

Tesis Doctoral

Efectos de la granívora/herbivoría sobre la invasión de especies leñosas en pastizales de la pampa interior

Muschetto, Emiliano

2012-12-13

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Muschetto, Emiliano. (2012-12-13). Efectos de la granívora/herbivoría sobre la invasión de especies leñosas en pastizales de la pampa interior. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Muschetto, Emiliano. "Efectos de la granívora/herbivoría sobre la invasión de especies leñosas en pastizales de la pampa interior". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012-12-13.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Efectos de la granivoría / herbivoría sobre la invasión
de especies leñosas en pastizales de la pampa interior**

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la
Universidad de Buenos Aires en el área **CIENCIAS
BIOLOGICAS**

Emiliano Muschetto

Directora de tesis: Dra. María Busch
Directora Asistente: Dra. Cristina Noemí Mazía
Consejero de Estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Grupo de Ecología de poblaciones

Buenos Aires, 2012

Efectos de la granivoría / herbivoría sobre la invasión de especies leñosas en pastizales de la pampa interior

Resumen

Las invasiones biológicas son uno de los procesos que más están contribuyendo a la pérdida de la diversidad en algunos sistemas, sin embargo la magnitud de su efecto depende en muchos casos de las características de las comunidades invadidas y de la presencia de enemigos naturales. En este marco, el objetivo general de esta tesis fue avanzar en el conocimiento del rol que tiene la comunidad de pequeños roedores en la resistencia a la invasión de especies de árboles en la región Pampeana, en particular de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia*. Un experimento de 4 años de duración de exclusión de roedores, que incluyó la generación de disturbios para simular etapas sucesionales tempranas, obtuvo resultados que demuestran que tanto el efecto de los roedores como el del disturbio varió según la especie de leñosa considerada. Los roedores solo ejercieron un efecto positivo en la germinación de *G. triacanthos* en las parcelas disturbadas y no tuvieron efecto sobre la mortalidad de las plántulas germinadas. El disturbio afectó únicamente a las plántulas de *G. triacanthos*, disminuyendo la mortalidad en el primer año de estudio para luego aumentarla en el último periodo cuando se produjo un cambio en las especies vegetales dominantes. El nivel de precipitaciones durante la época de crecimiento de las plántulas fue un factor determinante en las posibilidades de invasión de ambas especies de leñosas y afectó también a la población de roedores. Las semillas de *G. triacanthos* permanecieron viables en el banco por más tiempo que las de *R. pseudoacacia*. El estudio de remoción de semillas en distintas comunidades vegetales registró un mayor consumo en las estaciones del año donde los roedores registran mayor abundancia (otoño) y varió según los sitios estudiados. En pastizales, la disponibilidad de alimento alternativo sería el principal factor que explicaría las diferencias en la depredación de semillas,

principalmente a través de interacciones indirectas como el mutualismo aparente. A su vez, los experimentos bajo condiciones controladas determinaron que los roedores disminuirían el consumo de *G. triacanthos* en presencia de alimento alternativo compuesto por semillas de herbáceas nativas y exóticas de pequeño tamaño. Los resultados de esta tesis sugieren que el éxito en la invasión estaría dado por la interacción entre los factores extrínsecos (fluctuaciones en las condiciones ambientales) e intrínsecos de las comunidades vegetales y de las poblaciones de roedores.

Palabras clave: Depredación de semillas; Disturbio; Leñosas invasoras; Roedores; Pastizales

Effects of granivory / herbivory on tree invader species in grasslands of the inland pampa

Abstract

Biological invasions are one of the processes that are contributing to the loss of diversity in many systems; although the magnitude of the effect depends on the characteristics of the invaded communities and the presence of natural enemies. In this context, the general objective of this thesis was to advance in the knowledge of the role of small rodents in the resistance to tree species invasion, particularly *G. triacanthos* and *R. pseudoacacia*, in the Pampas region. A rodent exclusion experiment of 4-year duration, which included disturbances generation to simulate early successional stages, showed that both the effect of rodents and disturbances varied depending on the woody species considered. Rodents only had a positive effect on the germination of *G. triacanthos* in disturbed plots and had no effect on the mortality of seedlings. The disturbances affected only *G. triacanthos* seedlings, decreasing the mortality in the first year of study and then causing an increase in the last year, when there was a change in the dominant plant species of the community. Precipitations during the growing season of the seedlings affected the chances of invasion of both woody species and also affected the rodent population. *G. triacanthos* seeds remained viable in the seed bank during a longer period than those of *R. pseudoacacia*. The comparison of seed removal along seasons and in plant communities that differed in structure and alternative food availability showed higher consumption in the season where rodents recorded greater abundances (autumn) and varied according to study sites. Alternative food availability would be the main factor explaining differences in seed predation, mainly through indirect interactions like apparent mutualism. In turn, the experiments under controlled conditions determined that rodents would decrease the consumption of *G. triacanthos* seeds in the presence of alternative food composed by native and exotic herbaceous

seeds of small size. The results of this thesis suggest that the invasion success of woody species would be given by the interaction between extrinsic factors (fluctuations in environmental conditions) and those intrinsic of plant communities and rodent populations.

Keywords: Disturbance; Grassland; Seed predation; Rodents; Woody invaders

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis hubiera sido imposible de realizar y disfrutar de no ser por la ayuda y colaboración de muchas personas.

En primer lugar, quiero agradecer a Maria Busch, por guiarme en todo este proceso compartiendo su conocimiento conmigo, por acompañarme en el trabajo de campo, por su colaboración para mejorarlo, por darme libertad para proponer y realizar el trabajo transmitiéndome mucha confianza, sacándome el miedo a equivocarme y por hacer todo esto transmitiendo mucha alegría y pasión por el trabajo con una extraordinaria calidad humana.

Otro gran agradecimiento a Noemí Mazía y a Enrique Chaneton por ayudarme con todo su conocimiento a diseñar las experiencias, por acompañarme en el trabajo de campo transmitiéndome mucho entusiasmo por la profesión, generando un ambiente calido y alegre en todas las campañas que compartimos y por ayudarme en todo el proceso de escritura.

Al CONICET por haberme otorgado la beca Doctoral.

A Pedro M. Tognetti por su enorme ayuda en la determinación de las plantas, por estar siempre dispuesto a darme una mano en el trabajo de campo, a transmitirme su pasión por las plantas y por hacer muy distendidas las campañas que compartimos en estos años. A Isabel Miranda, a Hugo Marrero y a Pablo Montes por compartir los mates, cenas y charlas en nuestras prologadas estadías en San Claudio. A todos ellos les debo muchos kilómetros menos de caminata dentro de la estancia.

A Sandra Pavía, *el alma de San Claudio*, por sus deliciosas comidas y “*las milanesas*”, por su enorme predisposición para ayudarme en todo lo que necesité en los 5 años de muestreo. Por ser una persona excepcional y por hacerme sentir como en casa cada vez que fui a San Claudio.

A Maxi “gato” Pavía por ayudarme en la construcción de las clausuras, por su amistad y por invitarme a los partidos de fútbol de los miércoles por la noche en el Club Social y Deportivo Hortensia.

A la familia Pavía por dejarme entrar a su hogar y compartir unos mates familiares al final del día.

A todos los trabajadores de la estancia por estar siempre dispuestos a ayudarme y a *alcanzarme hasta mi lugar de trabajo cuando me encontraban en camino a “el Lucero”*.

A Lucho, Gonzo y Eze por hacerme reír desde el inicio al fin de las campañas que compartimos.

A Romina Cavagnaro por juntarme las semillas de las especies herbáceas.

A Karina Hodara, Marina Omacini, Laura Yadhjian por invitarme a sumarme a sus viajes a San Claudio.

A Gerardo Cueto por su gran ayuda en los análisis estadísticos.

A todos los integrantes del laboratorio 106 bis, 63 y 104, Lorena Pérez Carusi, Santiago Guidobono, Soledad Fernández, Vanina León, Mariela Miño, Juliana Rojas, Isabel Gómez Villafañe, Victoria Vadell, Pancho García Erize, Regino Cavia, Rosario Lovera, Gerardo Cueto, Olga Suárez, Carolina Massa, David Bilenca, Carlos González Fischer, Mariano Codesido, Diego Hancke, Nora Burrioni, Malena Miroli, Daniela Montes de Oca, Agustina Balazote, Alejandra Alvedro, Manuel Agra y María Busch por estar siempre dispuestos a ayudarme, por ser un grupo de trabajo muy calido con el que me sentí muy cómodo durante todos estos años.

A Lorena por ser mi amiga y compartir esta etapa conmigo. A Vanina y Jimena por ser personas con mucha calidez y hacer del laboratorio un lugar muy agradable.

A Olga Suárez por darme una mano cuando más lo necesitaba y permitirme terminar con esta tesis.

A todos mis amigos dentro y fuera de la facultad por todos los momentos compartidos en que me ayudaron a revitalizarme para seguir adelante.

A Ignacio Benmuyal por darme una mano cuando me quede sin beca y posibilitarme *trabajar en mi "otra" profesión*.

A Majo por ser mi gran amiga y estar siempre que la necesité en el trabajo y en la vida.

A mi hermanita Laura por compartir nuestro crecimiento y por los incontables beneficios que me trajo ser su hermano (especialmente en el secundario).

A Jessica por ser mi compañera en la vida y hacer que todo tenga un sentido especial. Por ayudarme a sacar lo mejor de mí en todos los años que compartimos y por brindarme su más puro amor para disfrutar juntos esta vida.

A mis suegros por todo su apoyo y por ser personas excepcionales.

A mis padres por todo, por hacerme todo más fácil siempre, por su apoyo incondicional y por ser mis referentes en la vida.

A mis abuelos que adoro por todo el amor que me dieron.

A Zoe por llenarme la vida de alegría.

INDICE

CAPITULO 1. Introducción general	1
Invasiones biológicas.....	2
Invasión en pastizales.....	9
Invasiones de leñosas en la región Pampeana.....	12
Objetivo general.....	14
Organización de la tesis.....	14
CAPITULO 2. Área de estudio	16
Pastizal pampeano.....	17
Sitio de estudio.....	18
Especies nativas y exóticas.....	20
Características de las especies vegetales estudiadas.....	21
Especies de roedores en el área.....	23
CAPITULO 3. Efecto de la exclusión de roedores y el disturbio sobre las tasas de emergencia y la supervivencia de plántulas de Gleditsia triacanthos y Robinia pseudoacacia	27
Introducción.....	28
Materiales y métodos.....	33
Resultados.....	39
Discusión.....	51

CAPITULO 4. Depredación de semillas de Gleditsia triacanthos y Robinia pseudoacacia por roedores en ambientes con distintas características de uso, estructura y fisonomía de la vegetación.....	58
Introducción.....	59
Materiales y Métodos.....	65
Resultados.....	70
Discusión.....	77
CAPITULO 5. Consumo de semillas de Gleditsia triacanthos y Robinia pseudoacacia por roedores según la disponibilidad de alimento alternativo bajo condiciones controladas.....	82
Introducción.....	83
Materiales y Métodos.....	86
Resultados.....	89
Discusión.....	95
CAPITULO 6. Conclusiones y consideraciones finales.....	97
BIBLIOGRAFIA.....	103

Capítulo 1

Introducción general

Capítulo 1. Introducción General

Invasiones biológicas

Las actividades humanas como la agricultura, acuicultura, ganadería y la recreación, entre otras, promueven de forma accidental o intencional la expansión de diferentes especies animales y vegetales más allá de sus rangos naturales de distribución (Kolar y Lodge 2001). Cuando esta expansión es exitosa, especies exóticas se establecen en ecosistemas donde antes la composición estaba principalmente dominada por especies nativas. Este proceso, denominado invasión biológica, culmina con el establecimiento de una especie en sitios fuera de su área de distribución, donde se reproduce exitosamente, se expande y persiste (Mack et al. 2000). Este fenómeno global genera cambios en las poblaciones (como por ejemplo en la demografía de las especies residentes), en las comunidades (en la composición, abundancia y estructura) y finalmente en el funcionamiento de los ecosistemas invadidos (como en la descomposición de la hojarasca, los ciclos de los nutrientes, la productividad) (Vitousek et al. 1997; Levine et al. 2003; Kolar y Lodge 2001; Yourkonis et al. 2005). En la actualidad la comunidad científica está realizando un gran esfuerzo de investigación para identificar los factores y mecanismos involucrados en la resistencia o susceptibilidad de las comunidades receptoras a la invasión de especies exóticas (Davis et al. 2000; Inderjit et al. 2005; Keane y Cawley 2002; Kolar y Lodge 2001; Lonsdale 1999).

Durante miles de años las barreras naturales (montañas, océanos, desiertos) limitaron la expansión de los organismos fuera de su área de distribución natural, mientras que la ausencia de las mismas permitió el intercambio de especies entre ambientes distantes sin la intervención del ser humano. Así durante la época del Plioceno del período Terciario la conexión entre América del Sur y del Norte a través del istmo de Panamá permitió el intercambio de especies entre ellas y produjo como consecuencia la invasión de los mamíferos placentarios en América del Sur, llevando a

Capítulo 1. Introducción General

la desaparición de la mayoría de los marsupiales neotropicales (Pascual et al. 2007). A partir del año 1500, la colonización europea derribó las barreras naturales y favoreció el intercambio de especies entre continentes a través del transporte de especies del viejo mundo a sus nuevos asentamientos del hemisferio occidental, así como a otras partes del mundo. Por ejemplo, en los manifiestos del segundo y subsiguientes viajes de Cristóbal Colón se menciona el transporte de especies consideradas útiles para la agricultura o ganadería. Junto con estas especies fueron transportadas accidentalmente otras especies asociadas. Estas introducciones, deliberadas o accidentales, superan ampliamente en frecuencia y en impacto al arribo de nuevas especies producido naturalmente en similares períodos de tiempo. En la actualidad, son pocos los hábitats que pueden considerarse libres de especies introducidas o resistentes a las invasiones biológicas (Fridriksson et al. 1992).

A mediados del siglo pasado, Elton (1958) sugirió la necesidad de entender las causas de las invasiones biológicas y arribar a una interpretación más general y completa de esta problemática, ya que éstas eran frecuentes en todos los continentes, islas e incluso en océanos. A través del tiempo, y con el objetivo de mejorar el entendimiento de las invasiones, varios autores han propuesto una aproximación conceptual que considera que el proceso de invasión está basado en una serie de etapas que se inicia con el transporte de especies desde su área de origen a nuevas regiones fuera de su rango natural de distribución (por ejemplo: a través del agua de lastre de un barco, o por la importación intencional de especies para la horticultura) (Williamson 1996; Carlton 1985; Richardson et al. 2000; Kolar et al. 2001; Figura 1.1). Esta etapa de transporte puede culminar en la llegada de individuos a un área nueva, o con la muerte durante el viaje. Por otro lado, los inmigrantes que logran llegar frecuentemente son destruidos por una variedad de agentes físicos y biológicos en el nuevo ambiente que incluye especies nativas y otras especies exóticas establecidas previamente (Kruger et

Capítulo 1. Introducción General

al. 1986, Mack 1995). En el caso que sobrevivan al transporte y logren introducirse en la nueva región, los individuos deberán superar exitosamente la siguiente etapa: el establecimiento. En esta etapa, las interacciones bióticas y abióticas entre la especie “nueva” y las residentes determinarán el éxito en el establecimiento de la nueva especie invasora. Una vez establecida, puede ocurrir que los inmigrantes sobrevivan y se reproduzcan exitosamente por un tiempo pero que al cabo de pocas generaciones se extingan localmente; mientras que en otros casos puede suceder que una proporción de los individuos inmigrantes logra persistir y naturalizarse, permaneciendo localizados relativamente cerca del punto de introducción. Ya en esta etapa, la permanencia de la especie en el ambiente no depende de nuevas inmigraciones desde su hábitat nativo, pero cuanto mayor sea el número de individuos de la población naturalizada y mayor sea el aporte de nuevos inmigrantes mediante la recurrencia de arribos, mayor será la probabilidad de que una especie se establezca en forma permanente (Veltman et al. 1996). Finalmente, una mínima porción de las especies que se naturalizan se expanden espacialmente ocupando áreas alejadas del punto de introducción, convirtiéndose así en especies invasoras. La progresión de especie inmigrante a invasora generalmente implica un período de retardo temporal o latencia, donde la especie se expande lentamente, seguido de una fase de rápido crecimiento exponencial hasta alcanzar los límites de su nueva área (Mack 1985, Cousens y Mortimer 1995). Por lo tanto, la distinción entre especie invasora y no invasora es imprecisa, ya que una especie puede ser considerada no invasora en un momento dado y luego de un tiempo pasar a ser invasora, dependiendo de la etapa en que se encuentre.

Williamson (1996) enunció la denominada “regla del 10”, en donde propone que el 10 % de cada sub-grupo de individuos que se encuentra en una etapa de la invasión llega a sobrevivir a la siguiente etapa, poniendo de manifiesto la importancia que tiene la presión de propágulos para el éxito en la invasión. Sin embargo, la proporción de

Capítulo 1. Introducción General

especies que son transportadas y terminan formando poblaciones establecidas en el área de introducción, así como en lugares más alejados del foco original de invasión y que no dependen del hombre para su mantenimiento, es muy variable según los taxones. Por ejemplo, para mamíferos el éxito de invasión es de alrededor del 60%, mientras que en el caso de plantas ornamentales es menor al 5%.

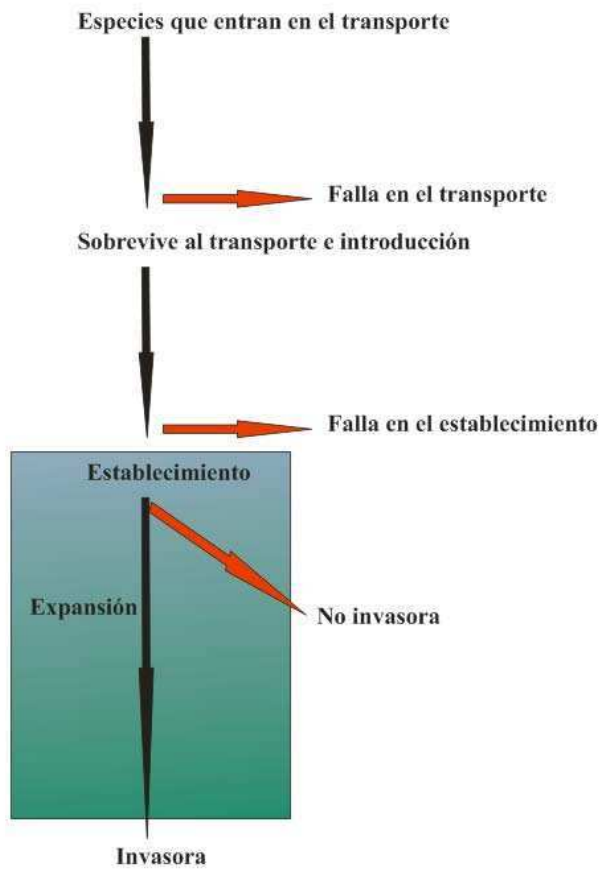


Figura 1.1. Diferentes fases en el proceso de invasión desde que es transportada hasta que se transforma en invasora (adaptado de Kolar y Lodge 2001).

Se han propuesto una serie de hipótesis acerca de los factores bióticos y abióticos que podrían determinar el éxito o fracaso de las especies invasoras y que pueden actuar en distintas etapas de la invasión (Tabla 1.1). Estas hipótesis no son mutuamente excluyentes y la importancia relativa de cada una puede variar según el hábitat, la especie invasora de que se trate y de la etapa de la invasión (Inderjit et al. 2005).

Capítulo 1. Introducción General

Tabla 1.1. Algunas hipótesis desarrolladas para explicar el éxito en el establecimiento, expansión e impacto de las especies exóticas. Cada hipótesis se describe brevemente con su mecanismo (ecológico o evolutivo) y su escala de interacción (especie, población, comunidad). Adaptado de Inderjit et al. 2005.

Hipótesis	Descripción	Mecanismo	Escala de interacción
Resistencia biótica	La composición biótica de la comunidad residente repele la invasión	Ecológico	Comunidad
Escape de los enemigos naturales	Los invasores pierden enemigos durante el proceso de invasión, obteniendo así una ventaja competitiva	Ecológico	Poblaciones
Fluctuación de los recursos	La disponibilidad de recursos favorece la invasión	Ecológico	Comunidad
Evolución de la habilidad competitiva	Los invasores pierden enemigos y evolucionan para invertir más en características competitivas	Evolutivo	Poblaciones
Neutralidad de la dinámica de poblaciones	Los invasores están sujetos a procesos neutros representados por el azar en la supervivencia-mortalidad	Ecológico	Poblaciones/Comunidades
Comensales de los humanos	Las especies más exitosas son aquellas comensales de los seres humanos	Ecológico	Especies

Una de las primeras hipótesis propuestas para explicar los resultados de las invasiones biológicas es la “hipótesis de la resistencia biótica” (Elton 1958), la cual estuvo basada originalmente en la teoría de nicho (Grinnell 1917) y en los sistemas de competencia del tipo Lotka-Volterra que proponían que dos especies con requerimientos ecológicos similares eran incapaces de coexistir. La principal predicción de esta

Capítulo 1. Introducción General

hipótesis es que las oportunidades de invasión deberían disminuir a medida que el número de especies residentes aumenta, como consecuencia de la progresiva ocupación de los nichos disponibles y la consecuente disminución de los recursos disponibles para las nuevas especies. Otras hipótesis se han enfocado tanto en la importancia de la ausencia de enemigos especialistas en las comunidades invadidas (“hipótesis de la liberación de enemigos”, Williamson 1996; Keane y Crawley. 2002), como en el rol de barreras bióticas a la invasión que desempeñan los enemigos presentes en las comunidades residentes (“hipótesis de los enemigos naturales”, Williams 1954; Elton 1958; Gillett 1962; Maron y Vilá 2001). De esta manera, la definición de “espacio de nicho” se ha ampliado para incluir “el espacio libre de enemigos” por lo tanto una forma de resistencia de la comunidad residente sería a través de la depredación y no solo la competencia, como proponía la hipótesis de la resistencia biótica desarrollada por Elton (1958). Particularmente, la “hipótesis de la liberación de enemigos” postula que debido a que las invasiones biológicas se producen a partir de una muestra generalmente pequeña de individuos de la especie invasora, son bajas las probabilidades de que se co-introduzcan enemigos naturales como parásitos, patógenos, herbívoros o predadores. De esta forma, las especies introducidas podrían incrementar su abundancia y distribución en la nueva área debido a que dejaron atrás a sus enemigos naturales. Esta hipótesis también hace una distinción entre enemigos especialistas (atacan una o pocas especies) y generalistas (atacan varias especies), y predice que una especie introducida será exitosa cuando sus enemigos especialistas se encuentren ausentes en la nueva área y los generalistas del área de introducción ataquen con mayor intensidad a las especies nativas (Keane y Crawley 2002). La hipótesis de la “liberación de enemigos naturales” ha sido ampliamente utilizada para explicar el éxito de muchas especies introducidas (Mitchell et al. 2003; Torchin et al. 2003, 2004; Callaway et al. 2004; DeWalt et al. 2004), sin embargo algunos autores encontraron patrones opuestos a los esperados

Capítulo 1. Introducción General

según la misma (Agrawal et al. 2003; Colautti et al. 2004). Esto demuestra que, dada la complejidad subyacente en el proceso de invasión biológica, es difícil encontrar un patrón general en la relación entre la ausencia de enemigos y el éxito de una especie introducida (Inderjit et al. 2005).

Como hemos visto, existen muchos factores que interactúan con los individuos que arriban a un área nueva, y por lo tanto, el éxito o fracaso en su establecimiento y posterior expansión depende generalmente de una combinación de estos factores y de las variaciones estocásticas del ambiente que pueden favorecer o dificultar el éxito de invasión. Por ejemplo, períodos donde se registran elevados niveles de precipitaciones pueden alterar las probabilidades de invasión de especies de plantas exóticas en una comunidad (Crawley 1989; O' Connor 1995; Davis et al. 2005, Mazía et al. 2010).

En esta tesis voy a considerar principalmente el papel que desempeñan los herbívoros y granívoros nativos en las comunidades invadidas como barrera biótica a la invasión de especies vegetales, ya que, una vez liberada de sus enemigos naturales, este es un punto clave para el éxito de su invasión. Los enemigos generalistas residentes pueden ofrecer resistencia a la invasión de una especie (principalmente si el número de individuos introducidos es bajo) siendo una forma de resistencia biótica que no está basada en la competencia. Para la mayoría de las especies vegetales introducidas, el reclutamiento de plántulas es un importante filtro para su establecimiento y expansión (Johnstone 1986). Este proceso es a menudo afectado por el consumo de semillas y plántulas por parte de los herbívoros y granívoros nativos (Edwards y Crawley 1999, Maron y Vilá 2001, Lockwood et al. 2007). Para los herbívoros nativos, las especies introducidas pueden ser palatables o no palatables, en caso de ser palatables el consumo podrá afectar negativamente el establecimiento (D' Antonio 1993; Lambrinos 2002), mientras que si son evitadas se favorecerá su establecimiento en detrimento de las especies competidoras nativas que si son utilizadas como alimento (Ostfeld et al. 1997;

Capítulo 1. Introducción General

MacDougall y Wilson 2007). Por otro lado, el efecto de la granivoría dependerá de la disponibilidad de semillas de cada especie y de los micrositos disponibles que determinan la proporción de semillas que pueden establecerse (Whelan et al. 1991; Mazía et al. 2001).

Existen dos tipos principales de depredación de semillas, la que ocurre previamente a su dispersión cuando las semillas se encuentran todavía en la planta madre (depredación pre-dispersión) y la depredación post-dispersión que ocurre una vez que la semilla se ha dispersado fuera de su progenitora (Moles et al. 2003). Mientras que los depredadores pre-dispersión son frecuentemente insectos (Crawley 1992), la depredación post-dispersión es principalmente producida por organismos de mayor tamaño como roedores y aves, aunque las hormigas también pueden ser importantes depredadores de semillas post-dispersión (Moles et al. 2003). La depredación post-dispersión es una importante causa de pérdidas de semillas en una amplia variedad de comunidades vegetales (Edwards y Crawley 1999; Janzen 1971; Louda 1989; Crawley 1992) y un potencial mecanismo que podría controlar la invasión y la expansión de plantas exóticas (Maron y Vilá 2001). En muchas comunidades de plantas, los roedores se encuentran entre los depredadores de semillas post-dispersión más importantes y son considerados un factor clave que afecta el reclutamiento y la distribución espacial de muchas especies de plantas (Conkey et al. 2003; Edwards y Crawley 1999).

