



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

TESINA PRESENTADA PARA OBTENER
EL GRADO ACADÉMICO DE
INGENIERA EN RECURSOS NATURALES Y MEDIO
AMBIENTE

“ECOFISIOLOGÍA DE LA INVASORA *DIPLLOTAXIS TENUIFOLIA* Y LA ENDÉMICA
GAILLARDIA CABRERAE: IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN EN EL
PARQUE NACIONAL LIHUÉ CALEL, ARGENTINA”

María Florencia BIANCHINI

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2013

Prefacio

Esta Tesina es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Ingeniera en Recursos Naturales y Medio Ambiente, de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevó a cabo en el Departamento de Recursos Naturales, dependiente de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, durante el período comprendido entre el 23 de Marzo de 2012 y el 10 de Julio de 2013, bajo la dirección de la Dr. Mazzola, Mónica Beatriz; y bajo la codirección de la Dr. Kin, Alicia.

Agradezco a Mónica Mazzola y a Alicia Kin por haberme brindado la oportunidad de trabajar junto a ellas, por sus correcciones, su conducción, presencia y ayuda continuas. A la Dra. María Angeles Ruiz y al Dr. Ernesto Morici por sus correcciones y sugerencias y su buena predisposición. A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam, por la financiación otorgada y a la Facultad de Agronomía de la misma Universidad por permitirme utilizar las instalaciones del invernáculo y laboratorio donde llevé a cabo los ensayos para mi tesina.

También quiero agradecer a Mabel Yicarean, Viviana Cenizo y Valeria del Arco por el apoyo técnico brindados en los ensayos de laboratorio. A José María Galea y al personal del Parque Nacional Lihué Calel por el apoyo brindado durante los trabajos de campo.

Finalmente, a mi familia y amigos por apoyarme durante la realización de este proyecto.

Bianchini, María Florencia.

8 de Julio de 2013

Departamento de Recursos Naturales

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Universidad Nacional de La Pampa

Resumen

En el Parque Nacional Lihué Calel se ha detectado la presencia de *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC. (flor amarilla), una maleza perenne comúnmente presente en áreas disturbadas en muchas regiones del mundo. Dadas las características invasoras de esta especie, es factible que pueda extenderse afectando a la endémica *Gaillardia cabreræ* Covas (Margarita pampeana). El objetivo del presente estudio fue evaluar el potencial invasor de *Diplotaxis* frente a *Gaillardia* a través de ensayos de germinación y competencia; y la evaluación de la distribución de *Diplotaxis* dentro del Parque. Se evaluó el efecto de la temperatura, luz, disponibilidad de agua y fuego sobre la germinación. Se realizaron ensayos de crecimiento y competencia en invernáculo y se estimaron parámetros ecofisiológicos. Por otro lado, se realizaron censos en los caminos vehiculares del P.N. Lihué Calel para estimar la densidad y cobertura de ambas especies.

Diplotaxis presentó elevados porcentajes de germinación, fitotoxicidad y crecimiento rápido sola y en competencia interespecífica, pero contrariamente a lo observado en *Gaillardia*, las semillas mostraron ser susceptibles a condiciones de estrés hídrico y a la exposición a temperaturas alcanzadas durante un incendio. Además se observó que los caminos constituyen una vía de ingreso de la exótica al Parque. Estos resultados sugieren que frente a condiciones ambientales favorables *Diplotaxis* presenta ventajas competitivas frente a la endémica *Gaillardia*. Sería recomendable aplicar estrategias de manejo para prevenir y disminuir el avance de *Diplotaxis* sobre los bordes de caminos y las comunidades nativas adyacentes, y monitorear el efecto que dichas acciones generen sobre el comportamiento de la exótica.

Abstract

The invasive weed *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC. (Wild rocket) is present in the Lihué Calel National Park, mainly in human disturbed areas such as roads and trails. Given the invasive traits of *Diplotaxis*, it is likely that it could spread within the Park affecting the endemic *Gaillardia cabreræ* Covas (Margarita pampeana). The aim of this study was to assess the invasive potential of *Diplotaxis* to displace *Gaillardia* through germination and competition essays, and to evaluate the distribution of *Diplotaxis* within the Park. I evaluated the effect of temperature, light, water availability and fire on germination behaviour. I also performed growth and competition essays and estimated ecophysiological parameters. In addition, vegetation sampling was conducted to estimate the density and coverage of both species in the Lihué Calel N.P. access roads.

Diplotaxis presented high germination rates, phytotoxicity and rapid growth alone and in interspecific competition, but contrary to what was observed in *Gaillardia*, seeds were more susceptible to water stress and to high temperatures exposure. Observations indicate that roads could facilitate the spread of *Diplotaxis* within the National Park. These results suggest that under favorable environmental conditions, *Diplotaxis* has competitive advantages over the endemic *Gaillardia*. Therefore, it is highly recommended to design management strategies that prevent and reduce the spread of *Diplotaxis* along roadsides and into the adjacent native plants communities, as well as to monitor the impacts of those actions on the invader's behaviour.

Índice

INTRODUCCIÓN	5
MATERIALES Y MÉTODOS	7
<i>Descripción del área de estudio</i>	7
<i>Descripción de las especies</i>	8
<i>Recolección de semillas</i>	9
<i>Ensayos de germinación</i>	10
- <i>Temperatura.</i>	10
- <i>Luz.</i>	10
- <i>Potencial agua.</i>	10
- <i>Fuego.</i>	10
- <i>Compuestos alelopáticos:</i>	11
<i>Ensayos de invernáculo</i>	12
<i>Experimento 1: Crecimiento.</i>	12
<i>Experimento 2: Competencia.</i>	13
<i>Efecto de los caminos</i>	15
<i>Análisis Estadístico</i>	16
RESULTADOS	16
<i>Efecto de la temperatura</i>	16
<i>Efecto de la luz</i>	18
<i>Efecto del potencial agua</i>	18
<i>Efecto del fuego</i>	20
<i>Efecto de compuestos alelopáticos</i>	20
<i>Crecimiento</i>	21
<i>Competencia</i>	23
<i>Efecto de los caminos</i>	26
DISCUSIÓN	28
CONCLUSIÓN	36
BIBLIOGRAFÍA CITADA	38

INTRODUCCIÓN

A lo largo de los últimos siglos, los seres humanos han causado una redistribución sin precedentes, tanto accidental como deliberada, de los seres vivos en la Tierra, a través de la migración, el transporte y el comercio (Mack *et al.*, 2000). En la actualidad, este fenómeno continúa acentuándose, caracterizándose por una dispersión creciente de especies a través de barreras antiguamente insuperables, tales como océanos, cadenas montañosas, ríos y zonas climáticamente hostiles (Lonsdale, 1999). Como consecuencia, la introducción de especies exóticas por parte de los seres humanos se ha transformado en una de las mayores amenazas para la biodiversidad en todo el mundo. Entre los efectos de mayor alcance de este proceso se encuentra el incremento de los invasores biológicos, que son especies que se establecen en nuevas áreas en las cuales proliferan, se distribuyen y persisten en detrimento de especies y ecosistemas nativos (Mack *et al.*, 2000). En los EE.UU., por ejemplo, los expertos consideran a las invasiones de plantas y animales exóticos como la segunda amenaza para las especies nativas, ubicándose en importancia sólo por debajo de la destrucción de hábitats (Owen, 1998). En el caso de las plantas invasoras, éstas pueden disminuir sensiblemente la abundancia o sobrevivencia de especies nativas, también, pueden alterar completamente los regímenes de fuego, el ciclo de nutrientes, la hidrología y los balances de energía de un ecosistema natural e incluso pueden detener la navegación o favorecer inundaciones (D'Antonio & Vitousek, 1992; Mack *et al.*, 2000; Daehler, 2003).

Si bien el fenómeno de las invasiones biológicas tiende a asociarse con ecosistemas que han sufrido modificaciones antrópicas, las áreas protegidas no escapan a este fenómeno e incluso puede decirse que el problema está tan generalizando a nivel mundial que es considerado prioritario al momento de tomar decisiones de manejo (Vitousek *et al.*, 1996; Fernández *et al.*, 2007; U.S. National Park Service, 2008). En nuestro país, cada vez son más las áreas protegidas que se encuentran amenazadas por invasiones biológicas que promueven el deterioro ambiental, pudiendo incluso llegar a eliminar la capacidad de recuperación de los ecosistemas invadidos (Cordo, 2004; Aceñolaza *et al.*, 2007; Fernández *et al.*, 2007). Un estudio realizado en Parques Nacionales (P.N.) y reservas de la Patagonia ha registrado más de 260 especies vegetales exóticas, siendo los P.N. Lago Puelo y Nahuel Huapi los que presentan mayor número de especies introducidas. Las 260 especies incluídas en esta lista presentan diferentes hábitos, siendo la mayor parte de ellas, malezas herbáceas. Si bien estas especies están

comprendidas en 40 familias, el mayor número de las mismas corresponde a las familias Asteraceae (41 especies), Brassicaceae (37 especies), Fabaceae (25 especies), Poaceae (23 especies), Caryophyllaceae (17 especies), Rosaceae (16 especies) y Scrophulariaceae (9 especies) (Fernández *et al.*, 2007). Algunas de estas exóticas están ampliamente distribuidas y ya han comenzado con una explosión demográfica que complica su control y erradicación, constituyéndose actualmente en un problema ecológico grave. Entre estas especies se encuentran, por ejemplo: *Acer pseudoplatanus* (arce), *Cytisus scoparius* (retama), *Lupinus polyphyllus* (lupino) y *Rosa rubiginosa* (rosa mosqueta). Dicho estudio menciona que en el P. N. Lihué Calel se ha detectado la presencia de 48 especies exóticas consideradas de alto potencial invasor, entre ellas se puede mencionar *Foeniculum vulgare* (hinojo), *Bassia scoparia* (falso ciprés, pinillo), *Centaurea solstitialis* (abrepuño amarillo), *Convolvulus arvensis* (campanilla, correhuela), *Rosa rubiginosa* (rosa mosqueta) y *Diplotaxis tenuifolia* (flor amarilla). Esta última especie es una maleza muy común en gran número de regiones de Europa, Norteamérica, América del Sur y Nueva Zelanda (Parsons & Cuthbertson, 2001; INBIAR, 2011). Sin embargo, los efectos ecológicos que esta invasora pudiera tener sobre las especies nativas del P.N. Lihué Calel aún no han sido evaluados.

Diplotaxis tenuifolia L. (DC.) (de aquí en adelante se mencionará como *Diplotaxis*) es una maleza perenne, originaria del centro y oeste de Europa y Asia Menor y perteneciente a la familia Brassicaceae (Crucíferas). En la región semiárida y subhúmeda del centro de la Argentina, *Diplotaxis*, fue introducida como planta melífera y se ha difundido convirtiéndose en una de las especies invasoras más abundantes (Fernández Mayer, 2009). En general, esta especie ocurre en áreas abiertas y disturbadas, tales como bordes de caminos y vías férreas, donde desplaza principalmente a otras plantas herbáceas transformándose en dominante. En nuestro país esta maleza crece de septiembre a marzo/abril y tiene la particularidad de florecer durante todo ese período, produciendo un gran número de semillas y propagándose a través de raíces gemíferas, lo que favorece su capacidad de dispersión (Fernández Mayer, 2009). Además, en forma similar a varias especies de la familia Brassicaceae, *Diplotaxis* produce compuestos alelopáticos que afectan los procesos de germinación y crecimiento de las plántulas de otras especies (Choesin & Boerner, 1991; Kiemnec & McInnis, 2002; Giordano *et al.*, 2005; Zamorano & Fuentes, 2005; Uremis *et al.*, 2009).

Dentro del P.N. Lihué Calel, la presencia de *Diplotaxis* parecería estar asociada a las áreas de mayor disturbio, como son los caminos y áreas de uso público (Mazzola, *obs.*

pers.). Sin embargo, dadas las características invasoras de esta especie, es factible que pueda extenderse a otras áreas desplazando a las especies nativas. Entre las especies con alto interés de conservación para el P.N. Lihué Calel se encuentra *Gaillardia cabreræ* Covas (margarita pampeana o margarita de las sierras; de aquí en adelante se mencionará como *Gaillardia*). Esta especie, que taxonómicamente se ubica dentro de la familia Asteraceae, es un endemismo de las Sierras de Lihué Calel (Zuloaga & Morrone, 1999) que se distribuye ampliamente tanto en las áreas bajas como en las laderas de las Sierras, abarcando un área que no supera los 20 km² (Mazzola *et al.*, 2008, Beinticinco *et al.*, 2011). Debido a su rareza biogeográfica *Gaillardia* se encuentra dentro de la categoría cinco del sistema PlanEAR, una base de datos concebida como una fuente de información preliminar sobre el estado de conservación de las especies que constituyen la flora del país (Beinticinco *et al.*, 2011).

