya que ellas competirán por un hábitat similar. La tercera hipótesis que se pondrá a prueba es la de fluctuación de recursos propuesta por Davis *et al.*, (2000), donde un ambiente se vuelve más susceptible cuando aumenta intermitentemente la disponibilidad neta de recursos. Este aumento puede darse por diferentes motivos, entre ellos las perturbaciones, donde ocurren dos eventos que favorecen la invasión: un aumento del suministro del recurso debido a la propia perturbación y/o una disminución del consumo del recurso por parte de las especies residentes (Davis *et al.*, 2000).

Se ha evidenciado una relación positiva entre los disturbios y las invasiones biológicas, principalmente cuando estos son de origen antropogénico. Por ejemplo, cerca de zonas con actividad humana como ciudades y zonas rurales con actividad agropecuaria, la frecuencia e intensidad de las perturbaciones es mayor y la presión de propágulos también (Vila e Ibañez, 2011; Vila *et al.*, 2008; Bresciano *et al.*, 2014). Las perturbaciones aumentan la disponibilidad de recursos para la colonización y el

crecimiento de las plantas, por lo tanto, tienen el potencial de aumentar la susceptibilidad de una comunidad a la invasión (Davis *et al.*, 2000; Zouhar *et al.*, 2008). El fuego incrementa la disponibilidad de recursos ya sea por mortalidad o daño a la comunidad nativa, que deja de utilizarlos, o porque altera la disponibilidad y el ciclo de los nutrientes (nitrógeno, fósforo, potasio) que dejan de formar parte de los tejidos vegetales y quedan disponibles para ser utilizados por las plantas o se depositan en el suelo. También aumenta la disponibilidad de luz y modifica su calidad, ya que disminuye la biomasa aérea. Otro recurso que puede verse afectado es la disponibilidad de agua, ya que disminuye la demanda de ésta y aumenta la humedad del suelo (Zouhar *et al.*, 2008). Estos cambios en la disponibilidad de recursos a partir del fuego generan una ventana de oportunidad para que una especie exótica germine desde el banco de semillas o se disperse al área quemada para tener acceso temprano a los recursos que son más abundantes o están más disponibles (Zouhar *et al.*, 2008).

En cuanto a los efectos de las quemas sobre las comunidades vegetales de la región de los Pastizales del Río de la Plata, se han realizado algunos trabajos. En los campos del sur de Brasil, se encontró que el fuego aumentó, o no afectó, la riqueza de especies (Fidelis *et al.*, 2012), y que la composición cambió debido al aumento de la cobertura de grupos funcionales que se encontraban menos representados, tales como las hierbas arrosetadas, disminuyendo la cobertura de gramínoideas (Fidelis *et al.*, 2012; Overbeck y Pfadenhauer, 2007). En la pampa inundable de Argentina, se practican quemas para disminuir la cobertura de *Paspalum quadrifarium*, lo que provoca cambios en la composición de especies, un incremento en la calidad forrajera, una apertura del campo para la accesibilidad del ganado y el incremento de especies exóticas (Latterra *et al.*, 1998).

Para las prácticas de quema que se llevan a cabo en Uruguay, principalmente en la comunidad V de la zona de Sierras del Este (Lezama *et al.*, 2019), se ha comenzado recientemente a estudiar la dinámica de las comunidades sometidas a esta perturbación y su interacción con el pastoreo (López-Mársico *et al.*, 2019, 2021, 2024; Cuello *et al.*, 2020). En cuanto a la heterogeneidad espacial y temporal, las quemas actúan como un herbívoro pírico. Esta práctica aumenta la heterogeneidad espacial dando lugar a un pastizal parcheado con vegetación en estados sucesionales

diferentes (López-Mársico *et al.*, 2021). Aquellos parches con quemas recientes presentan un mayor porcentaje de suelo desnudo, mayor riqueza de especies y baja cantidad de biomasa muerta en pie debido a que el fuego la consume. Los parches con quemas más antiguas, 60 meses desde la última, se caracterizan por presentar baja riqueza de especies, bajo porcentaje de suelo desnudo y alta cobertura de material seco en pie de la especie dominante de la comunidad *S. angustifolium* (López- Mársico *et al.*, 2021). Las quemas ocasionales, parcheadas, con frecuencias distintas, juegan un rol importante ya que a una escala de parche disminuyen la cobertura de las maciegas, generando una liberación de recursos como espacio y luz (López- Mársico *et al.*, 2021). Estos espacios libres son colonizados por monocotiledóneas y dicotiledóneas herbáceas (López- Mársico *et al.*, 2021). A escala de paisaje, las quemas previenen la homogeneización de la vegetación manteniendo un alto grado de diversidad ecológica (López- Mársico *et al.* 2021). El fuego también modifica las primeras etapas de la sucesión afectando la germinación de ciertas especies del banco de semillas o el rebrote. En esta misma comunidad se ha evaluado la germinación del banco de semillas de un sitio luego de una quema a campo. Se observó que la riqueza de especies fue mayor, la emergencia de plántulas incrementó considerablemente (161%) y además fue más temprana en el tiempo, siendo máximo en la primera y segunda semana, cuando se comparó con una situación sin quema (Cuello *et al.*, 2020).

El fuego es por ende un fuerte estructurador de las comunidades, ya que las variables estructurales de estas cambian a lo largo del tiempo después de una quema. Dado que el fuego modifica variables bióticas (la riqueza y la composición de especies) y abióticas (recursos como la luz y el espacio) de las comunidades, promueve cambios en la invasibilidad de las mismas. En cuanto al fuego y la invasión por *E. plana* en pastizales, poco se ha estudiado. Si ahondamos en lo que se conoce de las características, el proceso de invasión y las posibles estrategias de manejo, se ha logrado identificar que esta especie se encuentra principalmente en pastizales fronterizos a Brasil, mayormente en los bordes de carretera y caminos vecinales (Quiñones *et al.*, 2021). Además, se ha observado que es una especie que tiene una alta habilidad competitiva con respecto a algunas nativas como *Sporobolus indicus* y *Eragrostis bahiensis* (Soares de Lima *et al.*, 2022). Teniendo en cuenta que esta especie está catalogada como una de las principales especies exóticas invasoras

(EEI) de nuestros pastizales (Guido y Quiñones, 2021), y que genera problemas ecológicos y económicos, es imprescindible generar información sobre cómo se desempeña en diferentes escenarios de manejo. Considerando que *E. plana* presenta mayor abundancia en el noreste y norte del país (Quiñones *et al.*, 2021), y que las quemas prescritas son una práctica de manejo habitual en dichas zonas (López-Mársico *et al.*, 2019; López-Mársico, 2020) en este capítulo se plantea como objetivo:

Evaluar los cambios que promueve la quema en la estructura de la comunidad y determinar si éstos modifican su invasibilidad en el tiempo frente a la llegada de propágulos de *E. plana*.

Hipótesis del trabajo

1. La quema impacta la estructura de la comunidad (riqueza de especies, suelo desnudo y proporción de grupos funcionales), afectando la resistencia biótica y la disponibilidad de recursos, debido a que altera la sobrevivencia y abundancia de especies.
2. Rápidamente luego de la quema, la invasibilidad de la comunidad aumenta debido a los cambios que esta promueve. Con el pasar del tiempo, la comunidad “se recupera”, ya sea por colonizaciones desde el banco de semillas o por rebrote desde estructuras subterráneas, aumentando la competencia y disminuyendo los recursos disponibles, volviéndose así menos susceptible frente a la invasión a lo largo del tiempo.

Predicciones:

1. Inmediatamente después de la quema, la riqueza de especies se reduce, aumenta el suelo desnudo (liberando espacio), se altera la proporción de grupos funcionales mientras que la invasión de *E. plana* se ve favorecida al aumentar la germinación.
2. A medida que transcurren los días después de la quema, la riqueza de especies aumenta, se reduce el porcentaje de suelo desnudo y la proporción de grupos funcionales de plantas retorna al estado pre incendio, conduciendo a disminución de la germinación de *E. plana*

METODOLOGÍA

Área experimental

Se realizó un experimento de quema controlada en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos en el Departamento de Treinta y Tres (Uruguay). Esta área se encuentra en los pastizales de Sierras del Este y una de las comunidades que se pueden encontrar es la V (Lezama *et al.* 2019). La misma se caracteriza por presentar una alta cobertura de gramíneas formadoras de maciegas, tal como *S. angustifolium*, estar en zonas bajas del paisaje y presentar alto porcentaje de humedad en el suelo por su cercanía a cursos de agua. *S. angustifolium* es una gramínea cespitosa de porte erecto que crece formando matas densas que ocupan grandes áreas y presenta biomasa seca proveniente de sus hojas senescentes en pie. Debido a su bajo valor forrajero, para los productores de la zona se vuelve un problema, lo que lleva a practicar quemas prescritas, entre los meses de abril y octubre, con el objetivo de disminuir su cobertura aérea, controlar su crecimiento y generar rebrotes tiernos para el ganado (López-Mársico *et al.*, 2019a). Sumado a este escenario, la elección del área también se debió a que no se han encontrado ejemplares de *E. plana* en esta comunidad en los reiterados muestreos que se han realizado en los últimos años (López-Mársico *et al.*, 2021, Cuello *et al.*, 2021), lo que disminuye la posibilidad que haya propágulos de la especie en el banco de semillas. Finalmente, según los mapas de distribución de *E. plana* realizados por el Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca en el 2017 y un informe técnico (Quiñones *et al.*, 2021), la especie se encuentra en rutas y caminos vecinales del Departamento de Treinta y Tres, lo que genera un potencial riesgo de invasión para zonas aledañas.

Diseño experimental

Con el objetivo de evaluar si el fuego aumenta la invasibilidad de la comunidad V frente a *E. plana* se realizó un diseño experimental en bloques aleatorios con dos factores, Quema y Tiempo, con dos niveles cada uno. Como resultado, se obtuvieron los siguientes tratamientos: Quema-Tiempo 1 (Q1), No Quema-Tiempo 1 (NQ1), Quema-Tiempo 2 (Q2), No Quema-Tiempo 2 (NQ2) (Tabla 1). El factor “Quema” refiere al tipo de perturbación que fue sometida la comunidad a partir de parcelas experimentales en el campo, siendo sus niveles Quema o No Quema. El factor “Tiempo” hace referencia al momento de la llegada de los propágulos de *E. plana*,

siendo el nivel 1 (Tiempo 1) al otro día de la quema (24hs) y el nivel 2 (Tiempo 2) a los 14 días de ésta.

Tabla 1. Tratamientos que se realizaron como resultado de la interacción de los factores Quema y Tiempo por sus niveles.

	Quema	No Quema
Tiempo 1	Quema-Tiempo 1 (Q1)	No Quema-Tiempo 1 (NQ1)
Tiempo 2	Quema-Tiempo 2 (Q2)	No Quema-Tiempo 2 (NQ2)

El 6 de octubre de 2020 se delimitaron 3 bloques en el campo (dieciséis metros de largo por cuatro metros de ancho cada uno), donde en cada uno de ellos se establecieron 4 parcelas (de cuatro por cuatro metros) correspondientes a cada tratamiento distribuidos aleatoriamente (Figura 2A). En cada parcela se delimitaron tres monolitos de pasto de 20 cm de diámetro (total de 36 monolitos) próximos a maciegas de *S. angustifolium* (Figura 2B). En cada uno de ellos, se realizó un relevamiento inicial de la vegetación en donde se registró la composición de especies, riqueza, la proporción de suelo desnudo y la proporción de la cobertura representada por gramínoideas (Figura 2B y C). Posteriormente, se extrajeron los monolitos correspondientes a aquellos tratamientos “No Quema”, colectando 15 cm de profundidad del suelo.

Las parcelas a quemar en cada bloque se seleccionaron al azar. Para realizar la quema se tomó en cuenta las experiencias previas realizadas en la misma comunidad por López-Mársico (2020). Las quemas en cada parcela se llevaron a cabo de manera independiente. El fuego comenzó quemando las maciegas de *S. angustifolium* a favor del viento para ayudar en la propagación de este. Como medida de prevención, para evitar que el fuego se propague más allá de la parcela, alrededor de los bloques se delimitaron zonas cortafuego y se contó con material tipo chicotes y baldes de agua. Se registró la temperatura del suelo los primeros minutos después de la quema, en 10 puntos por parcela utilizando un termómetro infrarrojo (Nicety ST530A), alcanzando en promedio $23^{\circ}\text{C} \pm 0,3$. La velocidad de quema de las maciegas de *S. angustifolium* se registró a través del video de tres matas mientras ardían y en promedio tardaron 52 segundos. Luego de la quema, los monolitos correspondientes

al tratamiento con “Quema” fueron extraídos (Figura 2D y E). Todos los monolitos colectados fueron colocados en macetas de las mismas dimensiones y embolsados cuidadosamente para su traslado al invernáculo en Montevideo (Figura 2F). Este abordaje experimental permite evitar invadir campos y tener un periódico y detallado registro de la germinación.



Figura 2. Resumen fotográfico del proceso de delimitación de los bloques (A), selección de los monolitos y relevamiento de la vegetación (B), extracción de monolitos (C), quema de las parcelas correspondientes a dicho tratamiento, seleccionadas al azar previamente (D y E) y finalmente los 36 monolitos, 18 quemados y 18 no quemados (F).

Los monolitos fueron trasladados y establecidos en el invernáculo de la Plataforma Vegetal del Instituto de Ciencias Biológicas Clemente Estable. Estas instalaciones presentan condiciones ambientales controladas, con un período de luz-oscuridad de 16/8 hs. respectivamente, y con la temperatura oscilando entre los 22°C y 30°C.

Se realizó un relevamiento de cada monolito que fue sometido al tratamiento de quema para determinar el efecto de la misma en las comunidades. Para ello, se comparó la lista de especies que se realizó en el campo previo a la quema, y se estimó el porcentaje de suelo desnudo y el porcentaje de cobertura de los grupos funcionales de hierbas y graminoides (grupo de gramíneas, juncos y ciperáceas).

Posteriormente, se procedió a la siembra de *E. plana*. Las semillas utilizadas fueron cosechadas en campos invadidos por *E. plana* en el departamento de Artigas

(Uruguay) en el año 2018. Previamente se les evaluó el potencial de germinación, colocando a germinar 100 semillas en una cámara de germinación con variables controladas (fotoperiodo 12 hs, 25°C con 5 ml de agua) las cuales presentaron un porcentaje de germinación del 94%.

El día 7 de octubre de 2020 (1 día después de la quema), se sembraron 100 semillas de *E. plana* (presión de propágulos constante) por cada monolito correspondiente al nivel “Tiempo 1” del factor tiempo, siendo un total de 18 monolitos (9 quemados y 9 no quemados). La siembra se realizó en forma de lluvia de semillas teniendo como referencia un círculo centrado cuyo diámetro fue de 15 cm para evitar el efecto borde. Los monolitos fueron regados a capacidad de campo de forma manual, tres veces por semana.

El 21 de octubre, 14 días después de la quema, se realizó la siembra de *E. plana* en los monolitos correspondientes al nivel “Tiempo 2” del factor tiempo. En esta fecha se realizó nuevamente el relevamiento de especies y de las variables de proporción de suelo desnudo y grupos funcionales en los 18 monolitos restantes (9 quemados y 9 no quemados). Posteriormente, se efectuó la siembra con el procedimiento descrito anteriormente. El riego y el monitoreo se realizó de la misma manera que para los monolitos de los tratamientos del Tiempo 1.

La germinación se evaluó durante 30 días en 10 fechas (tiempo de estabilización de la curva de germinación), comenzando a la semana de sembrados todos los lunes, miércoles y viernes. Las semillas germinadas fueron marcadas con alambres de diferentes colores, correspondientes a distintas fechas de germinación, y se realizó el registro por fecha del número de germinaciones nuevas y el número de plántulas vivas en total. Con estos datos, se calculó la proporción de semillas germinadas, el tiempo medio de germinación y la proporción de plántulas sobrevivientes que se utilizaron como indicadores de invasibilidad.

Análisis de datos

Todos los análisis fueron realizados a través del programa RStudio, versión 4.2.2 (2020). Se realizaron modelos lineales generalizados mixtos, debido al diseño experimental en bloques y se utilizaron los paquetes lmer4 y glmm TMB (Anexo 1).

Para identificar si la quema promovió cambios en la estructura de la comunidad, los cuatro tratamientos fueron comparados utilizando como variables de respuesta la

riqueza de especies, la proporción de cobertura de suelo desnudo y la proporción de cobertura de gramínoideas. Para ello, se utilizaron los datos de estas variables correspondientes al relevamiento previo a la siembra de *E. plana*. Dado que la riqueza de especies es una variable de conteo discreta, se optó por una distribución de Poisson con función de enlace *log*, y para las variables de proporción, cobertura de suelo desnudo y cobertura de gramínoideas se optó por la distribución Beta cuya función de enlace es *logit*.

Para describir el cambio en la composición vegetal como resultado de los tratamientos de quemase realizó un análisis de escalamiento multifuncional (NMDS, paquete de Rvegán), utilizando los datos de presencia-ausencia de especies antes y después de la quema (previo a la siembra). Para obtener la matriz de distancia se utilizó el modelo de distribución binomial y se escogió trabajar con dos ejes, 999 permutaciones y un estrés de 0,24. Posteriormente, se calcularon las trayectorias de la composición de especies a partir de la distancia entre los centroides en cada tratamiento y se proyectaron las especies con una correlación mayor a $r^2=0,3$.

La susceptibilidad de la comunidad a la invasión por *E. plana* se evaluó tomando como indicadores la proporción de semillas germinadas, la proporción de plántulas sobrevivientes y el tiempo medio de germinación. Para las dos primeras, se aplicó un modelo lineal generalizado mixto con distribución Beta y para la tercera con distribución de Poisson. Se utilizaron como variables explicativas para todos los modelos los factores fijos del experimento Quema y Tiempo, y los bloques como factores aleatorios.