Invasiones en pastizales

Los pastizales representan uno de los ecosistemas más alterados por las actividades realizadas por el hombre (Hannah et al. 1995), principalmente por la agricultura y la ganadería. Por un lado, las actividades de labranza agrícola generan disturbios en el suelo que eliminan la vegetación existente, modifican el banco de

Capítulo 1. Introducción General

semillas y alteran la biota edáfica. Como consecuencia del aumento de la frecuencia e intensidad de las labranzas se produce una marcada y persistente alteración en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Compton et al. 2000; McLauchlan 2006). Por otro lado, las actividades ganaderas alteran el ecosistema a través de la disminución de la cobertura vegetal y el incremento local de la disponibilidad de recursos en el suelo, alterando la estructura de la comunidad y creando sitios para la recolonización por distintos tipos de especies (Sala et al. 1986; Chaneton et al. 1996; Semmartín et al. 2001). Los disturbios producidos por la agricultura y la ganadería, sumados a la creciente fragmentación del ambiente como producto de éstas y otras actividades antrópicas (Baldi et al. 2006), afectan la estructura y el funcionamiento del ecosistema a escala de paisaje y tienen consecuencias sobre la susceptibilidad a las invasiones biológicas de las comunidades disturbadas (Chaneton et al. 2001). La agricultura y la ganadería incorporaron en forma masiva especies exóticas a la flora de los pastizales en distintas regiones del mundo, aumentando la presión de propágulos de especies exóticas y malezas de cultivos en comparación con la de especies nativas, que actualmente se encuentran restringidas, principalmente, a sitios no utilizados por el hombre, escasos en extensión y número, y que están inmersos en paisajes altamente fragmentados (Herrera et al. 2005; Kulmatinsky 2006). Como resultado, se produce una limitación en la dispersión de las especies nativas, generando un desequilibrio en la proporción de propágulos de especies nativas respecto de las exóticas, las cuales están disponibles para la colonización de sitios disturbados (Seabloom et al. 2003). Asimismo, las interacciones entre especies nativas y exóticas podrían ser alteradas en forma indirecta por los cambios que se producen en las condiciones abióticas como consecuencia de la agricultura y la ganadería.

Las actividades desarrolladas tienen distintas consecuencias sobre la cantidad y disponibilidad de recursos. Mientras que la agricultura intensiva, a través de la

Capítulo 1. Introducción General

extracción de las cosechas, disminuye la disponibilidad de nitrógeno orgánico en el suelo y aumenta las formas inorgánicas como consecuencia de la utilización de fertilizantes (Matson et al. 1997; Tilman et al. 2002; McLauchlan 2006), la ganadería, a través del pastoreo, acelera el ciclo e incrementa localmente el nitrógeno disponible (Semmartín et al. 2001, 2006). Por otro lado, los suelos agrícolas albergan una menor biomasa y diversidad de micro y meso fauna y hongos, disminuyendo los enemigos naturales (Matson et al. 1997). Las especies exóticas estarían así favoreciéndose por un aumento de los recursos disponibles y una disminución de los enemigos naturales (Blumenthal 2005, 2006), lo que unido a su mayor presión de propágulos en estos sistemas y a la monopolización de la utilización de los recursos en comparación con las especies nativas, hace que se encuentren en mejores condiciones que éstas para la colonización de nuevos sitios (Connell y Slatyer 1977; Emery y Gross 2006).

Dentro de las especies exóticas que se establecen exitosamente en los pastizales, las plantas leñosas, en particular, constituyen una grave amenaza para la conservación de los pastizales (Bragg y Hulbert 1976, Richardson et al. 1994), ya que no solo significan la introducción taxonómica de una nueva especie al ecosistema, sino que también representan la introducción de una forma de vida completamente nueva para el mismo (Richardson 1998). Alrededor del mundo existen numerosos ejemplos de la introducción de árboles para fines comerciales, ornamentales o de protección (barrera contra el viento o generador de sombra), que como producto de la alteración en los regímenes naturales de disturbios (por ejemplo: supresión del régimen natural de fuego, ausencia de depredadores nativos o sobrepastoreo) se convirtieron en invasores (Calder et al. 1992; Hobbs 1991; Zalba et al. 2002).

Capítulo 1. Introducción General

Invasiones de leñosas en la región Pampeana

En la Argentina, y particularmente en la eco-región Pampeana, los ecosistemas de pastizales sufrieron una profunda alteración de sus características como producto de las prácticas asociadas a la agricultura y la ganadería, que llevaron prácticamente a la desaparición de las comunidades originales de plantas (Burkart et al. 1991; Cabrera 1971; León et al. 1984; Lewis et al. 1985; Soriano 1992). Hasta comienzos del siglo XIX, los árboles se encontraban ausentes de la región y varios relatos de la época dan cuenta de que los árboles y arbustos eran los componentes minoritarios de la vegetación (Darwin [1898] 1967; Spegazzini 1896), llegando al punto de ser un problema para los viajeros en las pampas debido a la escasez de madera para el fuego (Doëring y Lorentz 1916), y obligando a los pobladores a usar tallos secos de cardo para hacer fuego (Hudson [1918] 1963, Zalba et al. 2002).

Antes del establecimiento de los inmigrantes europeos, solo se podían hallar el ombú (*Phytolaca dioica*) en forma dispersa a lo largo de los pastizales, y el sauce criollo (*Salix humboldtiana*) que crecía en ambientes ribereños (Zalba et al. 2002). Se han postulado muchas teorías para explicar la falta de árboles en las pampas, destacando la importancia de factores tales como las precipitaciones, las condiciones del suelo, la competencia con los pastos y los regímenes de fuego naturales (Parodi 1942). En el escenario actual de esta región, varios estudios demostraron que tanto la interferencia de la vegetación herbácea con la germinación y establecimiento, como la presión de propágulos y los disturbios, son de gran importancia para el éxito de las especies leñosas invasoras (Facelli y León 1986; Mazia et al. 2001; Zalba et al. 2000).

Con la aparición de las estancias comenzaron a plantarse especies de árboles con el propósito de abastecer de madera a los pobladores, como así también para generar sombra y proteger del viento a los cascos de las mismas. Las especies plantadas fueron principalmente de los géneros *Acacia*, *Gleditsia*, *Robinia*, *Melia*, *Populus*, *Ailanthus*,

Capítulo 1. Introducción General

Eucalyptus, Pinus y especies frutales como durazneros, cerezos y membrillos (Hudson [1918] 1963; Zalba et al. 2002). La introducción de este conjunto de especies leñosas fue aprovechada por especies de aves como el hornero (*Furnarius rufus*) y la cotorra (*Myiopsitta monachus*) que funcionaron como agentes dispersores de otras semillas, contribuyendo así a la modificación fisonómica del paisaje (Bilenca et al. 2009). En la actualidad, en la región Pampeana se encuentran áreas boscosas dispersas cerca de los caminos, en zonas urbanas y en viviendas rurales (Zalba et al. 2002), al mismo tiempo que se han realizado emprendimientos forestales (principalmente de pinos, eucaliptos, álamos y sauces). Esta modificación del paisaje, originalmente cubierto por pastizales, puede alterar el funcionamiento del ecosistema regional ya que produce deterioro de la calidad del agua y salinización de los suelos al favorecer la evapo- transpiración del agua freática (Jobbagy et al. 2006). Como resultado, los suelos tienden a alcalinizarse y se dificulta el restablecimiento de la vegetación herbácea original, aún cuando hubiera un nuevo cambio en el uso de la tierra (Bilenca et al. 2009). A su vez, las extensiones de tierra ocupadas por montes de especies leñosas invasoras generan pérdidas económicas tanto por el costo que conlleva su erradicación como por el lucro cesante de mantener hectáreas de tierras improductivas para la agricultura y la ganadería.

Entre las especies leñosas invasoras de la región Pampeana, la “acacia negra” (*Gleditsia triacanthos*) y, en menor medida, la “acacia blanca” (*Robinia pseudoacacia*) son dos especies que han invadido exitosamente varias eco regiones de la Argentina. *G. triacanthos* es una especie invasora en los bosques montanos y del Espinal así como en la región Pampeana (Marco et al. 2000; Mazía et al. 2001; Ghersa et al. 2002; Zalba y Villamil 2002; Leggieri 2010), donde además ha formado bosques en galería sobre los cursos de agua en la pampa ondulada (Ghersa et al. 2002), provocando la modificación y fragmentación del ecosistema, que perjudica, a su vez, a la biota nativa a través de la

Capítulo 1. Introducción General

alteración de áreas de refugio, alimentación y desplazamiento (Ghersa y León 2001, Leggieri 2010).

En síntesis, en la región Pampeana *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* son dos leñosas invasoras que pueden amenazar al ecosistema de pastizal y también ocasionar pérdidas económicas. Existen evidencias de que la presión de propágulos limita su expansión (Mazía et al. 2001), por lo que el estudio de factores que la reduzcan, como el consumo de sus semillas o plántulas por herbívoros y granívoros contribuirá al conocimiento de la dinámica de las invasiones de estas especies en la región.

Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es avanzar en el conocimiento del papel que desempeña la comunidad de pequeños roedores (que son los principales herbívoros/granívoros del área) en la resistencia a la invasión de árboles en comunidades de pastizal.

Organización de la tesis

Esta tesis comprende tres capítulos con datos originales aportados por estudios descriptivos (partes del capítulo 3 y 4) y experimentales (capítulos 3, 4 y 5). En el capítulo 1 se desarrolla el marco teórico y los antecedentes en el tema que inspiraron la realización de la tesis; en el capítulo 2 se describe el área donde se realizó el estudio y las características de las especies leñosas y de las diferentes especies de pequeños roedores que habitan los pastizales de la Pampa Interior. En el capítulo 3 se evaluó el papel que desempeña la comunidad de roedores sobre el establecimiento de especies leñosas en comunidades de pastizal. Particularmente evalué experimentalmente el efecto de los roedores y de los disturbios que remueven la cobertura herbácea sobre la germinación y el establecimiento de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia*. En el capítulo 4

Capítulo 1. Introducción General

evalué la influencia de los cambios espacio-temporales en la disponibilidad de alimento alternativo y en la abundancia de roedores sobre la remoción de semillas de las especies leñosas estudiadas. En el capítulo 5 evalué, por medio de un experimento realizado bajo condiciones controladas, la influencia de la disponibilidad de semillas alternativas sobre el consumo de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* por roedores. Finalmente, en el capítulo 6 desarrollé una discusión general y las conclusiones de la tesis en la que se propone una síntesis de los resultados más importantes, que destacan los aspectos más novedosos, integrándolos en el marco conceptual de los factores que actuarían como filtro a las invasiones.

Capítulo 2

Área de estudio

Capítulo 2. Area de estudio

El pastizal Pampeano

Los pastizales del Río de la Plata se extienden en Sudamérica desde los 28 a los 38° S, cubriendo la zona centro-este de Argentina, Uruguay y el sur de Brasil; y se caracterizan por su clima templado sub-húmedo (Soriano 1992). Si bien esta región puede considerarse en términos generales como una planicie extensa y continua, pueden reconocerse algunas unidades distintas en base a la geomorfología y drenaje, geología, fisiografía, suelos y vegetación (Soriano 1992). Una primera gran división separa la región en "las pampas" y en "los campos de Uruguay y Sur de Rio Grande do Sul (Brasil)". El área denominada "las pampas" comprende la provincia de Buenos Aires y parte de las provincias de Entre Ríos, Santa Fé, Córdoba, La Pampa y San Luis; y puede subdividirse en 4 regiones de acuerdo con las características topográficas y climáticas particulares que presentan cada una de ellas. Esas regiones son: Pampa ondulada, Pampa interior, Pampa deprimida y Pampa Austral (Figura 2.1). En particular, la Pampa interior es una región que actualmente es utilizada de forma alternada para la producción ganadera y la agricultura (Viglizzo et al. 2001; Ghersa 2005; Tognetti 2010), aprovechando las zonas altas para la siembra de cultivos de granos y las zonas bajas para la actividad ganadera, haciendo uso de la vegetación natural y a veces aplicando prácticas de manejo del fuego e inter-siembras para mejorar la calidad de las pasturas (Latterra et al. 2003). Todas estas prácticas de producción se han ido incrementando en intensidad y en extensión con el correr de los años, alterando significativamente la vegetación típica de la zona, la cual estaba originalmente constituida por pastizales méxicos que incluían una gran variedad de especies de pastos perennes (Parodi 1947; Soriano 1992). A su vez, el uso del fuego, los agroquímicos utilizados para el control de malezas, y las deyecciones del ganado han alterado tanto la composición florística (Latterra et al. 2003; Ghersa 2005) como las propiedades físico-químicas de los suelos (Picone et al. 2003; Semmartin y Oosterheld 2001; Herrera

Capítulo 2. Area de estudio

2005). En consecuencia, el paisaje de la región se modificó notablemente, perdiendo conectividad (Baldi 2006) y permitiendo la incorporación de una gran diversidad de especies exóticas (Chaneton et al. 2001, 2002).

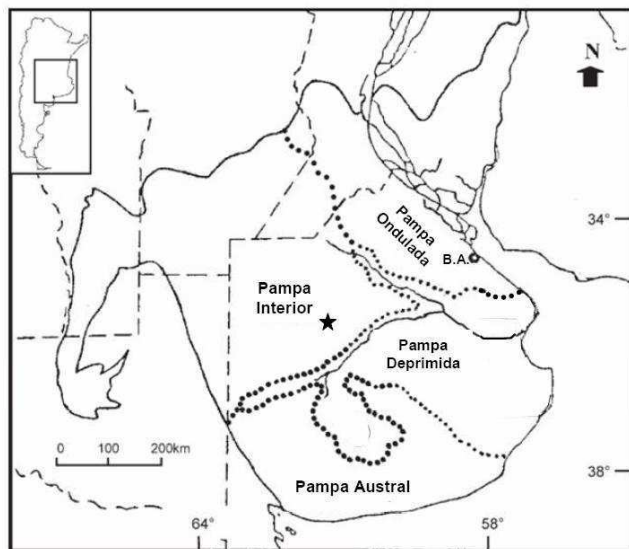


Figura 2.1. Mapa de la región Pampeana con sus subdivisiones (adaptado de Soriano 1992). La estrella indica la ubicación de la E^a San Claudio (Adm. Campos-U.B.A.) en donde se llevaron a cabo los estudios.

Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en la estancia San Claudio, propiedad de la UBA, cerca del pueblo de Ordoqui, 400 km al oeste de la ciudad de Buenos Aires, en la parte oriental de la Pampa Interior (Departamento de Carlos Casares, 36° S, 61°05' O). El clima es templado sub-húmedo con variaciones de la temperatura media que van de 7,2 °C en el mes de Julio a 23,8 °C en Enero, y una precipitación media anual de 1016 mm (Desvío estándar= 266 mm, 1976-2005). Las heladas suelen producirse desde el mes de Abril hasta Noviembre con una media anual de 48 días con heladas (Desvío estándar = 15 días, 1994-2009). Los suelos son Hapludoles típicos con buen drenaje, sobre los cuales se establecieron pastizales méxicos que incluyen diversos pastos perennes cespitosos, los cuales constituían la vegetación original del área (Parodi 1942; Soriano 1992). Actualmente, las comunidades espontáneas de herbáceas están confinadas a

Capítulo 2. Area de estudio

remanentes semi-naturales, campos abandonados, bordes de caminos, terraplenes de ferrocarril y pasturas. A su vez, se han plantado árboles, originalmente ausentes en el área (Soriano 1992), en forma extensiva a lo largo de los bordes de los caminos y campos de cultivo, en áreas de recreación y alrededor de los cascos de estancia (Ghersa y León 1999; ver Capítulo 1 para mayor detalle).

En cuanto a las condiciones climáticas, durante el período en que se realizaron los experimentos se registraron, por un lado, niveles de precipitaciones semejantes al promedio (para los años 1976-2005) en los años 2007 y 2008 (945 mm y 956 mm, respectivamente), mientras que los años 2009 y 2010 presentaron niveles inferiores a la media (782 mm y 738 mm, respectivamente). Por otro lado, durante el año 2007 se registraron 88 días con heladas (casi el doble del valor medio), mientras que los siguientes tres años tuvieron un registro cercano al promedio, con 43, 59 y 56 días con heladas, respectivamente.

Es importante destacar que el período crítico en el cual las semillas de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* necesitan condiciones de humedad para germinar y crecer corresponde a la estación de crecimiento (Octubre a Marzo). Las precipitaciones ocurridas en las estaciones de crecimiento correspondientes a 2007-2008, 2008-2009 y 2010-2011 fueron un 4%, un 43% y un 19% inferiores al promedio para el período 1976- 2011 (690 mm), respectivamente; mientras que el nivel de lluvias registrado en la estación de crecimiento 2009-2010 fue similar al promedio (Figura 2.2.).

Capítulo 2. Area de estudio

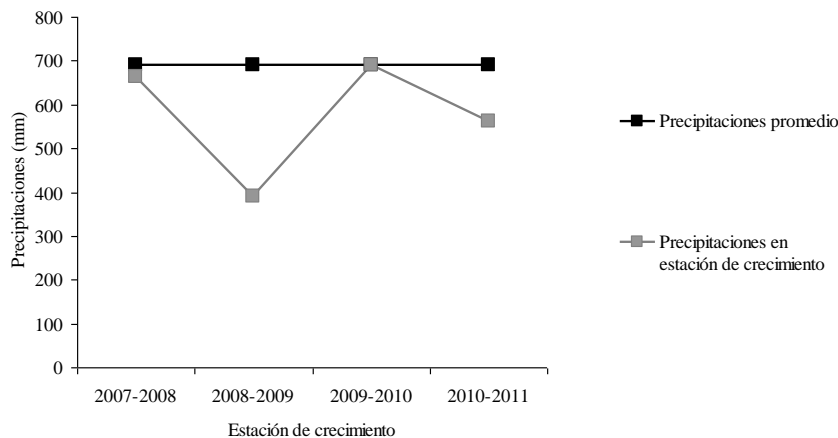


Figura 2.2. Promedio de las precipitaciones (mm) durante las estaciones de crecimiento correspondiente al período 1976-2011 y precipitaciones acumuladas, a lo largo de las cuatro estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina.

Especies nativas y exóticas

Los relictos de pastizal nativo presentes en el sitio de estudio están dominados por *Paspalum quadrifarium* y contienen una gran diversidad de gramíneas perennes (Comparatore 1996; Bilenca y Miñarro 2004), no son pastoreados por hacienda bovina ni equina ni son frecuentemente quemados. Las especies de pastos nativos presentes en estos relictos incluyen *Briza subaristata*, *Stipa neesiana*, *Bothriochloa laguroides* y *Melica brasiliana*; mientras que las especies exóticas que han podido establecerse son principalmente *Festuca arundinacea*, *Carduus acanthoides*, y *Dypsacus sativa*.

En los campos abandonados, en el pasado destinados a la agricultura y ganadería, y donde no se realiza actualmente ningún tipo de actividad, predominan los pastos exóticos perennes, principalmente *Sorghum halepense*, *Cynodon dactylon*, *Festuca arundinacea*, *Lolium multiflorum*, *Bromus catharticus*, *Dactylis glomerata* y malezas altas como *Conium maculatum*, *Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare* (Tognetti 2010). A su vez, en estos campos fueron estableciéndose especies arbóreas introducidas, como *Ulmus pumila*, *Ligustrum lucidum*, *Robinia pseudoacacia* y *Gleditsia triacanthos*, que se “escaparon” de las áreas donde los inmigrantes europeos las habían plantado,

Capítulo 2. Area de estudio

convirtiéndose en especies invasoras que colonizaron campos abandonados, jardines y bordes de alambrados y caminos (Facelli y León 1986; Mazía et al. 2010; Ghersa et al. 2002).

Características de las especies vegetales estudiadas

En esta tesis estudiamos dos especies invasoras de árboles, *Gleditsia triacanthos* y *Robinia pseudoacacia*. Ambas especies, como he mencionado anteriormente, han colonizado pastizales, campos abandonados, parcelas boscosas y corredores riparios en el área de estudio (Facelli y León 1986; Ghersa y León 1999). *G. triacanthos* o “acacia negra” (familia Leguminosae, subfamilia Caesalpinioideae) es una especie dicotiledónea decidua nativa del este de los Estados Unidos de América que ha sido introducida en la región a mediados del siglo XIX (Hudson 1918) con fines ornamentales, para dar sombra y como cerco vivo (Chaneton et al. 2004). Los individuos adultos de *G. triacanthos* pueden llegar a alcanzar un porte de 20 metros de altura y formar densos bosques de más de 1.600 árboles por hectárea, los cuales reducen fuertemente la productividad de herbáceas e impiden el paso de la hacienda (M. I. Miranda y E. J. Chaneton, manuscrito en preparación). Sus ramas poseen espinas aguzadas de tres puntas de hasta 20 cm de largo y posee hojas compuestas. Florece durante la primavera y la fructificación se produce desde comienzos del verano hasta entrado el otoño (Diciembre a Mayo, Rossi et al. 2008). El fruto es una vaina (“chaucha”) plana que puede medir hasta 20 cm de largo y contiene, según el tamaño, entre 10 y 20 semillas. Generalmente, estos árboles producen una abundante cantidad de frutos. La dispersión de sus semillas se produce principalmente a través del consumo de las chauchas, ricas en azúcares, por parte del ganado bovino, que ingiere las semillas y digiere de forma parcial la cubierta seminal, lo cual favorece su germinación posterior (Blair 1990). Asimismo, las heces que contienen las semillas abonan el suelo,

Capítulo 2. Area de estudio

contribuyendo al desarrollo de la plántula y del adulto, y de esta manera las semillas consiguen dispersarse a considerables distancias de la planta madre. Otros dispersores de sus semillas podrían ser especies de la fauna nativa como armadillos y zorros.

Las características de historia de vida de esta especie, como la alta producción de semillas, alta germinabilidad, el rápido crecimiento y una corta fase juvenil, le proveen un elevado potencial invasivo (Burton y Bazzaz 1991; Marco y Páez 2000; Mazía et al. 2010) y le han permitido tener una amplia distribución, por lo que es considerada la especie leñosa invasora más agresiva de la pampa métrica (Ghersa et al. 2002; Mazía et al. 2001) y una especie invasora en todo el mundo (Global Compendium of Weeds: <http://www.hear.org/gcw/index.html>).

El género Robinia, con cuatro especies nativas de zonas templadas de Norte América, es conocido por su habilidad para tolerar intensas heladas. Robinia pseudoacacia L, o “acacia blanca” (familia Leguminosae, subfamilia Papilionoideae), se encuentra, al igual que G. triacanthos, dentro del reducido grupo de leguminosas adaptadas a zonas con ocurrencia de heladas. A su vez, esta especie se adapta bien a condiciones ambientales extremas como las sequías, contaminación aérea y altas intensidades lumínicas (Hanover 1989). Estos árboles no toleran condiciones de sombra y son pioneros en suelos que han sufrido eventos de disturbios o sitios que han sufrido el efecto del fuego, reproduciéndose prolíficamente a partir de yemas en las raíces (Fowells 1965). La fructificación ocurre en primavera (Septiembre a Diciembre) y el fruto es una vaina de color pardo que puede medir de 5 a 10 cm de largo y contiene varias semillas en su interior (aproximadamente 10). Su rápido crecimiento, la densidad de su madera y su habilidad para la fijación de nitrógeno la convierten en una especie ideal para la colonización de sitios degradados. En el área de estudio, R. pseudoacacia es encontrada con menor frecuencia, en comparación con G. triacanthos, invadiendo pastizales, campos abandonados, parcelas boscosas y corredores riparios.

Capítulo 2. Area de estudio

Especies de roedores en el área

El ensamble de roedores en los agroecosistemas de la región Pampeana incluye al menos 12 especies (Mills et al. 1991; Busch y Kravetz 1992a; Ellis et al. 1998). Sin embargo, las especies encontradas con mayor frecuencia en los hábitats predominantes de esta región son los sigmodontinos como el ratón de pastizal pampeano (*Akodon azarae*), el ratón vespertino (*Calomys musculinus*), el ratón vespertino pequeño (*Calomys laucha*), el ratón colilargo (*Oligoryzomys flavescens*) y el cávido *Cavia aperea* (Figura 2.3). Estas especies muestran diferencias en el uso de hábitat, *C. laucha* está mejor adaptada a los sistemas donde predominan los cultivos, siendo este el hábitat donde se encuentran con mayor frecuencia. A su vez, *O. flavescens* es una especie más característica de áreas sometidas a una menor frecuencia e intensidad de disturbios, como pueden ser los bordes de campos de cultivo y/o sitios abandonados durante años donde no se practican actividades productivas. Estos sitios también pueden ser utilizados por *C. musculinus* pero con la diferencia que esta especie, al igual que *C. laucha*, es encontrada con frecuencia en los campos de cultivo. Por su lado, *A. azarae* habita principalmente bordes de campos de cultivo y sitios abandonados, aunque puede ser encontrado dentro de los campos antes de la cosecha (Bilenca y Kravetz, 1998; Hodara et al. 2000).

Capítulo 2. Área de estudio



Figura 2.3. Roedores más frecuentes en el área de estudio. a) *Akodon azarae*, b) *Oligoryzomys flavescens*, c) *Calomys musculus*, d) *Cavia aperea*.

Los roedores sigmodontinos son omnívoros incluyendo en su dieta invertebrados, partes verdes de plantas y semillas de pastos y malezas (Ellis et al. 1998), mientras que *C. aperea* es considerado estrictamente herbívoro (Parera 2002). Particularmente, *A. azarae* es principalmente insectívoro, aunque puede consumir granos de trigo, maíz, soja y semillas de *Sorghum halepense*, *Stellaria media* y *Amaranthus*, entre otras especies que se encuentran en los bordes de los campos de cultivo (Ellis et al. 1998).

Las poblaciones de roedores presentan cambios estacionales en sus abundancias, alcanzando picos máximos a fines del otoño y principios de invierno, y mínimos en la primavera (Busch y Kravetz, 1992 a,b; Polop y Suárez 2010). Los cambios ambientales que se producen en las distintas estaciones del año, como el nivel de precipitaciones y la temperatura, determinan la dinámica poblacional de los roedores, debido a que alteran tanto la disponibilidad como el requerimiento de los recursos alimenticios (Busch y Kravetz, 1992; Cittadino et al. 1994).

Capítulo 2. Area de estudio

A su vez, las abundancias de roedores y su impacto asociado en el ecosistema pueden variar espacialmente de acuerdo a las características de la estructura de la comunidad vegetal dominante en los diferentes ambientes, al generar variabilidad espacial en la disponibilidad de fuentes de alimentación, refugio e interacciones competitivas (Schnurr et al. 2004). Por ejemplo, Murillo et al. (2007) observaron que la depredación post-dispersión por roedores de semillas de herbáceas en pastizales nativos en la Pampa Deprimida y Austral alcanzó a ser hasta 6 veces superior donde la vegetación dominante formaba densas matas de 1,8 metros de altura en comparación con sitios donde la altura de la vegetación dominante alcanzaba los 0,3 metros. En la región Patagónica, Nuñez et al. (2008) registraron una mayor depredación de semillas de pino en ambientes donde predominaban bosques de especies nativas de árboles con una densa cobertura del sotobosque y distantes a las plantaciones de pino, en comparación con sitios cercanos a las mismas.