En este contexto, existiría la posibilidad de que la invasora *Diplotaxis* desplace por competencia a la endémica *Gaillardia*. El objetivo del presente estudio fue evaluar el potencial invasor de *Diplotaxis* frente a *Gaillardia* a través de: (i) el análisis de los requisitos para la germinación de ambas especies con respecto a diferentes factores ambientales (temperatura, luz, disponibilidad de agua y fuego), (ii) la evaluación del crecimiento de las plántulas de ambas especies solas y en competencia y (iii) la determinación de la presencia de *Diplotaxis* en el área de distribución de *Gaillardia*.

La realización de este estudio permitirá conocer los requerimientos óptimos para la germinación de ambas especies y examinar el potencial invasor de *Diplotaxis* para desplazar a la endémica *Gaillardia*. Los resultados obtenidos podrían ser de gran utilidad para determinar pautas y acciones de manejo para el control de esta exótica y para la conservación de *Gaillardia* dentro de su hábitat natural.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en el P. N. Lihué Calel, Departamento Lihuel Calel, Provincia de La Pampa, Argentina (65° 35' W, 38° 01' S) (Fig. 1). La vegetación dominante corresponde a la Provincia fitogeográfica del Monte (INTA *et al.*, 1980). El clima es templado y semiárido, con una temperatura media anual de 15° C. La temperatura promedio del mes más cálido y frío son 24 y 7°C respectivamente. La

precipitación anual es de 365 mm, concentradas entre los meses de octubre a marzo. El período libre de heladas es de aproximadamente 150-160 días y se extiende entre el 18 de octubre y el 10 de abril, con una variabilidad de ± 20 días. Los vientos son predominantemente del sector sudoeste. El relieve del área se caracteriza por presentar afloramientos rocosos, sierras y depresiones rodeadas por extensas planicies. Los suelos son poco desarrollados, por lo que generalmente son clasificados como Entisoles y con presencia de carbonatos de calcio. El material original es de origen eólico (INTA *et al.*, 1980).



Fig. 1. Área de estudio en el Parque Nacional Lihué Calel (La Pampa), Argentina.

Descripción de las especies

Gaillardia cabreræ es un subarbusto perenne de 30 a 50 cm de altura, con ramas basales leñosas (Fig. 2 A). Las hojas de 3-7 cm de longitud y 1-3 cm de ancho, son polimorfas, generalmente espatuladas, con el limbo entero o lobado y largamente peciolado. Los capítulos de 3.5-8 cm de diámetro son radiados, solitarios en el ápice de ramas escapiformes. El receptáculo floral es convexo, con flores dimorfas: marginales femeninas, liguladas, amarillas, con ápice truncado y 3-lobado y flores del disco hermafroditas, de color amarillo-ocre, con corola tubulosa y ápice 5-dentado; con paleas

hialinas en número de 10. El fruto es un aquenio densamente piloso, de 2.5-3.5 cm de longitud (Covas, 1969; Troiani & Steibel, 1999).

Diplotaxis tenuifolia es un subarbusto perenne, crece entre 20 y 80 centímetros de altura y tiene tallos muy ramificados, cada rama con 3 a 6 hojas lobuladas de formas variadas (Fig. 2 B). La floración ocurre en racimos terminales, las flores son de color amarillo con cuatro pétalos en cruz, cada uno de 8 a 15 milímetros de longitud. Los frutos son pequeñas vainas de 2 a 4 milímetros de ancho, por 3 a 6 mm de longitud, más un apéndice de 2 mm, con numerosas semillas en su interior (Fernández Mayer, 2009).



Fig. 2. A: Planta de *Gaillardia cabrerana*. **B:** Planta de *Diplotaxis tenuifolia*

Recolección de semillas

Para *Gaillardia*, se recolectaron frutos de plantas seleccionadas al azar dentro del P.N. Lihué Calel. Para *Diplotaxis*, los frutos fueron recolectados dentro del Parque o en las inmediaciones. En el laboratorio, las semillas fueron colocadas en bolsas de papel y almacenadas en un lugar seco a temperatura ambiente (~20°C) hasta la realización de los ensayos de germinación e invernáculo.

Dado que resultados de estudios preliminares previos al presente mostraron que las semillas de *Gaillardia* presentaban valores de germinación muy variables, se aplicaron distintos pre-tratamientos para determinar la capacidad de germinación de las mismas. Para ello se comparó la germinación del control con la de semillas: (a) lavadas con agua en forma continua durante 24 hs, (b) remojadas en agua destilada durante 24 hs y (c) remojadas en agua destilada durante 24 hs después de la remoción manual del papus.

Ensayos de germinación

Se llevaron a cabo tratamientos para examinar el efecto de distintos factores sobre la germinación de las semillas. Para cada especie, por cada tratamiento se utilizaron 5 repeticiones de 25 semillas cada una. Cada repetición consistió en una caja de Petri previamente esterilizada en la que se colocaron una capa fina de algodón y dos papeles de filtro esterilizados y embebidos con agua destilada (o con la solución correspondiente según el caso), sobre los cuales se colocaron las semillas. Estas últimas habían sido desinfectadas previamente en una solución de hipoclorito de sodio al 10% (1:5 v/v) por 2 min y luego enjuagadas con agua destilada. A menos que se especifique de otra manera, la germinación se llevó a cabo en cámara de germinación (Fig. 3 A) con un fotoperíodo de 12 hs de luz/12 hs de oscuridad y a temperatura constante de 25°C. El número de semillas germinadas se registró cada 48-72 hs por un período de 30 días. La semilla se consideró germinada cuando se observó la aparición de la radícula.

Los factores evaluados fueron:

- *Temperatura.* Se evaluó la germinación a temperaturas constantes de 20, 25, y 30°C y con alternancia de temperaturas: 20/10 y 25/15°C (la mayor temperatura coincide con el período de luz).
- *Luz.* Se evaluó si las semillas poseen fotoblastismo positivo comparando un control con cajas expuestas a la luz *versus* un tratamiento de oscuridad, donde las cajas se prepararon y sembraron en completa oscuridad y luego fueron forradas en papel aluminio para evitar la exposición a la luz.
- *Potencial agua.* Se evaluó el efecto de los distintos niveles de disponibilidad de agua sobre la germinación a través de la modificación del potencial agua con PEG 6000 (Michel & Kaufmann, 1973). Se simuló potenciales agua de -0.1, -0.4, -0.7 y -1.0 MPa que se compararon con un control preparado con agua destilada (0.0 MPa)
- *Fuego.* Para simular el efecto de las altas temperaturas durante un fuego se utilizó una combinación de tres niveles de temperaturas (70, 90 y 120°C), aplicadas durante 10 minutos. Para *Gaillardia* también se evaluó el efecto del humo utilizando dos niveles de exposición (con y sin exposición al humo). De esta manera se simuló diferentes situaciones en el suelo durante un incendio. Estos tratamientos fueron seleccionados según lo utilizado por Avila *et al.* (2010) para especies del Espinal y el Monte. Para cada temperatura se colocaron las semillas en una estufa de circulación forzada y para el tratamiento con exposición al humo, se aplicó en primer lugar el calor seguido del

humo. El humo fue generado a partir de la quema de una mezcla de vegetación con especies que crecen en el área de recolección de las semillas pero colectadas fuera del Parque. Dicho material se colocó en un recipiente metálico (ahumador) y el humo producido fue canalizado a través de un refrigerador de manera de enfriarlo previamente a ser introducido en una cámara (Kenny, 2000). Las semillas fueron introducidas en la cámara saturada con humo durante 10 minutos. Después de la aplicación del tratamiento temperatura-humo correspondiente, las semillas fueron sembradas en la misma forma que el resto de los tratamientos y colocadas en cámara de germinación a 25°C. Los tratamientos de fuego se compararon con un grupo control que incluyó un tratamiento a 25°C sin exposición al humo y un tratamiento a 25°C con exposición al humo.

- *Compuestos alelopáticos*: Se evaluó la presencia potencial de compuestos alelopáticos en *Diploaxis* que pudieran afectar la germinación de semillas de *Gaillardia*. Se preparó en un mortero un extracto acuoso con el macerado de hojas de plantas adultas de *Diploaxis* en una proporción de 5 g de hojas (peso fresco) en 250 ml de agua destilada. El extracto filtrado se utilizó para humedecer las cajas de Petri (Fig. 3 B) en forma similar al control preparado con agua destilada.

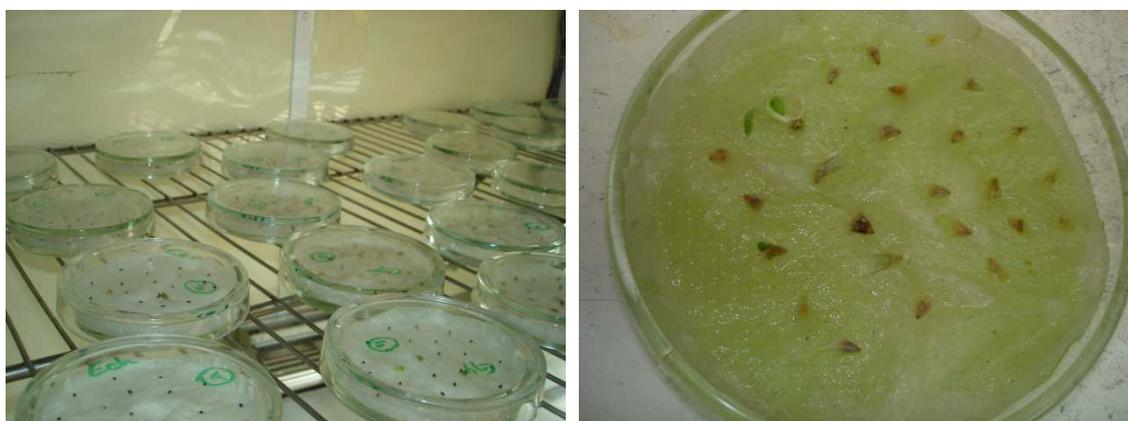


Fig.3. A: Cámara de germinación. **B:** Semillas de *Gaillardia* en extracto acuoso de *Diploaxis*.

Para todos los tratamientos se determinó el porcentaje total de germinación (PG), la tasa de germinación (TG) y el tiempo medio de germinación (TMG). Para el tratamiento de oscuridad sólo se determinó el porcentaje total de germinación. La tasa de germinación se calculó como el porcentaje de germinación ponderado por el momento de la misma, dando el máximo peso a las semillas que germinan primero y progresivamente menor a aquellas que germinan subsecuentemente (Reddy *et al.*, 1985). Se utilizó la siguiente fórmula:

$$TG = \frac{(n_1 \times t_{final} + n_2 \times t_{final-1} + n_3 \times t_{final-2} + \dots + n_{final} \times 1) \times 100}{N \times t_{final}}$$

donde: $n_1, n_2, n_3, \dots, n_{final}$ es el número de semillas que germinan en el día 1, 2, 3 y sucesivamente hasta el día final del tratamiento; t_{final} es el tiempo transcurrido (expresado como números de días) desde la siembra (día 1) hasta el fin del experimento; $t_{final-1}, t_{final-2}, \dots, 1$ corresponden al día de la observación de la germinación (expresado en función del t_{final}); y N es el número total de semillas puestas a germinar en cada caja de Petri.

El tiempo medio de germinación fue calculado como:

$$TMG = \frac{\sum n_i t_i}{\sum n_i}$$

donde: n_i es el número de semillas germinadas en el tiempo i (no el número acumulado, sino la cantidad desde la observación anterior); t_i es el período comprendido entre el inicio del experimento y la i -ésima observación (expresado como número de días).

Ensayos de invernáculo

Experimento 1: Crecimiento.

Para comparar el crecimiento de ambas especies se prepararon 80 macetas con una mezcla de suelo y grava (proporción 2:1). En la mitad de las macetas se trasplantó una plántula de *Diplotaxis* y en la otra mitad, una plántula de *Gaillardia*. Todas las plántulas se obtuvieron por germinación (en cajas de Petri según las condiciones mencionadas anteriormente para el control), fueron trasplantadas a los 5-7 días de observada la aparición de la radícula (Fig. 4 A) y regadas periódicamente para evitar restricciones hídricas. Las macetas se colocaron en invernáculo (Fig. 4 B) y se cambiaron de lugar semanalmente para evitar efectos de ubicación. A los 30, 45, 60 y 75 días desde el inicio del experimento, se seleccionaron, al azar, 10 individuos de cada especie a los que se les determinó la altura de planta y el número total de hojas (Fig. 4 C). Posteriormente se cosecharon, se cortaron las raíces y se lavaron utilizando tamices de 2 mm. Para cada individuo se registró el área foliar (AF) utilizando un areafoliómetro (Li-3000A LI-COR Ld. Nebraska, USA), peso seco foliar (PSH), aéreo (PSA) y de raíz (PSR) (Tabla 1). Para las determinaciones de peso seco, el material fue secado en estufa a 60° C hasta peso constante. A partir de estos datos, para cada especie se determinó la relación raíz: tallo (R: T), la tasa relativa de crecimiento

(TRC), la tasa de asimilación neta (TAN), el coeficiente de área foliar (CAF), el área foliar específica (AFE) y el coeficiente de peso foliar (CPF) (Tabla 1) (Poorter & Nagel, 2000).