Finalmente, para evaluar la relación entre la proporción de semillas germinadas y las variables estructurales de la comunidad porcentaje de suelo desnudo y riqueza de especies que presentaron diferencias en el tratamiento Quema-Tiempo1 se realizaron modelos generales mixtos con distribución Beta.

RESULTADOS

Se contabilizaron un total de 88 especies vegetales en todos los monolitos durante la duración del experimento de las cuales se logró identificar a nivel de especie y género 64 (Anexo 2).

Cambios en la estructura de la comunidad promovidos por el fuego.

La riqueza de especies disminuyó en el tratamiento Q1 después de la quema, pasando de tener en promedio 13 ± 2 a 9 ± 4 especies ($p=0,008$, Figura 3A). En este tratamiento fue donde más especies se perdieron (Figura 4B), ya sea por muerte o porque se quemó la biomasa aérea. Algunas de estas especies fueron hierbas como *Desmanthus virgatus*, *Cyclosporum leptophyllum*, *Oxalis lasiopetala*, *Acmella* sp., *Apium* sp. y la gramínea *Steinchism ahians*. En el tratamiento Q2 fue donde más especies colonizaron (Figura 6C), entre ellas se encuentran *Gamochoeta* sp., *Juncus* sp., *Oxalis brasiliensis* y *Steinchisma hians*. En cuanto a la composición de especies los monolitos quemados presentaron mayores cambios que los no quemados (Figura 5). La distancia euclidiana entre los centroides de los tratamientos aumentó pasando de 1.92 en Q2, 1.60 en Q1 y 0.81 en NQ2 (puntos verdes, azul y amarillos en la Figura 5, respectivamente). Además, la composición de especies en los monolitos sembrados al otro día de la quema fue similar entre sí, y los sembrados a los 14 días más similares entre sí, ya que se encuentran los primeros por debajo y los segundos por encima en el eje 2 del NMDS (Figura 5).

Por otro lado, se observó un aumento significativo en el porcentaje de suelo desnudo en los monolitos recientemente quemados, siendo la proporción en Q1= 0.16 ± 0.13 y en NQ1= 0.05 ± 0.06 ($p=0.023$). Los monolitos de pasto sembrados a los 14 días, independiente de la quema, no presentaron diferencias con respecto a NQ1 (Figura 3B). Finalmente, la proporción de cobertura de gramínoideas no fue diferente entre los tratamientos. Se puede observar un leve aumento de este grupo funcional en el tratamiento Q1 (0.75 ± 0.17) con respecto a los otros tratamientos cuya cobertura fue próxima al 0.65 (Figura 3C).

Resumiendo, podemos decir que la riqueza de especies disminuyó enseguida de la quema, pero esta no presentó efectos sobre los grupos funcionales de hierbas y gramínoideas. También aumentó el porcentaje de suelo desnudo enseguida de la quema, que con el tiempo disminuyó y se volvió similar al tratamiento control.

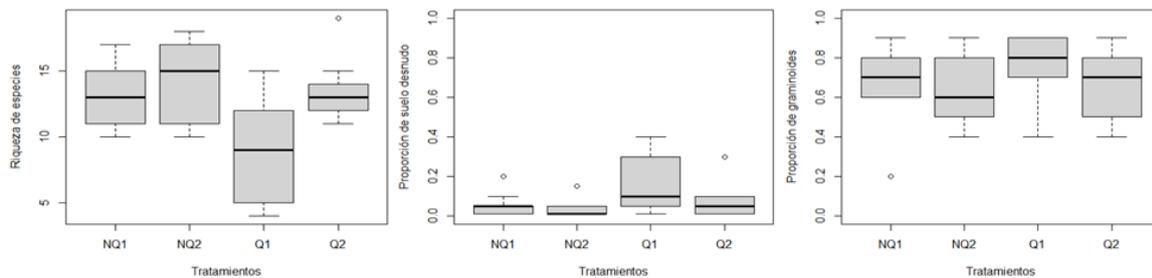


Figura 3. Boxplot para las variables riqueza de especies (A), proporción de suelo desnudo (B) y proporción de cobertura de gramínoideas (C) en función de los tratamientos: No quema-Tiempo 1 (NQ1), No quema-Tiempo 2 (NQ2), Quema-Tiempo 1 (Q1), Quema-Tiempo 2 (Q2). Para todos los tratamientos todas estas variables fueron medidas antes de la siembra.

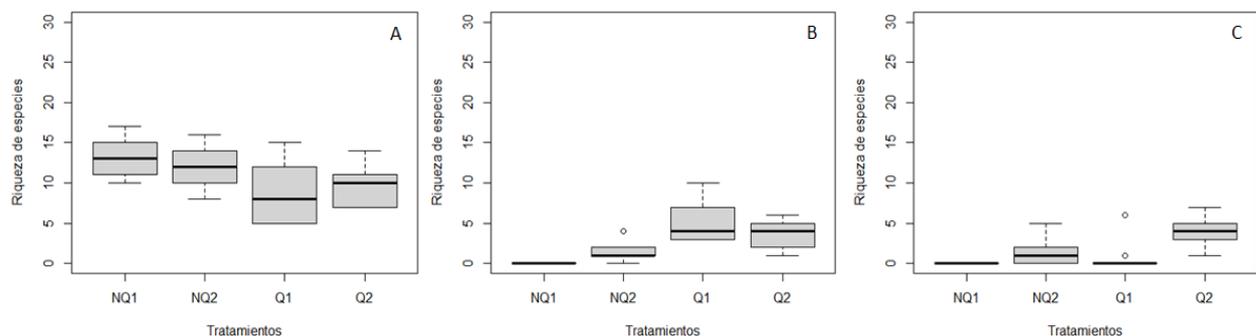


Figura 4. Boxplot para la variable riqueza descompuesta en especies persistentes (A), especies perdidas (B) y especies ganadas (C) luego de la quema en los distintos tratamientos: No quema-Tiempo 1 (NQ1), No quema-Tiempo 2 (NQ2), Quema-Tiempo 1 (Q1), Quema-Tiempo 2 (Q2). Para todos los tratamientos todas estas variables fueron medidas antes de la siembra.

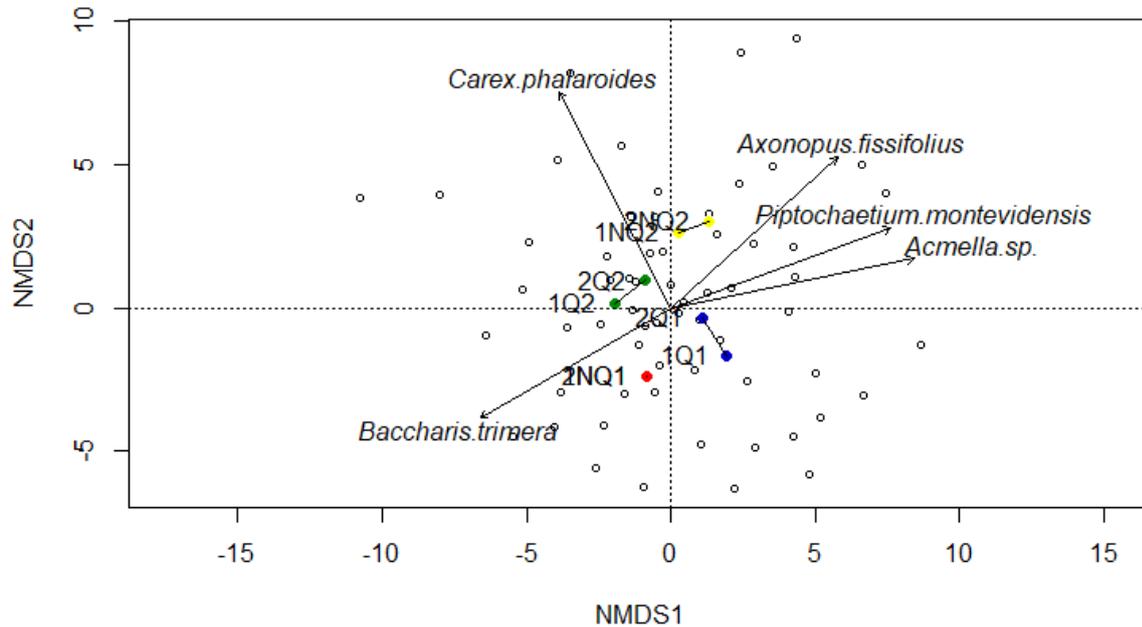


Figura 5. Análisis de escalamiento multifuncional (NMDS) comparando la composición botánica de cada monolito antes de la quema (1) y después de la quema (2) para cada tratamiento. Los círculos sin color corresponden a los 36 monolitos de pastos que se trabajó en el experimento y los círculos de colores corresponden a los centroides de cada tratamiento: rojo para No Quema-Tiempo 1, amarillo para No Quema-Tiempo 2, azul para Quema-Tiempo 1 y verde para Quema-Tiempo 2.

Cambios en la invasibilidad de la comunidad después de la quema

El fuego no modificó la invasibilidad de la comunidad de estudio frente a la llegada de propágulos de *E. plana*, ya que la germinación, el tiempo medio de germinación y la sobrevivencia no presentó diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 8, Anexo4).

En el tratamiento NQ1 la proporción final de germinación fue de 0.54 ± 0.17 , luego en NQ2 la germinación fue de 0.57 ± 0.22 y en los tratamientos con quema la germinación fue similar, en promedio aproximadamente del 0.64 (Figura 6). La sobrevivencia de la especie fue alta en los cuatro tratamientos, variando entre el 0.84 ± 0.22 al 0.91 ± 0.6 (Figura 7A), no presentando diferencias significativas entre ellos (Anexo 4). En cuanto al tiempo medio de germinación, los cuatro tratamientos tardaron aproximadamente entre 12 y 13 días (Figura 7B). Por otro lado, en aquellos

monolitos donde el porcentaje de suelo desnudo fue mayor, siendo éstos los quemados, la proporción de germinación aumentó ($p=0,03$, Figura 8 A, Anexo 5). La riqueza de especies no explicó la proporción de germinación de *E. plana* (Figura 8 B, Anexo 5).

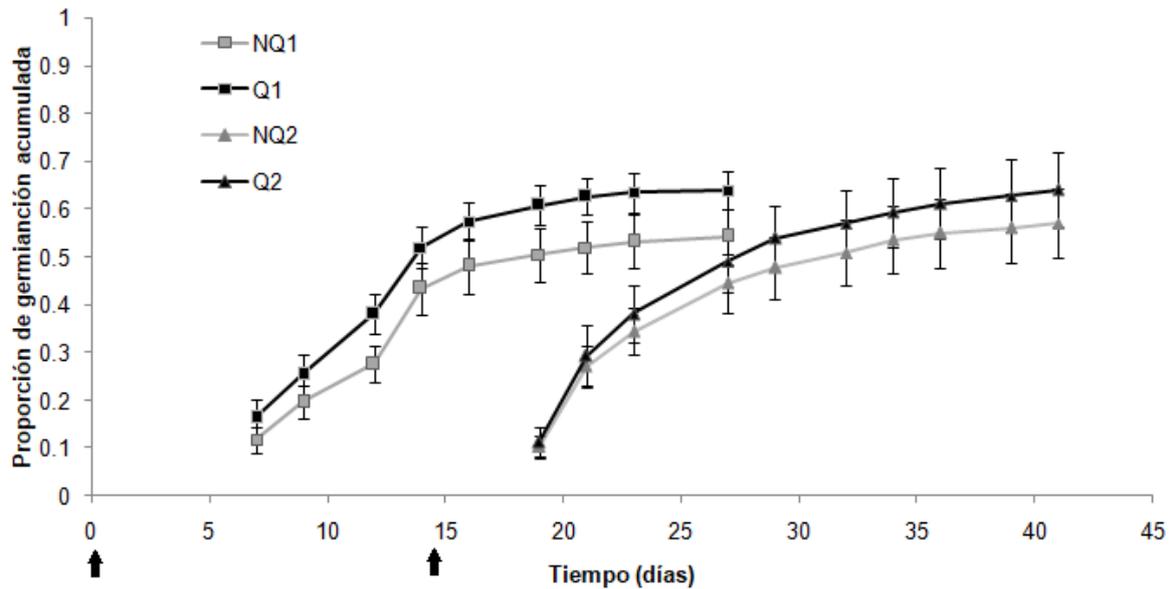


Figura 6. Germinación acumulada de *Eragrostis plana* (promedio \pm error estándar) a lo largo del experimento en los diferentes tratamientos: No Quema-Tiempo 1 (NQ1), No Quema-Tiempo 2 (NQ2), Quema-Tiempo 1 (Q1) y Quema-Siembra (Q2). Las flechas indican los dos momentos de siembra de las cariósides de *E. plana*: “Tiempo 1” (1 día después de la quema) y “Tiempo 2” (14 días después de la quema).

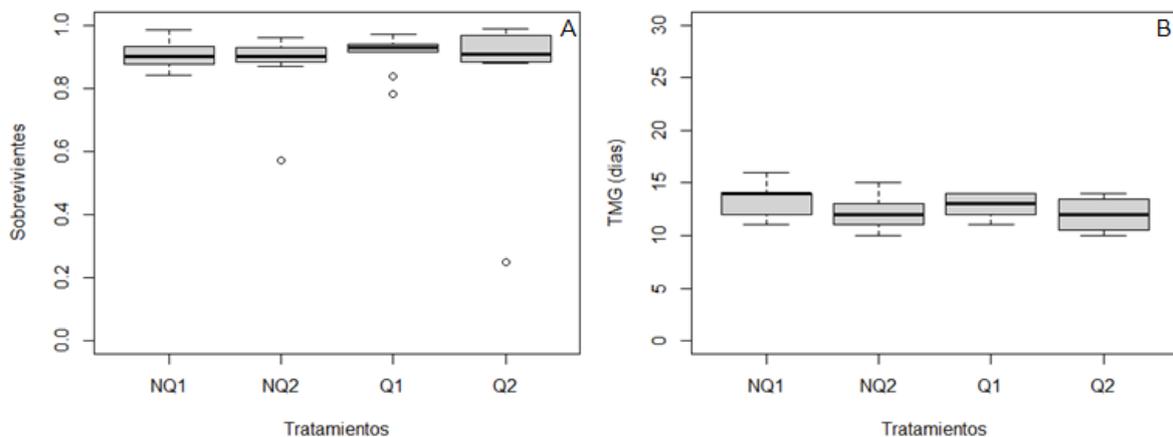


Figura 7. Proporción de sobrevivencia de las plántulas de *Eragrostis plana* (A) y Tiempo Medio de Germinación (TMG, B) en función de los tratamientos: No Quema-Tiempo 1 (NQ1), No Quema-Tiempo 2 (NQ2), Quema-Tiempo 1 (Q1), Quema-Tiempo 2 (Q2).

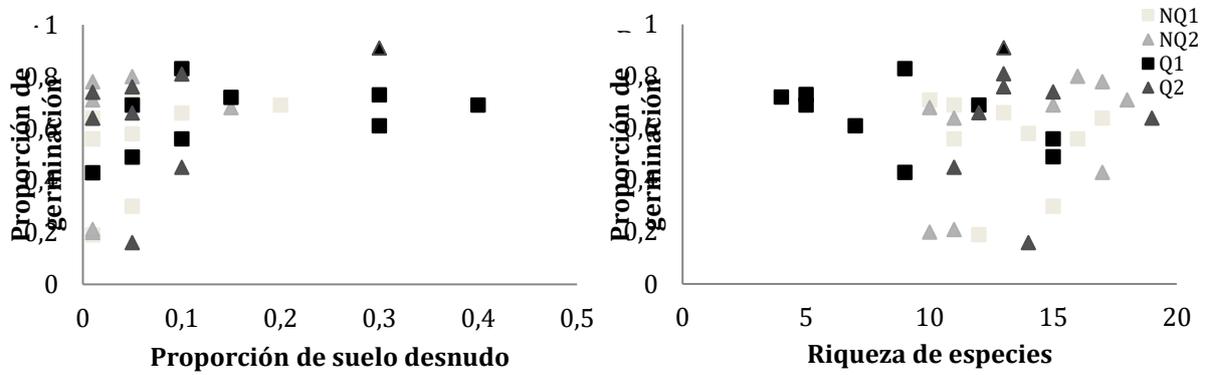


Figura 8. Proporción de germinación de *Eragrostis plana* en función de proporción de suelo desnudo (A) y la riqueza de especies (B) para cada tratamiento No Quema-Tiempo 1 (NQ1), No Quema-Tiempo 2 (NQ2), Quema-Tiempo 1 (Q1), Quema-Tiempo 2 (Q2).

DISCUSIÓN

Este trabajo presenta las primeras evidencias de cómo las quemas promueven cambios en la estructura de la comunidad V de Pastizales de Sierras del Este y cómo estos cambios influyen la susceptibilidad a la invasión de *E. plana*. La quema promovió cambios inmediatos (Q1), en algunos atributos de la estructura de la comunidad tales como la disminución de la riqueza de especies y aumento del porcentaje de suelo desnudo, los cuales no se observaron luego de 14 días (Q2). Esto coincide en parte con la hipótesis 1 planteada para este trabajo. Cabe destacar que la comunidad estudiada, independientemente de la quema, presentó una alta invasibilidad, ya que la germinación y la supervivencia de *E. plana* fue alta en todos los tratamientos del experimento. Este resultado demuestra que la hipótesis 2 planteada no se cumplió.