En el área de estudio, la frecuencia, la intensidad y la escala espacial de los disturbios como el régimen de fuego y las cuevas de los armadillos (que son muy abundantes) pueden modificar la depredación de semillas por parte de los roedores (Mazía et al. 2010). Por lo tanto, el efecto que ejerzan los roedores en la dinámica poblacional de las plantas y sobre la invasión de especies herbáceas y/o leñosas a través de la depredación de sus semillas dependerá tanto de su ciclo de abundancia, como así también de las características de la comunidad vegetal y de los disturbios que se produzcan en un ambiente determinado (Schnurr et al. 2004; Murillo et al. 2007; Mazía et al. 2010). Así, sería lógico suponer que una posible respuesta de los roedores frente a un aumento en sus abundancias poblacionales y una disminución en la disponibilidad de alimento (en el área de estudio esto sucede a fines del otoño y principios del invierno, por menor disponibilidad de insectos y material vegetal verde) podría ser una ampliación en su dieta con la incorporación de nuevos ítems que se encuentren

Capítulo 2. Area de estudio

disponibles (por ejemplo semillas de leñosas) para satisfacer los requerimientos energéticos durante dichos períodos. De esta forma, si bien los roedores más frecuentes en el área de estudio son omnívoros, al consumir en forma oportunista podrían aumentar la ingesta de semillas de especies invasoras en determinadas épocas del año y ambientes, y ejercer así un efecto negativo sobre su establecimiento.

Capítulo 3

Efecto de la exclusión de roedores y el disturbio
sobre las tasas de emergencia y la supervivencia de
plántulas de *Gleditsia triacanthos* y *Robinia*
pseudoacacia

Introducción

El éxito de las especies invasoras está determinado principalmente por la presión de propágulos, el estrés físico, y la resistencia biótica de la comunidad receptora (Perelman et al. 2007; Van Holle y Simberloff 2005) que incluye, entre otros procesos, la actividad de los consumidores, la competencia de las especies residentes y la inhibición de los procesos de germinación y emergencia producida por la broza de la comunidad vegetal residente (Facelli y Pickett 1991; Tilman 1997). A su vez, la variabilidad climática interanual agrega un componente estocástico que afecta la susceptibilidad o resistencia de la comunidad receptora a la invasión (Crawley 1989; O' Connor 1995; Davis et al. 2005).

Las actividades humanas han alterado fuertemente los ecosistemas de pastizales templados. La explotación de pastizales para la agricultura o la ganadería han causado el reemplazo de especies nativas de plantas por especies exóticas, en particular la lignificación de los pastizales es un fenómeno ampliamente reconocido a escala mundial que afecta la productividad y la conservación de estos ecosistemas (Bragg y Hulbert 1976; Richardson et al. 1994; Amiotti et al. 2000; Jackson et al. 2002). En general, la lignificación de estos sistemas se produce en campos abandonados a la producción agropecuaria o en áreas protegidas, ambos, inmersos en un paisaje con alta disponibilidad de propágulos leñosos. Entonces, asumiendo que la disponibilidad de propágulos leñosos no es una limitante, la composición de la comunidad vegetal residente, es un aspecto clave en la probabilidad de establecimiento de árboles en campos que no están en producción y en los cuales se desarrolla la sucesión secundaria (Mazía et al. 2010; Chaneton et al. 2012). Por otro lado, los disturbios (bióticos y abióticos) producen ventanas de oportunidades para la invasión de diferentes especies, a

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

través de eliminar las barreras al reclutamiento en comunidades que originalmente actuaban como filtro natural a la invasión (Crawley 1989; D' Antonio et al. 1999; Burke y Grime 1996; Williamson 1996; Lockwood et al. 2007).

El efecto de la comunidad de consumidores sobre la invasión por especies exóticas es variable, en algunos casos pueden indirectamente promover el establecimiento de especies no nativas a través del consumo de sus competidores nativos de mayor palatabilidad (Ostfeld et al. 1997; MacDougall y Wilson 2006). En otros casos pueden actuar como filtros a la expansión de las especies introducidas limitando el reclutamiento de sus plántulas a través del consumo directo (Edwards y Crawley 1999; Lockwood et al. 2007; Maron y Vilá 2001). De esta manera, la granivoría puede alterar la composición de las comunidades de plantas como producto del papel que desempeña la depredación de semillas sobre un elevado número de potenciales plántulas (Whelan et al. 1991, Orrock et al. 2006). Particularmente, la depredación de semillas post-dispersión causa una pérdida considerable en una amplia variedad de comunidades de plantas (Edwards y Crawley 1999; Janzen 1971; Louda 1989; Crawley 1992) y de esta manera actúa como un importante filtro a la invasión y expansión de especies exóticas (Maron y Vilá 2001). Los roedores conforman el grupo más importante de depredadores de semillas post-dispersión (Conkey et al. 2003; Edwards y Crawley 1999). La probabilidad que una semilla sea consumida depende de un conjunto de factores tales como el tiempo de exposición a los depredadores y las defensas físicas y químicas (Moles et al. 2003), las características y disponibilidad de alimento alternativo (Busch et al. 2012) y las diferencias en la estructura de la vegetación que pueden contribuir a la selección del parche para la alimentación (Brown 1988).

En Argentina, particularmente en los pastizales Pampeanos, la intensa actividad agrícola ha alterado la vegetación prístina (León et al. 1984). En el presente, el paisaje está compuesto mayoritariamente por campos de cultivo, los cuales se encuentran

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

sometidos a fuertes perturbaciones cíclicas como producto de las labores agrarias. Los pastizales nativos han sido reducidos a pequeños fragmentos semi-naturales debido a la conversión a campos de cultivo y ganaderos de la mayor parte de esta área (Soriano 1992). El manejo del paisaje aumentó la extensión de áreas forestadas, creando nuevas fuentes de propágulos y corredores para la expansión de especies de árboles no nativos (Ghersa y León 1999). Muchas especies leñosas introducidas se han convertido en invasoras, especialmente en terrenos sometidos a disturbios y en campos abandonados (Chaneton et al. 2004; Ghersa et al. 2002; Mazía et al. 2001; Zalba y Villamil 2002). La invasión de árboles en agroecosistemas está determinada por la disponibilidad de micrositios para el reclutamiento y por las interacciones bióticas, como así también por la dispersión desde las fuentes de propágulos y las condiciones climáticas (Mazia et al. 2001, 2010).

Como se ha mencionado en el capítulo anterior, la acacia negra (*Gleditsia triacanthos*) es la especie leñosa invasora más agresiva en la Pampa interior, mientras que *Robinia pseudoacacia* (acacia blanca), con semillas más pequeñas, también ha invadido exitosamente distintas áreas de la región Pampeana (Ghersa et al. 2001). Las especies de roedores más abundantes en el área son de pequeño tamaño (peso aproximado < 45 g), mientras que el cávido (*Cavia aperea*) no fue observado con frecuencia en los últimos años en el sitio de estudio (Muschetto obs. pers.). Los pequeños roedores son omnívoros, incluyendo en su dieta semillas y partes verdes de plantas, así como insectos y otros invertebrados (Bilenca et al. 1992; Ellis et al. 1998). En experimentos de adición de semillas, Cittadino et al. (1994) y Fraschina y Busch (2009) encontraron evidencias de que los roedores consumen semillas de plantas herbáceas en agroecosistemas Pampeanos. A pesar de estos datos previos, todavía no se ha estudiado el efecto que ejercerían los granívoros y herbívoros sobre las comunidades vegetales en el contexto de las invasiones de plantas.

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

De acuerdo a los antecedentes planteados precedentemente, en este capítulo se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1. Los roedores de pequeño tamaño afectan negativamente el establecimiento de plántulas de acacia negra y acacia blanca en pastizales pampeanos que se encuentran en distintos estadios de la sucesión secundaria.

Se predice que en los sitios donde se excluyan roedores de pequeño tamaño el reclutamiento de plántulas de acacia negra y blanca será mayor y/o la tasa de mortalidad será menor que en sitios donde no se los remueva ni excluya.

Hipótesis 2. Los disturbios que eliminan la vegetación residente favorecen el establecimiento de plántulas de acacia negra y acacia blanca en pastizales pampeanos.

Se predice que en los sitios donde se hayan generado disturbios de forma artificial la tasa de emergencia de plántulas de acacia negra y blanca será mayor y/o la tasa de mortalidad será menor que en sitios no disturbados.

Para poder poner a prueba las hipótesis planteadas, se evaluará:

1- El efecto de los roedores pequeños (peso aproximado < 45 gr) sobre la tasa de emergencia y mortalidad de acacia negra y acacia blanca.

2- El efecto de un disturbio, que lleva la comunidad a etapas más tempranas de la sucesión, sobre la tasa de emergencia y mortalidad de acacia negra y acacia blanca.

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

3- La composición específica y la abundancia de los pequeños roedores presentes en el sitio de estudio. Este objetivo se plantea para confirmar la presencia de roedores en el sitio de estudio, conocer las especies presentes y su abundancia, ya que los resultados de los experimentos que se plantean más adelante dependen de las características de la comunidad de roedores.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio y características de las especies de roedores del sitio

Los experimentos se llevaron a cabo en la estancia “San Claudio” (Partido de Carlos Casares, Provincia de Buenos Aires) y sus alrededores. La descripción del área de estudio y las características de las especies de plantas leñosas invasoras utilizadas en este experimento se encuentran en el capítulo 2 de esta tesis.

Durante las estaciones de crecimiento (Octubre-Marzo) de los años 2007-2008, 2008-2009 y 2010-2011 los niveles de precipitación en la estancia “San Claudio” fueron un 4%, un 43% y un 19% inferiores al promedio para el período 1976- 2011 (690 mm), respectivamente; mientras que el nivel de lluvias registrado en la estación de crecimiento 2009-2010 fue similar al promedio.

El sitio de estudio es un campo de 1 ha que ha sido clausurado por más de 10 años al ganado y la agricultura. Este campo fue cercado utilizando una malla metálica de 7 cm de abertura colocada hasta una altura de 1,2 m y enterrada a 0,2 m con el objetivo de excluir al ganado y a los mamíferos cavadores (armadillos). La comunidad del pastizal está dominada por los pastos exóticos *Sorghum halepense*, *Bromus catharticus* y *Lolium multiflorum* y por malezas altas como *Conium maculatum*, *Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare*.

En los agroecosistemas Pampeanos, el ensamble de roedores incluye al menos 12 especies, pero las especies más abundantes son 4 sigmodontinos nativos (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* y *Oligoryzomys flavescens*) y el cávido nativo *Cavia aperea* (Mills et al. 1991; Busch y Kravetz 1992 a; Ellis et al. 1998).

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

Diseño experimental

El estudio fue llevado a cabo dentro de la clausura de 1 ha en cuyo interior se ubicaron las parcelas experimentales. Para determinar el efecto de los roedores y el disturbio sobre la tasa de emergencia y la mortalidad de plántulas de ambas especies leñosas se sembraron manualmente semillas de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* que fueron sujetas a distintos tratamientos de acuerdo a un diseño factorial con dos factores y dos niveles cada uno de ellos, con 5 réplicas cada uno: exclusión de roedores mediante clausuras (excluidos/con acceso) y estadio sucesional del pastizal (sin disturbio: maduro/disturbado: en etapas iniciales). Por otro lado, a fin de evaluar la evolución del sitio de estudio sin ninguna intervención también se incluyó un tratamiento donde no se adicionaron semillas y la vegetación no fue manipulada. Este tratamiento adicional nos permitió evaluar la presencia de semillas de las dos especies invasoras en el banco de semillas independientemente de las introducidas experimentalmente. A su vez, incluimos un tratamiento control (sin clausuras y sin disturbio) con el objetivo de detectar posibles efectos de la malla sobre la emergencia y la mortalidad de las plantas leñosas.

Las parcelas experimentales se dispusieron en 5 bloques conteniendo todos los tratamientos para controlar los posibles efectos del borde de la clausura (contigua a un campo de cultivo) sobre los resultados del experimento. Dentro de cada bloque, asignamos los tratamientos en forma aleatoria (Figura 3.1). Para cada tratamiento, se estimó la emergencia y la mortalidad de las plántulas de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* a lo largo de 4 estaciones de crecimiento (Octubre-Marzo de los años 2007-2008, 2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Para excluir a los roedores se establecieron clausuras en parcelas de 8 m² usando una malla plástica cuadrículada de 0,3-cm de abertura. Estas clausuras tuvieron 50 cm de altura, fueron enterradas hasta 50 cm dentro del suelo y para prevenir el ingreso de roedores trepando se colocó sobre los

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

costados un techo metálico de 20 cm de ancho. El tratamiento que permitió el acceso de roedores fue similar a las clausuras de exclusión pero con 9 agujeros de 7 cm de diámetro al nivel del suelo para permitir el ingreso de los roedores. Al comienzo de la experiencia cortamos la vegetación hasta una altura de 3 cm en los tratamientos que incluían disturbio para simular etapas tempranas de la sucesión. Las clausuras no excluyeron otros posibles depredadores de semillas como algunas aves e invertebrados. Al usar el mismo diseño de clausuras para los tratamientos de remoción y acceso de roedores se pudo controlar posibles efectos directos de las clausuras sobre las condiciones micro-climáticas y por lo tanto sobre el reclutamiento y el crecimiento de las plantas.

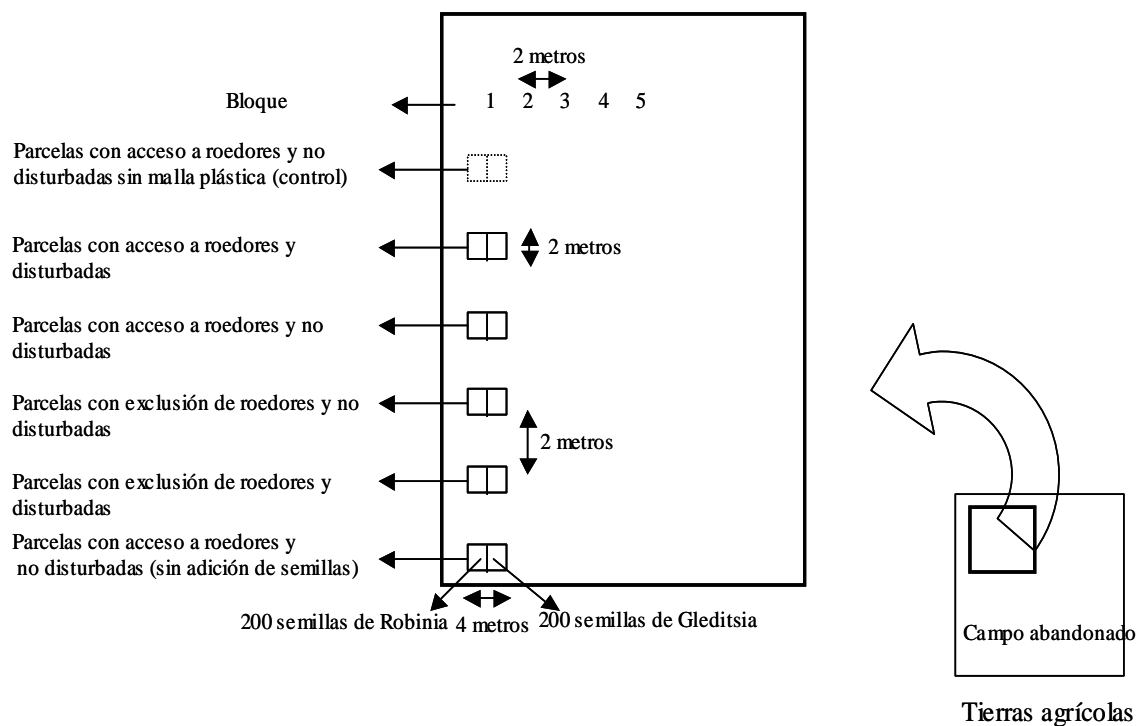


Figura 3.1. Diagrama del diseño experimental dentro del sitio de estudio (campo abandonado). La figura muestra, como ejemplo, la distribución de los tratamientos en el primer bloque experimental. Los tratamientos fueron asignados aleatoriamente a las parcelas en cada bloque. La Figura no se encuentra dibujada en escala. Ver el texto para detalles.

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

Adición de semillas y evaluación del reclutamiento de plántulas

Al comienzo del experimento, ninguna de las dos especies de leñosas estaba establecida en la clausura de 1 ha donde se dispusieron los tratamientos. Las semillas de los árboles fueron agregadas en Junio de 2007. Cada parcela fue dividida en mitades utilizando una malla plástica. Sembramos a mano 200 semillas de *G. triacanthos* en una mitad y 200 semillas de *R. pseudoacacia* en la otra mitad, resultando en una densidad de 50 semillas/ m² a cada lado. Las semillas no fueron escarificadas con el propósito de simular la caída natural de las mismas. Se estimaron mensualmente la tasa de emergencia y la mortalidad en todas las parcelas durante la primera estación de crecimiento (Octubre-Marzo 2007-2008), pero en las restantes estaciones de crecimiento se estimaron cada dos meses, ya que las tasas de emergencia fueron muy bajas y no justificaban las revisiones mensuales. Cada plántula fue marcada con una varilla de plástico la primera vez que fue registrada, y en cada revisión se registraron las plántulas nuevas y la supervivencia de las plántulas que estaban marcadas previamente. La tasa de emergencia fue estimada como el número de plántulas emergidas en relación al número de semillas disponibles (sembradas menos las que germinaron en periodos anteriores). La mortalidad fue calculada como el número de plántulas muertas en cada estación de crecimiento en relación con el número total de plántulas vivas (plántulas sobrevivientes de estaciones de crecimiento previas y plántulas detectadas durante la estación de crecimiento vigente al momento del cálculo).

Muestreos de roedores

Estimamos la abundancia y la composición específica de la comunidad de roedores en el sitio de estudio por medio de muestreos estacionales a lo largo de todo el período de estudio (realizamos un total de 17 muestreos). En cada período de muestreo

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

dispusimos 60 trampas en cuatro líneas de trampeo a lo largo de los bordes de la clausura de 1 ha. En cada borde, trampas de captura viva tipo Sherman fueron colocadas de a pares separadas por 10 metros. En cada estación de trampeo las trampas estaban distanciadas por 2 metros, una trampa ubicada sobre el borde y la otra a dos metros dentro del pastizal clausurado. Adicionalmente, colocamos trampas dentro de las parcelas experimentales con la intención de remover roedores al comienzo de la experiencia y para confirmar que estos no habían tenido acceso a las parcelas de exclusión de roedores, y que si tenían acceso a las parcelas que no los excluían. Las trampas fueron cebadas con mantequilla de maní y grasa bovina y permanecieron activas durante tres noches consecutivas. Fueron revisadas cada mañana y cada animal capturado fue identificado hasta el nivel de especie, marcado para su identificación individual por medio de la colocación de caravanas numeradas en una de sus orejas, y finalmente liberado en el mismo sitio de captura. Los animales fueron tratados en concordancia con las guías de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (Giannoni et al. 2003). La abundancia relativa fue estimada a través del éxito de captura ($[\text{número de individuos capturados} / \text{números de trampas-noches}] \times 100$). El cávido *Cavia aperea* fue excluido también de las parcelas experimentales, pero debido a su tamaño no es capturado por las trampas Sherman, por lo que no pudimos evaluar su abundancia. De todas formas, no fueron observados en el área durante el período de tiempo que comprendió el experimento.

Análisis de datos

El efecto de los tratamientos (roedores y disturbio) sobre la emergencia y la mortalidad de las especies leñosas introducidas fue evaluado por medio de pruebas de ANOVA de medidas repetidas, considerando a los bloques como efecto aleatorio.

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

Utilizamos la corrección de probabilidades de Lower-Bound cuando los datos no cumplieron el supuesto de esfericidad que requiere la prueba, evaluado a través del test de Mauchly. Cuando alguna de las interacciones fue significativa se analizaron los efectos simples y luego se efectuaron comparaciones a posteriori utilizando la prueba DMS de Tukey (Zar 1996). Para evaluar el efecto de la malla plástica (presencia – ausencia) sobre la emergencia y la mortalidad de plántulas de ambas especies de leñosas se compararon los sitios no disturbados y con acceso de roedores con presencia o ausencia de malla plástica mediante pruebas de ANOVA de medidas repetidas, considerando a los bloques como efecto aleatorio. Se realizaron transformaciones de los datos ($\text{Arcos } \sqrt{x}$) para el caso en que no se comprobara el supuesto de homogeneidad de las matrices de varianza-covarianza (Zar 1996).

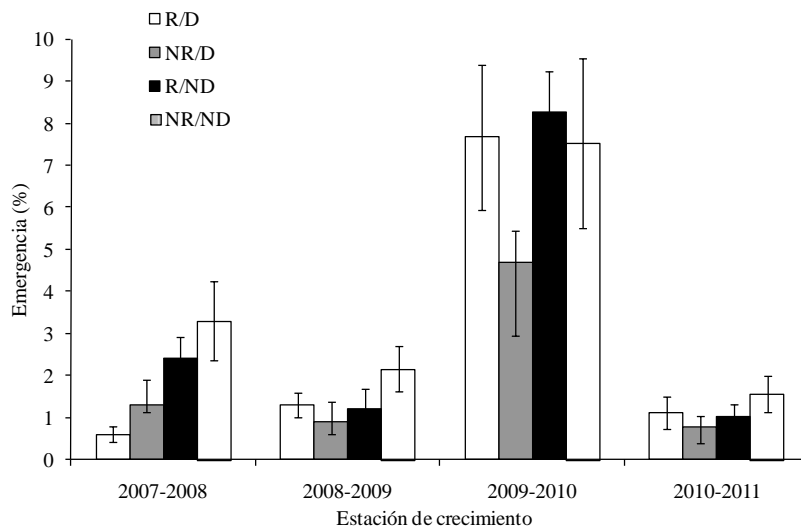
Resultados

Emergencia y Mortalidad de *Gleditsia triacanthos*

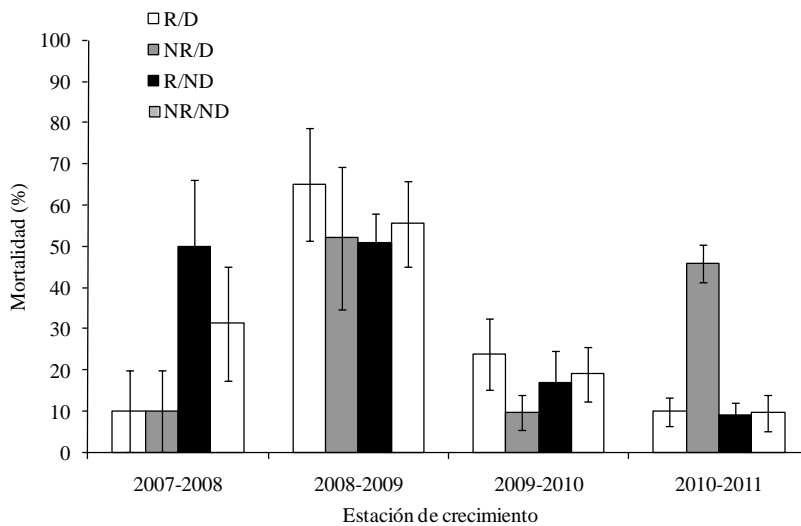
Luego de 4 estaciones de crecimiento, *G. triacanthos* mostró una emergencia global (para todos los tratamientos donde se adicionaron semillas) del 11%. Hubo un efecto significativo de la estación de crecimiento sobre la tasa de emergencia ($P = 3,9 \cdot 10^{-7}$; Tabla 1; Figura 3.2a). Durante las primeras dos estaciones de crecimiento hubo una baja emergencia de plántulas ($n = 76$ para 2007-2008 y $n = 55$ para 2008-2009), incrementándose significativamente en el período 2009-2010 ($n = 274$; $P_{(09-10vs07-08)} < 0,05$, $P_{(09-10vs08-09)} < 0,05$, $P_{(09-10vs10-11)} < 0,05$) y retornando durante 2010-2011 a los valores previos de emergencia ($n = 40$). En los sitios con disturbio, el acceso de roedores incrementó la emergencia de plántulas de *G. triacanthos* (Roedor x Disturbio: $P < 0,05$; Tabla 1; Figura 3.3). Este patrón fue consistente en todas las estaciones de crecimiento estudiadas (Roedor x Disturbio x Tiempo: $P = 0,82$; Tabla 3.1).

La mortalidad total de plántulas de *G. triacanthos* fue del 44% (196 de un total de 445 plántulas). La exclusión de roedores no afectó la mortalidad de plántulas en ninguno de los años estudiados (Roedor x Tiempo $P = 0,28$, Tabla 3.1, Figura 3.2b). En cambio, se observó un efecto significativo del disturbio sobre la tasa de mortalidad, pero el efecto se revirtió a medida que pasó el tiempo desde la aplicación de éste (Disturbio x Tiempo $P < 0,05$; Tabla 3.1; Figura 3.4). Durante la primera estación de crecimiento, el disturbio disminuyó la mortalidad (2007-2008, $P < 0,05$; DMS de Tukey), pero durante el período 2010-2011 se observó una mayor mortalidad en los sitios disturbados ($P < 0,05$). Durante las estaciones de crecimiento 2008-2009 y 2009-2010 no se detectó un efecto del disturbio sobre la mortalidad ($P > 0,05$).

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio



a)



b)

Figura 3.2. Porcentaje de emergencia de plántulas (a) y Mortalidad (b) (media \pm error estándar, n= 5) de *Gleditsia triacanthos* para cada tratamiento a lo largo de las cuatro estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina. En la figura los datos fueron agrupados para cada tratamiento. Con acceso de roedores (R), sin acceso de roedores (NR); con disturbio inicial (D); sin disturbio inicial (ND).

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

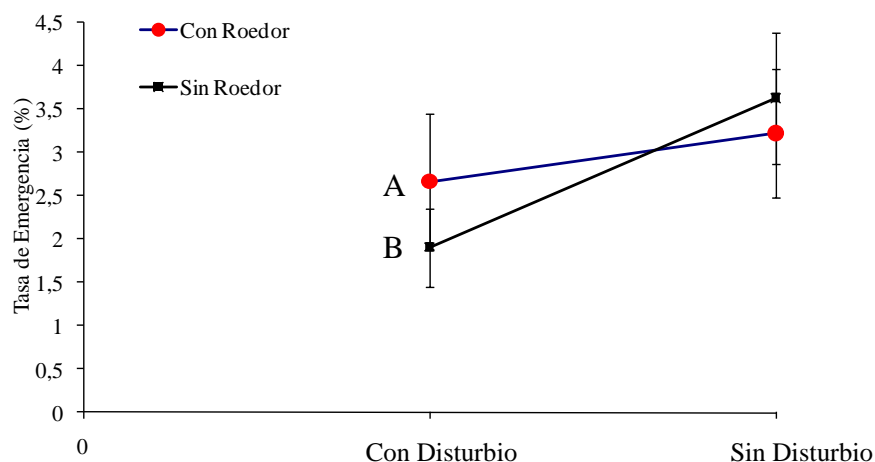


Figura 3.3. Porcentaje de emergencia de plántulas de *Gleditsia triacanthos* (media \pm error estándar, $n=20$) para las cuatro combinaciones posibles de los tratamientos de acceso de roedores (con/sin) y disturbio (con/sin), estudiadas en un campo abandonado en la Pampa Interior, Argentina. En la figura se muestran los promedios por tratamiento para todas las estaciones de crecimiento estudiadas. $A \neq B$, $P < 0,05$ (DMS de Tukey).