Tabla 1. Definiciones y fórmulas de los parámetros calculados.

Índice	Definición	Fórmula
AF	Área de las hojas (cm ²)	
PSH	Peso seco de las hojas (g)	
PSA	Peso seco de la parte aérea (g)	
PSR	Peso seco de raíz (g)	
PST	Peso seco total (g)	
R:T	Relación de peso seco de raíz y peso seco aéreo de la planta (g raíz. g ⁻¹ parte aérea).	$\frac{PSR}{PSA}$
TCR	Ganancia de peso seco por unidad de peso seco total existente en la unidad de tiempo (g g ⁻¹ d ⁻¹)	$\frac{(\ln PST2 - \ln PST1)}{t2 - t1}$
TAN	Incremento de peso de la planta por unidad de área foliar y por unidad de tiempo (g planta cm ⁻² hoja día ⁻¹).	$\frac{(PST2 - PST1)}{(AF2 - AF1)} \times \frac{(\ln AF2 - \ln AF1)}{(t2 - t1)}$
CAF	Relación de área foliar y peso total de la planta (m ² hoja g ⁻¹ planta).	$\frac{(AF2 - AF1)}{(PST2 - PST1)} \times \frac{(\ln PST2 - \ln PST1)}{(\ln AF2 - \ln AF1)}$
AFE	Relación de área foliar y peso seco de las hojas (cm ² hoja g ⁻¹ hoja).	$\frac{(AF2 - AF1)}{(PSH2 - PSH1)} \times \frac{(\ln PSH2 - \ln PSH1)}{(\ln AF2 - \ln AF1)}$
CPF	Relación de peso seco de hojas y peso seco total de la planta (g hoja g ⁻¹ planta).	$\frac{(PSH2 - PSH1)}{(PST2 - PST1)} \times \frac{(\ln PST2 - \ln PST1)}{(\ln PSH2 - \ln PSH1)}$

Experimento 2: Competencia.

Para evaluar los efectos de la competencia entre ambas especies durante las primeras semanas de su ciclo se evaluó el crecimiento de las plántulas según las siguientes combinaciones GP= *Gaillardia* sola, DP= *Diplotaxis* sola, DP-GA = *Diplotaxis* plántula-*Gaillardia* adulto, GP-DP = *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* plántula, GP-DA = *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* adulto. Se prepararon macetas de 3 litros con una mezcla de suelo y grava (proporción 2:1) en las que se trasplantó un individuo de cada una de las especies

correspondientes hasta obtener 15 réplicas por tratamiento (Fig. 4 B). Para los tratamientos que incluyeron individuos adultos se utilizaron plantas de aproximadamente 12 meses de edad. En el caso de los adultos de *Gaillardia* se utilizaron plantas obtenidas por germinación durante el Proyecto N° 1101 (Delegación Patagonia APN). Las macetas se colocaron en invernáculo, en posición aleatoria y semanalmente se cambiaron de lugar para evitar efectos de ubicación; se regaron periódicamente para evitar restricciones hídricas. Luego de 60 días, para todas las plántulas se determinó la altura, número total de hojas, área foliar, peso seco aéreo, en forma similar a lo expuesto para el experimento anterior. Mientras que para los individuos adultos se determinó altura, diámetro mayor y peso seco aéreo. Además, para evaluar la intensidad de competencia entre especies se estimó el índice de competencia relativa (ICR), el cual mide el decrecimiento proporcional en el rendimiento individual de la especie A debido a la competencia con la especie B (Vilà *et al.*, 2003). El ICR fue calculado como $[(PSA_S - PSA_C) / PSA_S]$, donde PSA_S es el peso seco aéreo de la plántula al final del experimento creciendo sola sin competencia y PSA_C es el peso seco aéreo de la misma especie creciendo en competencia interespecífica. El ICR no posee un valor mínimo (negativo), sin embargo posee un valor máximo de 1, el cual indica máxima competencia. Si el valor de $ICR=0$ no habría competencia interespecífica entre A y B. Si el valor de $ICR<0$ el crecimiento de A se vería afectado positivamente en presencia de la especie competidora B (facilitación). Mientras que si el valor de $ICR>0$ la especie competidora B estaría generando un efecto negativo sobre la especie A. El índice fue calculado tanto para las plántulas de *Gaillardia* como para las de *Diplotaxis*.



Fig. 4. A: Plántulas de *Gaillardia* obtenidas por germinación en cajas de Petri. **B:** Vista general del ensayo de competencia en invernáculo. **C:** Comparación de crecimiento. Plántulas de *Diplotaxis* (izquierda) y *Gaillardia* (derecha) luego de ser cosechadas

Efecto de los caminos

Para evaluar la presencia de *Diplotaxis* dentro del P.N. Lihué Calel se realizaron 30 transectas de 30 m perpendiculares a tres caminos de entrada vehicular al área protegida (Fig. 5). Las transectas estaban separadas, como mínimo, 30 m entre sí y a lo largo de cada transecta se muestreó a distancias de 0, 10, 20 y 30 m desde el borde del camino (Fig. 6). En cada distancia se estableció un área rectangular de 2 m de ancho x 5 m de largo, con este último lado paralelo al camino. En cada parcela se determinó la densidad y el porcentaje de cobertura de *Diplotaxis* y *Gaillardia*. Además en cada caso se estimó el porcentaje de cobertura de fragmentos y roca, vegetación, suelo desnudo y broza.

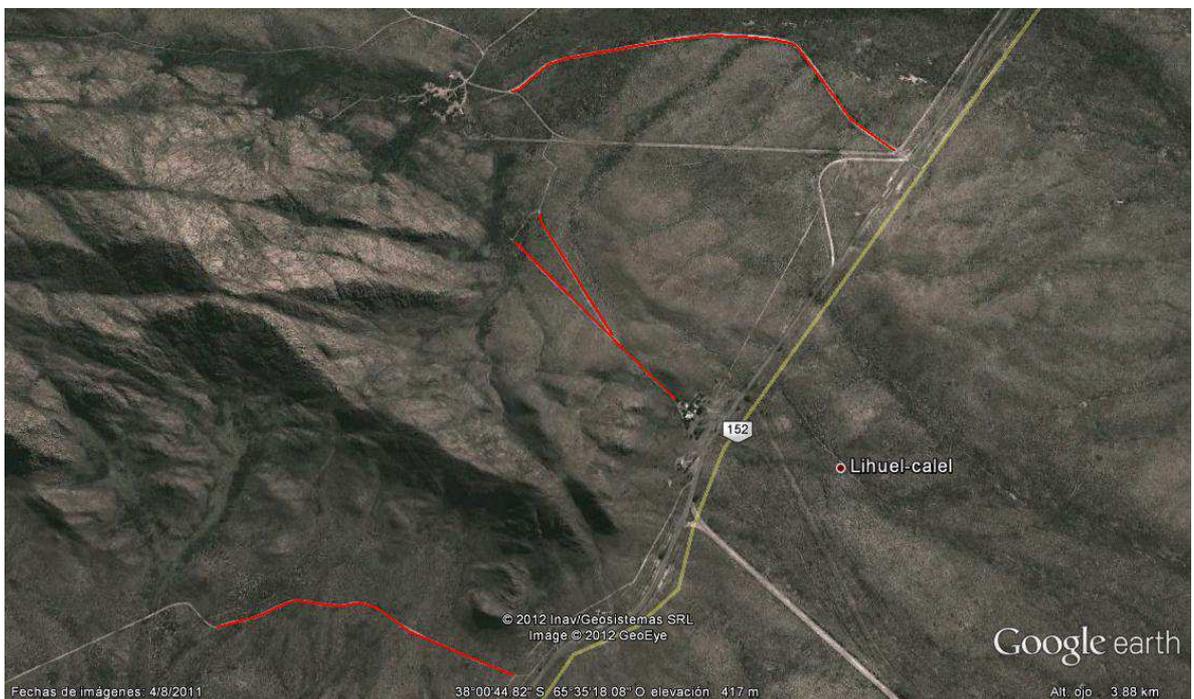


Fig. 5. Imagen satelital indicando la ubicación de los caminos muestreados (rojo).

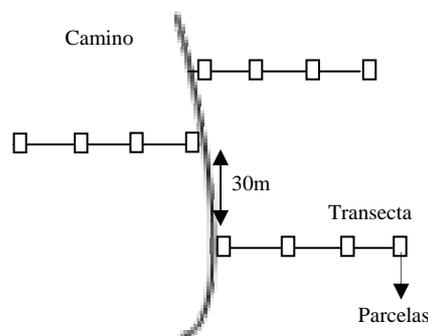


Fig. 6. Esquema mostrando el diseño de las transectas de muestreo.

Análisis Estadístico

Para cada especie, los datos de los ensayos de pretratamiento y de germinación realizados en laboratorio, se analizaron mediante ANOVA simple. Respecto a los datos de los ensayos en invernáculo se realizaron para el experimento 1, las comparaciones entre especies mediante ANOVA simple para cada fecha de muestreo, mientras que para el experimento 2 se calculó la media y error estándar porque hubo mortalidad de plantas. El ICR se analizó mediante ANOVA simple. Las medias fueron comparadas mediante el test de Tuckey a $p < 0.05$. Los valores se expresan como la media \pm error estándar (E.S.).

RESULTADOS

Los pre-tratamientos realizados sobre las semillas de *Gaillardia* no tuvieron efecto significativo sobre el porcentaje **PG** ($F_{3,16}=2.01$; $P=0.1526$), la tasa **TG** ($F_{3,16}=2.45$; $P=0.1010$) y el tiempo medio de germinación **TMG** ($F_{3,16}=0.81$; $P<0.5093$) (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de germinación (PG), tasa de germinación (TG) y tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *Gaillardia* según diferentes pre-tratamientos. Los valores se expresan como media (\pm error estándar). Letras iguales indican diferencias no significativas ($p=0.05$).

Pre-tratamiento	PG (%)	TG (%)	TMG (días)
Control	72.8 (4.0) a	59.0 (2.7) a	6.1 (0.4) a
Lavadas	82.4 (2.4) a	70.4 (1.9) a	5.1 (0.1) a
Remojo con papus	72.0 (4.5) a	58.8 (4.3) a	5.7 (0.6) a
Remojo sin papus	65.6 (7.2) a	52.4 (7.8) a	6.9 (1.5) a

Efecto de la temperatura

La temperatura afectó significativamente el porcentaje ($F_{4,20}=19.23$; $P<0.0001$), la tasa ($F_{4,20}=56.14$; $P<0.0001$) y el tiempo medio de germinación ($F_{4,20}=57.79$; $P<0.0001$) de las semillas de *Gaillardia*. El porcentaje máximo de germinación se registró cuando las semillas fueron expuestas a 20°C; mientras que los demás tratamientos fueron significativamente menores y no presentaron diferencias entre sí (Fig. 7 A). La mayor velocidad de germinación se registró a 20°C, coincidiendo con el máximo porcentaje de semillas germinadas (Figs. 7 A y B). El TMG fue menor en los tres tratamientos de temperatura constante mientras que el valor más alto se registró a 20/10°C (Fig. 7 C).

En el caso de *Diplotaxis*, la temperatura afectó significativamente el porcentaje ($F_{4,20}=14.56$; $P<0.0001$), la tasa ($F_{4,20}=22.29$; $P<0.0001$) y el tiempo medio de germinación ($F_{4,20}=27.64$; $P<0.0001$) de las semillas. El porcentaje máximo de germinación se registró cuando las semillas fueron expuestas a 25/15°C y el mínimo se observó a 20/10°C; mientras que los tratamientos de temperatura constante presentaron valores intermedios (Fig. 7 D). La mayor TG se registró a 30°C y la mínima a 20/10°C (Figs. 7 E). El TMG no difirió significativamente cuando las semillas fueron expuestas a 20, 25, 30 y 25/15°C, pero la exposición a 20/10°C lo incrementó en aproximadamente 6-8 días con respecto al resto de los mencionados tratamientos ($P<0.05$, Fig. 7 F).