Los efectos inmediatos (Q1) de la quema en la estructura de la comunidad fueron la disminución de la riqueza de especies y el aumento del porcentaje de suelo desnudo. La disminución en la riqueza de especies se atribuye principalmente a que el fuego mata o desaparece la biomasa aérea de algunas plantas. En el marco de la hipótesis de resistencia biótica (Elton, 1958), que relaciona la diversidad de la comunidad con la invasibilidad, se propone que aquellas comunidades más ricas y diversas en especies serán menos susceptibles a ser invadidas (Traveset y Richardson, 2020), ya que la comunidad residente imprime una resistencia a la invasión por competencia (Gioria *et al.*, 2023). Sin embargo, en este trabajo la disminución de la riqueza de especies no modificó la susceptibilidad de la comunidad frente a la invasión por *E. plana*, ya que la germinación, la supervivencia y el tiempo medio de germinación de esta especie fue similar en todos los tratamientos.

Por otro lado, la quema aumentó el porcentaje de suelo desnudo que es utilizado como indicador de la liberación de recursos, tal como el espacio. La hipótesis de fluctuación de recursos (Davis *et al.*, 2000), establece que luego de una perturbación se liberan recursos en la comunidad, lo que aumentaría la susceptibilidad a ser invadida. Esta liberación de recursos se da por muerte o por deterioro de las especies residentes, quedando así espacio disponible para las especies exóticas invasoras. La quema genera espacio y favorece la llegada de mayor radiación solar al suelo, ya que

remueve los restos secos acumulados en pie de las maciegas de *S. angustifolium*, dando inicio a un proceso sucesional por medio de la generación de parches de suelo desnudo (López-Mársico *et al.*, 2024). Germinar en un espacio apropiado, donde haya disponibilidad de luz y nutrientes para establecerse es una oportunidad única. El suelo desnudo aumenta, inmediatamente después de la quema, sin embargo esto no se tradujo en diferencias de invasibilidad entre los tratamientos. Existen otros factores que pueden afectar el suelo desnudo y que pueden explicar la invasibilidad en condiciones de campo. Se ha observado en otros trabajos que *E. plana* es una especie invasora exitosa en una amplia gama de ambientes, principalmente aquellos degradados y expuestos a diferentes perturbaciones como el sobrepastoreo (Fish *et al.*, 2015; Baggio *et al.*, 2018), el estrés hídrico (Guido *et al.*, 2016; Soares de Lima *et al.*, 2022) y las quemas (Fish *et al.*, 2015).

Esta disminución en la riqueza y aumento del porcentaje de suelo desnudo enseguida de la quema podría ser aprovechada como una ventana temporal para las especies invasoras, ya que estas se caracterizan por tener estrategias eficientes de invasión. *E. plana* es una gramínea con atributos considerados buenos para una invasora como una alta tasa de producción de semillas, con rápida germinación (Guido *et al.*, 2017; Maldaner *et al.*, 2019) un rápido crecimiento de estructuras vegetativas como hojas y raíces que llegan a ser muy densas (Favaretto *et al.*, 2015; Scheffer-Basso *et al.*, 2019) y con metabolismo C4, lo que es una ventaja a la hora de captar y utilizar la luz para realizar la fotosíntesis.

Además, en este trabajo se logró identificar algunas especies cuya biomasa aérea es afectada negativamente luego de la quema, como algunas hierbas entre ellas *Desmanthus virgatus*, *Cyclosporum leptophyllum*, *Oxalis lasiopetala*, *Acmella* sp., *Apium* sp. y la gramínea *Steinchisma hians*. Generalmente no se evalúa el efecto instantáneo de la quema sobre la composición de la comunidad, ya que es evidente que algunas especies van a sufrir muerte o disminución de su biomasa aérea. Pero identificar cuáles son estas especies y si el fuego afecta diferencialmente la composición y los grupos funcionales, suma información para entender el proceso sucesional luego de un evento de quema. Igualmente, la disminución de la riqueza de especies no modificó la susceptibilidad de la comunidad, ya que la germinación de *E. plana* fue alta tanto en monolitos quemados como no quemados. En estudios

realizados evaluando los efectos de la quema sobre la riqueza y composición de especies se ha observado que estas variables incrementan y cambian respectivamente días o meses posteriores a la quema (López-Mársico 2020). El cambio en la composición se debe a que el fuego estimula la germinación o rebrote de algunas especies, siendo estas favorecidas por la perturbación. Cuello *et al.* (2020) evaluaron la germinación del banco de semillas de la misma comunidad de estudio luego de una quema a campo y observaron que el fuego promovió la emergencia de dicotiledóneas y monocotiledóneas en un 61% y 39%, respectivamente. Algunas dicotiledóneas que germinaron en el tratamiento quema fueron *Gamochaeta americana*, *Centella asiatica* y *Cyclosporum leptophyllum* y monocotiledóneas como *Juncus capillaceus*, *Hypoxisdecumbens*, *Fimbristylis complanata* y *Paspalum plicatulum* (Cuello *et al.*, 2020). En este trabajo se observó un patrón similar, ya que la riqueza de especies se recuperó a niveles similares previos a la quema luego de 14 días, siendo las especies colonizadoras algunas hierbas como *Gamochaeta* sp. y *Oxalis* sp. y gramínoideas como *Juncus* sp. y *Steinchisma hians*.

Con el paso del tiempo, se observó que el porcentaje de suelo desnudo disminuyó hacia los valores previos a la quema. Esta recuperación es esperada, ya se ha observado en trabajos previos atribuyendo principalmente a la colonización a través de la propagación vegetativa desde sitios vecinos, por germinación del banco o lluvia de semillas, o por rebrote de un banco de yemas (López-Mársico *et al.*, 2019; Cuello *et al.*, 2020).

En resumen, dos conclusiones generales se pueden desprender de esta investigación: la primera es que la comunidad V es susceptible a la invasión por *E. plana*, independientemente de un evento de quema, ya que tanto la germinación y supervivencia fue alta en todos los tratamientos. Estos resultados indican que esta comunidad frente a una posible presión de propágulos de esta especie, ya sea dispersado por el ganado de zonas aledañas invadidas o a través de vehículos, podrá verse próximamente invadida. La segunda es que el fuego promueve cambios en la comunidad asociados al porcentaje de suelo desnudo y la riqueza de especies. Los tratamientos quemados disminuyeron la riqueza de especies y aumentaron el porcentaje de suelo desnudo, sin embargo estos cambios repercutieron en la germinación de *E. plana*. Si se tiene en cuenta los cambios estructurales que causa

la quema por separado solo la riqueza de especies no generó cambios en la invasibilidad. Por otro lado, en aquellos monolitos con menor porcentaje de suelo desnudo *E. plana* germinó un poco más. Debido a que las quemas promueven parches de suelo desnudo en los pastizales, estas podrían generar áreas susceptibles a la invasión por *E. plana*.

E. plana es una de las principales especies exóticas invasoras de los pastizales del Río de la Plata, principalmente en Brasil y el noroeste de Uruguay (Guido y Quiñones, 2021). Se conocen algunos de sus impactos a nivel ecosistémico y principalmente cómo estos repercuten en una de las principales actividades de producción. Por ejemplo, se ha observado que tiene perjuicios en la actividad ganadera, ya que disminuye la calidad del forraje, bajando el valor económico del campo y afectando la productividad secundaria (Medeiros *et al.*, 2009). La ganadería es una de las actividades que se lleva a cabo en la zona de estudio y es el principal motivo para quemar el campo, ya que esta práctica disminuye la cobertura de *S. angustifolium* y promueve rebrotes tiernos de esta especie que son más apetecibles por el ganado (López-Mársico *et al.*, 2019).

A diferencia de la alta invasibilidad que se observó en este trabajo para la comunidad V de los pastizales de Sierras del Este, a nivel de campo esta especie no fue registrada en los censos de esta comunidad (Lezama *et al.*, 2019; López-Mársico *et al.*, 2021). Además, parece ser que los pastizales de Uruguay presentan, en general, una alta resistencia biótica frente a las invasiones biológicas en comparación con trabajos regionales (Bresciano *et al.*, 2014). En un trabajo anterior que comparó la invasibilidad de diferentes comunidades de estos pastizales y se reportó que la invasibilidad de la comunidad V frente a *E. plana* fue la más baja, siendo del 3% (Soares de Lima *et al.*, 2022). En este trabajo de Soares de Lima *et al.* (2022) se concluyó que la invasibilidad de las comunidades está más asociada a sus características estructurales que al efecto de la perturbación, respondiendo positivamente al porcentaje de suelo desnudo. Sin embargo, nuestros resultados apuntan a que la comunidad V es altamente invasible (mayor al 50%).

Finalmente, este trabajo presenta información que podría contribuir a generar medidas de gestión para impedir posibles nuevos focos de invasión de *E. plana* en el

este del país. Las perturbaciones como el fuego generan liberación de recursos, tales como aumento del suelo desnudo, lo cual podría ser un factor desencadenante para la invasión de *E. plana* a partir de focos aledaños. Entre los principales vectores de dispersión para *E. plana* se menciona la dispersión de propágulos por ganado y por vehículos. Por lo tanto, se sugiere que en el período de quema de estos pastizales (de abril a octubre), donde se generan lapsos de tiempo con más suelo desnudo en la comunidad, se debería tomar mayor precaución con el traslado de ganado y la maquinaria.

Capítulo 2: Cambios en la invasividad de *E. plana* debidos al fuego

INTRODUCCIÓN

La invasividad de una especie exótica se asocia con aquellas características biológicas que la tornan invasora (Richardson y Peysek, 2006; Gioria *et al.*, 2023). Estas características se relacionan con el éxito de la especie en las distintas etapas del proceso de invasión (introducción-naturalización-invasión), permitiendo adaptarse a nuevos ambientes mediante las distintas estrategias de supervivencia, crecimiento, reproducción y dispersión (Blackburn *et al.*, 2011). Entre ellas, se destaca la gran habilidad competitiva de las especies exóticas invasoras (Richardson y Peysek, 2006), ya que crecen más rápido, producen más semillas y aprovechan de mejor manera la absorción de nutrientes que las especies nativas y exóticas (van Kleunen *et al.*, 2016).

Determinar qué características tornan a una especie invasora permite optimizar la búsqueda de estrategias que eviten su introducción a nuevas áreas y su propagación en el paisaje (Richardson y Peysek, 2006; van Kleunen *et al.*, 2016). Para estudiar dichas características, se han propuesto experimentos comparando especies invasoras con especies nativas, y con otras especies exóticas de menor éxito. Entre los resultados obtenidos, parece ser que las especies invasoras “se esfuerzan más” exhibiendo características más extremas, como semillas muy grandes o muy pequeñas, florecen muy temprano o muy tarde, no presentan dormancia o con dormancia larga. Estos extremos le permiten en cierto modo ocupar “nichos vacantes” en la comunidad receptora (Crawley *et al.*, 1996 en Richardson y Peysek, 2006). Otro aspecto a tener en cuenta al evaluar los atributos es la etapa del proceso de invasión (introducción-naturalización-invasión) que se está estudiando, ya que diferentes características serán más o menos eficaces para evadir barreras biogeográficas, ambientales o reproductivas y posteriormente dispersarse (Blackburn *et al.*, 2011; van Kleunen *et al.*, 2016).

Por otro lado, una de las condiciones que deberá enfrentar la especie introducida es adecuarse a las perturbaciones del nuevo ambiente. Sus rasgos evolutivos y

ecológicos condicionarán su éxito, pero existe una gran cantidad de evidencia que sugiere una asociación positiva entre las perturbaciones y las invasiones biológicas, debido principalmente a la fluctuación de recursos resultantes (Davis *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000). El fuego es una perturbación a la cual están sometidos varios ecosistemas, ya sea naturalmente como los ecosistemas mediterráneos, los *fynbos* en África, el chaparral en Chile y el Cerrado en Brasil (Fidelis, 2020), o como prácticas asociadas a la producción, como es el caso de los pastizales del Río de la Plata (Overbeck *et al.*, 2005; López-Mársico *et al.*, 2019; Cuello *et al.*, 2020; Paruelo *et al.*, 2022). Las especies que viven en ecosistemas pirogénicos han evolucionado con el fuego y generado estrategias para persistir en la comunidad luego de los incendios (Pausas y Keeley, 2009). Se ha observado que el fuego modifica características asociadas a la capacidad germinativa de estas especies o estimula su capacidad de rebrote (Pausas y Keeley, 2009; Fidelis *et al.*, 2021). En general, se ha observado que especies propias de ecosistemas de clima mediterráneos, el fuego favorece la germinación, dado que las altas temperaturas rompen la dormancia de algunas semillas (Keeley *et al.*, 2011) y las fluctuaciones de temperatura estimulan la apertura de canales por donde entra el agua (Jaganathan, 2015). Además, el humo estimula niveles mayores de germinación en semillas de familias de cubierta permeable como las Lamiaceae, Ericaceae, Asteraceae y Poaceae (Paula *et al.*, 2009). Parece ser que el compuesto responsable de desencadenar la germinación es transferido a la semilla por vapor, agua o partículas del suelo (Keeley & Fotheringham, 2000). Flematti *et al.* (2004), proponen a las karriquinas como el compuesto químico que desencadena la germinación, este deriva de la combustión de la celulosa y es estable a altas temperaturas, soluble en agua y es activo en un amplio rango de concentraciones. Cabe resaltar que, a pesar de los avances en dilucidar el mecanismo por detrás de estos cambios en la germinación promovidos por el fuego, se propone que el efecto no es lineal y que depende de muchas variables (van Staden *et al.*, 2000). Por otra parte, el fuego incide de diferentes formas sobre las plantas individuales, provocando la mortalidad, estimulado el rebrote, modificando la tasa de macollaje y fomentando la promoción o inhibición del desarrollo de estructuras reproductivas (Daubenmire 1968; López-Mársico, 2020; Fidelis *et al.*, 2021). Por ejemplo, Garnier y Dajoz (2001) evaluaron los efectos del fuego sobre la mortalidad de la gramínea africana *Hyparrhenia diplandra* y observaron que fue mayor en áreas quemadas en comparación con áreas no quemadas. Las plantas jóvenes y las que se encontraban

en etapas de crecimiento activo fueron más vulnerables a la mortalidad causada por incendios.

E. plana es una gramínea C4 estival perenne, originaria del sureste de África del Sur que debido a su alta capacidad reproductiva y adaptativa, se ha transformado en una de las especies exóticas invasoras de los pastizales del Río de la Plata (Medeiros y Focht, 2007; Guido y Guadagnin, 2015; Guido *et al.*, 2016; Guido y Quiñones *et al.*, 2021) y otros países del mundo, causando efectos adversos sobre la flora y fauna nativa de estas regiones (Zabala-Pardo y Lamego, 2024). Entre las características asociadas a su alta invasividad, se destaca su amplio período reproductivo (desde finales de primavera hasta comienzos de otoño; Reis Leite, 1993). Posee gran inversión en crecimiento y reproducción, ya que una planta adulta produce en promedio entre 64-90 macollos y entre 30-68 panículas por año (Caratti, 2019). Una panícula llega a tener aproximadamente 146 espiguillas y entre 1250-1800 carióspsides, por lo que una planta adulta produce entre 37000-111000 semillas (Caratti, 2019). Esta especie tiene una alta tasa de germinación, presentando 73,3% de germinación a las 24 hs con temperatura (25°C) y humedad constantes en un fotoperiodo de 12 hs. luz-oscuridad (Guido *et al.*, 2017). Además, la mayoría de las plántulas sobreviven y presentan una alta biomasa por individuo (Roitman *et al.*, 2022). *E. plana* tiene un sistema radicular fasciculado muy denso, lo que dificulta su extracción manual (Reis Leite, 1993).

Se ha observado que *E. plana* es tolerante a la sequía, al pastoreo y es eficiente absorbiendo nutrientes en suelos degradados (Medeiros *et al.*, 2009; Soares de Lima *et al.* 2022). Con respecto a su respuesta frente al fuego, en su lugar de origen parece ser una especie indicadora de zonas perturbadas como campos quemados (Fish *et al.*, 2015). Se ha observado que *E. plana* germina en muestras de un banco de semillas proveniente de una comunidad de pastizal frecuentemente quemada dominada por la gramínea *Themeda triandra* en Sudáfrica. De estos resultados se desprende que la germinación de *E. plana* no es afectada por los factores del fuego, ya que germina igual tanto en el control como en los tratamientos con humo y choque térmico a 100°C (Ghebrehiwot *et al.*, 2012), lo cual la convertiría en una especie tolerante al fuego.

Dado el perfil invasor de esta especie, en los pastizales de Rio Grande do Sul (Brasil) desde hace varias décadas se la estudia para conocer sus mecanismos de invasión

y evaluar estrategias de control (Zabala-Pardo y Lamego, 2024). Es así que en estudios realizados en la década del 80 proponen que las semillas de *E. plana* presentan latencia que puede ser quebrada por choques térmicos, presentado porcentajes mayores a 87% en todos los tratamientos aplicados, lo que sugiere que podría modificarse por la quema (Coelho, 1983, 1993). Por otro lado, en campos invadidos en Cerro Largo (Uruguay), se evaluaron diferentes mecanismos de control sobre *E. plana*, entre ellos la quema, y se observó que ésta promueve el aumento de la superficie ocupada por la especie y su dispersión en el pastizal (Ashfield, 2005). Sin embargo, se desconoce el efecto que tiene el fuego en las diferentes etapas del ciclo de vida de la especie, desde su germinación hasta etapas posteriores de desarrollo.

En este capítulo intentamos responder las siguientes preguntas:

¿Cómo cambian ciertas variables de germinación y crecimiento de *E. plana* frente a eventos de quema? ¿Estos cambios podrían generar un mayor potencial de invasión de la especie?

Para responder estas preguntas nos planteamos los siguientes objetivos:

1. Evaluar el efecto de factores directos e indirectos del fuego (choque térmico, humo y luz) sobre la germinación de *E. plana*.
2. Evaluar el efecto del fuego sobre el crecimiento y la reproducción de individuos juveniles y adultos de *E. plana*.