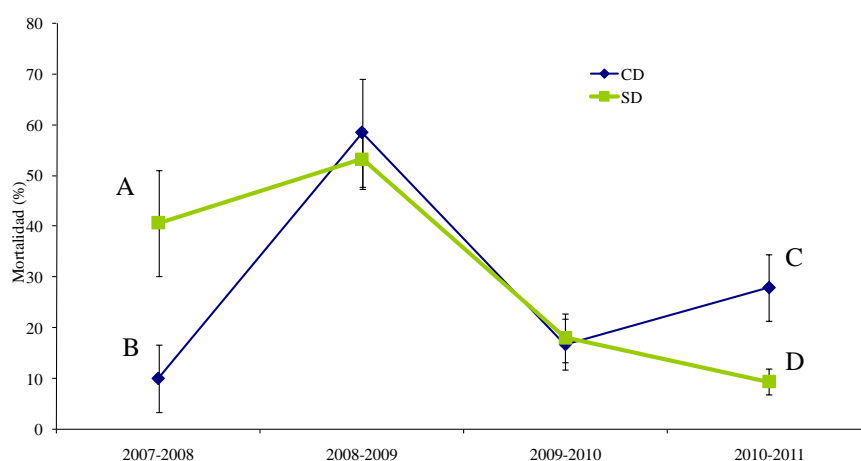


Figura 3.4. Porcentaje de mortalidad de plántulas de *Gleditsia triacanthos* (media \pm error estándar, $n=10$) para los dos estados posibles de disturbio (CD= con disturbio, SD= sin disturbio) durante las 4 estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado en la Pampa Interior, Argentina. $A \neq B$, $C \neq D$, $P < 0,05$ (DMS de Tukey).

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

Tabla 3.1. Resultados de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para el efecto de los roedores, el disturbio y la estación de crecimiento (medida repetida) sobre la emergencia y mortalidad de plántulas de *Gleditsia triacanthos* en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina.

G. triacanthos	gl	Emergencia		Mortalidad	
		F	P	F	P
Roedor (A)	1	0,90	0,39	0,27	0,87
Disturbio (B)	1	31,62	0,005	0,63	0,47
Bloque (C)	4	9,01	0,028	4,94	0,075
A x B	1	8,72	0,042	1,05	0,36
A x C	4	4,14	0,10	5,89	0,06
B x C	4	2,91	0,16	2,17	0,23
Error I	4				
Estación de crecimiento (D)	3	51,68	3,9 10⁻⁷	11,92	0,0006
D x A	3	2,23	0,137	1,44	0,28
D x B	3	1,04	0,41	3,94	0,036
D x C	12	2,13	0,10	1,08	0,44
D x A x B	3	0,30	0,82	1,56	0,25
D x A x C	12	0,76	0,68	0,63	0,77
D x A x C	12	0,86	0,60	0,95	0,53
Error II	12				

Emergencia y Mortalidad de *Robinia pseudoacacia*

Las plántulas de *R. pseudoacacia* emergieron y murieron durante las dos primeras estaciones de crecimiento, por lo cual los análisis estadísticos se realizaron solo para esos períodos. La emergencia general registrada para esta especie fue de 5,2%. Las tasas de emergencia difirieron entre las dos estaciones estudiadas ($P= 0,009$; Tabla 3.2; Figura 3.5a), con mayor emergencia durante el período 2007-2008 ($n= 202$) en comparación con las pocas plántulas emergidas durante 2008-2009 ($n= 7$). No se

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

detectó efecto de la exclusión de roedores ni del disturbio inicial sobre la emergencia de plántulas (Tabla 3.2; Figura 3.5a).

La mortalidad total de plántulas fue del 64% durante 2007-2008 y casi del 100% en 2008-2009, y no difirió significativamente entre los períodos de crecimiento (Tabla 3.2; Figura 3.5b). Al igual que la emergencia, la mortalidad de plántulas no fue afectada ni por el tratamiento de exclusión de roedores ni por el disturbio (Tabla 3.2; Figura 3.5b).

Tabla 3.2. Resultados de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para el efecto de los roedores, el disturbio y la estación de crecimiento (medida repetida) sobre la emergencia y mortalidad de plántulas de *Robinia pseudoacacia* en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina.

R. pseudoacacia	gl	Emergencia		Mortalidad	
		F	P	F	P
Roedor (A)	1	0,007	0,93	1,48	0,28
Disturbio (B)	1	0,16	0,71	0,77	0,43
Bloque (C)	4	0,41	0,79	1,17	0,44
A x B	1	0,06	0,82	0,69	0,45
A x C	4	0,81	0,57	1,16	0,44
B x C	4	0,26	0,89	0,86	0,55
Error I	4				
Estación de crecimiento (D)	1	22,83	0,009	1,7	0,25
D x A	1	0,0033	0,98	0,57	0,49
D x B	1	0,26	0,63	0,36	0,58
D x C	4	0,29	0,86	0,60	0,68
D x A x B	1	0,005	0,94	1,73	0,26
D x A x C	4	0,58	0,69	1,04	0,48
D x B x C	4	0,19	0,92	1,70	0,31
Error II	4				

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

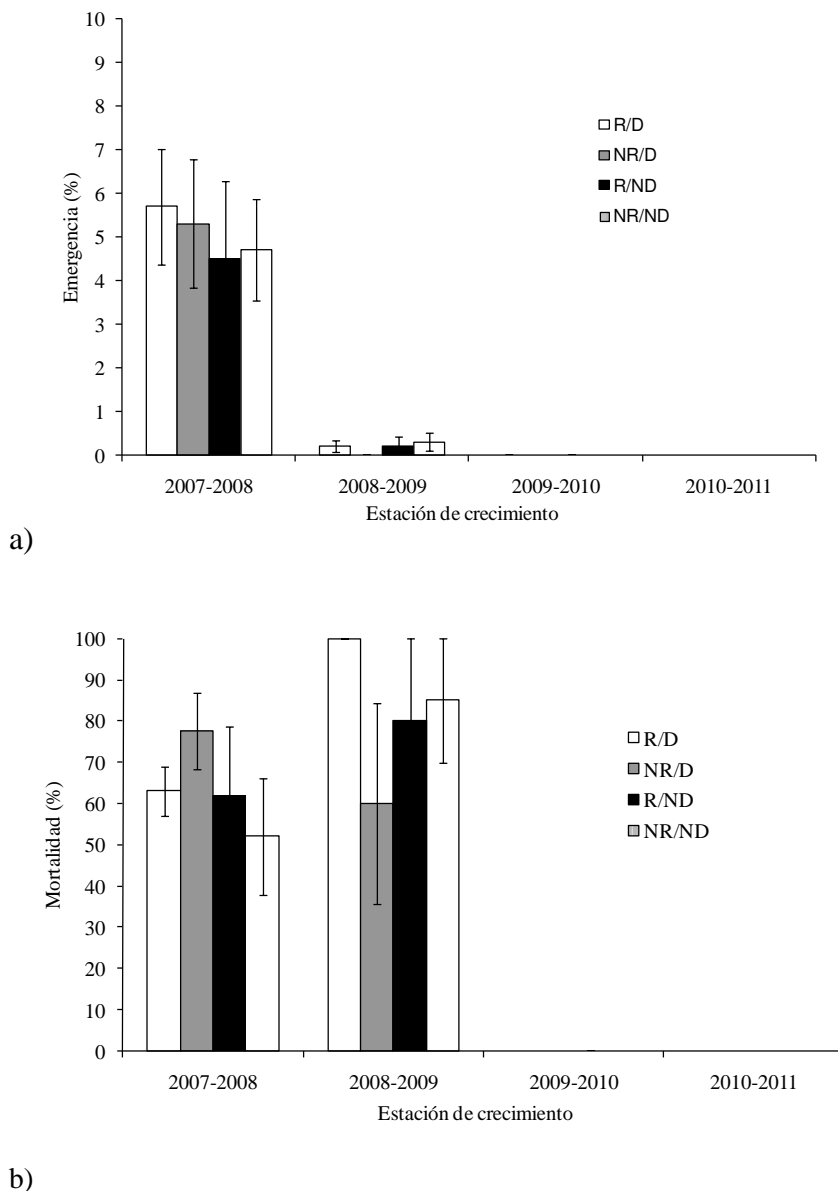


Figura 3.5. Porcentaje de emergencia de plántulas (a) y Mortalidad (b) (media \pm error estándar, n= 5) de *R. pseudoacacia* para cada tratamiento a lo largo de las cuatro estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina. En la figura los datos fueron agrupados para cada tratamiento. Con acceso de roedores (R), sin acceso de roedores (NR); con disturbio inicial (D); sin disturbio inicial (ND).

Emergencia desde el banco natural de semillas y efecto de las clausuras

No hallé plántulas de *G. triacanthos* ni de *R. pseudoacacia* en las parcelas control donde no se adicionaron semillas; en consecuencia, asumí que no se hallaban presentes

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

en el banco de semillas y por lo tanto las plantas emergidas en las parcelas experimentales provenían del tratamiento de adición de semillas.

Luego de hacer la comparación entre los tratamientos: sin disturbio / con acceso de roedores, con y sin malla plástica, confirmamos que la malla empleada en todas las parcelas experimentales no generó ningún efecto sobre en la emergencia de plántulas ni sobre la tasa de mortalidad de ambas especies de árboles en ninguna de las estaciones de crecimiento estudiadas ($P > 0,05$; Tablas 3.3 y 3.4; Figuras 3.6 y 3.7). En consecuencia considero que no hubo efectos directos de las clausuras en el estudio.

Tabla 3.3. Resultados de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para el efecto de la malla plástica sobre las tasas de emergencia y mortalidad de plántulas de *G. triacanthos* en sitios no disturbados y con acceso de roedores con y sin malla plástica en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina.

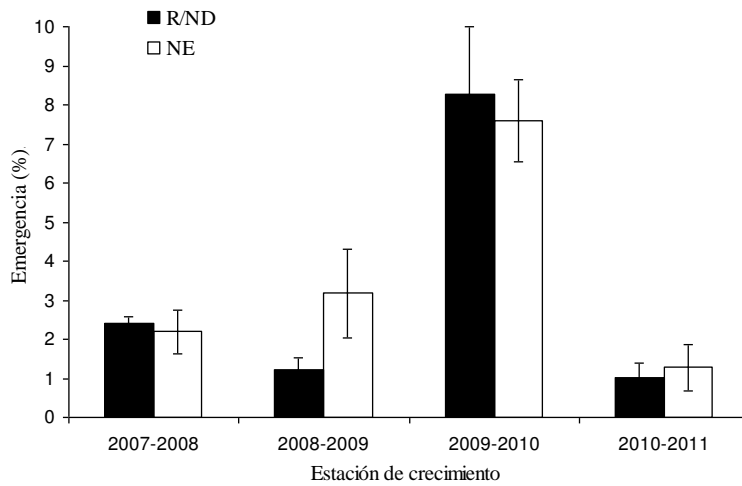
G. triacanthos	gl	Emergencia		Mortalidad	
		F	P	F	P
Malla (A)	1	0,19	0,69	2,04	0,23
Bloque (B)	4	0,52	0,52	1,89	0,28
Error I	4				
Estación de crecimiento (C)	3	33,21	4,0 10⁻⁵	12,99	0,0004
C x A	3	1,12	0,37	1,04	0,411
C x B	12	0,64	0,77	1,78	0,16
Error II	12				

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

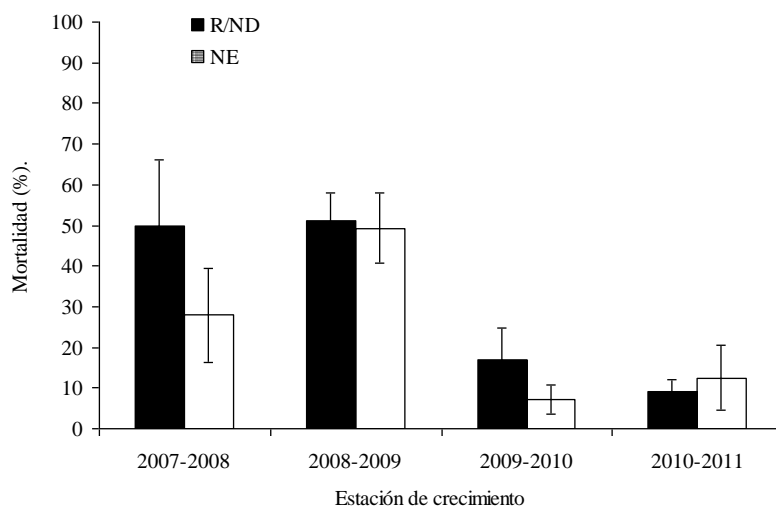
Tabla 3.4. Resultados de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para el efecto de la malla plástica sobre las tasas de emergencia y mortalidad de plántulas de *R. pseudoacacia* en sitios no disturbados y con acceso de roedores con y sin malla plástica en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina.

R. pseudoacacia	gl	Emergencia		Mortalidad	
		F	P	F	P
Malla (A)	1	2,35	0,20	0,61	0,48
Bloque (B)	4	0,89	0,54	0,75	0,60
Error I	4				
Estación de crecimiento (C)	1	10,23	0,033	0,16	0,71
C x A	1	3,01	0,16	0,07	0,79
C x B	4	1,02	0,49	0,65	0,66
Error II	4				

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio



a)



b)

Figura 3.6. Porcentaje de Emergencia (a) y Mortalidad (b) de plántulas de *G. triacanthos* (media \pm error estándar, n= 5) para acceso de roedores/sin disturbio con (tratamiento) y sin (control) malla plástica a lo largo de las cuatro estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina. En la figura los datos fueron agrupados para cada tratamiento. Con acceso de roedores (R), sin disturbio inicial (ND), sin malla plástica (NE).

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

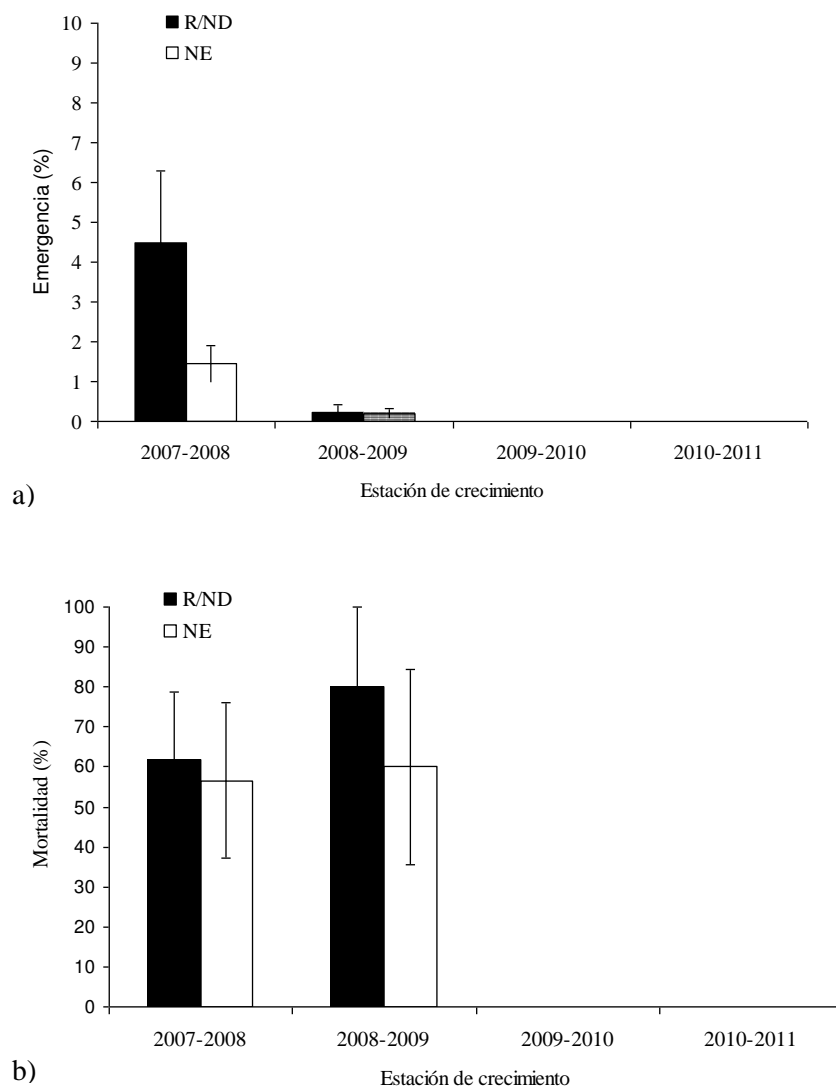


Figura 3.7. Porcentaje de Emergencia (a) y Mortalidad (b) de plántulas de *R. pseudoacacia* (media \pm error estándar, n= 5) para acceso de roedores/sin disturbio con (tratamiento) y sin (control) malla plástica a lo largo de las cuatro estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina. En la figura los datos fueron agrupados para cada tratamiento. Con acceso de roedores (R), sin disturbio inicial (ND), sin malla plástica (NE).

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

Composición y Abundancia de la comunidad de roedores en el sitio de estudio

Un total de 246 roedores fueron capturados a lo largo del período de estudio con un total de 2975 trampa noches. *Akodon azarae* fue la especie de roedor más abundante en el sitio de estudio (82%), seguido por *Calomys musculinus* (13%) y *Oligoryzomys flavescens* (5%). La abundancia relativa de roedores mostró fuertes fluctuaciones durante el período de estudio (Figura 3.8). Durante los primeros 2 años varió de acuerdo a patrones previamente descriptos para roedores de la región Pampeana, con una abundancia máxima en otoño y una mínima en primavera (Busch y Kravetz 1992 a,b; Ellis et al. 1998), mientras que se mantuvo en valores bajos desde el otoño de 2009 hasta el verano de 2011. La población de roedores pareció recuperarse recién para el otoño de 2011. No se capturaron roedores dentro de las parcelas de exclusión, mientras que se registraron 24 capturas en las parcelas donde tenían acceso (en todas las parcelas hubo al menos un roedor capturado). Ambos resultados confirman que los tratamientos fueron aplicados satisfactoriamente.

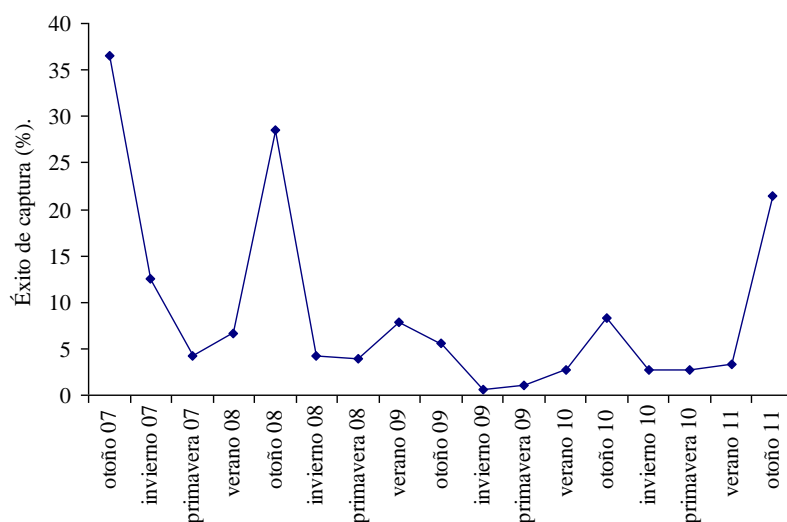


Figura 3.8. Abundancia relativa de roedores expresada como éxito de captura (%) a lo largo de las 17 estaciones del año estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina.

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

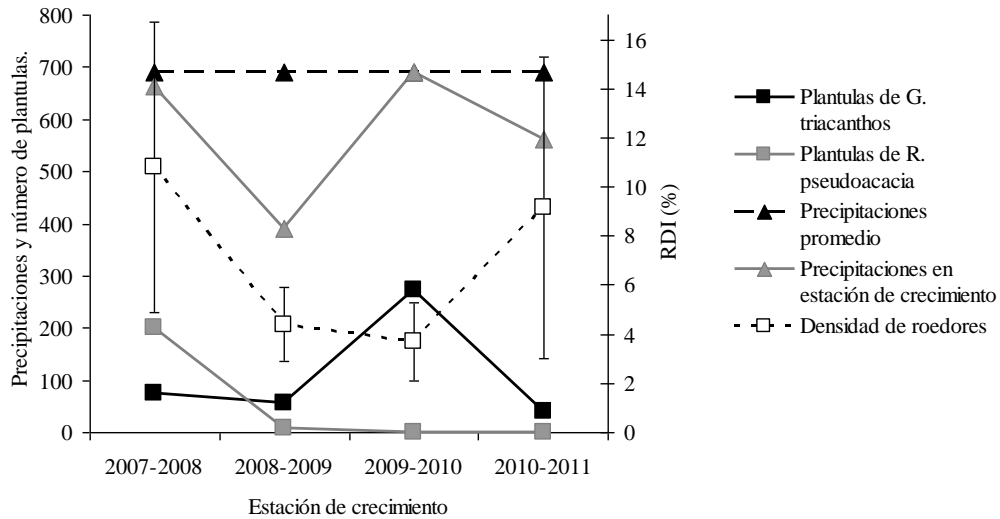


Figura 3.9. Promedio de las precipitaciones durante las estaciones de crecimiento correspondiente al período 1976-2011 y precipitaciones acumuladas, número de plántulas emergidas de *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos*, y densidades de roedores (índice relativo de densidad x 100) a lo largo de las cuatro estaciones de crecimiento estudiadas en un campo abandonado, en la Pampa Interior, Argentina. Los datos de roedores fueron agrupados desde primavera a invierno para obtener un valor único de densidad para cada estación de crecimiento.

Discusión

Los resultados de esta experiencia sugieren que la emergencia de *G. triacanthos* fue afectada principalmente por las variaciones azarosas de las condiciones ambientales durante las estaciones de crecimiento estudiadas. Particularmente, otros estudios han demostrado que la variabilidad interanual en las precipitaciones que ocurren durante la estación de crecimiento generaría variaciones interanuales en la emergencia de esta especie (Chaneton et al. 2004; Mazía et al. 2010). El efecto de la precipitación sobre la germinación se debería a que los árboles con semillas de cubierta dura como la de *G. triacanthos* necesitan condiciones de humedad en el suelo para que la imbibición de las mismas permita desencadenar los procesos de la germinación (Burton et al. 1991). De esta manera, las diferencias en las precipitaciones durante las estaciones de crecimiento probablemente hayan influenciado en la emergencia de las plántulas de *G. triacanthos* a través de cambios en la imbibición de las semillas. Cuando las precipitaciones aumentaron (2009-2010), luego de dos períodos con escasas lluvias (2007-2008 / 2008-2009), la tasa de emergencia fue cuatro veces mayor (429%) al promedio registrado para las dos primeras estaciones de crecimiento. Por otro lado, las fluctuaciones ambientales pueden cambiar las relaciones de competencia con la vegetación residente afectando las chances de invasión en un determinado ambiente (O' Connor 1995; Davis et al. 1998). En coincidencia con Mazía et al. (2010), la presión de propágulos fue otro factor que pudo haber afectado la emergencia de esta especie durante la última estación de crecimiento (2010-2011), ya que a pesar de haber sido un periodo relativamente húmedo, el número de plántulas emergidas fue inferior al registrado para la estación anterior (n= 274 vs 40) y, probablemente como consecuencia

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

de haber emergido del remanente de semillas agregadas al inicio de la experiencia (2007). Estos resultados resaltan la importancia de la interacción entre las variaciones en las condiciones ambientales y la disponibilidad de semillas como factores que pueden determinar las chances de invasión de esta especie arbórea en los pastizales estudiados.

Inesperadamente, la presencia de roedores ejerció un efecto positivo sobre la emergencia de plántulas de *G. triacanthos*, pero solamente en las parcelas disturbadas al inicio del experimento. Este resultado puede tener varias explicaciones alternativas. Una de las posibles explicaciones podría ser que la disminución de la cobertura vegetal producida por el disturbio provocara una mayor exposición de las semillas naturalmente presentes en el banco, aumentando la disponibilidad de alimento alternativo para los roedores, quienes además seleccionarían las más pequeñas, palatables y fáciles de manipular (por ejemplo las de sorgo) y evitarían las de *G. triacanthos* (Busch et al. 2012). De esta forma, las semillas de este árbol podrían experimentar una disminución de la competencia con las especies herbáceas predominantes en la comunidad estudiada, lo cual aumentaría sus probabilidades de emergencia. Para que esto suceda los roedores deberían ejercer un efecto significativo sobre la disponibilidad de semillas de las especies naturalmente presentes en el banco en los sitios disturbados, disminuyendo la competencia con *G. triacanthos*. Sin embargo, los roedores tienden a evitar los sitios con mayor riesgo de depredación (Brown 1988), y por lo tanto evitarían las parcelas disturbadas con escasa cobertura vegetal. Otra explicación podría ser que los roedores provoquen daños en la cubierta de las semillas de *G. triacanthos* al intentar consumirlas (por ser más grandes y visibles que el resto de las presentes en la comunidad, principalmente en las parcelas disturbadas) para luego dejarlas al dificultarse su manipulación, favoreciendo las condiciones para su posterior germinación. A diferencia de la anterior, esta explicación no supone una preferencia de los roedores por las semillas

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

naturalmente presentes en el banco, sino al contrario asume que son más atacadas las semillas de *G. triacanthos*. Para aclarar las causas de los resultados observados deberían realizarse otros experimentos para poner a prueba las distintas explicaciones planteadas.