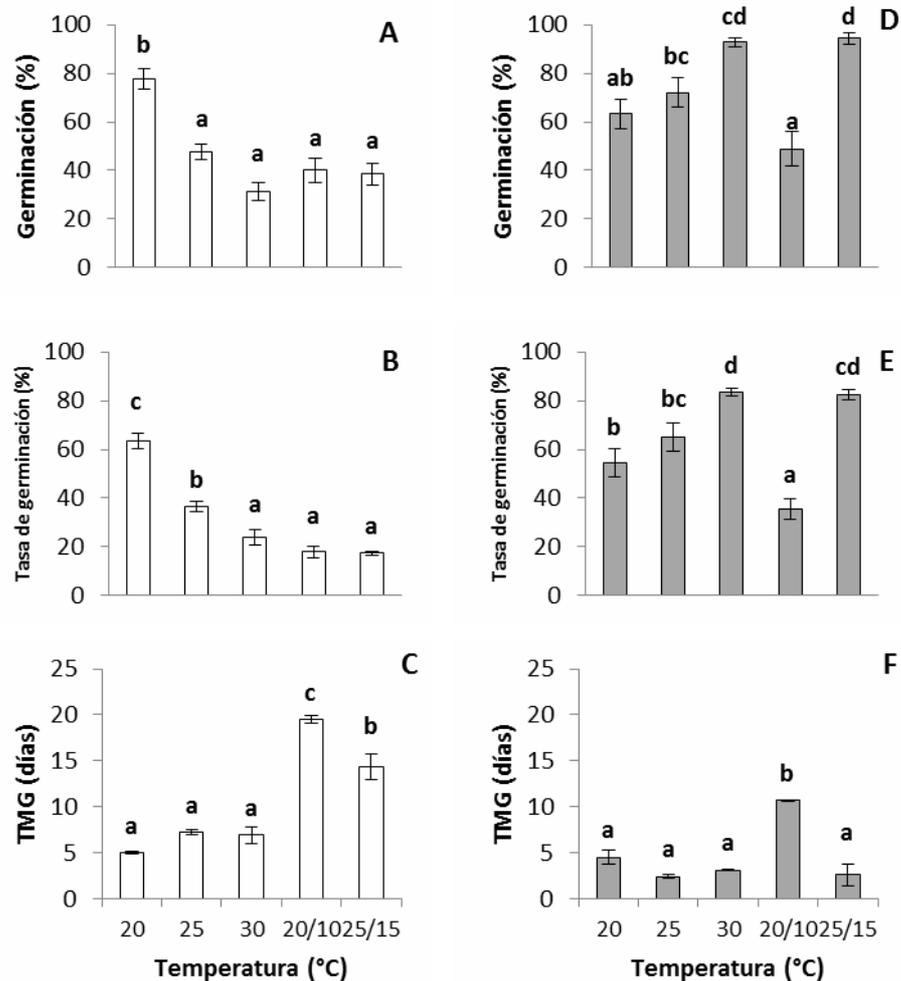


Fig. 7. A: porcentaje, B: tasa y C: tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *Gaillardia*; D: Porcentaje, E: tasa y F: TMG de semillas de *Diplotaxis* según diferentes temperaturas constantes y alternas. Los valores se expresan como media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$).

Efecto de la luz

Las semillas de *Gaillardia* y *Diplotaxis* germinaron en ausencia de luz, sin embargo, se observó que la luz estimuló positivamente la germinación, tanto en la nativa ($F_{1,18}=4.77$; $P=0.0423$) como en la exótica ($F_{1,8}=31.06$; $P=0.0005$). De esta manera, cuando las semillas de *Gaillardia* fueron expuestas a la luz, la germinación fue 32% mayor que el valor registrado en completa oscuridad (Fig. 8 A); mientras que en el caso de *Diplotaxis*, el PG fue 54% mayor en la luz con respecto al tratamiento de oscuridad (Fig. 8 B).

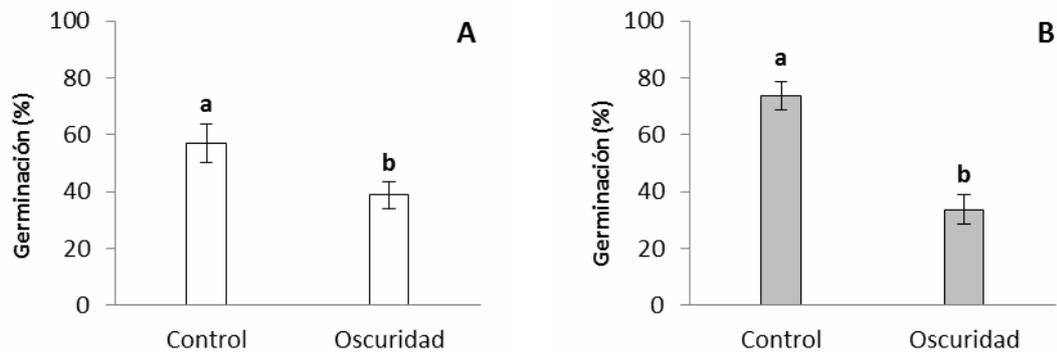


Fig. 8. Porcentaje de germinación de semillas de: **A:** *Gaillardia*; **B:** *Diplotaxis*, en condiciones de luz (control) y oscuridad. Los valores se expresan como media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Efecto del potencial agua

Las variaciones en el potencial agua tuvieron un efecto significativo sobre los porcentajes finales ($F_{4,20}=19.04$; $P < 0.0001$) y la tasa de germinación de las semillas de *Gaillardia* ($F_{4,20}=18.34$; $P < 0.0001$). Sin embargo no se vió afectado significativamente el tiempo medio de germinación ($F_{4,1}=0.89$; $P=0.4943$), el cual varió entre 7 y 12 días (Fig. 9 C). Los mayores valores de PG y TG se registraron en el tratamiento control (0 MPa), mientras que los valores mínimos de estas variables se observaron a -0.7 y -1.0 MPa (Figs. 9 A y B). A -0.4 MPa, la germinación fue un 45% menor que el valor observado a 0 MPa ($P < 0.05$; Fig. 9 A). En forma similar, la TG también disminuyó a medida que disminuía el potencial agua (Fig. 9 B).

Las variaciones en el potencial agua tuvieron un efecto significativo sobre los porcentajes finales ($F_{4,20}=84.44$; $P < 0.0001$), la tasa ($F_{2,12}=24.93$; $P=0.0001$) y el tiempo medio de germinación de las semillas de *Diplotaxis* ($F_{2,12}=4.18$; $P=0.0419$). Los mayores valores de PG y TG, asociados al menor TMG, se registraron bajo condiciones de 0 y -0.1 MPa (Figs. 9 D, E y F). La reducción del potencial agua a -0.4 MPa disminuyó el PG en aproximadamente un 62% y retrasó el TMG en 4-5 días con respecto a 0 y -0.1 MPa

($P < 0.05$; Figs. 9 D y F). Los menores porcentajes y tasa de germinación se registraron bajo condiciones de -0.7 y -1.0 MPa, donde el número de semillas germinadas fue prácticamente nulo (Figs. 9 D y E). El TMG para -0.7 MPa y -1.0 MPa no pudo ser calculado dado que la cantidad de ceros influía el análisis.

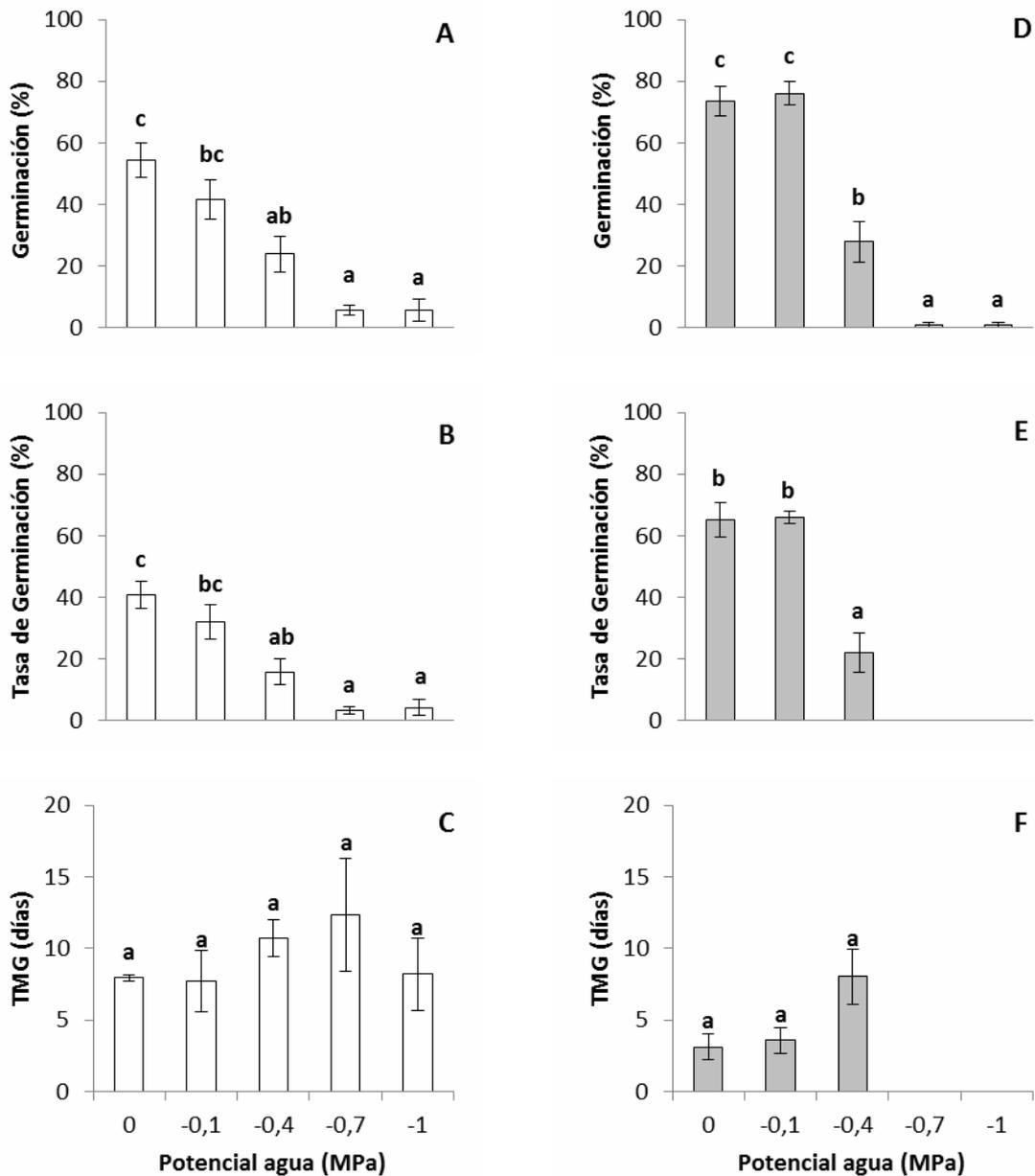


Fig. 9. **A:** porcentaje (PG), **B:** tasa (TG) y **C:** tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *Gaillardia*; **D:** PG, **E:** TG y **F:** TMG de semillas de *Diplotaxis* según diferentes tratamientos de potencial agua (soluciones de PEG 6000). Los valores se expresan como media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). La TG y el TMG no pudieron ser calculado para *Diplotaxis* a -0.7 MPa y -1.0 MPa.

Efecto del fuego

Las semillas de *Gaillardia* germinaron en los tratamientos con temperaturas menores a 120°C. En los mismos, las altas temperaturas, independientemente de la exposición o no al humo, afectaron el porcentaje ($F_{5,24}=23.44$; $P<0.0001$) y tasa de germinación ($F_{5,24}=23.97$; $P<0.0001$) de las semillas, mientras que no se observó efecto significativo sobre el tiempo medio de germinación ($F_{5,23}=1.28$; $P=0.3056$). Las semillas expuestas a 70°C germinaron alcanzando valores altos similares al tratamiento control (Fig. 10 A). Mientras que a temperaturas de 90°C, la germinación disminuyó drásticamente en un 90% en comparación con los tratamientos de 25°C (control) y 70°C. La TG mostró un patrón similar con valores significativamente más altos en el control y 70°C con respecto a 90°C (Fig. 10 B). El TMG no difirió significativamente entre los tratamientos de 25, 70 y 90°C.

Las altas temperaturas afectaron el porcentaje ($F_{3,16}=50.88$; $P<0.0001$) y tasa de germinación ($F_{3,16}=58.28$; $P<0.0001$) de las semillas de *Diplotaxis*. El tiempo medio de germinación no presentó diferencias significativas entre el tratamiento control y 70°C ($F_{1,8}=4.22$; $P=0.0739$). Los mayores valores de PG y TG se obtuvieron en el tratamiento control (Figs. 10 D y E). El PG de las semillas expuestas a 70°C fue hasta un 73% menor respecto del tratamiento control; mientras que, a temperaturas de 90°C descendió hasta un 96% respecto del tratamiento control y a 120°C la germinación fue casi nula (Fig. 10 D). La TG mostró un patrón similar con valores significativamente más altos en el control respecto de los tratamientos expuestos a altas temperaturas. (Fig. 10 E). El TMG para 90 y 120°C no pudo ser calculado.

Efecto de compuestos alelopáticos

La exposición al extracto de hojas de *Diplotaxis* afectó significativamente el porcentaje ($F_{1,8}=25.29$; $P=0.0010$), la tasa ($F_{1,8}=65.38$; $P<0.0001$) y el tiempo medio de germinación ($F_{1,8}=41,05$; $P=0.0002$) de las semillas de *Gaillardia*. Cuando las semillas fueron embebidas en el extracto de *Diplotaxis*, el PG y la TG se redujeron en 58% y 73%, respectivamente en relación al control en agua destilada (Fig. 11 A y B). A su vez, la exposición al extracto de hojas duplicó el TMG con respecto del tratamiento control (Fig. 11 C).