METODOLOGÍA

Se llevaron a cabo dos experimentos: 1) experimento de germinación donde se expuso a las semillas a factores del fuego (choque térmico, humo y luz), y 2) experimento de crecimiento donde se realizó una quema de individuos de *E. plana* en dos estados de desarrollo (juvenil y adulto).

Experimento de germinación

La recolección de semillas de *E. plana* se realizó en abril del 2018 en campos ubicados en el departamento de Artigas (Uruguay), una de las zonas del país más invadidas por esta especie. Las mismas fueron conservadas en la heladera hasta la fecha del experimento.

En febrero de 2022, se separaron 1200 semillas para el experimento y 100 para realizar una prueba piloto de germinación para estimar su viabilidad inicial. El experimento consistió en someter las semillas a tres factores del fuego: humo y calor (factores de incidencia directa en una quema) y luz (factor de incidencia indirecta debido a la apertura del dosel). Estos factores y sus correspondientes niveles se basaron en López-Mársico *et al.* (2019). Los niveles para el tratamiento de choque térmico fueron tres: sin golpe de calor, a lo que llamamos temperatura ambiente (TA), golpe de calor a 70°C (70°) y golpe de calor a 100°C (100°). Para la luz y el humo fueron dos niveles: sin luz (L-) y con luz (L+) y sin humo (H-) y con humo (H+), respectivamente. En total se aplicaron 12 combinaciones dadas por las interacciones de estos factores (de aquí en más tratamientos) (Tabla 1).

Tabla 1: Tratamientos resultantes del cruce entre los tres factores trabajados: presencia (L+) o ausencia (L-) de luz, exposición (H+) o no (H-) al humo, y choque térmico a temperatura ambiente (TA), 70°C y 100°C.

Luz	Humo	Choque térmico	Etiqueta
-	-	TA	L- H- TA
-	-	70°C	L- H- 70°C
-	-	100°C	L- H- 100°C
-	+	TA	L- H+ TA
-	+	70°C	L- H+ 70°C
-	+	100°C	L- H+ 100°C
+	-	TA	L+ H- TA
+	-	70°C	L+H- 70°C
+	-	100°C	L+ H- 100°C
+	+	TA	L+ H+ TA
+	+	70°C	L+H+ 70°C
+	+	100°C	L+H+ 100°C

Previamente a la aplicación de los tratamientos, las semillas se separaron aleatoriamente en grupos de 25 y se colocaron en pequeños sobres de papel de aluminio rotulados con los distintos códigos (Tabla 1). El primer factor al que se sometieron fue al golpe de calor. Para esto, se utilizó una estufa de secado precalentada, primero a 100°C, donde se colocaron 16 sobres de aluminio (400 semillas) durante dos minutos. Posteriormente se dejó enfriar la estufa hasta alcanzar 70°C, y se colocaron otros 16 sobres (400 semillas) por dos minutos. Las restantes 400 semillas permanecieron a temperatura ambiente sin golpe de calor (aproximadamente 26°C). Las temperaturas de los choques térmicos surgen de un trabajo previo con especies de la misma región de estudio de Sierras del Este (López-Mársico *et al.*, 2019). Para simular la exposición al humo, la mitad de las semillas expuestas a cada temperatura experimental fueron retiradas de los sobres y colocadas en pequeñas bandejas de papel aluminio dentro de una caja plástica

transparente de 60x40x30 cm y se recubrieron con una malla de tela tul, evitando su dispersión. La caja plástica fue conectada a un ahumador de apicultor a través de un orificio en una pared lateral. El ahumador consiste en un recipiente en el que se quema biomasa vegetal con un tubo por donde sale el humo y un fuelle para oxigenar el recipiente y mantener el fuego encendido. Dentro del ahumador se colocó material vegetal seco proveniente de la Comunidad V de Sierras del Este (aproximadamente 50 g) que fue prendido fuego. El humo generado fue conducido a la caja plástica y cuando la caja estuvo saturada de humo se contabilizaron cinco minutos de exposición al mismo.

Las semillas se colocaron a germinar en cajas de Petri rotuladas, con doble papel filtro humedecido con 5 ml de agua destilada. Las cajas de Petri fueron selladas con papel film para evitar la evaporación del agua y evitar tener que abrirlas durante el período del experimento. Para el tratamiento sin luz, las cajas de petri fueron cubiertas totalmente con bolsas negras. Todas las cajas fueron colocadas en una cámara de germinación con temperatura y luz controlada, con un régimen de 12 hs de luz (12 tubos de luz blanca de 36W cada uno) a 25°C y 12 hs de oscuridad a 20°C. Cada tratamiento presentó cuatro réplicas con 25 semillas cada una, representado por 5 filas y 5 columnas, las cuales fueron numeradas para facilitar el registro. El experimento se controló durante 12 días y se registró el número de semillas germinadas por día, considerando la emergencia de la radícula como criterio de germinación. Para aquellas semillas germinadas, también se registró el día de emergencia de la primera hoja. Para los tratamientos con luz, los registros fueron realizados a través de una lupa binocular con un aumento 10X, mientras que para los tratamientos sin luz se utilizó una pieza oscura con una lámpara verde, la cual no afecta la germinación de las semillas. Finalizado el experimento, se eligieron al azar tres semillas germinadas de cada caja de Petri correspondiente a los tratamientos L-H-TA y L+H-TA (12 en total por tratamiento) para medir el largo de la hoja y de la radícula.

Para evaluar el efecto del fuego en la germinación de *E. plana*, se calcularon las siguientes variables: proporción final de germinación (G), proporción de emergencia de la primera hoja (E) y el tiempo medio de germinación (TMG) con las siguientes fórmulas:

$G = (\text{semillas germinadas al término del tratamiento} / \text{total de semillas})$

$TMG = \sum (\text{semillas germinadas en el día } n \times \text{el día } n) / \text{total de semillas germinadas}$

$E = (\text{semillas con 1 hoja} / \text{semillas germinadas})$

Análisis de datos del experimento de germinación

Se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) para la proporción total de germinación y proporción de emergencia de la primera hoja, optando por una distribución Beta (función de enlace logit). El tiempo medio de germinación se ajustó mejor a una distribución Poisson (función de enlace=log). Se utilizó cada tratamiento como factores fijos debido a la complejidad del análisis con tres factores por separado. El tratamiento L+H-TA fue el que se tomó como el perfil base, debido a que sería el tratamiento que simula las semillas a campo en una situación sin quema. Los análisis estadísticos de los datos se realizaron con el programa Rstudio (versión 1.04.2024) y se utilizaron los paquetes glm y betareg.

Para evaluar las diferencias en el largo total, de la radícula y de la hoja entre los tratamientos L-H-TA y L+H-TA se realizó un GLM con distribución normal, ya que los datos presentaron una distribución normal pero no cumplían con el supuesto de homogeneidad de varianza.

Experimento de crecimiento: individuos juveniles y adultos

Para este experimento se debió contar previamente con individuos de *E. plana* en los dos estadios (juveniles y adultos). Para eso, en agosto del 2021 se sembraron tres semillas de *E. plana* por maceta, en un total de sesenta macetas (20 cm de diámetro). Se utilizó sustrato estéril y se realizó una mezcla de dos volúmenes de tierra (sustrato orgánico) por uno de arena. Las macetas permanecieron en invernáculo con riego automático 4 veces al día. Pasado dos meses, en octubre, se seleccionaron y trasplantaron 60 ejemplares a nuevas macetas de plástico (25 cm de diámetro por 20 cm de altura). Se seleccionaron para trasplantar aquellas plantas más similares entre sí, considerando el número de hojas, el número de macollos y la altura. Se utilizó la misma mezcla de tierra y arena y se colocaron 2 cm de piedras en cada maceta para optimizar el drenaje.

El experimento de crecimiento consistió en someter a los individuos de *E. plana* a tres tratamientos: quema, corte y control. El 25 de noviembre de 2021 (91 días después

de la siembra de semillas), se llevó a cabo el experimento con los individuos juveniles (no florecidos a la fecha), la temperatura ambiental ese día fue 23°C la máxima y 18°C la mínima. Se eligieron al azar 30 de los 60 individuos de *E. plana* a los cuales se les contó el número de hojas, el número de macollos y la altura máxima para determinar su condición inicial. De estos 30, 10 se quemaron, 10 se cortaron y 10 no fueron intervenidos (tratamiento control). El tratamiento de quema consistió en un incendio programado en el predio de la Facultad de Agronomía, debido a las restricciones de movilidad para salidas de campo que existieron durante la pandemia (Figura 1). Para esto se delimitó un cuadrante de 4 m² rodeado por un cortafuego de 3 m de ancho. Dentro del cuadrante se realizaron 10 pozos de 20 cm de profundidad distribuidos al azar, donde en cada uno se enterró un individuo de *E. plana*. Posteriormente se dispersó materia vegetal seca entre los individuos, un colchón de 15 cm aproximadamente de alto, como combustible para el fuego y formando un continuo para que se propague. Luego con la ayuda de un soplete a gas se prendió fuego el cuadrante por su perímetro. El incendio duró aproximadamente 10 minutos y la temperatura promedio que alcanzó la quema fue de 563°C. Para evitar que el fuego se propagara más allá del cuadrante, se colocaron piedras en el perímetro del cuadrante y se mojó la zona del cortafuego. Se contó con la presencia de 3 bomberos y una camioneta cisterna para prevenir accidentes. Luego de la quema, los 10 individuos fueron colocados nuevamente en sus macetas y llevados al invernáculo. El tratamiento de corte de biomasa se realizó para separar los efectos de la reducción de la biomasa de los otros componentes de la quema como el humo, la temperatura y/o cenizas que podrían modificar características de la especie. Para decidir la altura de corte y reducir una cantidad de biomasa similar a la que redujo la quema, se midió el largo de los individuos quemados que en promedio presentaron una altura de 6,7 cm. Por ende, a los individuos de este tratamiento se los cortó a esa misma altura, partiendo desde la base de la planta. La biomasa que se cortó se secó en una estufa a 70°C por dos días y se pesó promediando 1,85 g por planta. Las treinta macetas fueron colocadas en el invernáculo nuevamente. Se realizaron mediciones semanales durante el primer mes post exposición a los tratamientos, y luego una vez al mes hasta el término del experimento. Las variables registradas fueron: número de hojas verdes, número de macollos vivos, altura máxima de la planta (largo de la hoja verde más larga) y número de cañas florales. Pasado tres meses del comienzo del experimento (el 16 de febrero del 2022), cuando no se observaron cambios

significativos en las variables, se cosecharon todos los individuos con el objetivo de medir su biomasa final. En el laboratorio, se separó la parte aérea de la subterránea, se lavaron las raíces y se colocaron por separado en bolsas de papel para secarlas en estufa a 70°C por dos días, para obtener su peso seco con una balanza con precisión de 0,01g. Las cañas florales también fueron secadas y pesadas.

Los restantes 30 individuos se utilizaron para evaluar el efecto del fuego en los individuos adultos, que ya habían florecido a partir de los primeros días de enero. El 10 de marzo del 2022 (197 días después de la siembra de semillas), estos individuos se expusieron a los mismos tratamientos anteriormente enunciados y se realizaron los mismos procedimientos. La temperatura en esa fecha fue de 22°C la máxima y 14°C la mínima. Previo a aplicar los tratamientos se contó el número de hojas, el número de macollos y se midió la altura de cada individuo. Se quemaron 10 individuos y el incendio se llevó a cabo de manera similar a la primera vez. En esta instancia no fue posible medir la temperatura a la cual llegó el suelo durante la quema porque no se contaba con el termómetro adecuado. El tratamiento de corte fue aplicado también a 10 individuos y el corte se realizó a los 5 cm desde la base de la planta, en promedio la biomasa extraída fue de 13,4 g. La cosecha se realizó el 8 de junio del 2022, a los cuatro meses del comienzo del experimento, cuando las variables ya no cambiaron significativamente, posteriormente se procesó y se pesó la biomasa aérea y subterránea en el laboratorio.

Finalmente, para cada uno de los tres tratamientos (quema, corte y control), se obtuvieron las siguientes variables asociadas al crecimiento y reproducción de las plantas juveniles y adultas: altura máxima de la planta, número de hojas verdes, número de macollos vivos, número de cañas florales (sólo para las juveniles), biomasa total, y la asignación de biomasa a hojas verdes, cañas florales y raíces.

Análisis de datos del experimento de crecimiento

Para evaluar el efecto de los tratamientos (quema y corte) sobre las variables de respuesta se utilizaron los valores finales del experimento. Para ello, se calculó el tamaño de efecto de Hedges (d) y el intervalo de confianza al 95%, recomendado para muestras pequeñas y asimétricas en el tamaño (n). Para este cálculo se utilizó la calculadora de tamaño de efecto disponible en la página web Psychometrica (Lenhard y Lenhard, 2022; https://www.psychometrica.de/effect_size.html). Cuando el estadístico “ d ” es positivo indica que el tratamiento incrementa la variable estudiada

con respecto al control, mientras que si el estadístico es negativo indica que el tratamiento afecta negativamente a la variable con respecto al control. Si el intervalo de confianza incluye el 0 indica que no hay diferencias significativas (sin efecto del tratamiento).

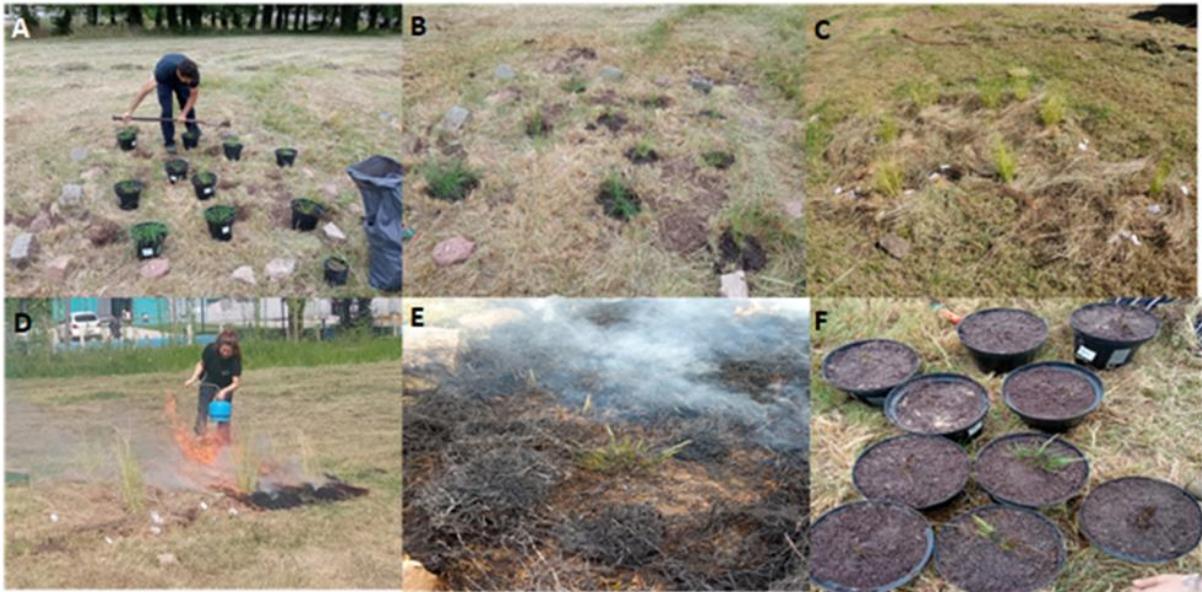


Figura 1. Secuencia de fotografías en tratamiento de quema realizados para individuos juveniles y adultos de *Eragrostis plana* en la Facultad de Agronomía (Udelar, Montevideo) A- apertura de los pozos donde se enterraron los ejemplares, B- ejemplares enterrados y distribuidos aleatoriamente en un cuadrante de 2x2 m, C- materia seca distribuida entre los ejemplares que permite la propagación del fuego, D- quema de los ejemplares con un soplete a gas, E- ejemplares posterior a la quema donde se observa el humo y las cenizas, F- ejemplares post quema en sus respectivas macetas para ser conducidos al invernáculo para monitoreo.

RESULTADOS

Experimento de germinación

Todos los tratamientos alcanzaron una proporción de germinación alta de *E. plana*, independiente de la presencia o ausencia de luz (Figura 2). La germinación varió entre $0,59 \pm 0,15$ (L-H-100°C) y $0,91 \pm 0,06$ (L+H-TA) (Tabla 2). En comparación con el tratamiento de base L+H-TA, los tratamientos L+H-70°C y L+H-100°C disminuyeron la proporción de germinación a $0,80 \pm 0,07$ ($p=0,037$) y $0,74 \pm 0,09$, respectivamente ($p=0,004$; Tabla 3). Los tratamientos que presentaron menor germinación fueron en ausencia de luz y a 100°C, tanto con o sin humo. Los tratamientos L-H+100°C y L-H-100°C disminuyeron la germinación a $0,65 \pm 0,18$ ($p < 0,001$) y $0,59 \pm 0,18$ ($p < 0,001$), respectivamente.

En la mayoría de las semillas germinadas, la primera hoja emergió durante el experimento, presentando una proporción de emergencia entre $0,75 \pm 0,012$ y $0,98 \pm 0,02$. Se destaca que el tratamiento L-H-100°C fue el que registró menor proporción de emergencia de la primera hoja ($p=0,013$; Tabla 3).

En cuanto al tiempo medio de germinación (TMG), la mayoría de los tratamientos presentó la media de germinación a los tres días de comenzado el experimento (Tabla 2). Los tratamientos L-H-100 y L-H+100 tardaron un poco más, aunque no presentaron diferencias significativas (Tabla 3).