A pesar de que Chaneton et al. (2004) registraron daños por roedores en las plántulas de *G. triacanthos* en otras comunidades de pastizales de la región, en el presente trabajo no se encontraron rastros de mordeduras de roedores ni en las plántulas emergidas ni en las muertas, entonces la mortalidad de *G. triacanthos* fue independiente de la presencia de roedores. A su vez, en trabajos llevados a cabo en la región Pampeana, Busch et al. (2012) y Murillo et al. (2007) concluyeron que la contribución de los roedores residentes a la resistencia biótica dependería de las características de la comunidad receptora de las especies colonizadoras, que determinan la estructura del hábitat, la disponibilidad total de alimento y finalmente la densidad de roedores. Por lo tanto, es posible que la ausencia de efectos significativos provocados por los roedores podría deberse a que el consumo de *G. triacanthos* está restringido por la disponibilidad de alimento alternativo y a las bajas abundancias de roedores registradas durante el periodo en el cual emergieron la mayor parte de las plántulas de esta especie (2009-2010, Figura 3.8). Particularmente, los bajos niveles de abundancia de roedores registrados durante 2009 y 2010 coinciden con bajos niveles de precipitaciones anuales (782 mm y 738 mm, respectivamente; media anual = $1016 \text{ mm} \pm 266 \text{ mm}$, 1976-2005) que probablemente hayan generado una reducción en la disponibilidad de alimento y por lo tanto hayan afectado la demografía de las poblaciones de roedores en el sitio de estudio. Sin embargo, las precipitaciones durante los meses de crecimiento de *G. triacanthos* en el período 2009-2010 fueron mayores a la media y por lo tanto hubo un gran porcentaje de germinación. La respuesta en la emergencia de las plántulas de *G. triacanthos* luego de que se dieran condiciones de humedad favorables fue

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

más rápida que la recuperación de las poblaciones de roedores (Figura 3.9), lo cual podría generar una oportunidad de escape de la depredación.

El efecto del disturbio observado durante 2007-2008 coincide con el patrón informado por Mazía et al. (2001) para esta especie en otra comunidad de pastizal en la región y puede ser consecuencia de la reducción de la competencia ejercida por las especies previamente establecidas que disminuirían la luz disponible para las especies que se encuentran debajo de ellas (Gill et al. 1991; Bazzaz 1996), generando mayor competencia por este recurso en las parcelas no disturbadas (Hill et al. 1995; Van Auken et al. 1997). En el período de crecimiento 2010-2011 se observó la recuperación de la vegetación en las parcelas disturbadas (cobertura), sin embargo en muchos casos cambió la composición específica original (muchas parcelas pasaron de estar dominadas por *S. halepense* antes del disturbio a estar dominadas por *Carduus acanthoides* y *Conium maculatum* al final del experimento, Muschetto obs. personal). En consecuencia, la inversión de dicho efecto sobre la mortalidad de *G. triacanthos* durante este período podría ser atribuida al cambio en las especies presentes. Este efecto de la recuperación estaría evidenciado porque se pasa de un efecto positivo de la disminución de la cobertura sobre *G. triacanthos*, a la no detección de efectos en estadios intermedios y finalmente un efecto negativo durante el último período de crecimiento (Figura 3.4).

Al igual que lo sucedido con *G. triacanthos*, la emergencia de plántulas de *R. pseudoacacia* dependió de los periodos de crecimiento estudiados (2007-2008 / 2008-2009). Sin embargo, *R. pseudoacacia* mostró un patrón diferente a *G. triacanthos* ya que presentó una baja tasa de emergencia concentrada en la primera estación de crecimiento. La emergencia de *R. pseudoacacia* puede haber sido afectada también por la disponibilidad de agua, pero, a diferencia de las semillas de *G. triacanthos*, sus semillas no sobrevivieron en

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

el banco. A su vez, la emergencia y mortalidad de *R. pseudoacacia* no fue afectada por los roedores ni por el disturbio, sin embargo la baja tasa de emergencia pudo haber impedido la detección de esos efectos.

Estos resultados difieren de los obtenidos en otras comunidades vegetales de la región Pampeana, ya que en un experimento de exclusión de roedores realizado en una comunidad nativa dominada principalmente por *P. quadrifarium*, se detectó un menor consumo de semillas de especies herbáceas exóticas en parcelas donde los roedores (principalmente pertenecientes a la especie *Akodon azarae*) estaban excluidos respecto a aquellas donde tenían acceso (Murillo et al. 2007). Esta diferencia podría atribuirse a que la capacidad de los roedores de reducir las invasiones de plantas diferiría entre comunidades con distinta productividad (Busch et al. 2012) y a que lo ocurrido con especies herbáceas no podría ser extrapolado al efecto que podrían tener los roedores sobre las semillas de árboles de cubierta más dura, que han invadido los pastizales más recientemente. Considerando que en general, el tamaño de las semillas de árboles es mayor que el tamaño de las semillas de las plantas herbáceas (nativas y exóticas), es posible que los roedores tengan dificultad en manipular y consumir este tipo de alimento, seleccionando en consecuencia ítems alimentarios alternativos más fáciles de manipular. Si bien las semillas de *R. pseudoacacia* son de menor tamaño que las de *G. triacanthos*, poseen una cubierta más dura que las especies herbáceas. Otra posible explicación a las diferencias entre nuestros resultados y los de los autores anteriormente citados sería que la baja densidad de roedores registrada en 2008 en nuestra comunidad podría haber permitido una mayor selectividad debido a una mayor disponibilidad individual por la baja densidad. Sin embargo, esta explicación dependería de la existencia de la misma oferta de alimento alternativo para las distintas

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

condiciones de densidad de roedores. Por último, la baja proporción de semillas que emergieron durante el experimento podría haber enmascarado otros efectos.

Muchos estudios ecológicos de campo realizados para probar el efecto de los roedores sobre las comunidades de plantas no han considerado la evaluación de la presencia y abundancia de los mismos en el área (Howe et al. 2002), por lo que los resultados negativos no pueden ser claramente atribuidos a la ausencia del efecto de los roedores o a la ausencia de roedores en el área. Mis resultados confirman la presencia de roedores por medio de capturas, lo cual me permitió separar ese efecto.

Finalmente, mi estudio mostró que las semillas de *G. triacanthos* persistieron durante 4 años en el banco de semillas incrementando las chances de encontrar condiciones ambientales óptimas para germinar. Contrariamente, las semillas de *R. pseudoacacia*, de menor tamaño y cubierta más blanda que *G. triacanthos*, no emergieron luego de dos años de haber sido sembradas mostrando una permanencia limitada en el banco de semillas. Por otro lado, el número total de plántulas sobrevivientes al final del experimento fue de 249 para *G. triacanthos* y ninguna plántula de *R. pseudoacacia*. Este resultado resalta las diferencias entre especies en la probabilidad de invasión de árboles en el área. Nuestras observaciones concuerdan con el grado de invasión alcanzado por ambas especies en el sitio de estudio (Estancia San Claudio), siendo *G. triacanthos* la principal especie arbórea invasora presente en muchas tierras dedicadas a la agricultura y la ganadería, mientras que *R. pseudoacacia* se encuentra confinada a un pequeño bosque (1 ha).

Los resultados de este capítulo sugieren que la depredación de semillas por roedores y los disturbios interactúan con el contexto estocástico del ambiente creando un mosaico dinámico de oportunidades para el reclutamiento de plantas exóticas (Davis et al. 2000; Shea y Chesson 2002). Tales contingencias pueden influir en el patrón y la frecuencia de

Capítulo 3. Efecto de la exclusión de roedores y disturbio

las invasiones de árboles en los ecosistemas dominados por pastos (Scholes y Archer 1997; Sankaran et al. 2006; Bond 2008; Mazía et al. 2010), y probablemente favorezcan a las especies que tienen semillas que pueden persistir varios años en el banco de semillas y que no germinen todas al mismo tiempo, aumentando las probabilidades de sobrevivir hasta que las condiciones ambientales sean favorables para la germinación.

Capítulo 4

Depredación de semillas de *Gleditsia triacanthos* y
Robinia pseudoacacia por roedores en ambientes con
distintas características de uso, estructura y fisonomía
de la vegetación

Introducción

Como se mencionó en capítulos anteriores, la susceptibilidad de las comunidades vegetales a ser invadidas está afectada principalmente por la presión de propágulos de la especie invasora, el estrés físico, la competencia ejercida por las especies residentes, el ataque por enemigos naturales y la falta de mutualistas adecuados (Elton 1958; Crawley 1987; Maron y Vilá 2001; Levine et al. 2004). Estos factores varían tanto espacial como temporalmente, y por lo tanto la susceptibilidad a la invasión puede también variar según los ambientes y a lo largo del tiempo. En particular, el efecto neto de los roedores granívoros sobre la supervivencia de las semillas de especies exóticas dependerá de factores intrínsecos de cada hábitat en particular, como pueden ser la cobertura vegetal y la disponibilidad de alimento alternativo (Brown 1988; Manson et al. 2001).

Las variaciones en la estructura de las comunidades vegetales afectan la abundancia y distribución de los roedores, creando variaciones en la disponibilidad de alimento, refugio (mediante la densidad de la cobertura vegetal) y en las interacciones entre competidores (Murillo et al. 2007). Dichas variaciones pueden influir sobre la selección del parche para la búsqueda de alimento, que a su vez puede afectar la explotación de los parches de semillas, el tamaño del área para la búsqueda de alimento y las semillas consumidas por roedores (Brown 1988; Schurr et al. 2004; Murillo et al. 2007), y generar distintos patrones de consumo de semillas entre ambientes que presentan diferencias en la estructura de la vegetación (Murillo et al. 2007; Mazía et al. 2010; Busch et al. 2012).

Las especies de plantas pueden ser afectadas diferencialmente por la depredación de semillas, dependiendo de rasgos innatos de las semillas como el tamaño, calidad

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

nutricional, características morfológicas, dureza de la corteza, defensas químicas, etc.

(Moles et al. 2003; Xiao et al. 2006). Por ejemplo, el tamaño de la semilla puede ser un factor determinante de la tasa de ataque, según el tipo y tamaño del granívoro considerado (Rosenzweig y Sterner 1970; Brown 1973, 1975; Mares y Williams 1977; Kotler y Brown 1988; Yom-Tov 1991; Hulme 1993, 1994 a; Garb et al. 2000). Además, la preferencia por el consumo de una especie de semilla puede cambiar según el contexto de oferta de especies alternativas en el ambiente. En este sentido, Hoshizaki y Hulme (2002) encontraron que la depredación de semillas de una especie de árbol por roedores granívoros presentes en un ambiente de bosque disminuía cuando se encontraban disponibles las semillas de otra especie de árbol “más preferida”.

Cuando dos especies de presas (en este caso las semillas) comparten un depredador, pueden producirse interacciones indirectas positivas o negativas afectando a ambas presas o solo a una de ellas (Holt 1977; Abrams 1987, 1993; Holt y Kotler 1987; Abrams y Matsuda 1996; Chaneton y Bonsall 2000). Dichas presas interactúan por medio de la respuesta funcional y numérica del depredador. Si la respuesta funcional del depredador se satura a densidades elevadas y si la densidad del mismo se encuentra limitada por otros factores distintos al consumo de presas, entonces pueden ocurrir interacciones positivas indirectas entre ellas (Holt 1977; Noy Meir 1981; Abrams y Matsuda 1996). En este caso, la presencia de dos especies de semillas disminuiría la presión de depredación sobre cada una de ellas generando lo que se conoce como “mutualismo aparente” ya que se benefician mutuamente a través del depredador (Holt 1977; Abrams y Matsuda 1996; Abrams et al. 1998). Por otro lado, si la densidad del depredador se encuentra numéricamente agregada o destinan más tiempo a la búsqueda de alimento en los sitios donde se encuentran ambas especies presa, entonces puede producirse una interacción indirecta negativa denominada “competencia

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

aparente”. Como resultado, el incremento en la abundancia de una especie resulta en un aumento en la tasa de ataque de la otra, afectando su supervivencia y abundancia local (Holt y Kotler 1987). Por lo tanto, la ocurrencia de una interacción indirecta positiva o negativa podría llegar a tener consecuencias sobre el éxito en el establecimiento de una especie invasora, dependiendo de la presencia y abundancia de otras especies “presa” en el sistema y de la respuesta funcional y numérica del depredador (Abrams y Matsuda 1996).

El consumo de semillas también dependerá del tipo de especies de roedores y de sus requerimientos energéticos, los cuales pueden variar considerablemente entre las estaciones del año (Bilenca y Kravetz 1998). En muchas comunidades vegetales los roedores representan el principal depredador de semillas post-dispersión y pueden causar una importante pérdida de semillas (Mittelbach y Gross 1984; Edwards y Crawley 1999; Howe y Brown 1999; Manson et al. 2001; Conkey et al. 2003), llegando a destruir, por ejemplo, más del 95% de las semillas producidas por las especies preferidas en ambientes de estepa de arbustos, bosques de eucaliptos y bosques templados deciduos (Anderson y Mac Mahon 2001).

En pastizales, el rol de las especies de herbívoros y granívoros como agentes de resistencia biótica ha sido ignorado a pesar de que se ha verificado, en distintos escenarios, su efecto en la supresión de la invasión de especies de árboles a través de la depredación de sus semillas (De Steven 1991; Nepstad et al. 1996; Manson et al. 2001; Nuñez et al. 2008; Mazía et al. 2010). Las semillas de árboles que logran ser transportadas hasta un parche de pastizal representan, en ese ambiente, un ítem alimenticio novedoso que puede ser utilizado diferencialmente por las especies de roedores residentes dependiendo de la productividad del hábitat, la estructura de la vegetación y de la densidad de las poblaciones de roedores (Manson et al. 2001). De esta forma, el consumo de semillas de especies leñosas invasoras

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

podría variar con las características de las semillas y, en particular, con el contexto generado por cada comunidad distinta de pastizal.

En la región Pampeana la intensa actividad agrícola ha modificado profundamente la vegetación prístina (León et al. 1984). En la actualidad los hábitats predominantes de la región son los campos de cultivo, los cuales se encuentran sometidos a fuertes perturbaciones cíclicas (labores de arada, siembra y cosecha). Esta región ha sufrido una merma en especies vegetales tan fuerte que solamente quedan relictos pequeños de pastizal nativo fragmentados e inmersos en una matriz dominada por la actividad antrópica (Ghersa et al. 1998). Tanto los relictos de pastizal como los campos abandonados que se encuentran en distintas fases de sucesión post-agrícola son generalmente colonizados por especies de árboles invasoras (Facelli y León 1986; Mazía et al. 2001, 2010; Ghersa et al. 2002; Chaneton et al. 2004). Estudios previos en el área demostraron que dicha colonización está limitada por la llegada de semillas desde sitios cercanos ya invadidos y por la presencia de corredores en el paisaje (Ghersa et al. 2002), como así también por la competencia ejercida por las especies herbáceas perennes establecidas (Mazía et al. 2001). Aun así, parecen existir diferencias en la susceptibilidad a la invasión por leñosas entre los distintos ambientes del área. Según Chaneton et al. (2004) y Mazía et al. (2010), los relictos de pastizal nativo dominados por *Paspalum quadrifarium* serían menos propensos a ser invadidos que los campos abandonados dominados por malezas exóticas y pastos. Los roedores nativos que habitan los agroecosistemas de la región Pampeana podrían disminuir la supervivencia de semillas en estos sistemas (Cittadino et al. 2004; Frascina et al. 2009; Busch et al. 2012), principalmente en los relictos de pastizal de *P. quadrifarium* (Murillo et al. 2007). Sin embargo, el conocimiento acerca del impacto de los roedores nativos sobre las semillas de árboles en estos ambientes es aún escaso (Mazía et al. 2010; Busch et al.

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

2012). En particular, se sabe muy poco acerca de las tasas de consumo de semillas de diferentes especies leñosas en ambientes que difieren en la susceptibilidad a ser invadidos (Vilá y Gimeno 2003) y en la oferta de semillas de especies que están naturalmente presentes en el banco del suelo.

Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue evaluar el consumo de semillas de especies leñosas exóticas en distintas comunidades vegetales que difieren en su estructura, composición florística, susceptibilidad a la invasión y, presumiblemente, en la oferta de alimento alternativo para los granívoros residentes.

Las hipótesis que se pusieron a prueba fueron las siguientes:

Hipótesis 1: La menor disponibilidad de alimento alternativo (semillas) incrementa el consumo de semillas de árboles exóticos por roedores de pequeño tamaño.

Predicción 1: En similares condiciones de abundancia de roedores, en los sitios donde la oferta de semillas sea mayor, la tasa de consumo de semillas de árboles exóticos será menor que en los sitios donde la oferta de semillas sea menor.

Esta predicción tiene el supuesto de que la variación en la abundancia de roedores entre sitios es independiente de la disponibilidad de alimento alternativo, debido a otros factores que la determinan, como la mortalidad, que está influida por la cobertura vegetal.

Hipótesis 2: El consumo total de semillas de árboles depende en forma directa de la abundancia local de los roedores.

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

Predicción 2.1: La tasa de consumo de semillas de árboles exóticos será mayor en las estaciones del año donde la abundancia de roedores sea elevada respecto a las estaciones del año en que la abundancia de roedores sea menor.

Predicción 2.2: La tasa de consumo de semillas de árboles será mayor en los sitios donde la abundancia local de roedores sea mayor.

Para poder poner a prueba las hipótesis planteadas, se estudiaron:

- 1- Las tasas de depredación de semillas de dos especies de árboles leguminosos exóticos, *Gleditsia triacanthos* (Acacia negra) y *Robinia pseudoacacia* (Acacia blanca), en cinco ambientes dominados por distintas comunidades vegetales.
- 2- La composición y abundancia del banco de semillas del suelo en cada uno de estos ambientes como un estimador de la disponibilidad de alimento alternativo.
- 3- La abundancia de los roedores en cada uno de los ambientes durante la época en que son más abundantes.
- 4- Las variaciones estacionales en la tasa de depredación y su relación con la abundancia local de roedores.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en la estancia “San Claudio” (partido de Carlos Casares, Provincia de Buenos Aires) y sus alrededores. La descripción del área y las características de las especies de plantas leñosas invasoras utilizadas en esta experiencia se encuentran detalladas en el capítulo 2 de esta tesis. El estudio fue realizado durante 2010-2011 en diferentes estaciones del año correspondientes a distintas fases del ciclo poblacional de los roedores: invierno (julio 2010), estación no reproductiva con moderada abundancia; primavera (octubre 2010), estación reproductiva con mínima abundancia; verano (febrero 2011), estación reproductiva con baja abundancia y otoño (abril 2011), estación no reproductiva con máxima abundancia (Busch y Kravetz 1992 a; Polop y Suárez 2010).

La remoción de semillas por roedores se estudió en 5 sitios (4 pastizales y 1 campo de cultivo) que diferían en la composición y estructura de la vegetación. Los sitios estudiados fueron:

1- un campo de cultivo sometido a las típicas variaciones en la vegetación producidas por la siembra y cosecha de cultivos como maíz, soja y trigo. El manejo de este campo en el año de estudio fue el siguiente: siembra de trigo en invierno de 2010 y cosecha en verano 2010-2011, siembra de soja de segunda en verano 2010-2011 y cosecha de la misma en otoño 2011. De aquí en adelante me referiré a este ambiente como “campo de cultivo”.

2- un campo clausurado a la agricultura y al pastoreo por más de 10 años, dominado por pastos exóticos perennes, principalmente *Sorghum halepense* y malezas altas como *Conium maculatum*, *Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare*. De aquí en adelante me referiré a este ambiente como “sorgal”.

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

3- un campo clausurado a la agricultura y al pastoreo por más de 20 años dominado por pastos exóticos perennes, principalmente *Cynodon dactylon*, *Sorghum halepense* y *Festuca arundinacea* (Tognetti et al. 2010). De aquí en adelante me referiré a este ambiente como “cynodal”.

4- un campo antiguamente destinado a la ganadería y clausurado a la agricultura y al pastoreo por más de 20 años donde las especies dominantes en la comunidad vegetal son una mezcla de pastos exóticos como *Lolium multiflorum*, *Bromus catharticus*, *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata* y *Sorghum halepense*, y malezas altas como *Conium maculatum*, *Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare* (Machera 2006). Además, hay un parche de aproximadamente 0,5 ha correspondiente a un bosque de *Gleditsia triacanthos*. De aquí en más me referiré a este ambiente como “pastizal y bosque”.

5- un relicto de pastizal nativo dominado por *Paspalum quadrifarium*, un pasto nativo perenne que forma densas matas y que constituye el 90% de la biomasa en pie del sitio. Otras especies que se encuentran en esta comunidad son las exóticas *Festuca arundinacea*, *Carduus acanthoides* y *Dipsacus sativa* y un grupo de pastos nativos, principalmente *Briza subaristata* y *Stipa* spp (Mazía et al. 2010). De aquí en más me referiré a este ambiente como “pastizal nativo”.

La pérdida de semillas causada por los roedores fue estimada a través de la oferta de semillas en estaciones de forrajeo artificiales (Villagra et al. 2002). En cada sitio se colocaron 3 transectas distanciadas por al menos 70 metros, con 10 estaciones de forrajeo colocadas cada 10 metros (excepto en el pastizal y bosque, donde fueron 9 estaciones de forrajeo por transecta y estuvieron distribuidas en igual proporción en ambos ambientes). En cada estación de forrajeo se ofreció semillas en 2 recipientes de plástico (500 cm³) con tapa, en la que se realizó un corte circular de 2 cm de diámetro a fin de permitir el acceso

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

de los roedores. Los bordes de la abertura fueron recubiertos con cinta adhesiva a fin de impedir el ingreso de hormigas u otros insectos que pudiesen remover semillas y para registrar el consumo de roedores mediante los pelos que quedaban adheridos (Figura 4.1). Este dispositivo también permitió registrar el eventual consumo por aves. Los recipientes en cada estación de forrajeo estaban separados por 1 metro, en uno se ofreció 10 semillas de *G. triacanthos* y en el otro 10 semillas de *Robinia pseudoacacia*, mezcladas con un sustrato artificial constituido por recortes de goma eva de pequeño tamaño (0,5 cm de diámetro y 0,01 cm de espesor). Este sustrato fue agregado a fin de que los roedores debieran buscar las semillas en condiciones similares a las naturales en el suelo, donde se encuentran mezcladas con material vegetal y tierra. No se usó el sustrato natural del área de estudio porque esto hubiese dificultado la recuperación y conteo de las semillas remanentes y por lo tanto la estimación del consumo. El material artificial fue probado con éxito en estudios previos (Fraschina et al. 2009; Busch et al. 2012).



Figura 4.1. Dispositivo en el cual fueron ofrecidas las semillas de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* en las estaciones de forrajeo.

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

El número total de estaciones de forrajeo varió por la eventual pérdida de alguno de los recipientes. Al inicio del estudio, revisé las estaciones de forrajeo durante 3 días consecutivos sin encontrar indicios de consumo, por lo que decidí prolongar el tiempo de exposición de las mismas en cada ambiente y retirarlas entre 10 y 12 días posteriores a su colocación. Las características del dispositivo utilizado en las estaciones de forrajeo protegió a las semillas del efecto de la lluvia y del viento, reduciendo las posibilidades de pérdida de las mismas debido a factores que no fueran biológicos. La remoción de semillas fue estimada como la diferencia entre el número de semillas ofrecidas y el número de semillas recuperadas al final de la experiencia.

Como estimador de la disponibilidad de semillas en la comunidad local, se describieron la composición y abundancia de especies germinadas desde el banco de semillas de cada ambiente estudiado. Durante el mes de febrero de 2010, en 5 sitios seleccionados al azar en cada ambiente se tomaron 5 muestras de suelo, abarcando un área de 7,7 cm² cada una, hasta los 5 cm de profundidad. Las muestras de cada ambiente se juntaron y se colocaron en un medio apropiado para la germinación. Luego de 3 meses, se herborizaron los ejemplares y se procedió a su recuento e identificación.

A fin de evaluar la composición y abundancia de la comunidad de roedores en los distintos ambientes, se realizó un muestreo en una época de alta a moderada abundancia (otoño-invierno 2011). Esta época se seleccionó debido a que en un estudio previo (Busch et al. 2012) se detectaron diferencias entre ambientes. Para ello se dispusieron, en cada sitio, 3 líneas de 15 estaciones de trampeo separadas por 10 metros. En cada estación de trampeo se colocó una trampa de captura viva (tipo Sherman) cebada con grasa vacuna y

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

pasta de maní. El protocolo realizado para la identificación específica, identificación individual y estimación de la abundancia fue descrito en el capítulo 3.

Análisis de datos

Para cada especie de leñosa, se analizó la variación en el número de semillas consumidas de acuerdo a los ambientes (5 niveles) y las estaciones del año (medidas repetidas en el tiempo, 4 niveles) mediante un modelo lineal general mixto (GLMM). Las transectas fueron consideradas como un factor aleatorio anidado en cada ambiente. Para validar el modelo que cumplía con dichas restricciones, se calculó la proporción de la variabilidad en el consumo de semillas que aportaron los distintos factores. Para los análisis estadísticos se utilizó el software Infostat versión 2011 (Di Rienzo et al. 2011). Cuando hubo diferencias significativas se realizaron comparaciones LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$).

Los índices de densidad relativa (IDR) de roedores por transecta fueron comparados entre ambientes mediante un test de ANOVA de un factor y posteriores contrastes de Tukey (Zar 1999).

A fin de evaluar la asociación entre la disponibilidad de alimento y el consumo de leñosas en las distintas comunidades estudiadas se realizaron correlaciones de Kendall τ (Abdi 2007).

Resultados

Remoción de semillas

Hubo remoción de semillas en el 42,6% (n= 498) de los recipientes dispuestos en las estaciones de forrajeo. El 49,5% (n= 289) de los recipientes que contenían semillas de *R. pseudoacacia* y el 35,8% (n= 209) de los que contenían *G. triacanthos* presentaron remoción de semillas. El consumo por roedores fue confirmado por la presencia de restos de semillas roídas, heces y pelos. No se encontraron plumas adheridas a la entrada de los recipientes.