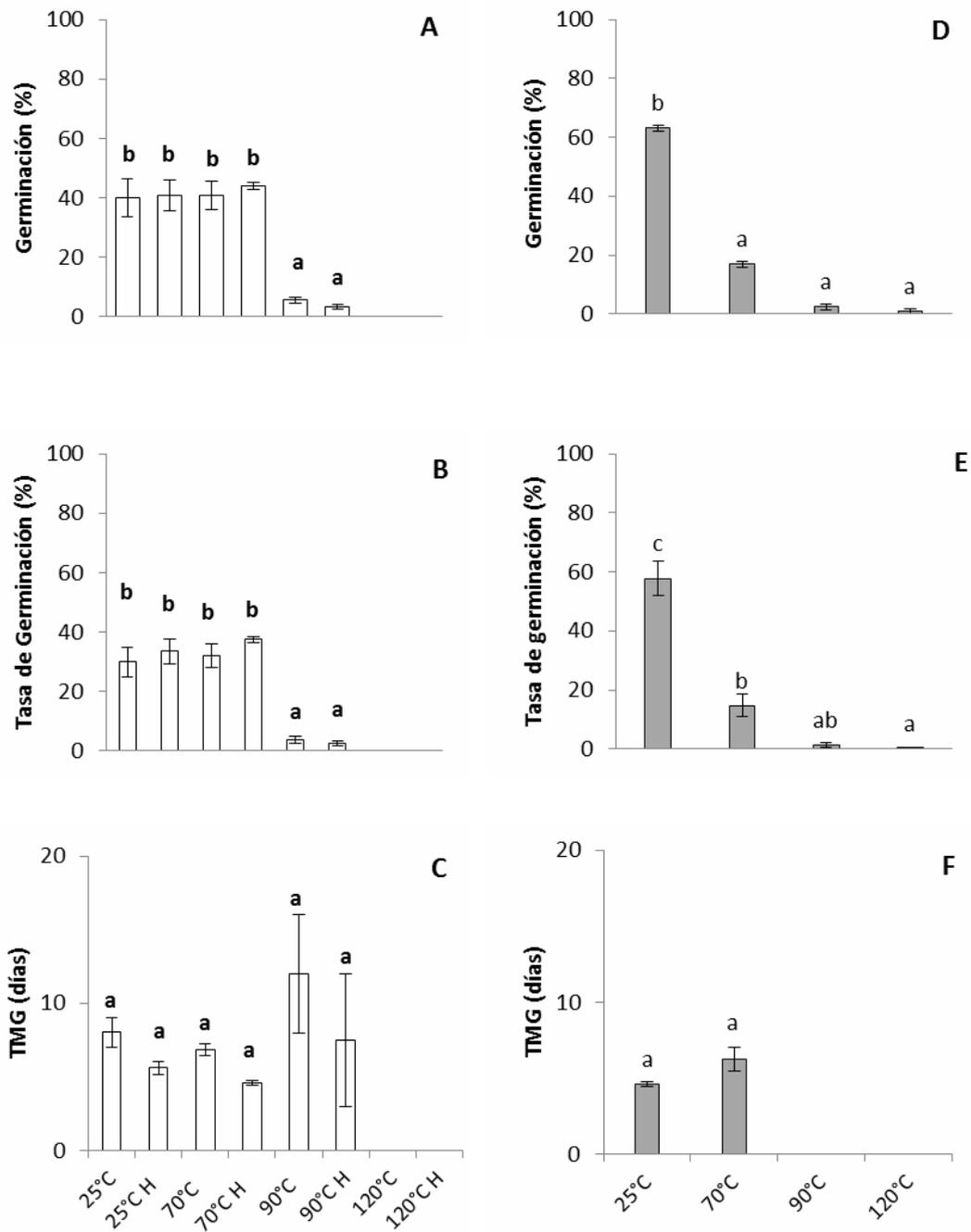


Fig. 10. **A:** porcentaje de germinación, **B:** tasa de germinación (TG) y **C:** tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *Gaillardia* según diferentes tratamientos de temperatura y humo (H). **D:** Porcentaje, **E:** TG y **F:** TMG de semillas de *Diplotaxis* según diferentes tratamientos de temperatura. Los valores se expresan como media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). Los TG y TMG no pudieron ser calculados para los tratamientos de 120 °C y 120 °C H en *Gaillardia* debido a que no hubo germinación. Los TMG no pudieron ser calculados a 90°C y 120°C en *Diplotaxis* debido a que la germinación fue casi nula.

Crecimiento

Para todas las fechas de muestreo, la altura de las plantas de *Diplotaxis* fue 40-60% mayor que la de *Gaillardia* ($P < 0.05$; Fig. 12 A). Con respecto al número de hojas, sólo se observaron diferencias marginalmente significativas entre ambas especies a los 30 días de

edad ($F_{1,18}=4.97$; $P=0.0388$; Fig. 12 B). Sin embargo, el área foliar a los 45 días ($F_{1,18}=18.86$; $P=0.0004$) y 60 días ($F_{1,18}=6.30$; $P=0.0218$) de edad fue hasta un 53% superior en *Diplotaxis* respecto de *Gaillardia* ($P<0.05$; Fig. 12 C).

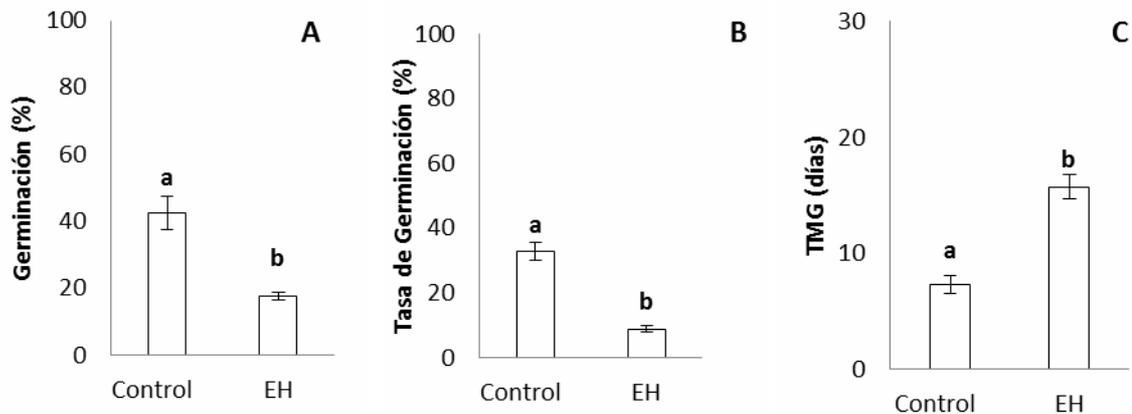


Fig. 11. A: porcentaje de germinación, **B:** tasa de germinación y **C:** tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *Gaillardia* en el tratamiento control y en extracto de hojas de *Diplotaxis* (EH). Los valores se expresan como media (\pm error estándar). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$).

A partir de los 45 días de edad, la biomasa aérea por planta de *Diplotaxis* fue significativamente mayor (30-60%) que la de *Gaillardia* ($P<0.05$; Fig. 12 D). Al separar esta variable en hojas y tallos, se observó que a los 45 días el peso de las hojas de *Diplotaxis* fue significativamente mayor (0.18 g/planta) que el de *Gaillardia* (0.08 g/planta); mientras que para el resto de las fechas, ambas especies presentaron valores promedios similares de peso foliar (60 días = 0.25 g/planta; 75 días = 0.44 g/planta). Por el contrario, en estas dos últimas fechas la biomasa de los tallos de *Diplotaxis* (60 días = 0.14 g/planta; 75 días = 0.31 g/planta) fue significativamente superior a la de *Gaillardia* (60 días = 0.05 g/planta; 75 días = 0.08 g/planta). La biomasa de raíces de *Gaillardia* fue cinco veces superior a la de *Diplotaxis* a los 30 días de edad ($P= 0.0114$), pero no se observaron diferencias entre ambas especies en el resto de las fechas (Fig. 12 E). La biomasa total por planta fue significativamente diferente entre ambas especies sólo a los 45 días de edad ($P= 0.0326$; Fig. 12 F). En todas las fechas de muestreo, las plantas de *Gaillardia* mostraron una relación raíz: tallo (R:T) significativamente mayor con respecto a los individuos de *Diplotaxis* ($P<0.05$; Fig. 12 G). Cabe señalar que *Diplotaxis* alcanzó las fases de floración y fructificación entre los 60 y 75 días de edad, mientras que *Gaillardia* permaneció en estado vegetativo durante el período que duró el experimento.

En el análisis de crecimiento de ambas especies se observó que la tasa de crecimiento relativo (TCR) de *Diplotaxis* fue significativamente superior a la de *Gaillardia* hasta los 45 días de edad ($P < 0.05$; Fig. 13 A). En relación a la componente fisiológica de éste índice, la tasa de asimilación neta (TAN), sólo presentó diferencias significativas en el período que abarca de los 45 a 60 días de edad ($P < 0.0007$); en el cual las plantas de *Gaillardia* presentaron una TAN 28 % superior a la de *Diplotaxis* (Fig. 13 B).

Respecto a la componente morfológica del crecimiento se observó que el coeficiente de área foliar (CAF) y en particular, el área foliar específica (AFE) mostraron diferencias significativas entre ambas especies en todas las fechas de muestreo ($P < 0.05$); siendo significativamente mayor en *Diplotaxis* que en *Gaillardia* (Figs. 13 C y D). Si bien el coeficiente de peso foliar (CPF) difirió significativamente entre ambas especies para cada una de las fechas de muestreo ($P < 0.05$), fue mayor en *Diplotaxis* durante los primeros 60 días, invirtiéndose la relación entre los 60 a los 75 días de edad, cuando las plantas de *Gaillardia* presentaron un CPF 9% superior a las de *Diplotaxis* (Fig. 13 E).

Competencia

Las plántulas de ambas especies presentaron 100% de supervivencia cuando crecían solas. La supervivencia de las plántulas de *Gaillardia* fue nula en competencia interespecífica con los adultos de *Diplotaxis*, mientras que las plántulas de *Diplotaxis* en competencia con individuos adultos de *Gaillardia* presentaron un porcentaje de supervivencia del 53%. En el tratamiento *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* plántula, la nativa alcanzó una supervivencia del 67% mientras que la mayoría de las plántulas de *Diplotaxis* sobrevivieron (93.3%) (Tabla 3). Al final del experimento los individuos adultos de *Gaillardia* alcanzaron, en promedio, una altura de 28.3 (± 2.4) cm, un diámetro de 24.9 (± 1.0) cm y el peso seco aéreo fue de 6.5 (± 0.3) g. Los adultos de *Diplotaxis* tuvieron, en promedio, una altura de 61.3 (± 5.7) cm, un diámetro de 32.8 (± 3.6) cm y un peso seco aéreo de 7.7 (± 0.5) g.

La intensidad de la competencia estimada a través del ICR (índice de competencia relativa) difirió significativamente entre los tratamientos ($F_{3,56}=8.61$; $P=0.0001$) y fue máxima cuando las plántulas de *Gaillardia* crecían en competencia interespecífica con los adultos de *Diplotaxis* y viceversa (Fig. 14). En los tratamientos entre plántulas no se observó el efecto de la competencia, pero el ICR sugiere la presencia de mecanismos de facilitación cuando las plántulas de *Diplotaxis* crecen en presencia de plántulas de *Gaillardia* (Fig. 14).