En cuanto a las curvas de germinación acumulada, la mayoría de los tratamientos presentaron similitudes en su comportamiento (Figura 2). Se puede destacar que en presencia de luz el tratamiento sin humo y 100°C se separa del resto, registrando menores valores de germinación a lo largo del tiempo (Figura 2). En ausencia de luz, los dos tratamientos a 100°C presentaron valores menores, independientemente de la presencia de humo (Figura 2).

En cuanto al largo total de la plántula, no se observaron diferencias significativas cuando creció con o sin luz ($p=0,0822$). En presencia de luz, el largo fue de $3,4 \pm 0,9$ cm mientras que en ausencia de ésta fue de $2,8 \pm 0,5$ cm. Sin embargo, cuando se analizó el crecimiento de la hoja y la radícula, se observaron diferencias significativas cuando crecen con o sin luz. La radícula fue más larga en presencia de luz ($2,10 \pm 0,78$ cm) que en ausencia de ésta ($1,02 \pm 0,25$ cm; $p < 0,001$). En cambio, en la hoja se observó lo contrario, la hoja fue más corta en presencia de luz ($1,23 \pm 0,23$) que en su ausencia ($1,76 \pm 0,37$; $p < 0,001$).

Tabla 2. Promedios de la proporción de germinación y de emergencia de la primera hoja, y el tiempo medio de germinación medido en días (TMG) con sus desvíos estándar (DS) para cada tratamiento. En negrita se señalan los tratamientos que presentaron p-valor<0,05 (significativo) cuando comparado con el tratamiento L+H-TA (perfil base) utilizando modelos lineares generalizados (ver Tabla 3).

Tratamientos	Germinación ± DS	Emergencia ± DS	TMG ± DS (días)
L+H-TA	0,91 ± 0,06	0,93 ± 0,02	3,72 ± 0,17
L+H-70°C	0,80 ± 0,07	0,93 ± 0,06	3,65 ± 0,18
L+H-100°C	0,74 ± 0,09	0,82 ± 0,17	4,17 ± 1,40
L+H+TA	0,83 ± 0,02	0,98 ± 0,02	3,28 ± 0,06
L+H+70°C	0,83 ± 0,10	0,86 ± 0,03	3,76 ± 0,26
L+H+100°C	0,84 ± 0,12	0,98 ± 0,18	3,20 ± 0,27
L-H-TA	0,84 ± 0,10	0,90 ± 0,08	3,35 ± 0,48
L-H-70°C	0,89 ± 0,06	0,94 ± 0,069	3,24 ± 0,41
L-H-100°C	0,59 ± 0,15	0,75 ± 0,12	5,63 ± 0,84
L-H+TA	0,87 ± 0,44	0,93 ± 0,02	3,45 ± 0,26
L-H+70°C	0,88 ± 0,07	0,91 ± 0,05	3,01 ± 0,33
L-H+100°C	0,65 ± 0,18	0,84 ± 0,09	4,7 ± 1,74

Tabla 3. Valores estadísticos (coeficiente y p-valor) para los modelos lineales generalizados realizados a las variables respuesta Proporción de germinación y Emergencia (ambas con distribución Beta, función de enlace logit) y el Tiempo medio de germinación (distribución Poisson, función de enlace log). Se tomó como el perfil base el tratamiento L+H-TA (intercepto, en gris). En negrita se señalan los tratamientos que presentaron p-valor<0,05 (significativo) cuando contrastado con el perfil base.

Tratamientos	Germinación		Emergencia		TMG	
	Coeficiente	p-valor	Coeficiente	p-valor	Coeficiente	p-valor
L+H-TA	2,240	5,81e-11	2,150	2,32e-09	1,386	2,94e-08
L+H-70°C	-0,899	0,037	0,163	0,767	-0,064	0,857
L+H-100°C	-1,212	0,004	-0,635	0,170	7,66e-14	1,000
L+H+TA	-0,762	0,081	1,833	0,086	-0,287	0,451
L+H+70°C	-0,656	0,138	-0,534	0,246	0,065	0,857
L+H+100°C	-0,463	0,305	-0,796	0,081	-0,288	0,451
L-H-TA	-0,514	0,252	-0,073	0,892	-0,134	0,715
L-H-70°C	-0,213	0,647	0,494	0,482	-0,208	0,578
L-H-100°C	-1,864	<0.001	-1,087	0,013	0,363	0,265
L-H+TA	-0,447	0,323	-0,034	0,944	-0,134	0,715
L-H+70°C	-0,269	0,561	-0,157	0,746	-0,288	0,451
L-H+100°C	-1,576	<0.001	-0,612	0,183	0,118	0,715

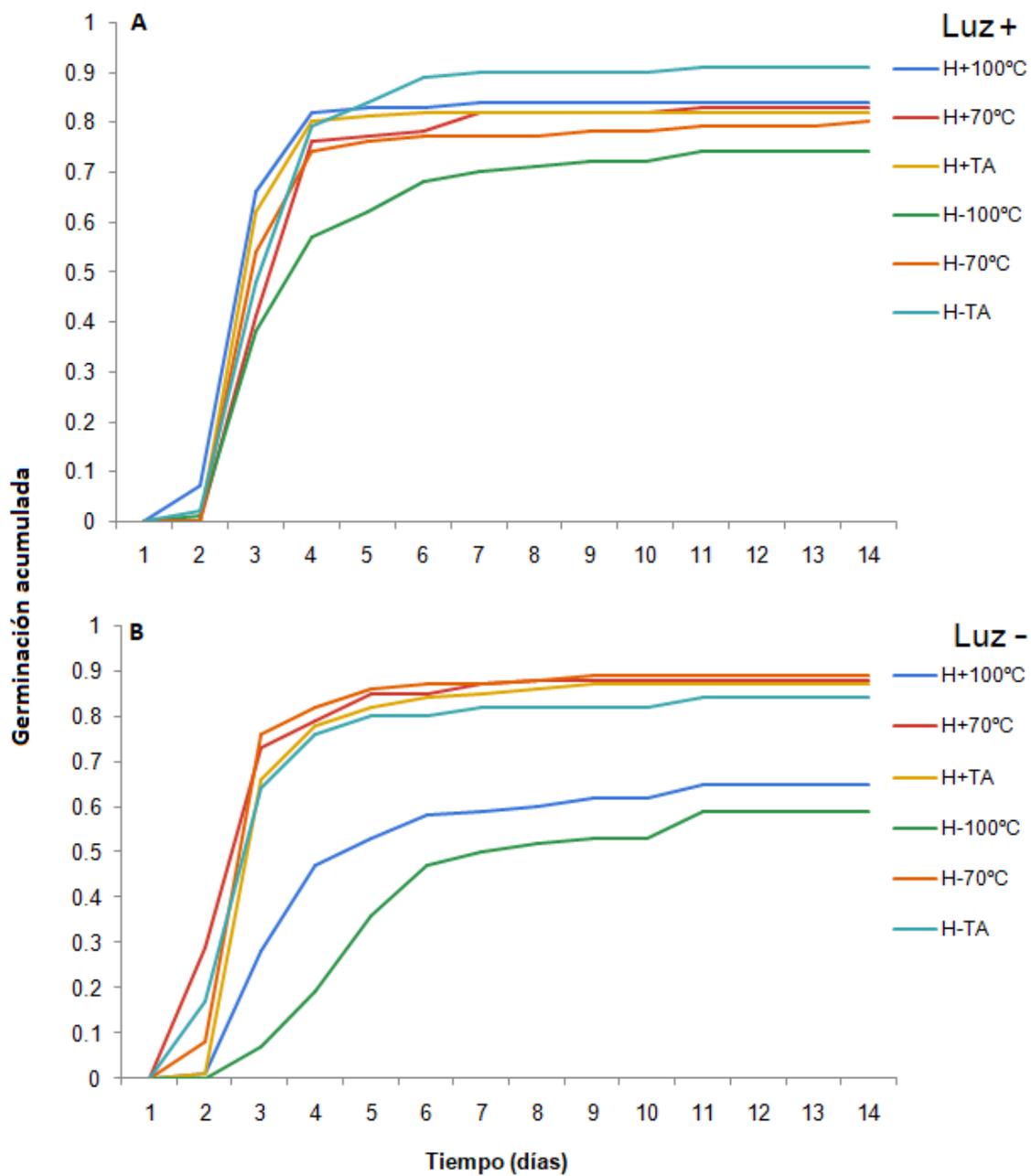


Figura 2. Promedio (n=4) de la proporción de germinación acumulada durante los días que duró el experimento (14 días) para las distintas combinaciones de temperatura y humo, A) con luz y B) sin luz. Los desvíos no se presentan para visualizar mejor las curvas de germinación.

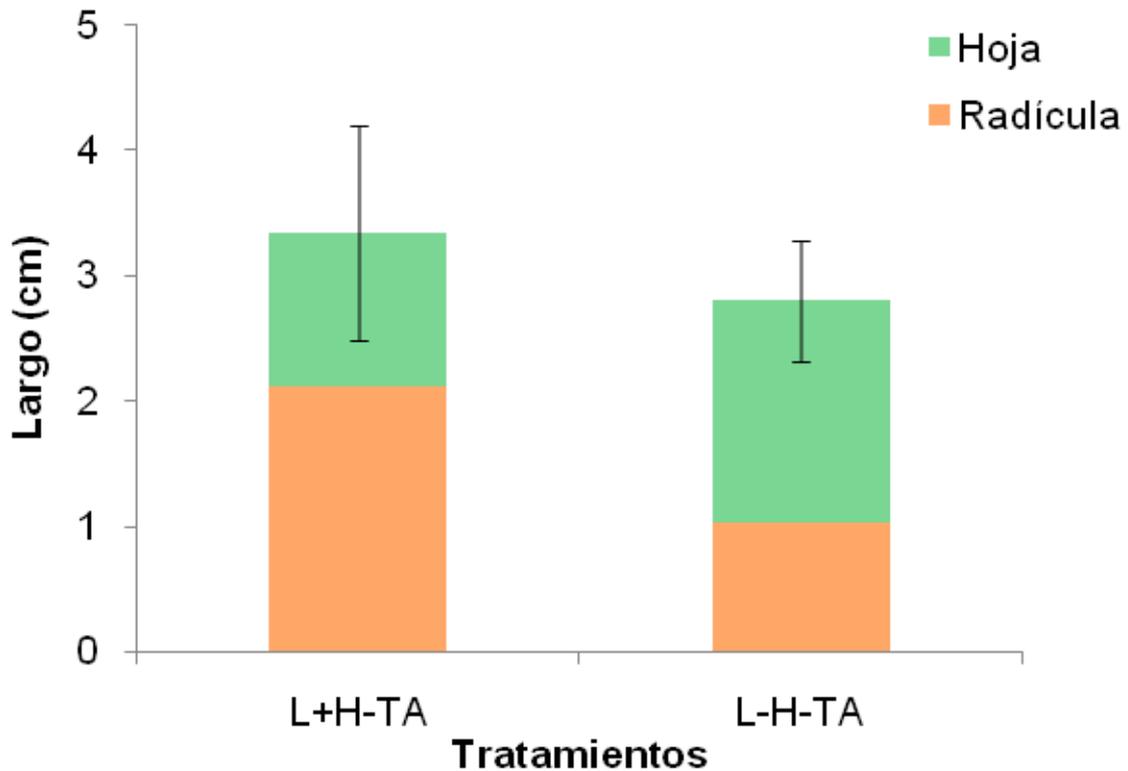


Figura 3. Promedio (n=4) del largo total de las plántulas (cm) para los tratamientos sin humo (H-) y a temperatura ambiente (TA) crecidas con luz (L+) y sin luz (L-) por 14 días. En colores se diferencia cuánto de este largo corresponde a las hojas (verde) y a las radículas (naranja). El largo total no presenta diferencias significativas, mientras que el largo de las hojas y de las radículas sí presentan diferencias significativas ($p < 0.001$). En barras se representa el desvío estándar del largo total de la plántula.

Experimento de crecimiento: individuos juveniles y adultos

Las variables de crecimiento (número de hojas, número de macollos y altura) de las plantas juveniles y adultas desde el inicio al fin del experimento se describen en la Figura 4. Algunas de estas variables adquieren valores similares al control aproximadamente un mes después de la quema o el corte, como por ejemplo el número de hojas verdes en juveniles y adultos y el número de macollos en juveniles. Sin embargo, el corte disminuye la altura de los juveniles y éstos no alcanzan valores similares al control durante todo el experimento. Por el contrario, el número de macollos de los adultos aumenta con respecto al control cuando son quemados o cortados.

En la etapa de juveniles, 4 de los 10 individuos sometidos al tratamiento de quema murieron, por lo que la sobrevivencia fue de un 60%. Al final del experimento, los individuos quemados que sobrevivieron presentaron un promedio de 208 ± 94 hojas verdes, 45 ± 22 macollos y una altura de 71 ± 20 cm (Tabla 4). Sin embargo, en ninguna de estas variables se observó efecto de la quema (Figura 4). Los individuos cortados al final del experimento exhibieron en promedio un total de 170 ± 64 hojas, 43 ± 18 macollos y una altura de 61 ± 18 cm (Tabla 4), generando el corte un decremento de la altura de las plantas juveniles (Figura 4) (valor de Hedges = -1.373, IC = -2.347, -0.399). En cuanto al número de cañas florales totales el control presentó 36 ± 32 , mientras que en la quema $9,3 \pm 14,1$ y en el corte $11,2 \pm 11,5$. El corte afectó negativamente esta variable (Figura 5; valor de Hedges = -1.044 IC = -1.978; -0.110). Las plantas florecieron desde los primeros días de enero a finales de febrero del 2022 (Figura 6). Cabe destacar que los individuos correspondientes al tratamiento juvenil ya habían sido expuestos a los tratamientos para cuando comenzaron a florecer. Se puede observar que en el tratamiento control los individuos florecieron antes que los individuos sometidos a la quema y corte, siendo el pico de floración el 2 de febrero para el control y el 8 y 15 de febrero para corte y quema, respectivamente (Figura 6). En la etapa de adultos, sobrevivieron los 10 individuos a la quema, y al final del experimento éstos tuvieron en promedio 189 ± 85 hojas, 90 ± 42 macollos y una altura de 73 ± 12 cm (Tabla 4). El fuego estimuló el macollaje y se diferenció significativamente del control (valor de Hedges = 1.566 IC = 0.564; 2.568; Figura 6). Los individuos sometidos al corte presentaron un promedio de 214 ± 103 hojas verdes, 96 ± 43 macollos y una altura máxima de 76 ± 22 cm. Este tratamiento también incrementó el número de macollos, comparado con el control (valor de Hedges = 1.693, IC = 0.671; 2.714; Figura 7).

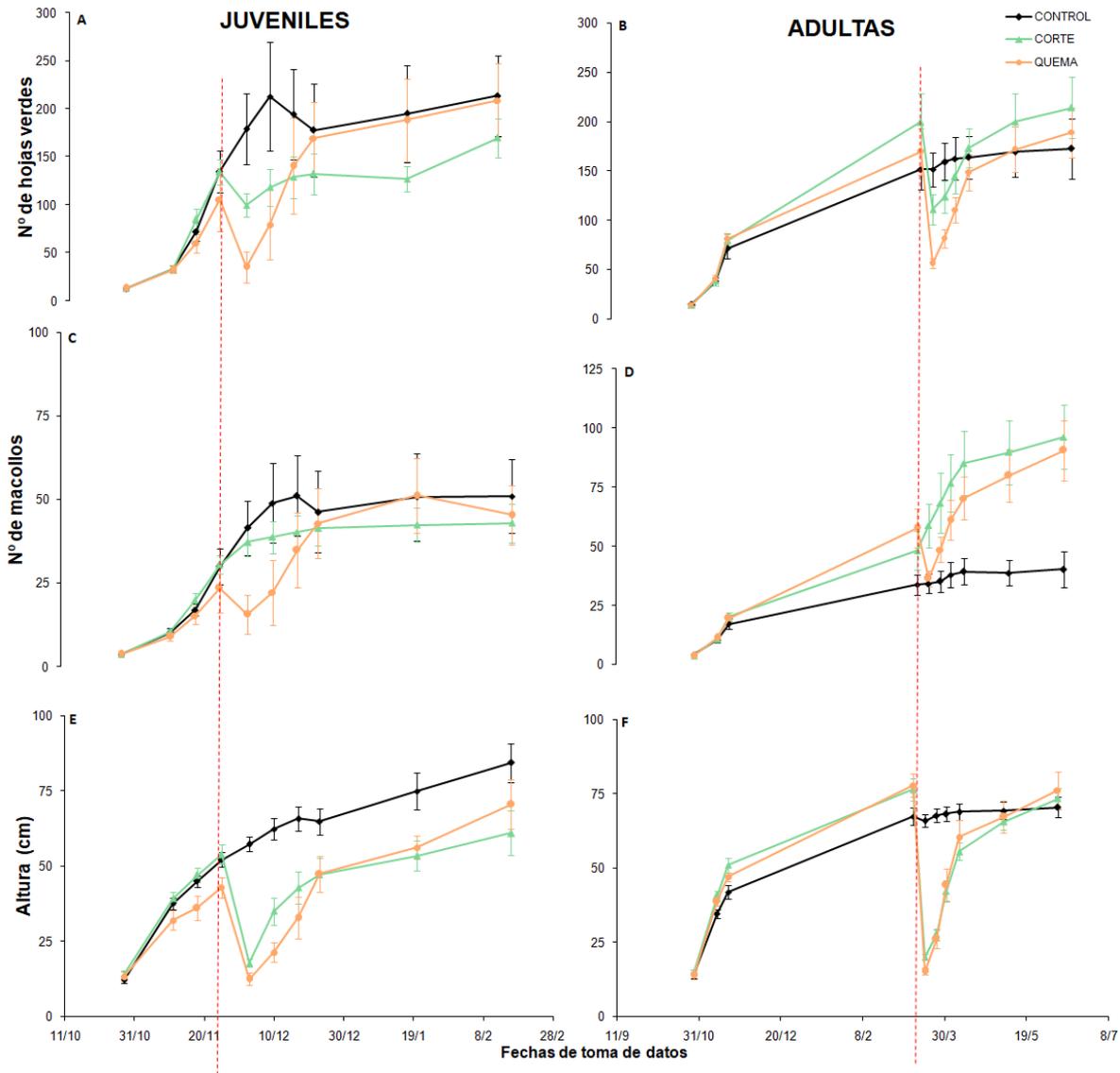


Figura 4. Altura de las plantas, número de macollos y número de hojas verdes para los juveniles (A, C, E) y adultos (B, D, F) en el tiempo, para los tratamientos control (negro), quema (naranja) y corte (verde). La línea punteada roja indica el momento de la quema (quema de juveniles: 25/7/2021; quema de adultos: 10/3/2022)

Tabla 4. Promedios finales con sus respectivos desvíos estándar para las variables número de hojas verdes, número de macollos, altura máxima de la planta (cm), número de cañas florales y relación biomasa de hojas verdes/ biomasa de raíz (g) para los individuos juveniles de *E. plana* en los tres tratamientos.