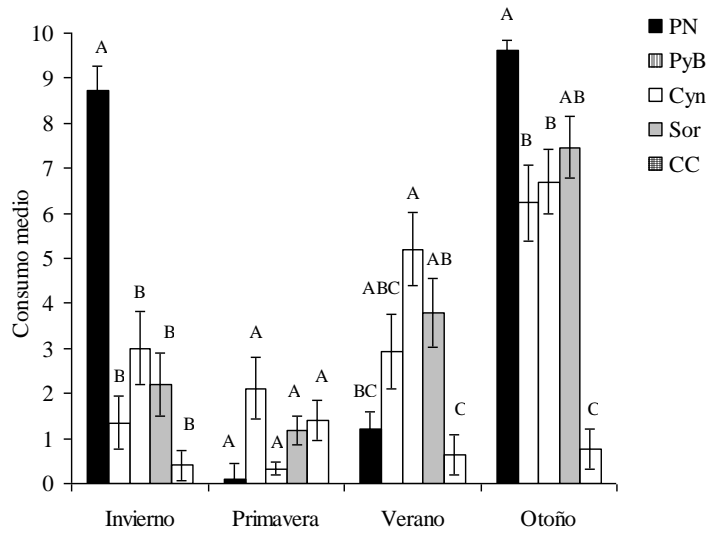
Para ambas especies, el número medio de semillas removidas en las estaciones de forrajeo varió entre los ambientes y estaciones del año (ambiente x época en Tabla 4.1, Figura 4.2). Para *R. pseudoacacia*, los mayores niveles de remoción se registraron en casi todos los ambientes durante el otoño, y los menores durante el invierno, primavera y verano, aunque hubo variaciones (Figura 4.2a). El pastizal nativo fue, en promedio, el sitio con mayor número de semillas removidas ($5,1 \pm 2,29$), y donde la remoción fue máxima durante el período otoño-invierno y mínima en la primavera-verano ($P < 0,05$, Figura 4.2a). Por otro lado, el campo de cultivo fue el sitio que presentó la menor remoción promedio de semillas ($0,8 \pm 1,13$), siendo similar en todas las épocas del año (Figura 4.2a). El cynodal, el sorgal y el pastizal y bosque presentaron valores intermedios y similares de remoción de semillas ($3,8 \pm 2,19$; $3,6 \pm 2,10$; y $3,1 \pm 2,08$; respectivamente), siendo máximos en otoño (otoño y verano en el caso del cynodal) y mínimos en el invierno, primavera y verano (solo invierno y primavera en el caso del cynodal, Figura 4.2a). En síntesis, en todos los sitios, a excepción del campo de cultivo que no presentó diferencias estacionales, los máximos

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

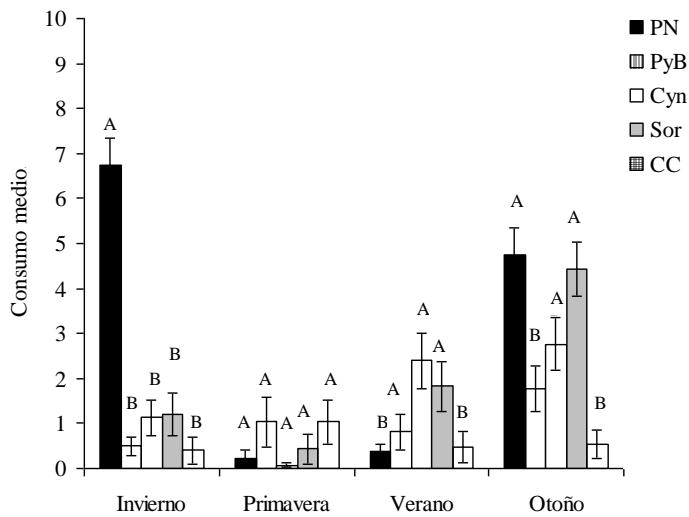
niveles de remoción se registraron durante el otoño, mientras que los mínimos se produjeron en algunas ocasiones en invierno y otras en primavera. El pastizal nativo fue el único sitio donde tanto en otoño como en invierno se registraron altos valores de remoción de semillas de *R. pseudoacacia*.

En el caso de *G. triacanthos*, los mayores niveles de remoción también se registraron durante el otoño y los menores durante el invierno, primavera y verano, aunque hubo variaciones (Figura 4.2b). Al igual que para *R. pseudoacacia*, el pastizal nativo fue el sitio que presentó un mayor número medio de semillas removidas ($3,0 \pm 1,85$), y donde la remoción fue baja durante el período primavera-verano ($P < 0,05$, Figura 4.2b) y alta en otoño-invierno. Sin embargo, a diferencia de lo ocurrido en *R. pseudoacacia*, la remoción de semillas fue mayor en invierno que en otoño ($P < 0,05$, Figura 4.2b). El pastizal y bosque y el campo de cultivo registraron similares niveles de remoción a lo largo de todas las estaciones del año ($1,0 \pm 1,12$ y $0,6 \pm 1,02$; respectivamente) mientras que en el sorgal ($1,9 \pm 1,56$) y el cynodal ($1,6 \pm 1,37$) la remoción en el otoño fue superior, en el primer caso, a la del resto de las épocas del año y en el segundo, a la registrada en la primavera ($P < 0,05$, Figura 4.2b). Nuevamente, al igual que lo sucedido con las semillas de *R. pseudoacacia*, el pastizal nativo fue el único sitio donde en invierno también hubo una alta remoción de semillas, siendo particularmente para *G. triacanthos* la época donde se registró el máximo nivel de remoción ($P < 0,05$, Figura 4.2b).

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes



a)



b)

Figura 4.2. Número medio de semillas de a) *Robinia pseudoacacia* y b) *Gleditsia triacanthos* consumidas \pm ES a lo largo del año en los 5 sitios estudiados en la Pampa Interior, Argentina. Medias con la misma letra por estación del año no difieren significativamente ($P \leq 0,05$).

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

Tabla 4.1. Resultados del modelo GLMM para evaluar la remoción de semillas de *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos* en los distintos ambientes (factor entre) y las distintas épocas del año (medida repetida) en la Estancia San Claudio, Partido de Carlos Casares, Pampa Interior, Argentina. Las transectas fueron consideradas como un factor anidado en cada sitio.

	GI	R. pseudoacacia		G. triacanthos	
	Num/Den	F	P	F	P
Ambiente (A)	4/10	38,21	0,0001	2,86	0,0809
Estación	3/30	171,81	0,0001	27,27	0,0001
Ambiente x Estación	12/30	31,13	0,0001	18,85	0,0001
Error	30				

Abundancia y composición del banco de semillas

El número de especies vegetales que germinaron a partir de las muestras de suelo pertenecientes a los distintos ambientes estudiados varió entre 6 y 14 especies, siendo el campo de cultivo el ambiente más pobre y el pastizal nativo el más rico en número de especies. Los restantes ambientes presentaron una riqueza específica similar al campo de cultivo (Tabla 4.2). En cuanto a la abundancia de las plántulas germinadas, las muestras obtenidas en el campo de cultivo y en el pastizal nativo fueron las que presentaron el menor número de plántulas, mientras que el pastizal y bosque presentó el mayor número de plántulas germinadas desde el banco de semillas. Los restantes dos ambientes presentaron abundancias prácticamente similares e intermedias (Tabla 4.2).

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

Tabla 4.2. Número de especies germinadas, abundancia total y específica de las plántulas germinadas a partir de las muestras del banco de semillas (número de plántulas en 38,5 cm² de muestra de área conocida) en los cinco sitios estudiados.

Sitio	Abundancia total	Número de especies	Especies	Abundancia específica
Campo de cultivo	12	6	<i>Carduus acanthoides</i>	6
			<i>Conium maculatum</i>	2
			<i>Conyza bonariensis</i>	1
			<i>Hirschfeldia incana</i>	1
			<i>Viola arvensis</i>	1
			No identificada	1
Sorgal	65	7	<i>Carduus acanthoides</i>	1
			<i>Conium maculatum</i>	12
			<i>Hirschfeldia incana</i>	3
			<i>Oxalis</i> spp.	5
			<i>Sorghum halepense</i>	42
			<i>Tagetes minuta</i>	1
			<i>Viola arvensis</i>	1
Cynodal	66	7	<i>Apium leptophyllum</i>	1
			<i>Bromus catharticus</i>	1
			<i>Conyza bonariensis</i>	6
			<i>Cuphea glutinosa</i>	6
			<i>Geranium dissectum</i>	23
			<i>Lolium multiflorum</i>	27
			No identificada	2
Pastizal y bosque de <i>G. triacanthos</i>	169	8	<i>Apium leptophyllum</i>	3
			<i>Conyza bonariensis</i>	9
			<i>Cyperus</i> spp.	137
			<i>Dactylis glomerata</i>	1
			<i>Eleocharis</i> sp.	16
			<i>Geranium dissectum</i>	1
			<i>Oxalis</i> spp.	1
			<i>Sonchus oleraceus</i>	1
Pastizal nativo	25	14	<i>Achyrocline saturoides</i>	1
			<i>Anagallis arvensis</i>	2
			<i>Centaureum pulchellum</i>	1
			<i>Conium maculatum</i>	1
			<i>Conyza bonariensis</i>	1
			<i>Cyperus</i> spp.	6
			<i>Eleocharis capilatis</i>	1
			<i>Eryngium elegans</i>	1
			<i>Lolium multiflorum</i>	2
			<i>Paspalum quadrifarium</i>	1
			<i>Ranunculus</i> spp.	5
			<i>Schizachyrium</i> sp.	1
			No identificada	1
			No identificada	1

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

Abundancia y especies de roedores

Se capturaron un total de 114 roedores con un esfuerzo de trapeo de 675 trampas-noche. El éxito de captura o índice de densidad relativa (IDR) de pequeños roedores fluctuó entre 0 y 0,24 individuos/trampa x noche y difirió significativamente entre los sitios estudiados ($F_{4,10}=3,8$; $P=0,04$). Si bien todos los ambientes de pastizal tuvieron IDRs muy similares, la única comparación que presentó diferencias significativas fue entre el campo de cultivo y el cynodal ($P=0,037$; Figura 4.3). *A. azarae* fue la especie más abundante en todos los ambientes estudiados donde se registraron capturas (Figura 4.3). En el pastizal nativo, en el cynodal y en el pastizal y bosque, *A. azarae* representó el 100 % del total de las capturas (26, 33 y 26 individuos, respectivamente), mientras que en el sorgal el porcentaje de capturas registrado para esta especie fue del 93 % ($n= 29$). Este ambiente fue el único en donde se capturaron individuos de *C. musculus*, representando el 7% restante del total de capturas en dicho ambiente. Las recapturas no fueron contabilizadas para este análisis.

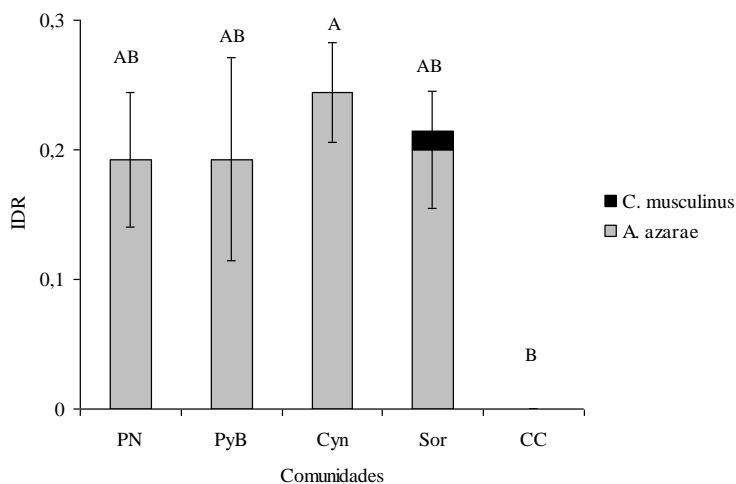


Figura 4.3. Abundancia relativa de roedores durante la época de moderada-alta abundancia (otoño-invierno) en los 5 sitios estudiados en la Pampa Interior, Argentina. $A \neq B$ ($P < 0,05$).

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

El campo de cultivo mostró los niveles de consumo más bajos de ambas especies de leñosas, al mismo tiempo que presentó una abundancia de roedores muy baja (no se capturó ningún roedor en este ambiente). La variación en el consumo de semillas de leñosas entre las restantes comunidades vegetales, las cuales no difirieron significativamente en la abundancia de roedores ($P > 0,05$, contrastes de Tukey), estuvo asociada negativamente a la disponibilidad de alimento alternativo en el caso de *G. triacanthos* ($\tau = -1$, $Z = -2,0381$, $P = 0,042$), mientras que esta asociación no resultó estadísticamente significativa para *R. pseudoacacia* ($\tau = -0,66$, $Z = -1,3587$, $P = 0,1742$).

Discusión

En este capítulo consideré la remoción como un sinónimo de depredación o consumo de semillas. A pesar que algunos depredadores pueden reubicar y no consumir la totalidad de las semillas removidas (Villagra et al. 2002), tomé como supuesto fundamental que la remoción de semillas constituía el consumo de las mismas y no su reubicación o dispersión por los roedores (Busch et al. 2012) ya que tanto en este como en otros trabajos donde se ofrecieron semillas a estas mismas especies de roedores se encontraron las cáscaras de las semillas que fueron consumidas (Fraschina et al. 2009), probablemente debido a que no disponen de buches donde almacenarlas y/o acarrearlas. También supuse que la remoción de semillas fue realizada por los roedores (ver Mazía et al. 2010; Busch et al. 2012), debido a que en la mayoría de las oportunidades encontré heces y restos de pelos adheridos a la cinta colocada en la entrada de las estaciones de forrajeo. Además, las estaciones de forrajeo no permitieron el ingreso de hormigas, y no observé aves consumiendo semillas del suelo en ninguno de los ambientes estudiados, ni plumas adheridas a las cintas en las bocas de los recipientes de forrajeo.

Los roedores nativos consumieron semillas de ambas especies de leñosas invasoras en todos los ambientes estudiados, aunque la remoción de semillas fue mayor en el pastizal nativo y mínima en el campo de cultivo. Por lo tanto, se confirmó que el potencial efecto de los depredadores de semillas varía de acuerdo al tipo de ambiente.

El bajo consumo en el campo de cultivo estaría relacionado con la baja abundancia de roedores, ya que en este ambiente no se registraron capturas, mientras que considerando los ambientes de pastizal, que no presentaban diferencias en la abundancia de roedores entre sí,

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

la disponibilidad de alimento alternativo (hipótesis 1) sería el principal factor que explicaría las diferencias en el consumo, observándose un mayor consumo en los ambientes con menor oferta alternativa. Estas diferencias observadas en el consumo de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* entre los pastizales estudiados sugerirían la ocurrencia de interacciones indirectas positivas (mutualismo aparente) entre las semillas, donde la mayor disponibilidad de semillas disminuiría la presión de depredación sobre cada una de ellas. Varios trabajos han demostrado que la ocurrencia de este tipo de interacción indirecta positiva tiene importantes consecuencias en la dinámica de comunidades (Holt y Lawton 1993; Abrams y Matsuda 1996; Bonsall y Hassell 1997; Rudolf y Antonovics 2005). Por otro lado, el efecto de la abundancia de roedores sobre el consumo de leñosas fue evidenciado por las variaciones estacionales registradas, con máximo consumo en otoño, cuando en la mayoría de los ambientes de agroecosistemas se registra el máximo de abundancia (Crespo 1966; Busch y Kravetz 1992 a, b; de Villafañe 1988; Polop y Suárez 2010), en coincidencia con lo observado por Busch et al. (2012) en otro ambiente del mismo sitio de estudio. A su vez, en el pastizal nativo también se observó un pico máximo de consumo para ambas semillas de leñosas durante el invierno (Figura 4.2), lo cual reflejaría una respuesta de los roedores a la introducción de un alimento “novedoso” durante una época fría en donde la comunidad de pastos C_4 que predomina allí ofrece escasa disponibilidad de semillas (principalmente las pequeñas semillas de *P. quadrifarium* que en muchos casos se encuentran vacías) que resultarían insuficientes para satisfacer la creciente demanda energética de las poblaciones de roedores durante la época invernal. Asimismo, durante esta época disminuye la disponibilidad de las partes verdes de las plantas, que también constituyen una fuente de alimento para los roedores presentes en el área de estudio (Bilenca et al. 1992; Bilenca y Kravetz 1998; Ellis et al. 1998). Por lo tanto, en un contexto de alta abundancia y baja

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

disponibilidad de alimento, los roedores residentes expandirían su dieta incorporando las semillas “novedosas” de especies de árboles que en otras circunstancias serían poco consumidas.

Los resultados obtenidos ayudarían a explicar la reducida susceptibilidad del pastizal nativo a ser invadido por las especies leñosas en comparación con los ambientes que se encuentran en etapas sucesionales medias y que son más productivos (Chaneton et al. 2004; Machera 2006; Mazía et al. 2010), y están de acuerdo con estudios previos (Murillo et al. 2007; Busch et al. 2012) en donde los roedores residentes en pastizales dominados por *P. quadrifarium* disminuyeron la supervivencia de semillas de herbáceas y leñosas invasoras, respectivamente. Por el contrario, el campo de cultivo presentaría un alto riesgo de ser invadido por *G. triacanthos* en caso de ser abandonado sin labores agrícolas. Por un lado, debido al bajo consumo de semillas como consecuencia de la baja densidad de roedores asociada a las perturbaciones agrícolas, y por otro lado, debido a la alta presión de propágulos generada por la presencia de montes de *G. triacanthos* en el área de estudio y por la dispersión de las semillas por el ganado vacuno que ingresa frecuentemente en las parcelas destinadas al cultivo de especies comerciales. De hecho, durante la primavera un grupo de vacas ingresó accidentalmente en el lote donde estaban dispuestas las estaciones de forrajeo y aplastaron varias de ellas, pudiéndose observar restos de chauchas en las bostas que dejaron a su paso. Por dicho motivo también, el consumo registrado para esta estación del año podría haber sido sobrestimado, ya que probablemente muchas de las semillas que no se hallaban en las estaciones de forrajeo podrían haber desaparecido al ser aplastadas por el ganado y no por la acción de los roedores.

Hay que destacar que las semillas ofrecidas en las estaciones de forrajeo no fueron previamente escarificadas por lo que probablemente el consumo de semillas de ambas

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

especies haya sido subestimado, ya que las naturalmente dispersadas se encontrarían más blandas como consecuencia de pasar largos periodos de tiempo expuestas al microclima del suelo o de haber pasado por el aparato digestivo de algún animal.

Las diferencias en el consumo entre *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos* coinciden con lo observado entre *G. triacanthos* y *P. caldenia* (Busch et al. 2012), en ambos casos fueron más consumidas las semillas de pequeño tamaño. Es probable que las semillas de *G. triacanthos* sean muy grandes o difíciles de manipular para los roedores nativos, los cuales consumen más frecuentemente pequeñas semillas de herbáceas (Bilenca et al. 1992; Ellis et al. 1998; Murillo et al. 2007). A su vez, las semillas de *G. triacanthos* contienen compuestos no digeribles para herbívoros no rumiantes (Manzi et al. 1979). Por lo tanto, un mayor número de semillas de *G. triacanthos* que de *R. pseudoacacia* estaría escapando a la depredación por roedores, lo cual podría tener implicancias en la comprensión de la demografía de especies de árboles colonizadoras en las pampas. Los invasores con semillas más pequeñas encontrarían una mayor resistencia biótica de los depredadores de semillas post-dispersión (cf. Pearson et al. 2011), mientras que algunos colonizadores como *G. triacanthos* tendrían más oportunidades de sortear la barrera al reclutamiento impuesta por la depredación de semillas, confiriéndole una ventaja en la posibilidades de invasión sobre otras especies de plantas exóticas (Keane y Crawley 2002).

Los resultados de este estudio sugieren que los consumidores generalistas podrían tener un impacto sobre las especies de plantas introducidas a través del consumo de semillas, y que dicho impacto dependería de la presencia de alimento alternativo en la comunidad receptora (Mitchell et al. 2006), actuando principalmente por medio de interacciones indirectas positivas entre las semillas (mutualismo aparente). Sin embargo, dado que los roedores presentes en el área de estudio son también herbívoros, habría que

Capítulo 4. Depredación de semillas en distintos ambientes

evaluar su efecto sobre las plántulas de las distintas especies para tener un conocimiento más acabado del impacto de los mismos sobre la demografía y el reclutamiento de ambas especies de leñosas invasoras. Por otro lado, este estudio se realizó solo durante 1 año, y teniendo en cuenta las fluctuaciones ambientales que afectan la disponibilidad de recursos, es probable que la magnitud del consumo de semillas varíe entre años, por lo que nuestros resultados no podrían extrapolarse a todas las condiciones.

Dado que el efecto de los roedores como consumidores de semillas depende de su abundancia, la creciente alteración de los ecosistemas con la disminución de los pastizales nativos y la disminución de la abundancia de roedores (Cavia et al. 2005; Hodara y Busch 2006; Fraschina et al. 2010), favorecerían la relajación de las barreras bióticas a la invasión de plantas.

Capítulo 5

Consumo de semillas de *Gleditsia triacanthos* y
Robinia pseudoacacia por roedores según la
disponibilidad de alimento alternativo bajo
condiciones controladas

Introducción

Los resultados obtenidos en los capítulos 3 y 4 de esta tesis, en coincidencia con lo observado por Busch et al. (2012), han fortalecido la idea de que los roedores consumen semillas de *Gleditsia triacanthos* y *Robinia pseudoacacia* dependiendo, entre otros factores, de la disponibilidad de alimento alternativo y de la abundancia de roedores en distintas comunidades de pastizal.

Otro factor que puede generar heterogeneidad en el consumo de semillas es el riesgo de depredación sobre los granívoros, que influye sobre su patrón de forrajeo (Brown 1988). Por ejemplo, parches de suelo descubierto sin vegetación suelen ser menos explotados por roedores granívoros que parches con cobertura vegetal densa y, por lo tanto, con menor riesgo de depredación (Kotler 1984; Caccia et al. 2006; Fraschina et al. 2009). Por otro lado, la tasa de depredación de diferentes especies de semillas puede cambiar según su abundancia relativa en el ambiente (Hulme y Hunt 1999; Xiao et al. 2005). Algunas especies de plantas que son “menos preferidas” experimentan una reducción en su consumo por parte de los roedores cuando la abundancia de otra especie “más preferida” aumenta (Hoshizaki y Humle 2002). Las características de las semillas como el tamaño, la calidad nutricional y las defensas morfológicas o químicas influyen sobre la vulnerabilidad y el grado de selección por los granívoros. Esto provoca que distintos tipos de semillas tengan asociadas distintas probabilidades de supervivencia y de establecimiento exitoso de nuevas plántulas (Price y Jenkins 1986; Jansen y Forget 2001; Chauvet et al. 2004). Si bien en general se espera que las semillas de mayor tamaño sufran mayor depredación y menor supervivencia, por ser más visibles y permanecer más tiempo en la superficie del banco de

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

semillas que las semillas pequeñas (Moles et al. 2003), algunos estudios han mostrado que los roedores muchas veces prefieren remover, y no consumir in situ, las semillas grandes o aquellas con alto contenido de grasas (Jansen y Forget 2001; Xiao et al. 2003 a). Lo mismo sucedería con las semillas que tienen cubierta dura, ya que dichas semillas incrementan el tiempo de manipulación y, en consecuencia, los riesgos para los granívoros de ser depredados mientras se alimentan (Jacobs 1992; Xiao et al. 2003a; Zhang et al. 2004).

En síntesis, el comportamiento alimentario de los roedores es afectado por la disponibilidad de alimento alternativo en el ambiente, la abundancia relativa de distintas especies de semillas, su calidad nutritiva, la dureza de su cubierta, la presencia de compuestos químicos de defensa, la abundancia de roedores y su percepción del riesgo de depredación. Es por ello que el efecto que los roedores granívoros pueden tener sobre el establecimiento de nuevas plántulas está supeditado a la interacción de los factores previamente mencionados y, particularmente, a las características de las semillas que están coexistiendo en cada sitio.

Por otro lado, en particular, el consumo de especies de plantas invasoras está afectado por el hecho de que han evolucionado junto con depredadores que no se encuentran en las áreas invadidas (hipótesis de la liberación de enemigos) y que interactúan con otros que no están presentes en su área de origen, los cuales en algunos casos podrían no reconocerlas como ítems alimentarios (Keane y Crawley 2002; Colautti et al. 2004; Shea y Chesson 2002).

Debido a que la disponibilidad de alimento alternativo y la abundancia de roedores fluctúan simultáneamente en la naturaleza, es difícil poder separar sus efectos, por lo tanto, es necesario conocer cómo varía el consumo de las especies leñosas frente a distintas

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

ofertas de alimento alternativo en condiciones controladas de abundancia de roedores y percepción del riesgo de depredación. En particular, conocer cómo varía el consumo frente a variaciones en la disponibilidad de semillas de herbáceas naturalmente presentes en el sistema, ayudará a aclarar en qué contexto los roedores podrían establecer un filtro biótico a las invasiones de leñosas exóticas o nativas en comunidades de pastizal (Pearson et al. 2011; Maron y Vilá 2001; Nuñez et al. 2008; Ostfeld et al. 1997).

El objetivo de este capítulo fue evaluar el consumo por roedores de semillas de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* en presencia y en ausencia de semillas de plantas herbáceas (de menor tamaño y cubierta más blanda que las leñosas) habitualmente presentes en pastizales de la Pampa interior. Para ello se realizaron experimentos de cafetería en los que se ofreció a los roedores cantidades conocidas de los distintos tipos de semillas. También se evaluó la preferencia entre las semillas de herbáceas.

La hipótesis que se puso a prueba en este capítulo fue la siguiente:

Hipótesis: En condiciones controladas, la oferta de semillas de herbáceas disminuye la presión de consumo por roedores sobre las especies leñosas (*Gleditsia triacanthos* y *Robinia pseudoacacia*).

Predicción: Los roedores consumirán una menor proporción de las semillas de leñosas cuando se las ofrezca simultáneamente con semillas de herbáceas en comparación al consumo de los individuos a los que no se les ofrezca otras semillas.

Materiales y Métodos

Para la realización del experimento se utilizaron roedores capturados en el sitio de estudio, por lo tanto el número de individuos dependió del éxito de captura. Los roedores se colocaron en cajas de plástico de 60 cm (largo) x 30 cm (alto) x 25 cm (ancho) con tapa hermética, en la que se efectuaron entre 8 y 10 orificios de 1 cm de diámetro para permitir el intercambio gaseoso entre el interior y el exterior de la misma, y se agregó algodón como material de anidación dentro de un tubo de cartón adherido con pegamento en el centro de la caja experimental. Durante el experimento, las cajas fueron mantenidas a la intemperie en un ambiente similar al sitio de captura. Los individuos fueron colocados dentro de las cajas experimentales, con agua ad libitum (también ubicada en el centro de la caja) pero sin administración de alimento al menos 10 hs antes del inicio del experimento. Permanecieron aproximadamente entre las 19 hs del día de la captura y las 7 hs del día siguiente.

Las semillas de herbáceas y leñosas utilizadas para el experimento correspondieron a especies habitualmente presentes en el área de estudio y sus masas variaron en un rango de 3 órdenes de magnitud desde 0,0001 hasta 0,2 gr.: *Sorghum halepense* ($6,88 \pm 1,46$ mg), *Lolium multiflorum* ($2,46 \pm 0,47$ mg), *Bromus catharticus* ($13,11 \pm 0,80$ mg), *Paspalum quadrifarium* ($0,73 \pm 0,29$ mg), *Festuca arundinacea* ($2,79 \pm 0,59$ mg, ésta fue ofrecida a un solo individuo), *Robinia pseudoacacia* ($18,97 \pm 4,90$ mg) y *Gleditsia triacanthos* ($171,54 \pm 36,42$ mg). El peso total de las semillas ofrecidas por especie varió entre 0,2 y 0,3 gramos; y el número de semillas de cada especie varió según el peso de las mismas. El criterio utilizado para decidir las masas ofrecidas de cada especie fue permitir que los individuos puedan consumir todas las semillas de una especie preferida pero que no queden

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

saciados y por lo tanto continúen comiendo de las especies que quedaban disponibles. De esta manera, pudimos determinar si las semillas de leñosas eran consumidas en última instancia cuando no quedaba otro alimento disponible. Las semillas fueron pesadas y contadas al inicio y al final del experimento, verificando el consumo de la semilla con la ayuda de una lupa (Leica ®) con aumento 5X. A un primer grupo de roedores (n= 11) se les ofrecieron aisladamente 20 semillas de *R. pseudoacacia* y a un segundo grupo (n= 13) 10 semillas de *G. triacanthos*, debido a su mayor tamaño en comparación a *R. pseudoacacia*. En estos casos las semillas fueron distribuidas al azar en el interior de la caja experimental. Por último, a un tercer grupo de roedores (n= 22) se les ofrecieron semillas de ambas leñosas en conjunto con las herbáceas. A cada roedor se le ofrecieron todas las especies de leñosas y herbáceas (excepto *Festuca arundinacea*) por separado en recipientes circulares de plástico (comederos) de 3 cm de diámetro y 1,4 cm de altura, que fueron sujetos a intervalos regulares a las paredes de la caja mediante un cable canal de plástico, a fin de permitir la manipulación de los recipientes al momento de la colocación del alimento y el retiro de las semillas restantes al finalizar el experimento. Para cada roedor, la ubicación de las semillas de las distintas especies en los comederos fue determinada al azar, y en todos los casos para comenzar con el experimento se esperaba que el roedor se ubique dentro del tubo de cartón en el centro de la caja experimental.