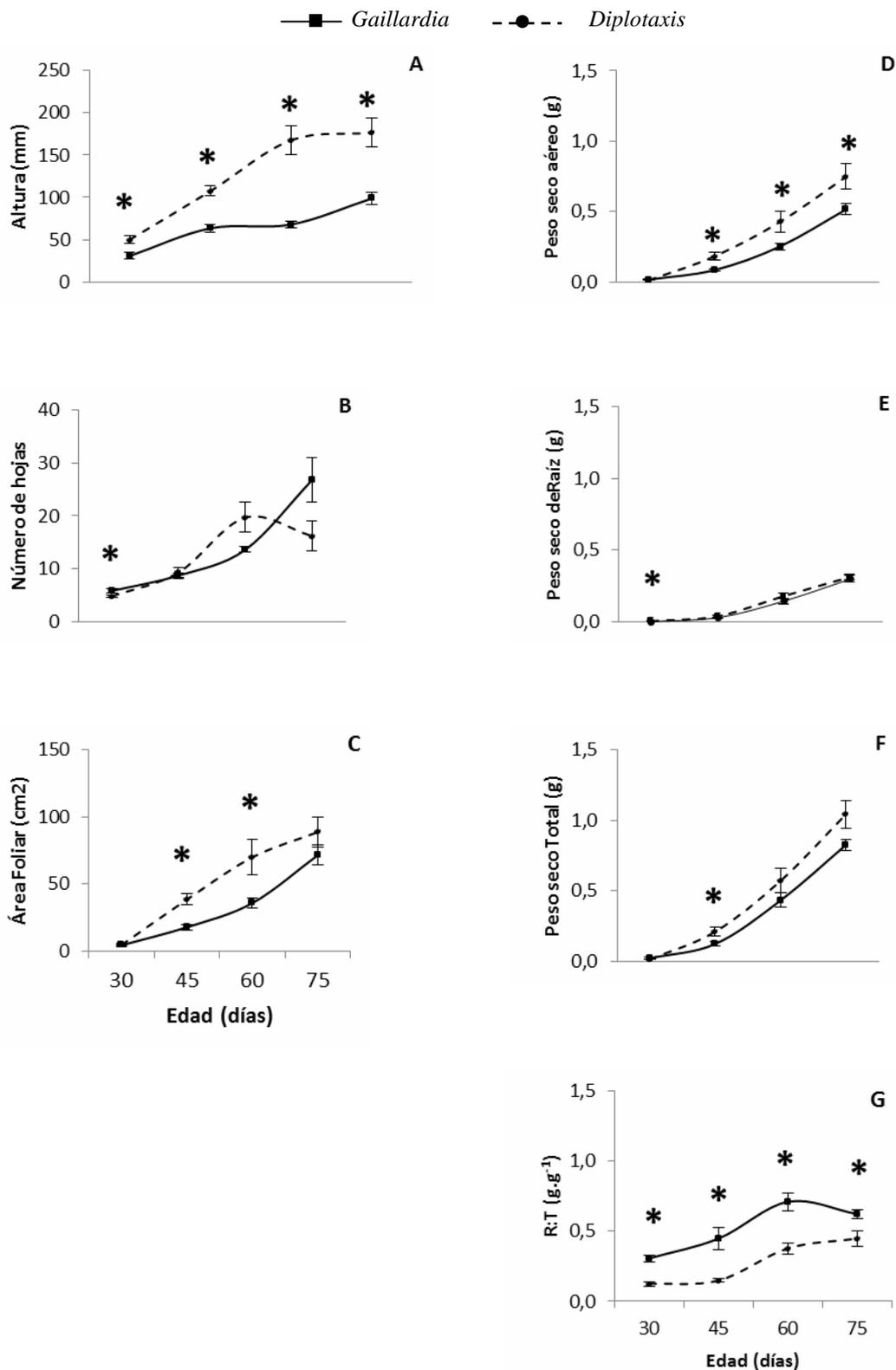


Fig. 12. A: altura, B: número de hojas, C: área foliar, D: peso seco aéreo, E: raíz y F: total por planta y G: relación raíz:tallo (R:T) de *Diplotaxis* y *Gaillardia*. Los valores se expresan como media \pm error estándar. (*) Indica diferencias significativas entre ambas especies para cada fecha de muestreo ($p < 0.05$).

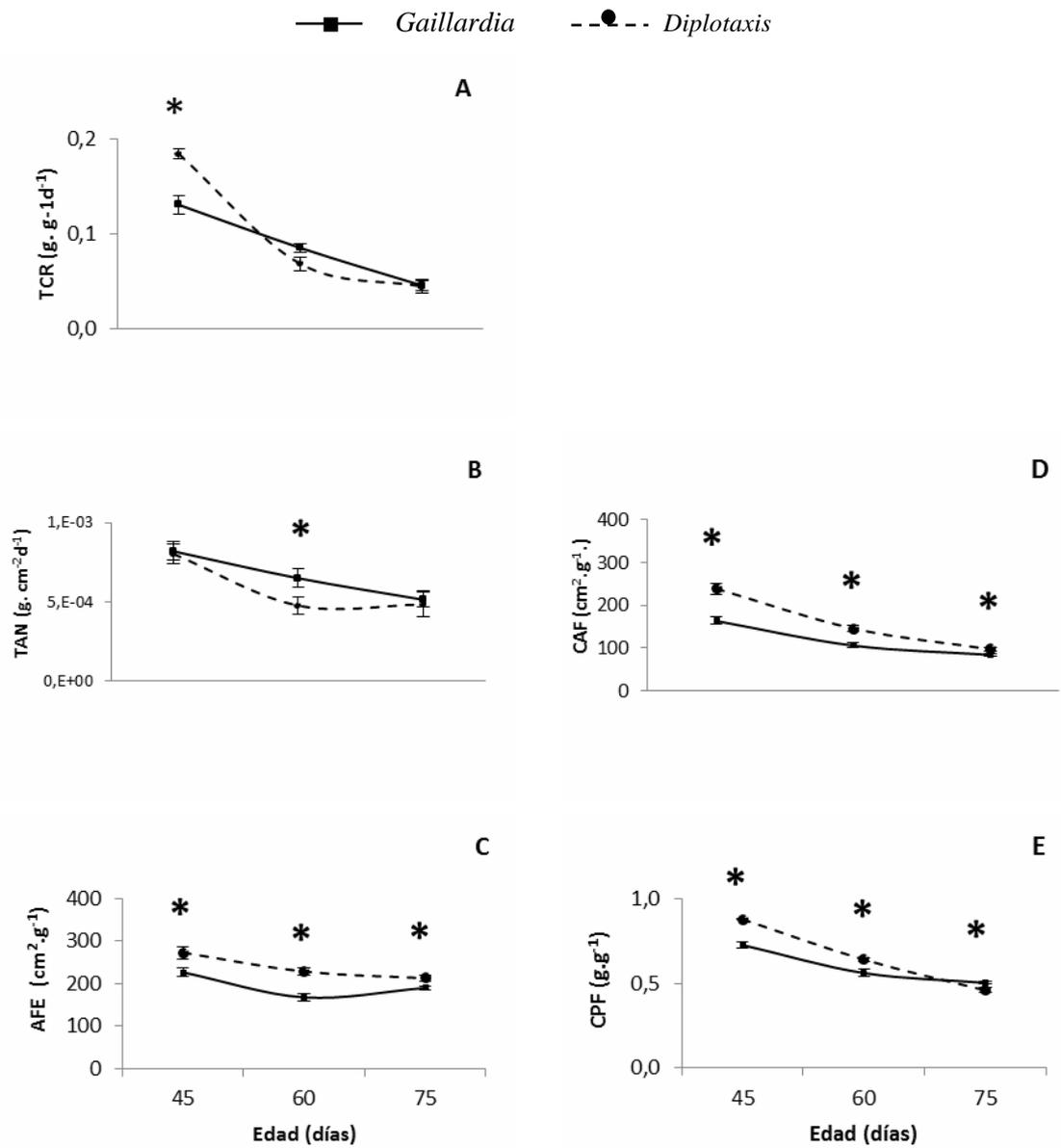


Fig. 13. **A:** tasa de crecimiento relativo (TCR), **B:** tasa de asimilación neta (TAN), **C:** área foliar específica (AFE), **D:** coeficiente de área foliar (CAF) y **E:** coeficiente de peso foliar (CPF) por planta de *Diplotaxis* y *Gaillardia*. Los valores se expresan como media \pm error estándar. (*) Indica diferencias significativas entre ambas especies para cada fecha de muestreo ($p < 0.05$).

Tabla 3. Medidas morfológicas de plántulas de *Gaillardia* y *Diplotaxis* creciendo solas (GP= *Gaillardia* sola, DP= *Diplotaxis* sola) y en competencia interespecífica con otra plántula (GP-DP= *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* plántula) y con un individuo adulto (DP-GA= *Diplotaxis* plántula-*Gaillardia* adulto, GP-DA= *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* adulto). Los valores se expresan como media (\pm error estándar).

Tratamientos	Especie	Supervivencia (%)	Altura (mm)	Número de hojas	Área Foliar (cm ²)	Peso seco hojas (g)	Peso seco aéreo (g)
GP	<i>Gaillardia</i>	100	67.2 (7.06)	12.7 (1.48)	36.6 (7.37)	0.17 (0.03)	0.22 (0.05)
GP-DP	<i>Gaillardia</i>	66.7	91.0 (43.89)	7.4 (1.06)	14.4 (5.43)	0.26 (0.17)	0.25 (0.14)
GP-DA	<i>Gaillardia</i>	0	-	-	-	-	-
DP	<i>Diplotaxis</i>	100	182.6 (18.41)	18.8 (2.39)	159.0 (24.45)	0.55 (0.12)	0.87 (0.22)
GP-DP	<i>Diplotaxis</i>	93.3	284.7 (48.17)	33.3 (3.26)	218.8 (15.88)	1.05 (0.08)	1.72 (0.18)
DP-GA	<i>Diplotaxis</i>	53.3	36.4 (5.79)	3.6 (0.50)	2.6 (0.64)	0.01 (0.003)	0.01 (0.002)

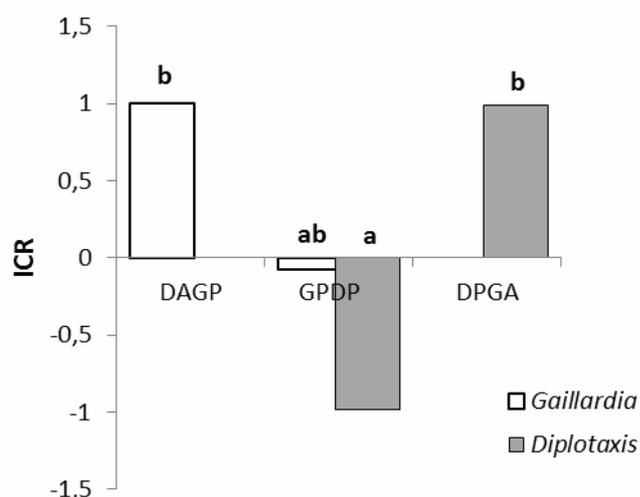


Fig. 14. Índice de competencia relativa (ICR) para plántulas de *Gaillardia* y *Diplotaxis* creciendo en competencia interespecífica con otra plántula (GP-DP= *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* plántula) y con un individuo adulto (DP-GA= *Diplotaxis* plántula-*Gaillardia* adulto, GP-DA= *Gaillardia* plántula-*Diplotaxis* adulto). Los valores se expresan como media. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Efecto de los caminos

Los censos de vegetación realizados en las áreas adyacentes a los caminos de entrada al P.N. Lihué Calel permitieron corroborar la presencia de *Diplotaxis* en el área de distribución de *Gaillardia* (Fig. 15).



Fig. 15. Fotografías mostrando la presencia de *Diplotaxis* en los bordes de los caminos vehiculares de ingreso al P.N. Lihué Calel desde la Ruta Nacional 152. **A:** camino principal; **B:** camino lateral (Marzo de 2012).

Los resultados indicaron que la distancia a los caminos afecta significativamente la densidad ($F_{3,116}=3.37$; $P=0.0210$) y el porcentaje de cobertura ($F_{3,116}=4.47$; $P=0.0052$) de la exótica *Diplotaxis*. Por el contrario, en el caso de *Gaillardia*, la densidad ($F_{3,116}=0.90$; $P=0.4438$) y el porcentaje de cobertura ($F_{3,116}=1.38$; $P=0.2537$) no presentaron variaciones significativas con la distancia al camino (Fig. 16 A y B). En promedio, la densidad de *Diplotaxis* decreció desde el borde del camino, siendo hasta seis veces mayor en esta posición comparada con la observada a 30 m de distancia (Fig. 16 C). La cobertura mostró el mismo patrón, con valores hasta ocho veces superiores en el camino comparado con los observados a la mayor distancia (Fig. 16 D). En las parcelas ubicadas sobre el camino, se observaron hasta 120 plantas de *Diplotaxis*, con valores de cobertura máximos cercanos al 45%. Mientras tanto, para la misma posición, *Gaillardia* alcanzó valores máximos de 14 plantas y 6% de cobertura por parcela. En general, *Diplotaxis* superó a *Gaillardia* en densidad y porcentaje de cobertura en 94% y 82%, respectivamente.

Los porcentajes de cobertura de roca, incluyendo fragmentos ($F_{3,115}=0.60$; $P=0.6194$), vegetación ($F_{3,116}=0.17$; $P=0.9134$), suelo desnudo ($F_{3,116}=0.15$; $P=0.9298$) y broza ($F_{3,116}=0.90$; $P=0.4092$), no mostraron diferencias significativas con respecto a la distancia al camino (Tabla 4).