Tratamiento	Nº de hojas	Nº de macollos	Altura de la planta (cm)	Nº de cañas florales	Biomasa hojas/raíz
Control	214±133	51±35	84±16	36 ± 32	2,6 ± 1,5
Quema	208±94	45±22	71±20	9,3 ± 14,1	1,9 ± 0,6
Corte	170±64	43±18	61±18	11,2 ± 11,5	2 ± 0,8

Tabla 5. Promedios finales con sus respectivos desvíos estándar para las variables número de hojas verdes, número de macollos, altura máxima de la planta (cm) y relación biomasa de hojas verdes/ biomasa de raíz (g) para los individuos adultos de *E. plana* en los tres tratamientos.

Tratamiento	Nº de hoja	Nº de macollos	Altura de la planta (cm)	Biomasa hojas / raíz
Control	173±95	40±21	70±11	1,37 ± 0,64
Quema	189±81	90±40	73±12	1,65 ± 0,61
Corte	214±98	96±42	76±22	1,23 ± 0,24

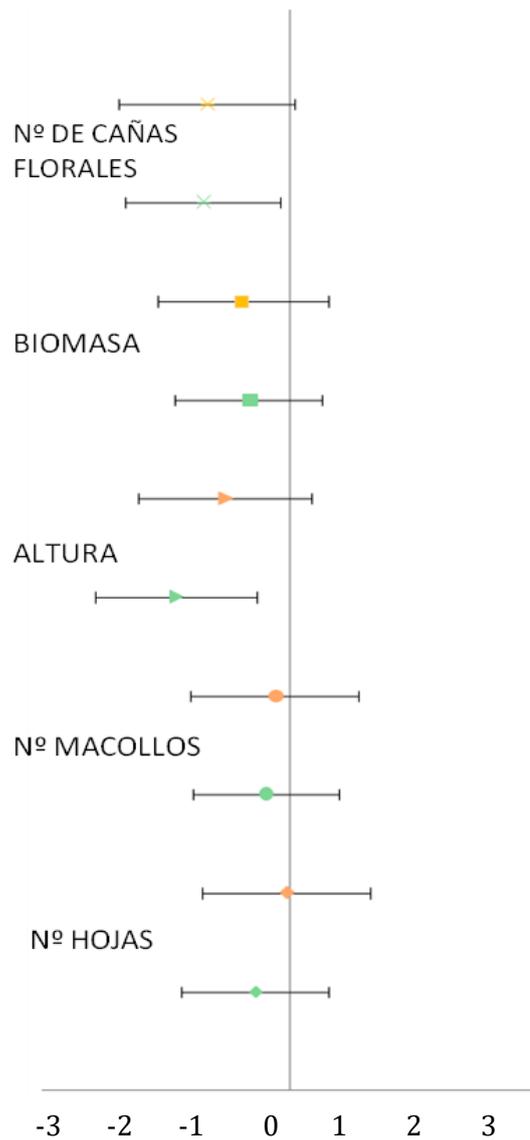


Figura 5. Tamaño de efecto de Hedges y sus respectivos intervalos de confianza (al 95%) de los individuos juveniles. Los tratamientos de quema (naranja) y corte (verde) para las variables número de hojas, número de macollos, altura máxima de la planta, biomasa final y número de cañas florales. Valores positivos indican que el tratamiento incrementa el valor de la variable respuesta y valores negativos lo opuesto. Cuando el intervalo de confianza incluye el cero, no hay efecto del tratamiento. El número de casos para juveniles fue de 6 individuos para el tratamiento quemado y 10 para el tratamiento de corte.

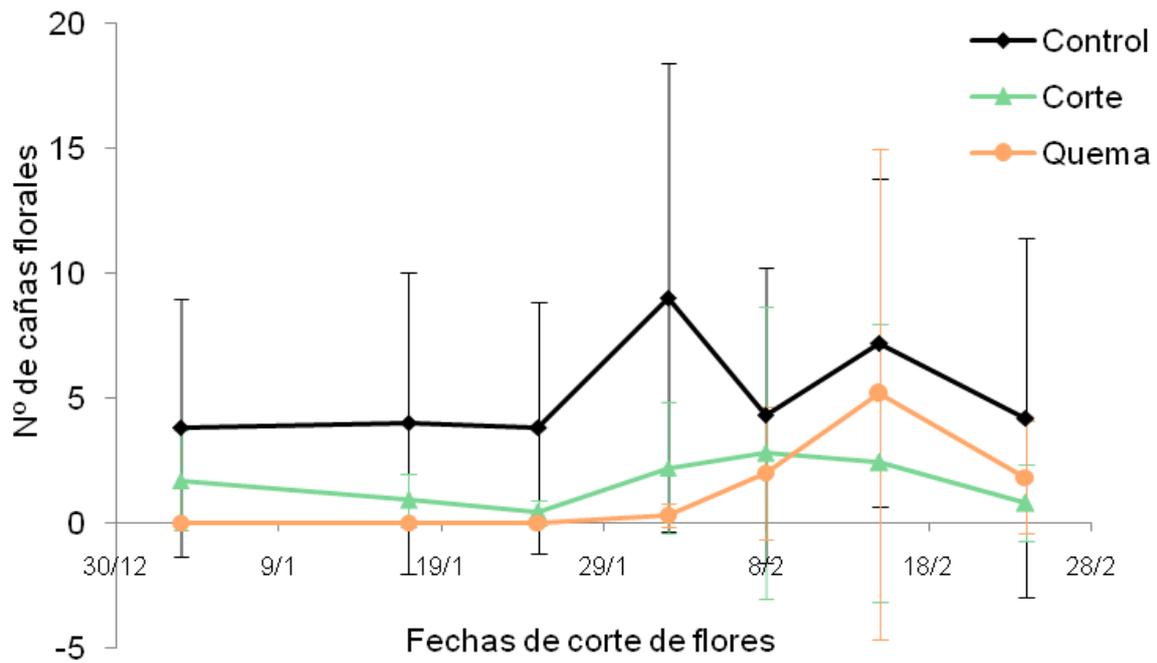


Figura 6. Promedio del número de cañas florales por fecha de remoción, para los individuos juveniles. Los tratamientos se señalan en colores: control (negro), corte (verde) y quema (naranja). La floración ocurrió en el período comprendido entre principios de enero y finales de febrero.

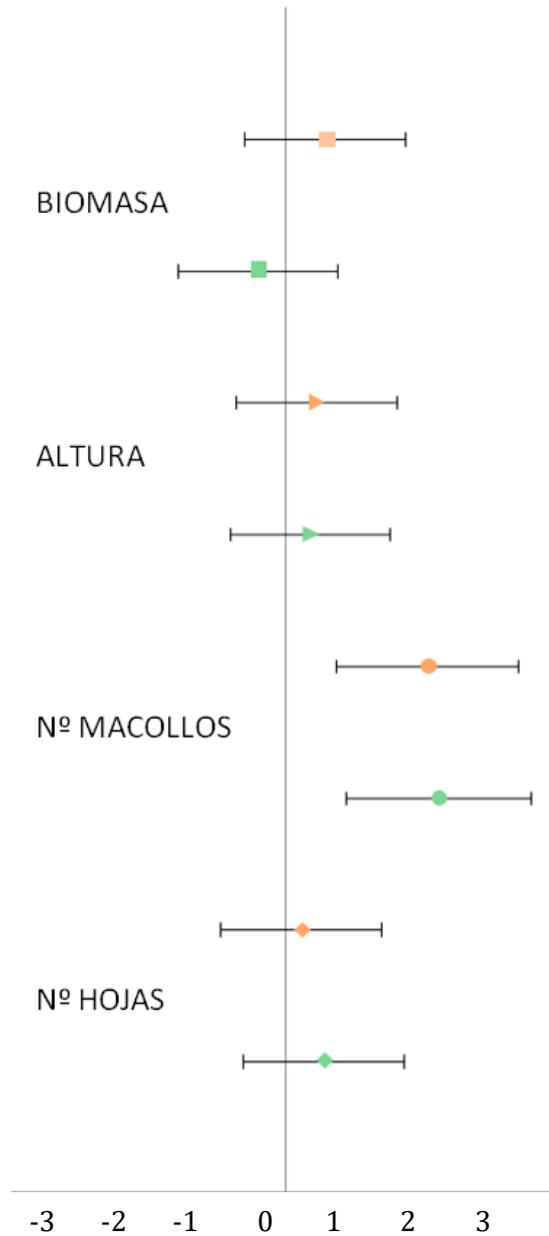


Figura 7. Tamaño de efecto de Hedges y sus respectivos intervalos de confianza (al 95%) de los individuos adultos. Los tratamientos de quema (naranja) y corte (verde) para las variables número de hojas, número de macollos, altura máxima de la planta y biomasa final. Valores positivos indican que el tratamiento incrementa el valor de la variable en estudio y valores negativos lo opuesto. Cuando el intervalo de confianza incluye el cero, no hay efecto del tratamiento. El número de casos es de 10 para ambos tratamientos.

DISCUSIÓN

Este trabajo evaluó la respuesta de la especie invasora *E. plana* al fuego, debido a que éste es utilizado como una estrategia de manejo en algunos pastizales de la región del Río de la Plata (Paruelo *et al.*, 2022, López-Mársico *et al.*, 2024), aunque no es recomendado por técnicos cuando el campo está invadido por esta especie (Pereira, 2008). Las preguntas que guiaron el trabajo fueron ¿cómo cambian ciertas variables de germinación y crecimiento de *E. plana* frente a eventos de quema? y si ¿estos cambios podrían generar un mayor potencial de invasión de la especie? Los resultados arrojan evidencias de que la respuesta de *E. plana* al fuego varía dependiendo de la etapa de desarrollo de la especie (desde la germinación a individuos adultos) y que alguno de estos cambios reflejan su buen desempeño como especie invasora en los pastizales debido a sus estrategias de germinación y crecimiento.

Respuesta de las semillas de E. plana al fuego

Independientemente de los tratamientos, las semillas de *E. plana* presentaron una alta germinación, y más de la mitad tardaron solamente 3 días en promedio para germinar. La mayoría de las semillas que germinaron presentaron emergencia de la primera hoja, como un indicador del rápido desarrollo y la alta sobrevivencia de la especie. Estos resultados coinciden con lo reportado por Roitman *et al.*, (2002), donde la tasa de germinación y sobrevivencia de *E. plana* fue de las más altas al comparar con otras especies nativas del pastizal del sur de Brasil. Esta gran capacidad reproductiva es una característica propia de las especies invasoras que producen gran cantidad de unidades de dispersión con altos valores de germinación en cortos intervalos de tiempo (van Kleunen *et al.*, 2016). Esto coincide con otros trabajos en la región que evaluaron esta especie y destacan su capacidad germinativa. Guido *et al.* (2017), registró un alto porcentaje de germinación (73.3%) de esta especie a las 24 hs de ser colocadas a germinar y Bittencourt *et al.* (2017) altas tasas de germinación a los 35°C.

Dado que *E. plana* presenta características en cuanto a su capacidad germinativa que la hace una exitosa invasora (alta y rápida germinación) y en su lugar de origen es indicadora de ambientes degradados con sobrepastoreo y quemadas (Ghebrehiwot *et al.*, 2012, Fish *et al.*, 2015), se esperaba que las semillas “quemadas” germinaran

más y a mayor velocidad, lo cual no ocurrió. El tratamiento con mayor germinación fue cuando las semillas se encontraban en el tratamiento sin los efectos del fuego, sin choque térmico, humo y con luz (L+H-TA). Al comparar con este tratamiento, se observa una tendencia al declive en la germinación cuando las semillas fueron expuestas a algunos de los factores asociados al fuego. El descenso significativo en la germinación se observó cuando las semillas fueron sometidas a choques térmicos de 70°C y 100°C. Además, este descenso se acentúa en aquellas expuestas a 100° y sin luz, que germinaron aproximadamente un 60%. Como se ha observado en otros trabajos, la germinación de algunas especies del género *Eragrostis* responden a la presencia de luz (Lamego *et al.*, 2023). Esta tendencia a un declive en la germinación de *E. plana* en la oscuridad fue reportada previamente por Bittencourt *et al.* (2017), quienes sugieren una sensibilidad moderada de las semillas a la exposición de luz. En su trabajo, la germinación en ausencia de luz fue de aproximadamente de un 84,5% mientras que con luz fue un 10% mayor (Bittencourt *et al.*, 2017). Al igual que en estos resultados, la germinación en la oscuridad fue menor pero aun así fue elevada. Germinar en condiciones de oscuridad es una característica importante que podría incrementar la capacidad invasiva de esta especie (Bittencourt *et al.*, 2017; Maldaner *et al.*, 2019; Lamego *et al.*, 2023). Según Lamego *et al.*, (2023), la exitosa expansión de *E. plana* en los pastizales del sur de Brasil podría estar relacionada con la independencia de la luz para que las semillas germinen, favoreciendo la invasión debido a la ventaja sobre las especies nativas.

Trabajos realizados con semillas de especies nativas sometidas a diferentes factores del fuego señalan que las especies nativas de pastizales son generalmente sensibles o tolerantes al fuego (Overbeck *et al.*, 2007; López-Mársico *et al.*, 2019b). Al evaluar la respuesta de la germinación de algunas especies nativas luego de expuestas a choque térmico de 50°C y 100°C se observó un descenso en el porcentaje de germinación y un aumento en el tiempo de germinación (López-Mársico *et al.*, 2019). Aunque *E. plana* también disminuyó su germinación con la temperatura, ésta fue igualmente alta. Las diferencias en velocidad de germinación entre *E. plana* y las especies nativas podría significar una ventaja en el acceso a los recursos y así mayor posibilidad de establecimiento y propagación (Gioria y Pysek 2017, Guido *et al.*, 2017).

Respuesta de las plantas juveniles y adultas de E. plana al fuego

Por otro lado, la respuesta de las plantas juveniles y adultas a la quema fue diferente para las variables estudiadas. Dado que *E. plana* es una especie que presenta naturalmente gran cantidad de hojas, raíces fibrosas y un alto número de inflorescencias (Zabala-Pardo y Lamego, 2024), y que a su vez se asocia a lugares perturbados, se esperaba que la quema tuviera un efecto positivo en estas variables como una estrategia de su alta invasividad.

En plantas juveniles, el fuego mató al 40% de los individuos. Algunos trabajos han evidenciado la muerte de gramíneas debido a las quemadas. Strong *et al.* (2013) evaluaron los efectos del fuego en diferentes características de la gramínea C4 *Aristida purpurea*, y notaron que el fuego incrementó la mortalidad en comparación con zonas no quemadas, aunque el efecto fue variable dependiendo de la severidad del mismo. Garnier y Dajoz (2001) estudiaron la influencia del fuego en la demografía de la gramínea *Hyparrhenia diplandra* en África occidental, y observaron que la mortalidad de las plantas fue mayor en áreas quemadas en comparación con áreas no quemadas. Además, resaltan que las plantas más jóvenes y las que estaban en fases de crecimiento activo eran más susceptibles a la mortalidad por incendio (Garnier y Dajoz, 2001). Estas diferencias en la mortalidad podrían deberse al tamaño de las maciegas en esta fase temprana de desarrollo, ya que en plantas juveniles el fuego podría destruir las estructuras de rebrote sin posibilidad de recuperación.

La cantidad de cañas florales no fue afectada por la quema, pero sí se observó un retraso de 15 días en la aparición de éstas en los individuos quemados. Estos resultados difieren de los observados para la especie nativa *Saccharum angustifolium*, gramínea C4 que forma maciegas, la cual presentó mayor número de cañas florales en respuesta al fuego (López-Mársico, 2020). También difieren de lo observado en ecosistemas propensos al fuego, como la sabana abierta en el Cerrado brasileño, donde la mayoría de las gramíneas estudiadas florecieron luego de los eventos de fuego, incluso en la temporada seca, y que la exclusión del fuego condujo a una disminución en el número de individuos en floración y en los macollos reproductivos de las especies (Fidelis *et al.*, 2022).