Análisis de datos

En el caso del experimento de oferta en forma aislada de semillas de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia*, se compararon las proporciones de individuos que consumieron al menos una semilla de cada una de las especies y la proporción de semillas de ambas especies

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

consumidas por los animales en las cajas experimentales por medio de la prueba “U” no paramétrica de Mann-Whitney (Zar 1996), ya que se trataba de muestras independientes. Esta prueba fue también utilizada para comparar el consumo de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* en ausencia (experimento de oferta en forma aislada) y en presencia de alimento alternativo (experimento de cafetería). Por otro lado, en el experimento de cafetería se evaluó la existencia de diferencias entre las distintas especies ofrecidas en las proporciones de individuos que consumieron al menos una de sus semillas utilizando la prueba no paramétrica de Cochran para muestras dependientes (Siegel y Castellán 1988). Luego se realizaron contrastes múltiples para la prueba de Cochran entre las distintas especies de plantas (Marasculo y Mc Sweeney 1967).

Para analizar las diferencias entre especies vegetales en la proporción de semillas consumidas por individuo, se llevó a cabo la prueba no paramétrica de Friedman por rankings para muestras dependientes y luego se realizaron comparaciones para todos los pares posibles de especies (Siegel y Castellán 1988). En todos los análisis se consideraron estadísticamente significativos los valores de $P < 0,05$.

Resultados

Cuando se ofrecieron en forma aislada semillas de *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos*, la proporción de individuos que consumieron al menos una semilla fue de 0,6 para la primera y 0,38 para la segunda (Tabla 5.1), pero estas proporciones no difirieron significativamente ($Z= 1,2$; $P= 0,23$). A su vez, la proporción de semillas consumidas por individuo fue mayor para *R. pseudoacacia* que para *G. triacanthos* aunque la diferencia fue marginalmente significativa ($Z= 1,86$, $P= 0,06$).

Tabla 5.1. Número de semillas y peso en miligramos (entre paréntesis) de *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos* consumidos por individuos de las distintas especies de roedores capturados. Se ofrecieron separadamente 20 semillas de *R. pseudoacacia* y 10 de *G. triacanthos*.

Especie	Especie	
	R. pseudoacacia	G. triacanthos
A. azarae	5 (150)	
A. azarae	20 (600)	
A. azarae	20 (600)	
A. azarae	6 (200)	
A. azarae	0	
A. azarae	0	
A. azarae	7 (215)	
A. azarae	0	
O. flavescens	4 (106)	
C. musculus	0	
C. musculus	2 (61)	
A. azarae		1 (115)
A. azarae		0
A. azarae		0
A. azarae		0
A. azarae		3 (320)
A. azarae		1 (132)
A. azarae		1 (117)
A. azarae		0
A. azarae		0
A. azarae		0
A. azarae		0
A. azarae		0
A. azarae		1 (130)

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

En el experimento de cafetería, la proporción de individuos de *A. azarae* que consumieron al menos una de las semillas ofrecidas difirió significativamente entre las distintas especies ($Q= 67,8$; $gl= 5$; $P< 0,0000$; Tabla 5.2), siendo las semillas de *G. triacanthos* las menos consumidas en comparación con las semillas de herbáceas y las de *R. pseudoacacia* ($P< 0,05$; Figura 5.1, Tabla 5.3).

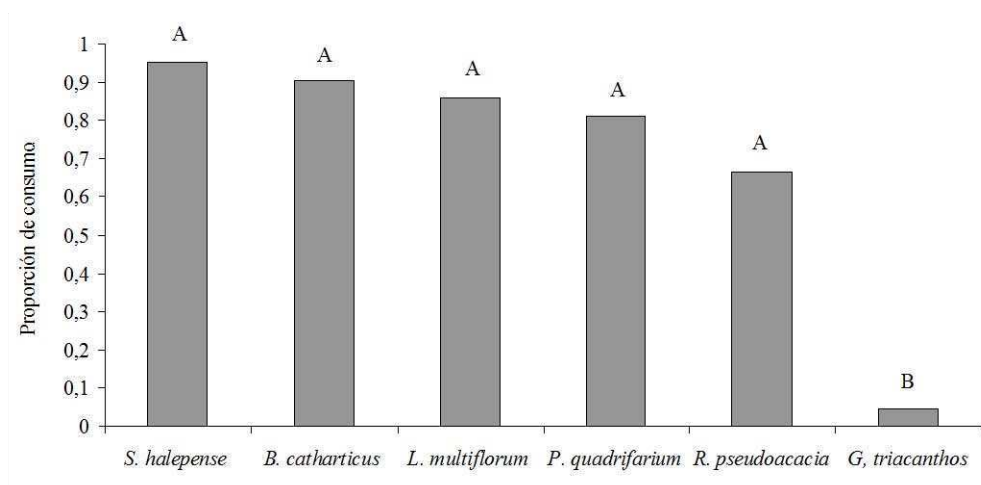


Figura 5.1. Proporción de individuos de *A. azarae* que consumieron al menos una semilla para cada una de las especies estudiadas en el experimento de cafetería. $A \neq B$ ($P < 0,05$, DMS).

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

Tabla 5.2. Número de semillas de cada especie vegetal consumidas (numerador) respecto a las ofrecidas (denominador) para cada individuo (n total= 22 roedores, 21 *A. azarae* y 1 *C. musculus*). En el caso de *P. quadrifarium*, el pequeño tamaño de las semillas imposibilitó el recuento por lo que se informan los pesos (en gr.) de las semillas consumidas y ofrecidas.

Especie	Especie						
	S. halepense	B. catharticus	L. multiflorum	P. quadrifarium	F. arundinacea	R. pseudoacacia	G, triacanthos
<i>C. musculus</i>	40/40	30/30	60/60	-	60/60	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,01/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,06/0,2	-	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,01/0,2	-	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	7/30	60/60	0,01/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	0/40	4/30	0/60	0/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,01/0,2	-	4/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,04/0,2	-	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	24/30	60/60	0,002/0,2	-	4/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,002/0,2	-	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,002/0,2	-	3/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	0/30	0/60	0/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	17/30	60/60	0,002/0,2	-	1/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,002/0,2	-	9/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	23/30	60/60	0/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,04/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,002/0,2	-	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	10/40	0/30	0/60	0/0,2	-	0/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	29/30	60/60	0,1/0,2	-	5/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,2/0,2	-	10/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,002/0,2	-	3/10	0/3
<i>A. azarae</i>	40/40	30/30	60/60	0,02/0,2	-	10/10	1/3

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

Tabla 5.3. Valores de la diferencia entre los rangos medios (DRM) obtenidos por medio de comparaciones múltiples entre pares de especies para la proporción de individuos de *A. azarae* (n= 21) que consumieron al menos una semilla. El α y los grados de libertad utilizados para la construcción de la diferencia mínima significativa (DMS) fueron de 0.05 y 5, respectivamente. Las diferencias entre los rangos medios se consideraron significativas al 0,05% cuando fueron mayores al valor de la (DMS) obtenido (0,43).

Especie	S. halepense	B. catharticus	L. multiflorum	P. quadrifarium	R. pseudoacacia	G, triacanthos
	DRM	DRM	DRM	DRM	DRM	DRM
S. halepense		0,05	0,090	0,140	0,280	0,900*
B. catharticus	0,050		0,046	0,094	0,237	0,850*
L. multiflorum	0,090	0,046		0,047	0,190	0,810*
P. quadrifarium	0,140	0,094	0,047		0,140	0,760*
R. pseudoacacia	0,280	0,237	0,190	0,140		0,610*
G, triacanthos	0,900*	0,850*	0,810*	0,760*	0,610*	

* P < 0,05

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

Al analizar la proporción de semillas de cada especie consumidas por individuo, se observaron diferencias significativas ($F_{r=59,36}$; $gl=4$; $P < 0,001$), siendo *G. triacanthos* la especie que registró menor consumo en comparación con las especies herbáceas, pero su consumo no difirió significativamente del obtenido para *R. pseudoacacia* (Tabla 5.4, Figura 5.2). Por su parte, *R. pseudoacacia* registró una menor proporción de semillas consumidas en comparación con *S. halepense* ($P < 0,05$; Tabla 5.4). El resto de las especies no registró diferencias significativas en el consumo de sus semillas.

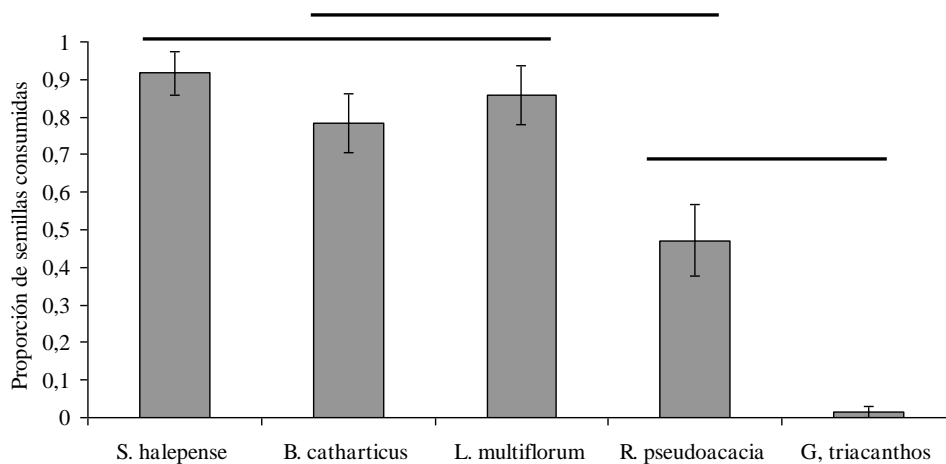


Figura 5.2. Proporción de semillas consumidas (media \pm error estándar) de *S. halepense*, *B. catharticus*, *L. multiflorum*, *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos* por los 21 *A. azarae* estudiados. El pequeño tamaño de las semillas de *P. quadrifarium* impidió contabilizarlas y por lo tanto no fueron incluidas en este análisis. Las líneas unen especies que no difieren significativamente en las proporciones medias consumidas ($P < 0,05$, DMS).

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

Tabla 5.4. Valores de la diferencia entre los rangos (DR) obtenidos por medio de comparaciones múltiples entre pares de especies para la proporción de semillas consumidas. Las diferencias entre los rangos se consideraron significativas al 0,05% cuando fueron mayores al valor de la diferencia mínima significativa (DMS) obtenido (28,74). El pequeño tamaño de las semillas de *P. quadrifarium* impidió contabilizarlas y por lo tanto no fueron incluidas en este análisis.

Especie	S. halepense (DR)	B. catharticus (DR)	L. multiflorum (DR)	R. pseudoacacia (DR)	G, triacanthos (DR)
S. halepense		10	5	31*	56*
B. catharticus	10		5	21,5	46*
L. multiflorum	5	5		26,5	51*
R. pseudoacacia	31*	21,5	26,5		24,5
G, triacanthos	56*	46*	51*	24,5	

* $P < 0,05$

Cuando se comparó la proporción de semillas consumidas de *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos* en ausencia (experimento de oferta aislada) y en presencia de alimento alternativo (experimento de cafetería), se registró mayor consumo de *G. triacanthos* cuando fue ofrecida en forma aislada en comparación a cuando estuvo acompañada de otras especies ($Z = 2,35$; $n_1 = 13$, $n_2 = 21$, $P = 0,018$), mientras que el consumo fue indistinto en las dos situaciones para el caso de *R. pseudoacacia* ($Z = 0,93$; $n_1 = 11$, $n_2 = 21$, $P = 0,325$).

Discusión

Para el caso de *G. triacanthos*, los resultados obtenidos coincidirían con la predicción de la hipótesis que afirmaba que en presencia de oferta de semillas de herbáceas su consumo sería menor. Sin embargo, ésta hipótesis no se verifica para *R. pseudoacacia* ya que los roedores consumirían sus semillas independientemente de la presencia de alimento alternativo. Este resultado es consistente con la mayor proporción de semillas consumidas de *R. pseudoacacia* que de *G. triacanthos* cuando ambas especies fueron ofrecidas simultáneamente (experimento de cafetería). Las diferencias en el consumo podrían relacionarse con las características de las semillas estudiadas, ya que las de *R. pseudoacacia* son pequeñas, con cubierta relativamente blanda y demandan menor tiempo de manipulación que las de *G. triacanthos*, que además no son fácilmente digeribles para herbívoros no rumiantes (Manzi et al. 1979). Por otro lado, las especies de roedores involucradas son de pequeño tamaño y no especialistas en semillas, por lo que tenderían a seleccionar semillas más pequeñas.

Del experimento de cafetería se desprende que los roedores de la especie *A. azarae* pueden consumir semillas de todas las especies de plantas ofrecidas. Sin embargo, existiría una marcada tendencia a consumir un mayor número de semillas de herbáceas que de leñosas, principalmente para el caso de *G. triacanthos*. Todas las semillas de herbáceas ofrecidas son de pequeño tamaño, poseen cubiertas relativamente blandas, por lo que representarían una alternativa más atractiva que las semillas de mayor tamaño y de cubierta más dura como las de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia*. A su vez, como ya señalamos en el capítulo 3, otro factor que podría explicar la tendencia observada en el experimento de

Capítulo 5. Consumo de semillas en condiciones controladas

cafetería es que las semillas de árboles han invadido los pastizales más recientemente, y en consecuencia, los roedores presentes en el área evolucionaron sin la oferta de este tipo de semillas. Sin embargo, Murillo et al. (2007) observaron en pastizales del sur de la Provincia de Buenos Aires y de la Pampa deprimida que especies exóticas herbáceas, como *Carduus acanthoides* y *Phalaris aquatica*, cuyas semillas son también de pequeño tamaño, fueron consumidas por roedores en mayor proporción que *P. quadrifarium* (nativa), sugiriendo que el tamaño podría ejercer una mayor influencia que el hecho de ser un alimento “desconocido”.

En síntesis, los resultados de este capítulo refuerzan la evidencia de que las diferencias entre ambientes en el consumo de leñosas observadas en el capítulo anterior se deberían a variaciones en la disponibilidad de alimento alternativo; y que los roedores podrían representar un filtro biótico a las invasiones principalmente en condiciones de escasez de alimento alternativo, así como que el efecto sería mayor para *R. pseudoacacia* que para *G. triacanthos* debido al menor tamaño de sus semillas.

Capítulo 6

Conclusiones y consideraciones finales

Capítulo 6. Conclusiones y consideraciones finales

Durante los últimos años, la eliminación de las barreras naturales a la dispersión de las especies como producto de actividades comerciales, recreativas o de transporte ha promovido la expansión de muchas especies más allá de sus límites naturales, generando, en algunos casos, perjuicios económicos, ecológicos y a la salud humana (Mack et al. 2000; Kolar y Lodge 2001). La magnitud del efecto de estas especies “invasoras” depende en muchos casos de las características de las comunidades invadidas y de la presencia de enemigos naturales (Lonsdale 1999; Keane y Crawley 2002). En el caso de las comunidades vegetales, los roedores pueden afectar el reclutamiento de plántulas de las especies introducidas limitando su establecimiento y expansión (Edwards y Crawley 1999, Maron y Vilá 2001, Lockwood et al. 2007), sin embargo, en la región Pampeana, era muy escasa la información disponible acerca del papel que pueden cumplir los roedores residentes sobre el establecimiento de especies leñosas invasoras. En este marco, el objetivo general de esta tesis fue avanzar en el conocimiento del rol que tiene la comunidad de pequeños roedores en la resistencia a la invasión de especies de árboles, en particular de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia*. Específicamente, se determinó en qué medida los pequeños roedores afectan el establecimiento de estas especies, la importancia de los disturbios que disminuyen la cobertura vegetal y el efecto de la interacción entre estas dos variables sobre el éxito de establecimiento (capítulo 3). Además, se evaluó la variación en el grado de resistencia a la invasión de especies leñosas en diferentes comunidades vegetales con distinta disponibilidad de alimento alternativo para los roedores; y su variación espacio-temporal (capítulo 4). Finalmente, se evaluó el consumo de *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia* por parte de los roedores en condiciones controladas de oferta de alimento alternativo y abundancia de roedores (capítulo 5).

Capítulo 6. Conclusiones y consideraciones finales

Respecto a la pregunta principal de esta tesis: ¿Pueden los roedores ejercer un filtro biótico al establecimiento de especies leñosas en comunidades de pastizal?, para ser considerados como tal, la primera condición necesaria es que los roedores consuman las semillas de las especies leñosas introducidas. Los resultados obtenidos en mi tesis demuestran que los roedores residentes en las distintas comunidades vegetales del área de estudio consumen las semillas de *R. pseudoacacia* y *G. triacanthos* (hubo consumo en el 42,6 % de los recipientes dispuestos en las estaciones de forrajeo, capítulo 4). A su vez, de acuerdo a mis resultados los roedores consumen más intensamente las semillas de *R. pseudoacacia*, durante las estaciones del año con alta densidad de roedores y en los ambientes donde la disponibilidad de alimento alternativo es más escasa. La diferencia en el consumo entre las dos especies de leñosas (capítulo 4 y 5) podría estar influyendo, junto a otros factores, en los distintos grados de invasión alcanzados en el área de estudio. Mientras que *R. pseudoacacia* se encuentra limitada a un bosque de 1 hectárea de extensión y es encontrada con menor frecuencia invadiendo distintos sitios en el área de estudio, *G. triacanthos* está ampliamente distribuida en los bordes de los caminos, en tierras abandonadas e incluso forma densos montes en lotes dedicados a las actividades agroganaderas. La dispersión de los frutos por el ganado facilita la dispersión de ambas especies una vez que se han establecido (Blair 1990; Luginbuhl et al. 2000; Exner et al. 2004), por lo tanto un efecto diferencial del ganado no explicaría la diferencia en el grado de expansión alcanzado por *G. triacanthos* y *R. pseudoacacia*. Pese a que los roedores consumieron una gran proporción de las semillas ofrecidas (capítulo 4 y 5), su exclusión en el experimento realizado en el ambiente dominado por *S. halepense* no condujo a un incremento significativo en el éxito de germinación y en la supervivencia de ninguna de las dos especies de leñosas, incluso, en algunos casos la presencia de roedores favoreció la

Capítulo 6. Conclusiones y consideraciones finales

emergencia de plántulas de *G. triacanthos*. El haber seguido el experimento durante 4 años me permitió observar que la dinámica de la invasión sería afectada por las fluctuaciones ambientales, ya que durante el período de estudio hubo fuertes variaciones en el nivel de precipitaciones. Las especies cuyas semillas permanezcan viables en el banco durante más tiempo serían favorecidas en ambientes con grandes fluctuaciones. Esto ocurrió con *G. triacanthos* durante el período de estudio, ya que sus semillas germinaron en gran proporción al tercer año de estudio luego de dos períodos secos. Por el contrario, *R. pseudoacacia* germinó principalmente durante el primer año de estudio y las plántulas no sobrevivieron a la sequía. Debido a que las fluctuaciones ambientales también afectan la abundancia de roedores, el reclutamiento de las leñosas dependerá de su propia respuesta frente a dichas variaciones así como del efecto sobre los roedores. En nuestro caso se detectó que el incremento en la abundancia de roedores se produjo con retraso respecto a la respuesta en germinación de *G. triacanthos* a partir del incremento en las precipitaciones (Figura 3.9). Esto brindó a esta especie leñosa una oportunidad de escape a la depredación por roedores. La germinación de *R. pseudoacacia* se produjo principalmente en las primeras temporadas y en consecuencia hubo gran mortalidad de plántulas por la escasez de agua, asimismo, las semillas de esta especie no permanecen viables en el banco por largos períodos de tiempo, lo que reduciría su capacidad de responder a las variaciones de las condiciones ambientales.

Como observé en los capítulos 4 y 5, el consumo de semillas de leñosas es variable entre ambientes dependiendo de la oferta de alimento alternativo y la abundancia de roedores. Por lo tanto la ausencia de un efecto significativo de los roedores en el experimento de exclusión (capítulo 3) no puede ser extrapolada a lo que pudiera suceder en otros ambientes y bajo otras condiciones ambientales; principalmente debido a que dicho

Capítulo 6. Conclusiones y consideraciones finales

experimento se realizó en un ambiente con disponibilidad de alimento alternativo (en su mayoría semillas de sorgo) y en un período durante el cual la sequía afectó no solamente a las especies de plantas sino también produjo una disminución de las abundancias de las poblaciones de roedores.

Los resultados del experimento de cafetería sugieren que el tamaño de la semillas sería relevante para el éxito o fracaso de la especie invasora, ya que los roedores de pequeño tamaño corporal no elegirían consumir semillas grandes, como se observó para *G. triacanthos*, mientras que las semillas más pequeñas de *R. pseudoacacia* fueron consumidas en la misma proporción que las de herbáceas presentes naturalmente en el banco.

Por último, retomando la problemática de la ecología de las invasiones, los resultados obtenidos en esta tesis ponen de manifiesto la importancia de los enemigos residentes en las comunidades invadidas como una forma de resistencia biótica alternativa a la competencia. La susceptibilidad a la invasión, en este sistema, sería mejor explicada por la disponibilidad de alimento alternativo para los herbívoros/granívoros, ya que las plantas presentes naturalmente ejercerían un mutualismo aparente sobre las leñosas, disminuyendo el consumo de sus semillas.

En conclusión, los resultados de esta tesis sugieren que los roedores podrían representar un filtro biótico a las invasiones de *R. pseudoacacia* en mayor grado que de *G. triacanthos*, disminuyendo la presión de sus propágulos principalmente en ambientes con escaso alimento alternativo. Sin embargo, el éxito en la invasión dependería de la interacción del efecto de las fluctuaciones ambientales sobre las plantas y los roedores, que pueden mostrar respuestas a distintas escalas temporales, brindando oportunidades de escape a aquellas especies cuyas semillas tengan mayor supervivencia en el banco, independientemente de la depredación.

Capítulo 6. Conclusiones y consideraciones finales

La información brindada por este trabajo no solo contribuye a aspectos teóricos sobre la ecología de las invasiones sino que también brinda información que puede ser útil para la toma de decisiones futuras en las áreas afectadas por esta problemática, donde las actividades que alteren la estructura y composición de los pastizales impactarían sobre la dinámica de las poblaciones de enemigos naturales que contribuyen a mantener el funcionamiento de estos ecosistemas.

Bibliografía

Bibliografía

- Abrams, P.A. 1987. Indirect interactions between species that share a predator: varieties of indirect effects. Pp. 38-54. En: W. C. Kerfoot y A. Sih, (Eds.). Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Dartmouth, New Hampshire, USA.
- Abrams, P.A. y H. Matsuda. 1996. Positive indirect effects between prey species that share predators. *Ecology* 77 (2): 610-616.
- Abrams, P.A., R.D. Holt y J.D. Roth. 1998. Apparent Competition or Apparent Mutualism? Shared Predation When Populations Cycle. *Ecology* 79 (1): 201-212.
- Agrawal, A.A. y P.M. Kotanen. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology letters* 6: 712-715.
- Amiotti, N.M., P. Zalba, , L.F. Sánchez y N. Peinemann. 2000. The impact of single trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* 81: 3283-3290.
- Anderson, C.J. y J.A. Mac Mahon. 2001. Granivores, exclosures, and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush- steppe. *Journal of Arid Environment* 49: 343-355.
- Baldi, G., J.P. Guerschman y J.M. Paruelo. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116: 197–208.
- Bazzaz, F.A. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge University Press, Cambridge.

Bibliografía

- Bilenca, D.N., F.O. Kravetz y G.A. Zuleta. 1992. Food habits of *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Cricetidae, Rodentia) in agroecosystems of central Argentina. *Mammalia* 50: 371-383.
- Bilenca, D., E.A. Cittadino y F.O. Kravetz. 1995. Influencia de la actividad de *Cavia aperea* sobre la estructura del hábitat y la distribución de *Akodon azarae* y *Oryzomys flavescens* (Rodentia: Caviidae, Muridae) en bordes de cultivo de la región pampeana (Argentina). *Iheringia, Ser. Zool.* 79: 67-75.
- Bilenca, D.N. y F.O. Kravetz. 1998. Seasonal variations in microhabitat use and feeding habits of the pampas mouse *Akodon azarae* in agroecosystems of central Argentina. *Acta Theriologica* 43 (2): 195-203.
- Bilenca, D. y F. Miñarro. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bilenca, D.N., M. Codesido, C.M. González Fischer y L.C. Pérez Carusi. 2009. Impactos de la actividad agropecuaria sobre la biodiversidad en la ecorregión pampeana. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires, Argentina.
- Blair, R.M. 1990. Honey locust (*Gleditsia triacanthos* L.). Pp. 358-364 En: Burns, R.M. y B.H. Honkala (Eds.). *Silvics of North America*, vol. 2. Hardwoods. Agriculture Handbook 654, US Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. USA.
- Blumenthal, D. 2005. Interrelated causes of plant invasion. *Science* 310: 243-244.