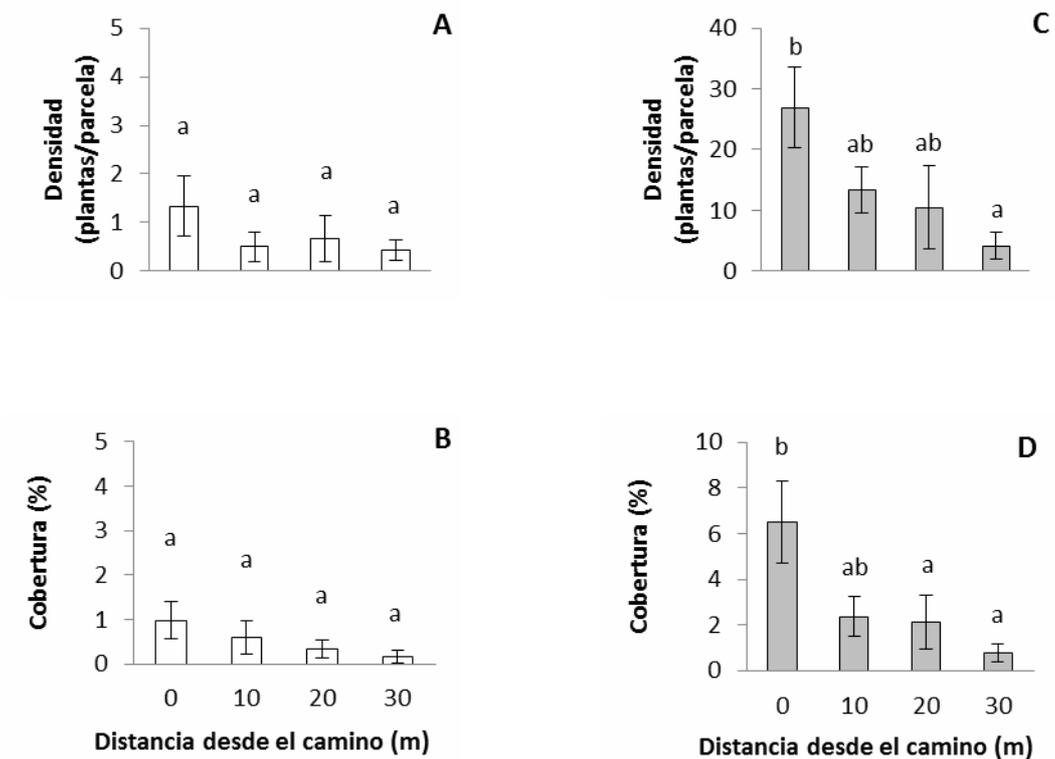


Fig. 16. Densidad (plantas/parcela) de *Gaillardia* (A) y *Diplotaxis* (C); porcentaje de cobertura de *Gaillardia* (B) y *Diplotaxis* (D), muestreados en parcelas de 10 m² ubicadas a distancias de 0, 10, 20 y 30 m desde el borde del camino. Los valores se expresan como media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 4. Porcentaje de cobertura de roca (incluyendo fragmentos), vegetación, suelo desnudo y broza muestreadas en parcelas de 10 m² a distancias de 0, 10, 20 y 30 m desde el borde del camino. Los valores se expresan como media (\pm error estándar). Las letras indican que no hay diferencias significativas ($p = 0.05$).

Cobertura (%)	Distancia desde el borde del camino			
	0 m	10 m	20 m	30 m
Roca	5.4 (1.7) a	4.9 (1.3) a	4.7 (0.8) a	7.2 (1.9) a
Vegetación	32.6 (3.0) a	32.2 (3.2) a	35.5 (4.1) a	32.6 (4.3) a
Suelo	60.5 (3.6) a	59.3 (3.6) a	56.8 (4.1) a	58.7 (4.4) a
Broza	2.0 (0.6) a	3.0 (0.9) a	2.6 (0.6) a	1.5 (0.4) a

DISCUSIÓN

En este estudio se comparó la germinación de las semillas de *Gaillardia* después de haber sido lavadas en agua durante 24hs para remover inhibidores químicos, o después de su imbibición en agua por 24hs con o sin la posterior remoción manual del papus. El

lavado de las semillas por varias horas no incrementó la germinación de las mismas, lo que sugeriría que no requieren de lluvias abundantes que laven posibles inhibidores químicos. Por otro lado, la presencia de papus no afectaría la capacidad de imbibición de las semillas. Estas respuestas y la capacidad de las semillas de germinar desde el momento de la cosecha sugerirían que las mismas no presentan impedimentos físicos y/o químicos que afecten la germinación.

Los resultados de laboratorio mostraron que la germinación de las semillas de *Gaillardia* y *Diplotaxis* está influenciada por la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua. Ambas especies germinaron en todo el rango de temperaturas constantes y alternas analizado. Las semillas de *Gaillardia* presentaron los mayores valores de porcentaje y velocidad de germinación a 20°C, mientras que temperaturas más altas la reducen así como las temperaturas alternas analizadas. Por el contrario, para *Diplotaxis* los tratamientos que incluyeron 20°C fueron los que presentaron menores porcentajes y velocidad de germinación, alcanzándose los mayores valores, cuando las semillas fueron expuestas a 25°C o más. Estos resultados para *Diplotaxis* son similares a los obtenidos por otros autores que han registrado valores máximos de germinación a 30°C y mínimos a 10°C, llegando a inhibición completa cuando las temperaturas son menores a 10°C (Kleemann *et al.*, 2007; Hall *et al.*, 2012). Estos resultados contrastan con los observados en otras crucíferas como *Sisymbrium irio* o *Brassica tournefortii*, cuyas temperaturas óptimas de germinación son de 15°C y 20/12°C respectivamente (Ray *et al.*, 2005; Chauhan *et al.*, 2006b). Estas observaciones indican que la nativa *Gaillardia* tendría la capacidad de germinar a temperaturas más bajas que *Diplotaxis*. El hecho de que ambas especies tengan temperaturas óptimas de germinación diferentes sugiere que *Gaillardia* tendría la capacidad de germinar más temprano que la exótica al comienzo de la estación de crecimiento (primavera). A su vez, esta respuesta también indicaría que *Gaillardia* podría tener mayores probabilidades de germinación en micrositios más frescos, como por ejemplo, aquellos ubicados bajo arbustos o rocas o en las laderas de exposición sur. La capacidad de las exóticas para germinar antes que las nativas ha sido mencionada como una de las características que favorecen la habilidad de las primeras para invadir (Wainwright *et al.*, 2012). En este caso, se observó que la nativa poseería la habilidad de germinar más temprano lo que podría ser crítico para el establecimiento de *Gaillardia* en áreas donde *Diplotaxis* está presente.

Con respecto al efecto de la luz sobre la germinación, el presente estudio mostró que la respuesta de *G. cabreræ* es similar a la observada en otras especies del mismo

género donde la luz no posee un rol crucial en el proceso de germinación (Kabat, 2004). En relación a las semillas de la exótica, estas observaciones difieren con lo mencionado por otros autores para esta especie. Por ejemplo, Kleemann *et al.* (2007) y Sakcali & Serin (2009) encontraron que los porcentajes de germinación en presencia de luz no fueron significativamente diferentes a los registrados en completa oscuridad. Nuestros resultados concuerdan con lo reportado para *Sisymbrium orientale*, una brassicácea anual comúnmente hallada en ambientes templados en varias regiones del mundo (Chauhan *et al.*, 2006a). Los resultados obtenidos en oscuridad indicarían que *Diplotaxis* tiene capacidad para germinar cuando las semillas quedan enterradas. En relación a esto Kleemann *et al.* (2007), observaron que las semillas de *Diplotaxis* germinan sobre la superficie del suelo, en tanto que a pequeñas profundidades (de 1 a 4 cm) la germinación se reduce al 10%. Estos autores atribuyeron la respuesta observada al tamaño pequeño de las semillas, dado que estas carecerían de las reservas necesarias para emerger. Es decir que, si bien la luz no es esencial para la germinación de *Diplotaxis*, cuando las semillas están enterradas posiblemente se pierda un número importante de plántulas al reducirse la capacidad para emerger por el tamaño pequeño de las mismas. En conclusión, tanto *Gaillardia* como *Diplotaxis* tendrían capacidad para germinar cuando quedan enterradas. Esta capacidad se podría ver incrementada por efecto de la luz cuando las semillas se encuentren sobre la superficie del suelo. Esta respuesta frente a la luz también sugeriría que la germinación de ambas especies podría verse estimulada por disturbios que reduzcan la cobertura del suelo.

La disponibilidad de agua también tiene efecto significativo sobre el proceso de germinación de ambas especies. Cuando la disponibilidad de agua es alta (0 a -0.1MPa) la germinación es mayor, mientras que el incremento en el grado de estrés la reduce gradualmente. Cuando los potenciales agua son de -0.7MPa o menores, las semillas de *Gaillardia* germinarían en mayor proporción (>5%) que las de *Diplotaxis* (<1%). Un patrón similar en el porcentaje de germinación de semillas de *Diplotaxis* fue observado por Kleemann *et al.* (2007) cuando estas fueron incubadas a 30°C, y sólo una proporción muy pequeña de semillas (2%) fueron capaces de germinar a potenciales de -1.0 MPa. Estos autores consideran que esta especie parecería ser moderadamente tolerante al estrés hídrico. Nuestros resultados indican que a 25°C y -1.0 MPa la germinación es menor al 1%, lo que sugeriría que la tolerancia de *Diplotaxis* al estrés hídrico sería levemente menor que la observada por Kleemann *et al.* (2007). Si bien ambas especies parecen tolerar un estrés hídrico moderado, los valores de germinación de *Gaillardia* no decrecen tan abruptamente con la disminución del potencial agua como los de la exótica; por lo que esta

nativa parecería ser más tolerante a condiciones de estrés hídrico. Además, nuestros resultados mostraron que la germinación de *Gaillardia* es mayor a 20°C, por lo que podría esperarse que la tolerancia de esta especie al estrés hídrico sea mayor a esta temperatura en comparación a lo observado a 25°C.

Este estudio mostró que la temperatura y el agua serían los factores de mayor importancia en la determinación la respuesta germinativa de ambas especies en relación a la época del año, mientras que el efecto de la luz tendría una importancia relativa menor durante el proceso de germinación. Las respuestas observadas podrían ser explicadas en relación a las características ambientales del área donde ambas especies coexisten. En dicha área predomina el clima templado a templado-cálido, con precipitaciones concentradas principalmente en los meses de septiembre-abril (INTA *et al.*, 1980). Las observaciones con respecto al efecto de la temperatura sugieren que, bajo condiciones naturales, la germinación de *Gaillardia* se produciría en la primavera cuando las temperaturas promedio son cercanas a 20°C (Noviembre) mientras que la germinación de *Diplotaxis* se produciría en los meses posteriores cuando las temperaturas diarias promedio superan los 25°C, coincidiendo en ambos casos con el período de octubre a marzo donde hay mayor disponibilidad de agua, como resultado de las precipitaciones. De esta manera las plántulas de la nativa podrían evitar la competencia con las plántulas de *Diplotaxis* en los inicios de su establecimiento. Esta respuesta le podría conferir a las plántulas de *Gaillardia* una ventaja temprana en la adquisición de recursos (agua y nutrientes). La menor germinación de *Gaillardia* a temperaturas mayores a 25°C, podría deberse a que en condiciones naturales, dichas temperaturas coinciden con las condiciones de alta evaporación en los meses de verano que podrían disminuir las probabilidades de supervivencia para las plántulas. Estos resultados son consistentes con las observaciones realizadas a campo por Mazzola *et al.* (2008), quienes detectaron que los valores de cobertura y densidad de *Gaillardia* son mayores en las laderas con exposición sur respecto de aquellas con exposición norte en las Sierras de Lihué Calel. Mientras que la ladera sur presenta condiciones de menor insolación y temperatura, y a su vez mayor humedad edáfica y cobertura vegetal, la ladera norte presenta condiciones de mayor aridez. Los resultados del presente estudio sumados a los reportados por Kin *et al.* (2001) y Mazzola *et al.* (2008) sugieren que las condiciones ambientales más místicas y frescas favorecerían el establecimiento y crecimiento de *Gaillardia*. En comparación, la germinación de *Diplotaxis* se vería estimulada por mayores temperaturas. Este estudio provee evidencia de que *Diplotaxis* posee una habilidad para germinar rápidamente con las temperaturas típicas

de la estación cálida, lo que le permitiría aprovechar las condiciones de humedad edáfica en los días siguientes a las precipitaciones de primavera-verano. A su vez, se podría esperar que en los años con veranos muy húmedos se den las condiciones óptimas para la germinación de *Diplotaxis* lo que podría contribuir a su expansión dentro del Parque.

El presente estudio mostró que la exposición a altas temperaturas que se alcanzan durante un incendio afecta el porcentaje y la tasa de germinación de las semillas de *Gaillardia* y *Diplotaxis*. El fuego es un disturbio frecuente en pastizales templados y ha sido un agente importante de selección en la evolución de los mismos. Actualmente los fuegos prescritos son una herramienta cada vez más frecuente en el manejo de comunidades de pastizales nativos en conjunto con prácticas de restauración (Grace *et al.*, 2002). Por ello es de gran importancia entender la relación que existe entre el fuego, la nativa *Gaillardia* y la exótica *Diplotaxis*. Los resultados del presente estudio mostraron que *Gaillardia* tendría mayor habilidad que *Diplotaxis* para germinar después de haber sido expuesta al calor. Para ambas especies las temperaturas a 120°C parecerían ser letales; lo que podría resultar en una disminución del banco de semillas durante incendios muy intensos. El fuego en ninguno de los casos parecería actuar como estímulo para la germinación y, por el contrario, podría afectar negativamente a ambas especies en estadio de semilla. Dado que *Gaillardia* mostró ser más tolerante frente a las altas temperaturas que podrían alcanzarse durante un incendio, se podría esperar que *Diplotaxis* se vea perjudicada durante la ocurrencia de dicho disturbio. Teniendo en cuenta esta respuesta, se podría esperar que *Diplotaxis* presente un patrón similar a lo observado para otras especies invasoras las cuales reducen drásticamente su presencia en el banco de semillas como consecuencia de los incendios (Humphrey & Schupp 2001). Este dato podría ser de utilidad en el manejo del Parque, ya que si bien el fuego podría reducir el banco de semillas debería observarse que sucede en el tiempo en los sitios quemados ya que de existir fuentes cercanas de semillas, dichos sitios podrían ser recolonizados rápidamente por la invasora (Grace *et al.*, 2002). Por el contrario, dada la gran cantidad de semillas que *Diplotaxis* puede producir, la supresión del fuego por largos períodos podría incrementar el banco de semillas de esta especie invasora.