En la fase de adultos, tanto el fuego como el corte aumentaron el número de macollos de los individuos, lo que implica que la remoción de biomasa incrementó esta variable. Un respuesta similar se ha observado en otros trabajos donde luego de la remoción

de biomasa, por otros factores como la herbivoría (Altesor *et al.*, 2005), ocurre una sobrecompensación en el crecimiento de las plantas. Esto puede deberse a que las yemas reproductivas quedan más expuestas a la luz y el agua. Muchas plantas en ecosistemas propensos al fuego han desarrollado adaptaciones que les permiten no solamente sobrevivir, sino también prosperar después de un incendio. Estas adaptaciones incluyen la capacidad de rebrotar desde estructuras subterráneas (como raíces, rizomas o bulbos) que están protegidas del fuego (Pausas y Keeley, 2009). En un trabajo previo que evaluó la quema como estrategia de manejo de *E. plana* en campos invadidos de Cerro Largo (Uruguay), se observó que esta promueve el aumento de la superficie ocupada por la especie y su dispersión en el pastizal (Ashfield, 2005). Este aumento en la superficie ocupada podría deberse al aumento en la capacidad de macollaje observada en este trabajo. Ejemplos de cómo el fuego incide sobre el rebrote en las plantas también se observó al evaluar la alta capacidad de rebrote que presentó *Andropogon gerardii* después de un incendio, lo que le permite ser dominante en ecosistemas donde el fuego es una perturbación recurrente en los pastizales de América del Norte (Knapp y Seastedt, 1986). Garnier y Dajoz (2001) señalan que las plantas sobrevivientes al fuego han demostrado un crecimiento vigoroso en el período posterior al incendio, indicando una adaptabilidad a los regímenes de fuego en su ecosistema. Esto se debe a que algunas plantas tienen estrategias adaptativas que les permiten responder positivamente a los factores del fuego, así como una mayor capacidad de rebrote. Estas respuestas adaptativas no solo permiten la recuperación de las plantas después del fuego, sino que también pueden potenciar su crecimiento en el largo plazo, beneficiándose del entorno alterado por esta perturbación (Garnier y Dajoz, 2001; Bond y Keeley, 2005).

A partir de este capítulo se concluye que el fuego posee distintos efectos en la invasividad de *E. plana*, según en qué etapa de desarrollo ontogénico se encuentra, lo cual podría ser considerado para prevenir o controlar la invasión de esta especie en pastizales. En lo que refiere a la germinación, tal como otros trabajos lo han reportado, se destaca su alto porcentaje y temprana germinación, independientemente de los factores del fuego. Cabe destacar que las altas temperaturas y la ausencia de luz mermaron la germinación de la especie, lo que podrían ser indicios para conducir a estudios que logren encontrar la combinación de factores que logren una reducción de su germinación. En relación al crecimiento de

las plantas de *E. plana*, el efecto del fuego afectó de forma distinta a los ejemplares juveniles y adultos, afectando la supervivencia de plantas juveniles. Por lo tanto, el tamaño de los individuos al momento de la quema podría ser un factor importante a tener en cuenta para el control de poblaciones establecidas, obteniendo un mayor éxito de control cuando los individuos pertenecen a etapas tempranas de desarrollo, donde el fuego puede acceder a las estructuras de rebrote y afectar su supervivencia. Sin embargo, el fuego en plantas adultas de mayor tamaño podría promover el crecimiento de éstas debido a su efecto positivo en la remoción de biomasa en pie, aumentando la invasividad de esa especie por medio de la producción de macollos.

DISCUSIÓN GENERAL

En esta tesis se evaluó el efecto del fuego sobre la invasión de *E. plana*, debido a que es una perturbación que se utiliza frecuentemente como medida de manejo en pastizales (Pruel et al., 2002). La especie *E. plana* es una de las gramíneas exóticas invasoras con mayor grado de preocupación en los pastizales de Uruguay y sur de Brasil (Guido et al., 2016; 2024; Quiñones et al., 2021), de la cual existe escasa información sobre su interacción con el fuego en la región. El fuego puede alterar distintos aspectos del proceso de invasión (Richardson et al., 2000), ya sea modificando la susceptibilidad de la comunidad a la invasión (Vila et al., 2008; Davis, 2009; Margherita et al., 2023) o alterando atributos de la especie que acentúan su carácter invasor (Richardson y Peysek, 2006; Gioria et al., 2023). Para ello, esta tesis se dividió en dos capítulos independientes, donde a partir de abordajes experimentales se evaluó el efecto del fuego en (i) la invasión de una comunidad de los pastizales del este de Uruguay (capítulo I) y en la invasividad de *E. plana* en distintos estadios de desarrollo (capítulo II).

El primer capítulo describe la invasión de la comunidad fitosociológica V de los pastizales de Sierras del Este (Lezama et al., 2019) luego de ser quemados y frente a una posible llegada de propágulos de *E. plana*. Las quemaduras son una práctica periódica que se llevan a cabo en esa zona, con el objetivo de disminuir la biomasa de una gramínea cespitosa formadora de maciegas (*Saccharum angustifolium*), característica de esa comunidad, y generar brotes tiernos para el ganado (López-Mársico et al., 2019a, 2021; Cuello et al., 2020). Este trabajo evidenció que esta comunidad es susceptible a la invasión por *E. plana* independiente de las quemaduras. Sin embargo, se observó que luego de la quema algunas características propias de ambientes perturbados, como el aumento del porcentaje de suelo desnudo podrían favorecer la invasión de *E. plana*. Este aumento conlleva a la liberación de espacio, uno de los recursos por los cuales las plantas compiten para germinar y crecer, apoyando la hipótesis de Davis et al. (2000) sobre la fluctuación de recursos.

El segundo capítulo indaga si el fuego modifica características de *E. plana* que potencian su desempeño invasor. Se evaluó su incidencia en diferentes estadios del ciclo de vida de la especie: semillas, plantas juveniles y adultas. Para ello, se

realizaron dos experimentos, el primero para dilucidar los efectos del fuego en atributos relacionados a la germinación, sometiendo las semillas a factores directos e indirectos del fuego como lo son los choques térmicos (temperatura ambiente, 70°C y 100°C), el humo y la disponibilidad de luz. El segundo experimento consistió en quemar individuos juveniles y adultos, evaluando cambios en atributos relacionados al crecimiento y reproducción. Se observó que el efecto del fuego depende del estadio de los individuos.

La germinación de la especie disminuyó con las altas temperaturas. Esta incidencia de la temperatura en la germinación ya se ha observado en otras especies principalmente en herbáceas de pastizales (Oberbeck *et al.*, 2006; López-Mársico *et al.*, 2019). Las altas temperaturas (100°) en ausencia de luz fue lo que más afectó la germinación de *E. plana*, lo que podría dar indicios que algunos atributos del fuego merman su germinación. Igualmente hay que señalar que la germinación varió entre 60 y 90% aproximadamente, siendo valores altos, coincidiendo con lo ya reportado para la especie en otros trabajos (Bittencourt *et al.*, 2017; Guido *et al.*, 2017). Este efecto negativo de la ausencia de luz ya se ha observado previamente, lo cual sugiere que las semillas de *E. plana* son moderadamente sensibles a la exposición a la luz (Bittencourt *et al.*, 2017; Lamego *et al.*, 2023).

En cuanto a las plantas juveniles, el fuego mató 40% de las plantas, lo que podría llevar a pensar que las quemas antes y durante este período podrían ser consideradas como estrategia de control. Cuando las plantas son pequeñas, las yemas de rebrote están más expuestas al fuego y explicaría la mortalidad (Garnier y Dajoz, 2001). Cabe destacar que cortarlas, si bien no provocó mortalidad, afectó el crecimiento de los juveniles, ya que no lograron alcanzar la altura de aquellos juveniles sin corte, lo cual también podría tenerse en cuenta como medida de manejo. Por otro lado, la respuesta de *E. plana* cuando adulta es distinta, la remoción de biomasa tanto por quema como por el corte estimularon su macollaje. Esta respuesta positiva se ha observado en otras gramíneas que forman maciegas, que luego de un tiempo de quemadas son más grandes que las no quemadas. Tanto el fuego como el corte remueven el exceso de hojas secas, abriendo el espacio para que llegue la luz, estimulando las yemas de rebrote que se encuentran al ras del suelo protegidas entre las vainas (Garnier y Dajoz, 2001; Bond y Keeley, 2005).

La información ecológica derivada de esta tesis contribuye a responder dos preguntas fundamentales en la teoría de las invasiones biológicas: ¿qué características tornan una comunidad invasible? y ¿qué características tornan a una especie una exitosa invasora? (Richardson y Pysek, 2006). En relación al proceso de invasión, que incluye las etapas de introducción, naturalización e invasión, y las diferentes barreras que una especie debe superar para volverse invasora (barreras geográficas, ambientales y biológicas (Richardson *et al.*, 2000), se demostró que la comunidad V de la zona de Sierras del Este es susceptible a la invasión por *E. plana*, más allá de las prácticas de quema que modifican variables estructurales de la comunidad (riqueza de especies y el suelo desnudo). Si *E. plana* se introdujera en esta comunidad, podría fácilmente naturalizarse, estableciéndose en el nuevo entorno, ya que se caracteriza por presentar una alta capacidad para germinar y sobrevivir. *E. plana* fue capaz de sortear las barreras biológicas de la comunidad, como la resistencia biótica ejercida por parte de las especies nativas, a través de la competencia por recursos como luz, agua, nutrientes y espacio, debido a que tiene características biológicas que le confieren ventajas como invasora. Como se observó en este trabajo, *E. plana* tiene un alto porcentaje y rápida germinación, rápido crecimiento y reproducción temprana (aprox. 5 meses). Igualmente, estas características fueron modificadas por el fuego, que afectó distintamente su desempeño, dependiendo del estadio del ciclo de vida de la planta. En las etapas de semillas y juveniles, estas características fueron afectadas negativamente, mermando la germinación y matando la planta, lo cual en el largo plazo perjudicaría el establecimiento de la población. Cuando adultas, el fuego promovió el macollaje, lo que podría contribuir a la expansión local de la planta más allá de los puntos de introducción.

Finalmente, este trabajo genera información que aporta al conocimiento sobre la ecología de *E. plana*, una especie exótica invasora de los pastizales del Río de la Plata, para la cual aún existen vacíos de información para comprender su gran éxito en esta región y no se cuentan con medidas de control eficientes (Guido y Quiñones, 2021). Las investigaciones sobre la ecología de la especie y su respuesta ante perturbaciones, contribuyen a entender cuáles factores tornan a una comunidad más invasible y qué situaciones prevenir para no promover su invasividad. De esta manera, se destaca que la comunidad de pastizal V de Uruguay es altamente

susceptible a la invasión, independientemente del fuego, pero que esta perturbación tiene distintos efectos en la especie según el estadio de vida de la planta (semillas, juveniles y adultos). Este trabajo evidencia observaciones de los productores de la región este de Uruguay, los cuales comentan que al utilizar el fuego como medida de manejo de la especie notan un aumento del grado de invasión en el tiempo. Esta podría tener una posible explicación si los ejemplares fueran adultos y sobrecompensan el crecimiento cuando quemados. A través de esta selección de experimentos buscamos explicar dos conceptos estrechamente asociados con el proceso de invasión: la invasibilidad y la invasividad y su relación con el fuego en el caso de *E. plana*.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashfield, L. (2005). Ecología de *Eragrostis Plana* Ness y respuesta a alternativas culturales de manejo. UdelaR.
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F., y Rodríguez, C. (2005). Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1), 83–91. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-5800-5>
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R. B., Sarasola, M., y Paruelo, J. M. (2006). Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(3), 323–332. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x>
- Baggio, R., de Medeiros, R. B., Focht, T., da Rosa Boavista, L., Pillar, V. D., y Müller, S. C. (2018). Effects of initial disturbances and grazing regime on native grassland invasion by *Eragrostis plana* in southern Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(3), 158-165.
- Behling, H., Pillar, V. D., Müller, S. C., y Overbeck, G. E. (2007). Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*, 10(1), 81-90.
- Bittencourt, H. V. H., Bonome, L. T. S., Trezzi, M. M., Vidal, R. A., y Lana, M. A. (2017). Seed germination ecology of *Eragrostis plana*, an invasive weed of South American pasture lands. *South African Journal of Botany*, 109, 246-252.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., ... y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology y evolution*, 26(7), 333-339.
- Bond, W. J., y Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology y Evolution*, 20(7), 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Brazeiro, A., Bresciano, D., Brugnoli, E., y Iturburu, M. (2021) Especies exóticas invasoras de Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión. RETEMA-UdelaR, CEEI-Ministeriode Ambiente, Montevideo, 226p.
- Bremm, C., Laca, E. A., Fonseca, L., Mezzalira, J. C., Elejalde, D. A. G., Gonda, H. L., y de Faccio Carvalho, P. C. (2012). Foraging behaviour of beef heifers and ewes in natural grasslands with distinct proportions of tussocks. *Applied Animal Behaviour Science*, 141(3-4), 108-116.
- Bremm, C., Carvalho, P. C., Fonseca, L., Amaral, G. A., Mezzalira, J. C., Perez, N. B., ... y Laca, E. A. (2016). Diet switching by mammalian herbivores in response to exotic grass invasion. *PloSone*, 11(2), e0150167.
- Bresciano, D., Altesor, A., y Rodríguez, C. (2014). The growth form of dominant grasses regulates the invasibility of Uruguayan grasslands. *Ecosphere*, 5(9), 1-12.
- Catford, J. A., Jansson, R., y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions*, 15(1), 22-40.

- Caratti, F.C. (2019). Graduate program in crop protection—UFPel. Disponible en: https://wp.ufpel.edu.br/ppgfs/files/2021/05/Tese_Fernanda-Cassiane-Caratti.pdf [Acceso 10 de mayo 2023]
- Carvalho, G. O. (2009). Especies exóticas e invasões biológicas. *Ciencia Ahora*, 23(12), 15-21.
- Chapin III F.S., Matson P.A., y Vitousek P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer Science + Business Media. 529 p.
- Cheney P y Sullivan A. (2008). *Grassfires: fuel, weather and fire behavior*. Collingwood: CSIRO Publishing. 150 p.
- Coelho, R. W. (1983). CapimAnnoni 2, uma invasora a ser controlada: InformaçõesDisponíveis. In: 2ª Jornada Técnica de Bovinocultura de Corte no Rio Grande de Sul. Porto Alegre. p. 51-75.
- Coelho, R.W. (1993). Diagnóstico do Problema e Retrospectiva da Pesquisa Realizada comCapimAnnoni 2 no CNPO e CPATB. In: Macedo, W., (Ed.) Reunião Regional de Avaliação de Pesquisa comAnnoni 2. Síntese da sessãoplenária..Bagé, Brasil. EMBRAPA – CPPSUL, Documentos, 7; p. 53-69.
- Cuello, N., López-Mársico, L. y Rodríguez, C. (2020). Field burn versus fire-related cues: germination from the soil seed bank of a south American temperate grassland. *Seed Science Research*, 30, 206–214. Available from: <https://doi.org/10.1017/S0960258520000288>
- Davis, M. A., Grime, J. P., y Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3), 528-534.
- Davis, M. A. (2009). *Invasion biology*. Oxford University Press.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A., y Ewers, R. M. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in ecology y evolution*, 22(9), 489-496.
- Dresseno, A.L.P., Guido, A., Balogianni, V. y Overbeck, G.E. (2018). Negative effects of an invasive grass, but not of native grasses, on plant species richness along a cover gradient. *Austral Ecol.* 43 (8): 949-954.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. - Methuen, London.
- Emery, S. M. (2007). Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities?. *Journal of Ecology*, 95(5), 1027-1035.
- Favaretto, A., Ortiz Chini, S., Scheffer-Basso, S. M., Sobottka, A. M., Bertol, C. D., y Perez, N. B. (2015). Pattern of allelochemical distribution in leaves and roots of tough lovegrass ('*Eragrostisplana*'Nees.). *Australian Journal of Crop Science*, 9(11), 1119-1125.
- Fidelis, A., Blanco, C.C., Müller, S.C., Pillar, V.D. y Pfadenhauer, J. (2012). Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *J. Veg. Sci.* 23, 552–562.

Fidelis, A., Rodrigues, C. A., Dairel, M., Blanco, C. C., Pillar, V. D., y Pfadenhauer, J. (2021). What matters for vegetation regeneration in Brazilian subtropical grasslands: seeders or resprouters?. *Flora*, 279, 151817.

Fidelis, A., Zironi, H.L., Rossatto, D.R. y Zanzarini, V. (2022) Fire stimulates grass flowering in the Cerrado independent of season. *Journal of Vegetation Science*, 33, e13125. Available from: <https://doi.org/10.1111/jvs.13125>

Fidelis, A. (2020). Is fire always the “bad guy”? *Flora*, 268, 151611.

Fish, L., Mashau, A.C., Moeaha, M.J. y Nembudani, M.T. (2015). "Identification guide to southern African grasses. An identification manual with keys, descriptions and distributions" *Strelitzia* 36 Pretoria South African National Biodiversity Institute

Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., y Trengove, R. D. (2004). Molecular weight of a germination-enhancing compound in smoke. *Plant and soil*, 263, 1-4.

Garnier, L. K., y Dajoz, I. (2001). The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas, *Hyparrheniadiplandra*. *Journal of Ecology*, 89(2), 200-208.

Gentili, R., Schaffner, U., Martinoli, A., y Citterio, S. (2021). Invasive alien species and biodiversity: Impacts and management. *Biodiversity*, 22(1-2), 1-3.

Ghebrehiwot, H. M., Kulkarni, M. G., Kirkman, K. P., y Van Staden, J. (2012). Smoke and heat: influence on seedling emergence from the germinable soil seed bank of mesic grassland in South Africa. *Plant Growth Regulation*, 66, 119-127.

Gioria, M., y Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19(4), 1055-1080.

Gioria, M., Hulme, P. E., Richardson, D. M., y Pyšek, P. (2023). Why are invasive plants successful?. *Annual Review of Plant Biology*, 74(1), 635-670.

Gorgone-Barbosa, E., Pivello, V. R., Baeza, M. J., y Fidelis, A. (2016). Disturbance as a factor in breaking dormancy and enhancing invasiveness of African grasses in a Neotropical Savanna. *Acta Botanica Brasilica*, 30, 131-137.

Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley and Sons. 222 p.