Bibliografía

- Blumenthal, D. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* 9: 887-895.
- Bonaventura, S.M. y M.C. Cagnoni. 1995. La vegetación de los bordes de los caminos en agroecosistemas. *Phycis Sec. C*, 50 (118-119): 63-71.
- Bonsall, M.B. y M.P.Hassell. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature* 338: 371-373.
- Bragg, T.P. y C.C. Hulbert. 1976. Woody plant invasions of unburned Kansas bluestem prairie. *Journal of Range Management* 29: 19-24.
- Branch, L.C., J.L. Hierro y D. Villarreal. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments* 41: 173-182.
- Brown, J.H. 1973. Species diversity of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 775-787.
- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. Pp. 315-341. En *Ecology and evolution of communities*. M. Cody y J.M. Diamond (Eds.). Belknap Press of Harvard University. Cambridge. Massachusetts.
- Brown, J.S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav Ecol and Sociobiol* 22: 37-47.
- Brown, J.H. y E.J. Heske. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705–1707.
- Burkart, R, L. Ruiz, C. Daniele, A. Maranta y F. Ardura. 1991. El sistema nacional de áreas naturales protegidas de la República Argentina, diagnóstico de su

Bibliografía

- desarrollo institucional y patrimonio natural. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina, 127 pp.
- Burrell, N., C.M. Campos, S.M. Giannoni y C.E. Borghi. 1998. Effects of herbivorous rodents (cavies and tuco-tucos) on a shrub community in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 39: 33-37.
 - Burton, P. y F.A. Bazzaz. 1991. Tree seedling emergence on interactive temperature and moisture gradients and in patches of old-field vegetation. *Amer. J. Bot.* 78:131–149.
 - Burke, M.J.W. y J.P. Grime. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776–790.
 - Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992a. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia* 56: 45–56.
 - Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992b. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia* 56: 551–554.
 - Busch M., C. Knight, C.N. Mazía, K. Hodara, E. Muschetto y E.J. Chaneton. 2012. Rodent seed predation on tree invader species in grassland habitats of the inland Pampa. *Ecological Research* 27 (2): 369-376.
 - Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-30.

Bibliografía

- Caccia, F.D., E.J. Chaneton y T. Kitzberger. 2006. Trophic and non-trophic pathways mediate apparent competition through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest. *Oikos* 113: 469-480.
- Calder, J.A., J.B. Wilson, A.F. Mark y G. Ward. 1992. Fire, succession and reserve management in a New Zealand snowtussock grassland. *Biological Conservation* 62: 35-45.
- Callaway, R.M., G.C. Thelen, A. Rodriguez y W.E. Holben. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731-733.
- Campos, C.M., S.M. Giannoni y C.E. Borghi. 2001. Changes in Monte Desert plant communities induced by a subterranean mammal. *Journal of Arid Environments* 47: 339-345.
- Carlton, J.T. 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organism: the biology of ballast water. *Oceanographic Marine Biology Ann Rev* 23: 313-371.
- Cavia, R, I.E. Gómez Villafañe, E.A. Cittadino, D.N. Bilenca, M.H. Miñarro, M. Busch. 2005. Effect of cereal harvest on abundance and spatial distribution of the rodent *Akodon azarae* in central Argentina. *Agriculture Ecosystem Environment* 107:95-99.
- Chaneton, E. J. y M. B. Bonsall. 2000. Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88: 380-394.
- Chaneton, E.J., J.H. Lemcoff y R.S. Lavado. 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *Journal of applied Ecology* 33: 291-302.

Bibliografía

- Chaneton, E.J., M. Omacini, H.J. Trebino y R.J.C. León. 2001. Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 53: 121-140.
- Chaneton, E.J., S.B. Perelman, M. Omacini y R.J.C. León. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- Chaneton, E.J., C.N. Mazía, M. Machera , A. Uchitel y C.M. Ghersa. 2004. Establishment of honey locust (*Gleditsia triacanthos*) in burned pampean grasslands. *Weed Technology* 18:1325-1329.
- Chauvet, S., F. Feer y P.M. Forget. 2004. Seed fates of two Sapotaceae species in a Guianan rain forest in the context of escape and satiation hypotheses. *Journal of Tropical Ecology* 20: 1–9.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecological letters* 7: 241-253.
- Cittadino, E.A., P. de Carli, M. Busch y F.O. Kravetz. 1994. Effects of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy* 75:446–453.
- Collauti, R.I., A. Ricciardi, I.A. Grigorovich y H.M. MacIsaac. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology letters* 7: 721-733.
- Comparatore, V.M. 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 24: 228-237.

Bibliografía

- Compton, J.E. y R.D. Boone. 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81: 2314-2330.
- Conkey, K.R., D.R. Drake, H.J. Meehan y N. Parsons. 2003. Husking stations provide evidence of seed predation by introduced rodents in Tongan rain forests. *Biological Conservation* 109: 221-223.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role un community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Corbin, J.D. y C.M. D'Antonio. 2004 .Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology* 85: 1273-1283.
- Cousens, R. y M. Mortimer. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Crawley M.J. 1987. What makes a community invasible? Pp. 429-453 en A. J. Gray, M. J. Crawley y P. J. Edwards, (Eds.). *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- Crawley, M.J. 1989. Change and timing in biological invasions. Pp. 407-406. In J. Drake, F. Di Castri, R. Groves, F. Kruger, H. A. Mooney, M. Rejmanek, M. Williamson (Eds.). *Biological Invasion: a Global perspective*. Wiley, New York, New York, USA.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: Fenner, M. (Eds.). *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. CAB Int., Wallingford, Pp. 157–192.

Bibliografía

- Crawley, M.J., S.L. Brown, M.S. Heard y G.R. Edwards. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* 2:140-148.
- Crawley, M. J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. En: Fenner, (Eds.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. CAB International. Wallingford, UK, pp. 167-182.
- Crespo, J.A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el partido de Rojas, provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Argentina)*, *Ecología* 1:79-134.
- Darwin, C. ([1898] 1967) *The Voyage of the Beagle*. Dent Ed., London, 496 pp.
- Davis, M.A., K.J. Wragge y P.B. Reich. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86:652–661.
- Davis, M.A., J.P. Grime y K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology* 88: 528-534.
- Davies, K.F., P. Chesson, S. Harrison, B.D. Inouye, B.A. Melbourne y K.J. Rice. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native–exotic diversity relationship. *Ecology* **86**:1602–1610.
- D'Antonio, C.M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74:83–95.
- D'Antonio, C.M., T.L. Dudley y M. Mack. 1999. Disturbance and biological invasions: Direct effects and feedbacks. Pp. 143–452. En: Walker L. (ed.). *Ecosystems of Disturbed Ground*. Amsterdam: Elsevier.

Bibliografía

- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72:1076–1088
- de Villafañe, G., S.M. Bonaventura, M.I. Bellocq y R.E. Percich. 1988. Habitat selection, social structure, density and predation in populations of cricetine rodents in the pampa region of Argentina and the effects of agricultural practices on them. *Mammalia* 52:340–359.
- DeWalt, S.J., J.S. Denslow y K. Ickes. 2004. Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* 85: 471-483.
- di Castri, F. 1989. History of biological invasions with emphasis on the old world. Pp. 1-30. En: J. Drake, F. Di Castri, R. Groves, F. Kruger, H. A. Mooney, M. Rejmanek, M. Williamson editors. *Biological Invasion: a Global perspective*. Wiley, New York, New York, USA.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, y C.W. Robledo. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Doering, A. y P.G. Lorentz. 1916. Recuerdos de la expedición al Río Negro (1879). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 21: 301–386.
- Edwards, G.R. y M.J. Crawley. 1999. Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia* 118: 288-296.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. Chapman and Hall, London.

Bibliografía

- Ellis, B.A., J. Mills, G.E. Glass, K.T. McKee, Jr., D.A. Enria y Childs J.E. 1998. Dietary habits of the common rodents in an agroecosystem in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 79(4):1203-1220.
- Emery, S.M. y K.L. Gross. 2006. Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos* 115: 549–558.
- Exner, E., C.H. D'Angelo y J.F. Pensiero. 2004. Vegetación y flora de la Reserva universitaria escuela granja de Esperanza (Santa Fé, Argentina). *Revista FAVE ciencias agrarias* 3(1-2).
- Facelli, J.M. y R.C.J. León. 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa – un enfoque experimental. *Phytocoenologia* 14:263-274
- Facelli, J.M. y S.T.A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-31.
- Fowells, H.A. (ed.). 1965. *Silvics of Forest Trees of the United States*. USDA, Forest Service, Agric. Handbook No. 271.
- Fraschina, J., C. Knight, M. Busch. 2009. Foraging efficiency of *Akodon azarae* under different plant cover and resource levels. *Journal of Ethology* 27:447–452.
- Fraschina, J., V.A. León y M. Busch. 2012. Long-term variation in rodent abundance in a rural landscape of the Pampas, Argentina. *Ecological research* 27 (1): 191-202.
- Fridriksson, S. y B. Magnusson. 1992. Development of the ecosystem on Surtsey with references to Anak Krakatau. *Geo Journal* 28: 287-291.
- Garb, J., B.P. Kotler, y J.S. Brown. 2000. Foraging and community consequences of seed size for coexisting Negev Desert granivores. *Oikos* 88: 291–300.

Bibliografía

- Ghera, C.M., M.A. Martínez-Ghera y R.J.C. León. 1998. Cambios en el paisaje pampeano y sus efectos sobre los sistemas de soporte de la vida. Pp. 38-71. En: O. T. Solbrig y L. Vainesman, (Eds.). *Hacia una agricultura productiva y sostenible en la pampa*. Banco de la Nación y Orientación Gráfica Ed., Buenos Aires.
- Ghera, C.M., E. De La Fuente, S. Suárez y R.J.C. León. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88:271-278.
- Ghera, C.M. y R.J.C. León. 1999. Successional changes in agroecosystems of the Rolling Pampa. *Ecosystems of disturbed ground*, L. Walker (Eds.). Elsevier, Amsterdam, pp 487-502.
- Giannoni, S.M., R. Mera Sierra, S. Brengio y L. Jiménez Baigorria. 2003. Guía para el uso de animales en investigaciones de campo y en cautiverio, Comisión de Ética de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. Available from: <http://www.cricyt.edu.ar/mn/> (accessed on October 23, 2007).
- Gibson, D.J. 2009. *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press Inc, New York.
- Gill, D.S. y P.L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monograph* 61:183–206.
- Grinnell, J. 1917. The niche relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Hannah, L., J.L. Carr y A. Lankerani. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4, 128–155.

Bibliografía

- Hanover, P.W. 1989. Physiological genetics of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.): A model multipurpose tree species. Proc. Conf. on Fast Growing Nitrogen Fixing Trees, 1989, Marburg, W. Germany.
- Harper, J.L. 1969. The rol of depredation in vegetational diversity. Brookhaven Symposia in Biology 22: 48-62.
- Herrera, L., V. Gimenez Hermida, G.A. Martínez, P. Littera y N. Maceira. 2005. Remote sensing assesment of *Paspalum quadrifarium* grassland in the flooding Pampa, Argentina. Rangeland Ecology and Management 58: 406–412.
- Hill, J.D., C.D. Canham y D.M. Wood. 1995. Patterns and causes of resistance to tree invasion in rights-of-way. Ecol Appl 5: 459–470.
- Hobbs, R.J. 1991. Disturbance, a precursor to weed invasion in native vegetation. Plant Protection Quarterly 6: 99–104.
- Hobbs, R.J. y L.F. Huenneke. 1992. Distrubance, diversity, and invasion-implications for conservation. Conservation Biology 6: 324-337.
- Hodara K., M. Busch, M.J. Kittlein, F.O. Kravetz. 2000. Densitydependent habitat selection between maize cropfields and their borders in two rodent species (*Akodon azarae* and *Calomys laucha*) of Pampean agroecosystems. Evol Ecol 14:571–593.
- Hodara K. y Busch M. 2006. Return to preferred habitats (edges) as a function of distance in *Akodon azarae* (Rodentia, Muridae) in cropfield-edge systems of central Argentina. Journal of Ethology 24:141–145.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. Theoretical Population Biology 12:197-229.

Bibliografía

- Holt, R.D. y B.P. Kotler. 1987. Short-term apparent competition. *American Naturalist* 130:412-430.
- Holt, R.D. y J.H. Lawton. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *American Naturalist* 142: 623-645.
- Hoshizaki, K. y P.E. Hulme 2002. Mast seeding and predator indirect interactions in a forest community: evidence from post-dispersal fate of rodent-generated caches. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (Eds.) *Seed dispersal and frugivory*. CAB Publ, Wallingford, pp. 227–239.
- Howe, H.F. y J.S. Brown. 1999. Effects of birds and rodents on synthetic tallgrass communities. *Ecology* 80 (5): 1776-1781.
- Howe, H.F., J.S. Brown y B. Zorn-Arnold. 2002. A rodent plague on prairie diversity. *Ecology Letters* 5:30–36.
- Hudson, G.E.([1918] 1963). *Allá lejos y hace tiempo*. Ediciones Peuser, Buenos Aires, Argentina, 366 pp.
- Hulme, P.E. 1993. Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symposium of the zoological Society of London* 65: 269-287.
- Hulme, P.E. 1994a. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* 82: 645-652.
- Hulme, P.E. 1994b. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82: 873-880.
- Hulme, P.E. 1998b. Post-dispersal seed predation and seed bank persistence. *Seed Science Technology* 8: 513–519.

Bibliografía

- Hulme, P.E. and M. Hunt. 1999. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology* 68: 417-428.
- Inderjit, M., C. Cadotte y R.I. Colautti. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future. *Ecological and Agricultural Aspects*. En: *Invasive Plants*. Inderjit (ed.) Birkhäuser Verlag. Switzerland.
- Jackson, R.B., J.L. Banner, E.G. Jobbágy, W.T. Pockman y D.H. Wall, 2002. Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418, 623–626.
- Jacobs, L.F. 1992. The effect of handling time on the decision to cache by grey squirrels. *Animal behaviour* 43: 522-524.
- Jansen, P.A. y P.M. Forget. 2001. Scatterhoarding by rodents and tree regeneration en French Guiana. Pp. 275–288. En: F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.M. Forget y M. Théry, editors. *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-526.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Jobbágy, E., M. Noretto, J. Paruelo y G. Piñeiro. 2006. Las forestaciones rioplatenses y el agua. *Ciencia Hoy* 16 (95).

Bibliografía

- Johnstone, I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological reviews* 61: 369-394.
- Keane, M.R. y M.J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 164-170.
- Knight, C.D. 2005. Evaluación del consumo de semillas de leñosas por roedores en pastizales de la Pampa interior. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Kolar, C.S. y D.M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (4): 199-204.
- Kotler, B.P. y J.S. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:281-307.
- Kruger, F.J., D.M. Richardson y B.W. van Wilgen. 1986. Process of invasion by alien plants. Pp. 145-155. En: L. A. W. Macdonald, F. J. Kruger y A. A. Ferrar editors. *The Ecology and management of biological invasions in Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town, South Africa.
- Kulmatiski, A. 2006. Exotic plants establish persistent communities. *Plant Ecology* 187: 261-275.
- Lambrinos, J.G. 2002. The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology* 83:518–529.
- Laterra, P., O. Vignolio, M. Linares, A. Giaquinta y N. Maceira. 2003. Cumulative effects of fire on tussock pampa grassland. *Journal of vegetation science* 14: 43-54.

Bibliografía

- Leggieri, L. 2010. Invasión de *Gleditsia triacanthos* en los corredores de los sistemas fluviales de la Pampa Ondulada y su efecto sobre la distribución de *Myocastor coypus*. *Ecología Austral* 20: 201-208.
- León, R.J.C., G.M. Rusch y D.M. Oesterheld. 1984. Pastizales pampeanos- impacto agropecuario. *Phytocenologia*, 12 (2-3): 201-218.
- Levine, J. y D. Murriel. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 549-574.
- Levine, J.M., P.B. Adler y S.G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecological Letters* 7:975–989.
- Lewis, J.P., M.B. Collantes, E.F. Pire, N.J. Carnevale, S.I. Boccanelli, S.L. Stofella y D.E. Prado. 1985. Floristic groups and plant communities of southeastern Santa Fe, Argentina. *Vegetatio* 60: 67–90.
- Lockwood, J.L., M.F. Hoopes y M.P. Marchetti. 2007. Invasion Ecology. *Ecological Letters* 10: 809- 817.
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. Pp. 25-51. En: Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. (Eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. San Diego.
- Luginbuhl, J.M., J.T. Green, M.H. Poore y A.P. Conrad. 2000. Use of goats to manage vegetation in cattle pastures in the Appalachian region of North Carolina. *Sheep and Goat Res. J.* 16:124-135.

Bibliografía

- MacDougall, A.S. y S.D. Wilson. 2007. Herbivory limits recruitment in an old-field seed addition experiment. *Ecology* 88:1105–1111.
- Machera, M. 2006. La invasión de pastizales por especies exóticas: el papel de disturbios de diferente escala espacial. PhD Thesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, University of Buenos Aires, Buenos Aires.
- Mack, R.N., D.S. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F.A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 (3): 689-710.
- Mack, R.N. 1995. Understanding the processes of weed invasions: the influence of environmental stochasticity. Pp. 65-74. En: C. Stirton (ed.). *Weeds in a changing world*. British Crop protection Council, Symposium Proceedings No. 64. Brighton, UK.
- Mack, R.N. 1985. Invading plants: their potential contribution to population biology. Pp. 127-142. En: J. White, editor. *Studies on plant demography: J. L. Harper fest-schrift*. Academic Press. London, UK.
- Manson, R.H., A.S. Ostfeld, Ch.D. Canham. 2001. Long- term effects of rodent herbivores on tree invasion dynamics along forest- field edges. *Ecology* 82: 3320-3329.
- Manzi, A.E., E. Ancibor y A.S. Cerezo. 1979. Cell-wall carbohydrates of the endosperm of the seed of *Gleditsia triacanthos*. *Plant Physiology* 92: 931–938.
- Marasculo, L.A. y M. McSweeney. 1967. Nonparametric post hoc comparisons for trend. *Psychological Bulletin* 67 (6) 401-412.

Bibliografía

- Marco, D.E. y S.A. Páez. 2000. Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina. *Environmental Management* 26:409-419.
- Mares, M.A y D.F. Williams. 1977. Experimental support for food particle size resource allocation in heteromyid rodents. *Ecology* 58: 1186-1190.
- Maron, J.L. y Vilá M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 96: 361-373.
- Matson, P.A., W.J. Parton, A.G. Power y M.J. Swift. 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277: 504-509.
- Mazia, C., E.J. Chaneton, M. Machera, A. Uchitel, M.V. Feler y C.M. Ghera. 2010. Antagonistic effects of large- and small-scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions* 12:3109–3122.
- Mazía, C.N., E.J. Chaneton; R.J.C. León y C.M. Ghera. 2001. Limits to tree species establishment in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* 128:594-602.
- McLuchlan, K. 2006. The Nature and Longevity fo Agricultural Impacts on Soil Carbon and Nutrients: A Review. *Ecosystems* 9: 1364-1382.
- Mills, N., B.A. Ellis, , K.I. Mc Kee, J.I. Maiztegui y J.E. Childs. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent species in cultivated areas of Central Argentina. *Journal of mammalogy* 72: 470-479.
- Miller, M. 1995. Acacia seed survival, seed germination and seedling growth following pod consumption by large hervibores and seed chewing by rodents. *African journal of Ecology* 33: 194-210.

Bibliografía

- Mitchell, C.E. y A.G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 42: 625-627.
- Mitchell C.E., A.A. Agrawal, J.D. Bever, G.S. Gilbert y R.A. Hufbauer. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecological Letters* 9:726–740.
- Mittelbach, G.G. y G.L. Gross. 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia* 65: 7-13.
- Murillo, N., P. Littera y G. Monterubbianesi. 2007. Post-dispersal granivory in a tall-tussock grassland: A positive mechanism of dominance?. *Journal of Vegetation Science* 18: 799-806.
- Moles, A.T., D.I. Warton y M. Westoby. 2003. Do smallseeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species?. *Ecology* 84:3148–3161.
- Nepstad, D.C., C. Uhl, C.A. Pereira y J.M.C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25–39.
- Nuñez, M., D. Simberloff y M.A. Relva. 2008. Seed predation as a barrier to alien conifer invasions. *Biological Invasions* 10: 1389-1398.
- Noy-Meir, I. 1981. Theoretical dynamics of competitors under predation. *Oecologia* 50: 277-284.
- O'Connor, T.G. 1995. Acacia karroo invasion of grasslands: environmental and biotic effects influencing seedling emergence and establishment. *Oecologia* 103: 214-223.

Bibliografía

- Orrock, J.L., D.J. Levey, B.J. Danielson y E.I. Damschen. 2006. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology* 94:838–845.
- Ostfeld, R.S., R.H. Manson, y C.D. Canham. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings in invading old fields. *Ecology* 78:1531–1542.
- Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Editorial El Ateneo. Buenos Aires, Argentina. 454 pp.
- Parodi, L. R. 1942. Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonaerense? *Revista del Centro de Estudiantes de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Buenos Aires* 30: 387–390.
- Pascual, R. y E. Ortiz-Jaureguizar. 2007. The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of South American mammals. *Journal of mammal evolution* 14: 75-137.
- Pearson, D.E., .M. Callaway y J.L. Maron. 2011. Biotic resistance via granivory: establishment by invasive, naturalized, and native asters reflects generalist preference. *Ecology* 92 (9):1748-1757.
- Perelman, S.B., E.J. Chaneton, W.B. Batista, S.E. Burkart y R.J.C. León. 2007. Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*. 95: 662- 673.
- Picone, L., G. Quaglia, F. Garcia y P. Laterra. 2003. Impact of burning *Paspalum quadrifarium* grassland on soil biological and chemical properties. *Journal of Range Management* 56: 291-297.

Bibliografía

- Poggio, S.L., E.J. Chaneton y C.M. Ghersa. 2012. The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (en prensa).
- Polop, J.J. y O.V. Suárez. 2010. En: *Biología y Ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina. Enfoque y perspectivas*. J.J. Polop y M. Busch (Eds.). Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, 328 pp.
- Price, M.V y S.H. Jenkins. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. Pp. 191–235. En: D. R. Murray, (ed.). *Seed dispersal*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Richardson, D.M., P.A. Williams y R.J. Hobbs. 1994. Pine invasions in the southern Hemisphere: determinants of spread and invisibility. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- Richardson, D.M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26.
- Richardson, D.M., P. Pysek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta y C.J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Driver Distri* 6: 93-107.
- Rosenzweig M.L. y P.W. Sterner. 1970. Population ecology of desert rodent communities: body size and seed husking as bases of heteromyid coexistence. *Ecology* 51: 217-224.
- Rossi, C.A., G.L. González y E. Torrá. 2008. Evaluación forrajera de hojas y frutos de "Acacia negra" (*Gleditsia triacanthos* L.). Comunicación. *Revista Argentina de Producción Animal* 28 (1): 349-543.

Bibliografía

- Rudolf, V.H. y J. Antonovics. 2005. Species coexistence and pathogens with frequency-dependent transmission. *American Naturalist* 166: 112–118.
- Sala, O.E, M. Oesterheld, R.JC. León y A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Sala, O.E., F.S. Chapin, J.J. Armesto et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Schnurr, J.L., C.D. Canham, R.S. Ostfeld y R.S. Inouye. 2004. Neighborhood analyses of small-mammal dynamics: Impacts on seed predation and seedling establishment. *Ecology* 85: 741-755.
- Seabloom, E. y S. Richards. 2003. Multiple stable equilibria in grasslands mediated by herbivore population dynamics and foraging behavior. *Ecology* 84: 2891-2904.
- Seabloom, E., E. Borer y V. Boucher. 2003a. Competition, seed limitation, disturbance, and reestablishment of Californian native annual forbs. *Ecological Applications* 13: 575-592.
- Semmartin, M. y M. Oesterheld. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia*, 126: 225-230.
- Semmartin, M. y C.M. Ghera. 2006. Intra-specific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral Ecology* 31: 99-105.
- Shea, K. y P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (4): 170-176.

Bibliografía

- Siegel, S. y J.N. Castellán. 1988. Nonparametric statistics for behavioural sciences. Mc Graw Hill, New York, 399 pp.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. En Biometry. W. H. Freeman and Company, New York, New York, USA.
- Soriano, A. 1992. Río de la Plata grasslands. En: Coupland, R.T. (Ed.) Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World 8 A. Elsevier, Amsterdam. pp 367-407.
- Spegazzini, C. 1896. Contribución al estudio de la flora de la Sierra de la Ventana. Ministerio de Obras Públicas, Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 87 pp.
- Tilman, D. 1997. Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78:81-92.
- Tilman, D., K.G. Cassman, P.A. Matson, R. Naylor y S. Polasky. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.
- Tognetti, P.M., E.J. Chaneton, M. Omacini, H.J. Trebino y R.J.C. León. 2010. Exotic versus native plant dominance over 20 years of old-Weld succession on set-aside farmland in Argentina. *Biological Conservation* 143 (11):2494-2503.
- Torchin M.E., K.D. Lafferty, A.P. Dobson, V.J. McKenzie y A.M. Kuris. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.
- Valone, T.J. y J.H. Brown. 1995. Effects of competition, colonization, and extinction on rodent species diversity. *Science* 267: 880-883.

Bibliografía

- Van Auken, O.W. y J.K. Bush. 1997. Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology* 78:1222–1229.
- Van Holle, B. y D. Simberloff. 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology*: 86: 3212–3218.
- Veltman, C.J., S. Nee y M.J. Crawley. 1996. Correlates of introduction success in exotic New Zealand birds. *American Naturalist* 147: 542-557.
- Vilá, M., A. Marone y J.L. Maron. 2003. Are alien plants more competitive than their native conspecifics? A test using *Hypericum perforatum* L. *Oecología* 137: 211-215.
- Vilá, M. y I. Gimeno. 2003. Seed predation of two alien *Opuntia* species invading Mediterranean communities. *Plant Ecology* 167:1–8.
- Villagra, P.E., L. Marone y M.A. Cony. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 27:416–421.
- Vitousek, P.M., H. Mooney, J. Lubchenco y J.M. Melillo. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Weis A.E. y M.R. Berenbaum. 1989. Herbivorous insects and green plants. Pp 123-162. En: Abrahamson W.G. (Ed.) *Plant-Animal interactions*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Whelan, C.J., M.F. Willson, C.A. Tuma y I. Souza-Pinto. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69:428–436.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.

Bibliografía

- Xiao, Z., Y. Wang, M. Harris y Z. Zhang. 2006. Spatial y temporal variation of seed predation and removal of sympatric large-seeded species in relation to innate seed traits in a subtropical forest, Southwest China. *Forest Ecology and Management* 222: 46-54.
- Xiao, Z.S., Z.B. Zhang y Y.S. Wang. 2003a. Observations on tree seed selection and caching by Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*). *Acta Theriologica Sinica* 23, 208–213.
- Yom-Tov, Y. 1991. Character displacement in the psammophile Gerbillidae of Israel. *Oikos* 60: 173-179.
- Yurkonis, K.A., S.J. Meiners y B.E. Wachholder. 2005. Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *Journal of Ecology* 93: 1053-1061.
- Zalba, S.M., L. Barrionuevo y Y. Cuevas. 2000. Pines invasion and control in an Argentinean grassland nature reserve. En: Légere A. (ed) Abstracts III International Weed Science Congress, p. 208. International Weed Science Society. Iguassu Falls, Brazil.
- Zalba, S.M. y C.B. Villamil. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological invasions* 4: 55-72.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice Hall International, London, 662 pp.
- Zhang Z.B., Z.X. Xiao y H.J. Li. 2004. Impact of small rodents on tree seeds in temperate and subtropical forests, China. En: Forget, P.M., Lambert, J., Hulme, P.E., Vander Wall, S.B. (Eds.). *Seed Fates, Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI Publishing, Wallingford.