Guido, A., Altesor, A., Cayssials, V., Lezama, F., Mello, A. L., Paruelo, J., y Baeza, S. (2024). Patterns and drivers of alien plant invasion in Uruguayan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 35(5), e13306.

Guido, A., Hoss, D., y Pillar, V. D. (2017). Exploring seed to seed effects for understanding invasive species success. *Perspectives in ecology and conservation*, 15(3), 234-238.

Guido, A., Vélez-Martin, E., Overbeck, G. E., y Pillar, V. D. (2016). Landscape structure and climate affect plant invasion in subtropical grasslands. *Applied Vegetation Science*, 19(4), 600-610.

Guido, A. y Guadagnin, D.L. (2015). Espécies exóticas invasoras. Pp 133-141. En: Campos do Sul, Pillar VD y Lange O (eds.). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

- Guido, A. y Quiñones, A. (2021). *Eragrostis plana* Nees (capín Annoni) de Uruguay. En: Brazeiro A, Bresciano D, Brugnoli E y Iturburu M (eds): *Especies exóticas invasoras de Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión*. Pp. 63-73. Retema-UdelaR/CEEI, Ministerio de Ambiente, Montevideo.
- Jaganathan, G. K. (2015). Are wildfires an adapted ecological cue breaking physical dormancy in the Mediterranean basin?. *Seed Science Research*, 25(2), 120-126.
- Keeley, J. E., y Fotheringham, C. J. (2000). Role of fire in regeneration from seed. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 311-330). Wallingford UK: Cabi Publishing.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., y Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in plant science*, 16(8), 406-411.
- Knapp, A. K., y Seastedt, T. R. (1986). "Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie." *Bioscience*, 36(10), 662-668.
- Lamego, F. P., Caratti, F. C., Roma-Burgos, N., Scherner, A., Zabala-Pardo, D., Avila, L. A., y Bastiani, M. O. (2024). Factors affecting seed germination of *Eragrostis plana* populations. *Advances in Weed Science*, 41, e020230030.
- Laterra, P, Vignolio, O. R., Hidalgo, L., Fernández, O. N., Cauhépé, M. A., y Maceira, N. (1998). Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum*spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa deprimida argentina. *Ecotropicos*, 11(2), 141–149.
- Levine, J. M., Adler, P. B., y Yelenik, S. G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology letters*, 7(10), 975-989.
- Lenhard, W. y Lenhard, A. (2022). Computation of effect sizes. Retrieved from: https://www.psychometrica.de/effect_size.html. *Psychometrica*. DOI: 10.13140/RG.2.2.17823.92329
- Lezama, F., Pereira, M., Altesor, A., y Páruelo, J. M. (2019). Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, 49(3).
- Lockwood JL, Hoopes MF. Marchetti, MP (2013). *Invasion ecology*, 2nd edn. WileyBlackwell, Chichester, UK.
- López-Mársico, L.(2020). Efectos del fuego sobre la vegetación y variables ambientales en pastizales de Sierras del Este, Uruguay. UdelaR, Montevideo, Uruguay.
- López- Mársico, L., Lezama, F., y Altesor, A. (2024). Fire and grazing interaction in a subhumid grassland: Effects on a dominant tussock grass. *Applied Vegetation Science*, 27(3), e12795.
- López-Mársico, L., Lezama, F., y Altesor, A. (2021). Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science*, 24(1), e12521
- López-Mársico, L., Lezama, F., y Altesor, A. (2019). ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? In A. Altesor y L. López-Mársico (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales II* (pp. 97–107). Montevideo, Uruguay: INIA-FPTA."

López-Mársico, L., Fariás-Moreira, L., Lezama, F., Altesor, A., y Rodríguez, C. (2019). Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, 54, 53–63. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09336-5>.

Maldaner, J., KistSteffen, G. P., Missio, E. L., Witt Saldanha, C., Silveira Moro, T., Conterato, I. F., ... y Matos de Moraes, R. (2019). Variations in luminosity, temperature and osmotic potential affect the *Eragrostis plana* germination. *Agrociencia (Uruguay)*, 23(1), 11-17.

Manson, R. H., E. J. Jardel P., M. Jiménez-Espinoza y C. A. Escalante-Sandoval. (2009). Perturbaciones y desastres naturales: impacto sobre las ecorregiones, la biodiversidad y el bienestar socioeconómico. En: R. Dirzo, R. González e I. J. March (Compiladores) *Capital Natural de México. Vol. II. Estado de conservación y tendencias de cambio*. Comisión Nacional para el Conocimiento

Medeiros, R. B., Saibro J. C. y Focht, T. (2009). Invasão do capim-annoni (*Eragrostis plana* Nees) no bioma Pampa do Rio Grande do Sul. Pp. 317-330 en 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.

Medeiros, R. B. y Focht, T. (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

MGAP-DGSA (2017). Relevamiento capín Annoni 2017. Disponible en: https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/202005/relevamiento_2017_de_capin_annoni_compressed_compressed_0.pdf

Overbeck, G. E., y Pfadenhauer, J. (2007). Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1), 27–49. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.11.004>

Overbeck, G. E., Müller, S. C., Pillar, V. D., y Pfadenhauer, J. (2006). No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant ecology*, 184, 237-243.

Overbeck, G. E., Müller, S. C., Pillar, V. D., y Pfadenhauer, J. (2005). Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6), 655–664. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x>

Paruelo, J., Oesterheld, M., Altesor, A., Piñeiro, G., Rodríguez, C., Baldassini, P., ... y Pillar, V. D. (2022). Grazers and fires: their role in shaping the structure and functioning of the Río de la Plata Grasslands.

Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç., Lloret, F., Buhk, C., ... y Pausas, J. G. (2009). Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin: Ecological Archives E090-094. *Ecology*, 90(5), 1420-1420.

Pausas, J. G., y Bond, W. J. (2020). Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends in Plant Science*, 25(3), 250–263. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.11.003>

Pausas, J. G., y Keeley, J. E. (2009). "A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life." *Bioscience*, 59(7), 593-601

- Pereira, M., (2008). CapimAnnoni; ¿un pasto maleza finalmente condenado?. Revista del Plan Agropecuario. no. 126: 56-59. Anexo 1: Lista de la composición total de especies que se contabilizó en este trabajo y en qué tratamiento se encontraron
- Pickett, S. T. A., y White, P. S. (1985). The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press INC.
- Pino J, Gassó N, Vilà M, Sol D (2008). Regiones y hábitats más invadidos. En: Vilà M, Valladares F, Traveset A, Santamaría L, Castro P (coord). Invasiones biológicas. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Quiñones, A., Guido, A., Baeza, S. (2021). Mapeo de las principales especies invasoras de pastizales en la caminería nacional. Informe técnico.
- Reis, J. (1993) CapimAnnoni 2: Origem, Morfologia, Características, Disseminacao. In: Reunião Regional de Avaliação de Pesquisa comAnnoni 2. Síntese da sessão plenária. CPPSUL Bagé, RS: 5-23.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. Dane Panea, 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. y Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. Progr. Phys. Geogr. 30:409–31
- Roitman, A., Thomas, P. A., y Müller, S. C. (2022). Assessing native grassland species potential to compete with the invasive grass *Eragrostis plana*.
- Scheffer-Basso, S.M., Favaretto, A., Felini, V. y Cecchin, K. (2012) Growth and regrowth of tough lovegrass (*Eragrostis plana* Nees). Revista Brasileira de Zootecnia, 41(2), 286–291.
- Medeiros, R. B., Saibro J. C., and T. Fotch. (2009). Invasão do capim-annoni (*Eragrostis plana* Nees) no bioma Pampa do Rio Grande do Sul. Pp. 317-330 en 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.
- Soares de Lima, M., Quiñones, A. y Guido, A. (2022). Desempeño y habilidad competitiva de la gramínea invasora *Eragrostis plana* en condiciones de estrés hídrico. Ecología Austral, 32(3), 972-983.
- Soares de Lima, M.(2020). Invasión de *Eragrostis plana* Nees. En pastizales de Uruguay: el estrés hídrico como oportunidad para su colonización. UdelaR
- Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, V.A., Cauhépé, M.A., Scaglia, O.A., Velázquez, C.A. y Lemcoff, J.H. (1991). Rio de la Plata grasslands. In: R Coupland (ed) Natural grasslands: introduction and western hemisphere, Elsevier, Amsterdam, pp 367-407
- Strong, D. J., Vermeire, L. T., y Ganguli, A. C. (2013). Fire and nitrogen effects on purple threeawn (*Aristida purpurea*) abundance in northern mixed-grass prairie old fields. Rangeland Ecology y Management, 66(5), 553-560.
- Traveset, A. y Richardson, D.M.(2020). Plant invasions: the role of biotic interactions—an overview. In Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions, ed. A Traveset, D.M. Richardson, pp. 1–25. Wallingford, UK: CAB International

van Kleunen, M., Dawson, W., y Maurel, N. (2016). Characteristics of successful alien plants. *Invasion Genetics: The Baker and Stebbins Legacy*, 40-56.

Staden, J. V., Brown, N. A., Jäger, A. K., y Johnson, T. A. (2000). Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology*, 15(2), 167-178.

Vilà, M., y Ibáñez, I. (2011). Plant invasions in the landscape. *Landscapeecology*, 26, 461-472.

Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., y Castro, P. (2008). *Invasiones biológicas* (p. 215). Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Zabala-Pardo, D., y Lamego, F. P. (2024). Biology of the invasive species *Eragrostis plana* in Southern Brazil: What have we learned and how may this help us manage it?. *Weed Research*, 64(2), 107-118.

Zedler, P. H. (2007). Fire effects on grasslands. In *Plant disturbance Ecology: The process and the response* (pp. 397–439). California: Elsevier Academic Press.

Zouhar, K., Smith, J. K., y Sutherland, S. (2008). Effects of fire on nonnative invasive plants and invasibility of wildland ecosystems. In: Zouhar, Kristin; Smith, Jane Kapler; Sutherland, Steve; Brooks, Matthew L. *Wildland fire in ecosystems: fire and nonnative invasive plants*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol. 6. Ogden, UT: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 7-32, 42.

ANEXOS

Anexo 1: Modelos aplicados en el análisis estadístico de los datos y paquetes utilizados en R-Studio.

Paquete lmn4

Riqueza → glmer (Riqueza ~ Quema*Tiempo + (1|Bloque), family= Poisson)

Tiempo medio de germinación → glmer (TMG ~ Quema*Tiempo + (1|Bloque), family= Poisson)

Paquete glmmTMB

Proporción de suelo desnudo → glmmTMB (Suelo desnudo ~ Quema*Tiempo + (1|Bloque), family= beta)

Proporción de gramínoideas → glmmTMB (Gramínoideas ~ Quema*Tiempo + (1|Bloque), family= beta)

Proporción de germinación → glmmTMB (Germinación ~ Quema*Tiempo + (1|Bloque), family= beta)

Proporción de sobrevivencia → glmmTMB (Sobrevivencia ~ Quema*Tiempo + (1|Bloque), family= beta)

Germinación en función de la riqueza de especies → glmmTMB (Germinación ~ Riqueza previa a la siembra + (1|Bloque), family= beta)

Germinación en función de la proporción de suelo desnudo → glmmTMB (Germinación ~ Suelo desnudo + (1|Bloque), family= beta)

Anexo 2: Lista de la composición total de especies que se observó en este trabajo y en qué tratamiento se encontraron (X: presencia).

	NQ1	NQ2	Q1	Q2
<i>Acmellasp.</i>	X	X		X
<i>Apiumsp.</i>	X	X	X	
<i>Aristidasp.</i>	X			
<i>Acanthostylesbuniifolius</i>	X	X		X
<i>Aspiliamontevicensis</i>	X		X	X
<i>Axonopusfissifolius</i>	X	X	X	X
<i>Baccharistrimera</i>	X	X	X	X
<i>Bulbostylis</i> sp.		X		
<i>Carexphalaroides</i>	X	X	X	X
<i>Centella asiatica</i>	X	X	X	X
<i>Centunculusminimus</i>				X
<i>Chaptaliapiloselloides</i>	X	X	X	X
<i>Chevreuliaacuminata</i>			X	
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	X			
<i>Mnesitheaeselloana</i>	X	X	X	X
<i>Conyzasp.</i>			X	X
<i>Cupheasp.</i>				X
<i>Cyclopermumleptophyllum</i>		X		X
Cyperaceae	X			X
<i>Desmanthusvirgatus</i>				X

<i>Dichantheiumsabulorum</i>	X	X	X	X
<i>Dichondrasericea</i>	X	X	X	X
<i>Eleocharissp.</i>		X		
<i>Eryngiumhorridum</i>		X		
<i>Eragrostissp.</i>	X			
<i>Eupatoriumascendens</i>		X		
<i>Fimbristylissp.</i>	X	X		
<i>Galiumrichardianum</i>	X	X	X	X
<i>Gamochaetasp.</i>	X	X	X	X
<i>Glandularia peruviana</i>	X			
<i>Herbertialahue</i>	X		X	X
<i>Hydrocotylesp.</i>	X			
<i>Hypoxisdecumbens</i>	X	X	X	X
<i>Juncusbufonius</i>				X
<i>Juncuspallesces</i>	X			X
<i>Juncussp.</i>		X		X
<i>Lessingianthusexiguus</i>		X		
<i>Mecardoniatenella</i>		X		
<i>Micropxissp.</i>	X			
<i>Nassellaneesiana</i>			X	

<i>Oxalisbrasiliensis</i>	X	X	X	X
<i>Oxalislasiopetala</i>	X	X	X	X
<i>Steinchismahians</i>	X		X	X
<i>Paspalumdilatum</i>	X	X	X	X
<i>Paspalumnotatum</i>	X	X	X	X
<i>Paspalumplicatum</i>	X	X	X	
<i>Paspalumpumilum</i>	X		X	X
<i>Piptochaetiummontevidense</i>	X	X	X	X
<i>Piptochaetiumstipoides</i>	X			
<i>Plantagosp.</i>			X	
<i>Polygalasp.</i>			X	X
<i>Pterocaulonsp.</i>	X		X	
<i>Rhynchosporasp.</i>	X	X	X	X
<i>Richardiahumistrata</i>	X	X	X	X
<i>Senecioselloi</i>	X		X	X
<i>Setariasp.</i>	X	X	X	X
<i>Sida rhombifolia</i>		X		
<i>Sisyrinchiumsp.</i>	X	X	X	
<i>Solidago chilensis</i>			X	
<i>Solivasp.</i>	X			

<i>Stipa sp.</i>		X	X
<i>Trifoliumsp.</i>		X	X
<i>Turnerasp.</i>	X	X	
<i>Scutellariasp.</i>			X

Anexo 3. Valores estadísticos para los modelos lineales generalizados mixtos aplicados para las variables riqueza de especies (distribución de Poisson, función link *log*) y proporción de suelo desnudo y cobertura de gramínoideas (distribución de Beta, función link *logit*) en función de los factores fijos Quema y Tiempo. Los bloques (n=3) fueron considerados como factor aleatorio. El tratamiento No quema - Tiempo 1 es tomado como referencia para comparar con los otros tratamientos.

Riqueza de especies	Tratamientos	Coficiente estimado	Pr(> z)
	No Quema-Tiempo 1 (intercepto)	2.58	< 2e-16 ***
	Quema-Tiempo 1	-0.38	0.00757 **
	No Quema-Tiempo 2	0.04	0.70093
	Quema-Tiempo 2	0.35	0.06719
Proporción de suelo desnudo			
	No Quema-Tiempo 1 (intercepto)	-2.6764	<2e-16 *
	Quema-Tiempo 1	0.8763	0.0227 *
	No Quema-Tiempo 2	-0.2469	0.5511
	Quema-Tiempo 2	-0.4439	0.4304
Proporción en cobertura de gramínoideas			
	No Quema-Tiempo 1 (intercepto)	0.6607	0.00643 **
	Quema-Tiempo 1	0.4458	0.20587
	No Quema-Tiempo 2	-0.1464	0.66590
	Quema-Tiempo 2	-0.3248	0.50621

Anexo 4. Valores estadísticos que resultaron de los modelos lineales generalizados mixtos para la proporción de germinación y la proporción de sobrevivientes (distribución Beta función de enlace *logit*) y el tiempo medio de germinación (distribución de Poisson, función de enlace *log*) de la especie *Eragrostis plana* en función de las variables explicativas Quema y Tiempo. Los bloques (n=3) fueron considerados como factor aleatorio. El tratamiento No quema - Tiempo 1 es tomado como referencia para comparar con los otros tratamientos.

Proporción de germinación	Coefficiente estimado	Pr(> z)
No Quema-Siembra 1 (intercepto)	0.13620	0.579
Quema-Siembra 1	0.37886	0.281
No Quema-Siembra 2	0.11695	0.737
Quema-Siembra 2	-0.06919	0.891
Tiempo medio de germinación		
No Quema-Siembra 1 (intercepto)	2.67728	<2e-16 ***
Quema-Siembra 1	-0.08424	0.776
No Quema-Siembra 2	-0.08701	0.510
Quema-Siembra 2	0.03294	0.863
Proporción de sobrevivientes		
No Quema-Siembra 1 (intercepto)	2.137242	0.000506 ***
Quema-Siembra 1	0.007654	0.992990
No Quema-Siembra 2	-0.158067	0.678245
Quema-Siembra 2	0.056243	0.918833

Anexo 5. Valores estadísticos para los modelos lineales generalizados mixtos aplicados para las variables respuesta proporción de germinación en función de las variables estructurales de la comunidad riqueza de especies y proporción de suelo desnudo (distribución de Beta, función link *logit*).

Germinación~Riqueza de especies	Tratamientos	Coefficiente estimado	Pr(> z)
	Intercepto	0.12	0.35
	Riqueza de sp.	-0.005	0.87
<hr/>			
Germinación~Suelo desnudo			
	Intercepto	0.12	0.46
	Suelo desnudo	2.96	0.03*