La exposición al extracto acuoso de hojas de *Diplotaxis* redujo drásticamente el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas de *Gaillardia*. Esta respuesta podría deberse a que *D. tenuifolia*, al igual que gran número de especies de brasicáceas, contienen glucosinolatos que al hidrolizarse producen compuestos con propiedades alelopáticas que reducen el porcentaje de germinación y desarrollo de otras especies de plantas (Kiemnec &

McInnis, 2002; Prati & Bossdorf, 2004; Giordano *et al.*, 2005; Uremis *et al.*, 2009). Resultados similares a los obtenidos para *Diploaxis-Gaillardia* fueron observados por Giordano *et al.* (2005) cuando se evaluó el efecto de un extracto de *D. tenuifolia* sobre la germinación y crecimiento in vitro de *Raphanus sativus* (rábano), *Portulaca oleracea* (portulaca), *Chenopodium album* (quinoa), *Ailanthus altissima* (árbol del cielo), *Lactuca sativa* (lechuga) y *Hordeum vulgare* (cebada). Efectos alelopáticos similares se han observado también en la especie invasora *Centaurea maculosa* la que desplaza a especies de plantas nativas a través de un exudado fitotóxico de sus raíces (Bias *et al.*, 2003). Los resultados de este estudio unido a lo observado por otros autores sustentarían la “Hipótesis de las nuevas armas”, la que sostiene que las especies exóticas liberan aleloquímicos que son relativamente inefectivos contra las especies de plantas vecinas en su rango de distribución nativo, pero son altamente inhibitorios contra las especies de plantas nativas en el nuevo hábitat. Este fenómeno puede deberse principalmente a que las especies nativas no están adaptadas a los aleloquímicos de las especies exóticas (Callaway & Ridenour, 2004). La expansión de *Diploaxis* en el área de distribución de *Gaillardia* podría reducir el establecimiento de esta especie endémica y, posiblemente, el de otras especies nativas.

En relación a las características ecofisiológicas de ambas especies, este estudio permitió determinar que bajo condiciones de alta disponibilidad de agua, *Diploaxis* presenta características morfológicas y fisiológicas que favorecen un crecimiento rápido y le confieren alta competitividad, se pueden destacar: mayor altura, mayor área foliar específica (AFE), mayor asignación de biomasa en hojas y menor a raíces (baja relación R:T) y una alta TCR en los primeros estadíos. Esta respuesta es característica de especies invasoras como *Polygonum perfoliatum*, *Centaurea stoebe*, *Chondrilla juncea*, *Linaria dalmatica*, *Cardaria draba*, *Dipsacus fullonum* y *Onopordum* (Daehler, 2003; James & Drenovsky, 2007). En comparación a lo observado en la invasora, *Gaillardia* presenta características propias de especies de crecimiento lento, entre las que se destacan: menor altura y área foliar, mayor inversión de biomasa en raíces y menor en hojas (alta relación R:T). Otros autores encontraron patrones similares en el estudio de especies nativas en contraste con hierbas exóticas (Daehler, 2003; James & Drenovsky, 2007)

Para especies ruderales la rápida finalización del ciclo de vida es un parámetro de importancia (Poorter & Garnier, 1999). En este estudio observamos que en el período que duró el experimento *Diploaxis* logró alcanzar el estadio reproductivo, a diferencia de *Gaillardia*. En el caso de *Diploaxis*, una alta TCR en los primeros estadíos le permitiría a

las plántulas escapar de los tamaños pequeños, más vulnerables, y además, determinaría que pueda ocupar rápidamente los espacios libres de vegetación. Las plantas de *Diplotaxis* presentaron un mayor CAF y AFE respecto de *Gaillardia* durante casi todo el período de estudio. La mayor asignación de energía en biomasa aérea, una mayor altura, área foliar y un menor espesor de las hojas, le conferiría mayor capacidad para captar luz. Las observaciones de este estudio concuerdan con las realizadas por otros autores que han demostrado que la mayor TCR en muchas invasoras se debe principalmente a que poseen una alta AFE y CAF (Dealher, 2003; Lake & Leishman, 2004; Villar *et al.*, 2004; James & Drenovsky, 2007).

Respecto al CPF, este fue mayor en las plantas de *Diplotaxis* de los 30 a los 60 días de edad, a los 75 días esta relación se invierte en favor de *Gaillardia*, pero para este momento la mayoría de los individuos de *Diplotaxis* habían entrado en período de floración por lo que la asignación de recursos podría haberse desviado a la reproducción. En referencia a la TAN, *Diplotaxis* presentó menores valores respecto de *Gaillardia* durante el período estudiado. Por otra parte, *Gaillardia* presentó una alta relación raíz:tallo lo que le conferirían a la nativa mayor capacidad para la adquisición de recursos (agua y nutrientes).

En relación al experimento de competencia los resultados del presente estudio mostraron que ésta fue máxima cuando las plántulas de *Gaillardia* compiten con los individuos adultos de *Diplotaxis*, siendo en este caso nula la supervivencia de las mismas. Ello podría deberse a la competencia por el agua, luz y nutrientes y/o por el exudado de compuestos alelopáticos producidos por los individuos de *Diplotaxis*, si bien este último factor no fue objeto de este trabajo, la revisión de la bibliografía con respecto a alelopatía en brasicáceas permite inferir la presencia de estos compuestos (Kiemnec & McInnis, 2002; Prati & Bossdorf, 2004; Giordano *et al.*, 2005; Uremis *et al.*, 2009). En contraste, las plántulas de *Diplotaxis* pueden sobrevivir creciendo con individuos adultos de *Gaillardia*. Una explicación probable sería que los individuos adultos de *Gaillardia* dejarían recursos disponibles para el crecimiento de las plántulas de la exótica. En condiciones naturales la presencia de adultos de *Gaillardia* podría reducir hasta en 50% la supervivencia de plántulas de *Diplotaxis* pero no en el mismo grado que los adultos de *Diplotaxis* que llegan a inhibir por completo el establecimiento de *Gaillardia*.

Cuando las plántulas de la misma edad de ambas especies crecían juntas, la supervivencia de los individuos de *Gaillardia* fue menor que la de *Diplotaxis*. Además, en esta situación, las plántulas de *Diplotaxis* presentaron mayor crecimiento que creciendo

solas, lo que indicaría la presencia de mecanismos de facilitación. Resultados similares con respecto a la respuesta de *Gaillardia* fueron observados en otras especies en los que el crecimiento de las exóticas afectó el crecimiento de la especie nativa (Huenneke & Thomson, 1995; Hamilton *et al.*, 1999). A diferencia de lo observado en este trabajo, en estos casos las especies nativas produjeron ningún efecto sobre las exóticas. Este patrón de crecimiento de *Diplotaxis* incrementaría el potencial invasor de esta especie frente a *Gaillardia*. Estos mecanismos de competencia y facilitación deberían ser observados en situación de campo.

Los censos de vegetación permitieron corroborar que la distribución de *Diplotaxis* estaría asociada a los caminos dentro del P.N. Lihué Calel. La exótica resultó ser más abundante sobre los bordes del camino, presentado valores altos de densidad y porcentaje de cobertura, que decrecían a medida que aumentaba la distancia al mismo. Similares resultados fueron hallados en estudios realizados en exóticas invasoras por Watkins (2003), Bank (2004), Flory & Clay (2006), Christen & Matlack (2009), Flory & Clay (2009) y West & Gergeley (2011). Por el contrario, los valores de densidad y cobertura de *Gaillardia* no se modificaron con la distancia desde los caminos.

Una explicación posible, respecto de la mayor abundancia de *Diplotaxis* sobre los caminos, sería que sobre los bordes de los mismos las condiciones ambientales son más favorables para el establecimiento y crecimiento de esta herbácea respecto del pastizal sin disturbar. Las condiciones ambientales incluirían mayor disponibilidad de luz, nutrientes y agua (Banks, 2004; Flory & Clay, 2006; Barbosa *et al.*, 2010). La eliminación de la vegetación y suelo durante la construcción de caminos crean áreas desnudas y sitios seguros que le permiten a las semillas de exóticas establecerse (Gelbarg & Belnap, 2003). Otro posible factor que podría influir en el efecto de los caminos sobre la dispersión de esta exótica sería la circulación de vehículos y las operaciones de mantenimiento que transportan semillas de plantas exóticas hacia áreas no infectadas (Gelbarg & Belnap, 2003)

Diplotaxis, por ser una especie ruderal de crecimiento rápido, ocuparía rápidamente los espacios libres de vegetación que se generan en los bordes tomando los recursos aéreos y del suelo. Por otro lado, la disminución en la abundancia de la exótica en los sitios más alejados de los caminos, podría explicarse a causa de que estos serían más resistentes al avance de *Diplotaxis* por presentar condiciones menos favorables como menor frecuencia de disturbios y/o menor disponibilidad de recursos debido a la de competencia con adultos de las especies nativas (Gelbarg & Belnap, 2003; Flory & Clay, 2009). A partir de lo

expuesto se podría establecer que los caminos actuarían como corredores o vías de ingreso y ofrecerían un hábitat favorable para el establecimiento y dispersión de esta exótica. Además, la mayor exposición de los suelos, la escorrentía y el tráfico de vehículos a lo largo de los caminos podrían facilitar el movimiento de las semillas de *Diplotaxis* hacia otras áreas (Flory & Clay, 2006).

Los resultados de las observaciones de requerimientos de germinación y crecimiento obtenidos en el presente estudio permiten inferir que la exótica *Diplotaxis* encontraría en los bordes de los caminos las condiciones ambientales favorables para la germinación (mayor insolación, temperatura de suelo, disponibilidad de agua edáfica). Sumado a esto, mostró ser una especie de crecimiento rápido, lo que le permitiría ocupar rápidamente estas áreas abiertas, libre de competencia con las especies nativas. Con respecto a *Gaillardia* dichos resultados sugieren que la nativa se vería menos favorecida para la germinación debido a las altas temperaturas que alcanzaría el suelo desnudo, sobre todo en verano. Además al ser una especie de crecimiento lento tardaría más tiempo en superar el estadio de plántula, el cual es más vulnerable a las condiciones ambientales más adversas que podrían presentarse sobre los bordes de los caminos.

CONCLUSIÓN

Conocer los requerimientos de germinación de *Gaillardia* y *Diplotaxis* provee información relevante respecto de las formas de vida y estrategias adaptativas de ambas especies. Además, aporta información básica para comprender el proceso de invasión y desarrollar estrategias de control sustentables para la exótica *Diplotaxis*. Por otra parte, dicho conocimiento sería esencial en la implementación de planes de conservación para la endémica *Gaillardia*. Por otro lado, los experimentos de crecimiento y competencia en invernáculo proveen información de la ecofisiología de ambas especies y también evidencia del efecto negativo que *Diplotaxis* puede tener sobre *Gaillardia*. Sería recomendable repetir los ensayos de competencia realizados pero bajo diferentes condiciones de campo.

Para prevenir el avance de *Diplotaxis*, en los procesos de decisión en relación a la apertura y mantenimiento de caminos, es recomendable considerar los efectos de dicha actividad en la dispersión de exóticas. Las decisiones de manejo deberían incluir prevenir y minimizar la remoción de la superficie del suelo en áreas naturales adyacentes a los mismos. Una posible estrategia luego de la construcción de nuevos caminos o de la

remoción de la vegetación para su mantenimiento sería el restablecimiento de la vegetación nativa a lo largo de los mismos para que resista el establecimiento y avance de esta exótica. Otra posible estrategia, sería evaluar el efecto del fuego sobre el banco de semillas de *Diplotaxis*, los resultados de este estudio mostraron que las mismas son afectadas negativamente por las temperaturas alcanzadas durante un incendio. Además, sería recomendable registrar el comportamiento de *Diplotaxis* al realizarse actividades de mantenimiento o al aplicarse métodos de control para monitorear el efecto de las diferentes estrategias de manejo sobre la invasora. Esto permitiría llevar adelante un plan de manejo adaptativo en el que las actividades de mantenimiento de caminos y las estrategias de manejo aplicadas puedan ser experimentalmente manipuladas para trabajar en la disminución de la vulnerabilidad a la invasión de los bordes de caminos y en la disminución de la dispersión hacia las comunidades nativas adyacentes.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aceñolaza, P; E Rodríguez & J de Dios Muñoz. 2007. Flora exótica del Parque Nacional Pre-Delta Entre Ríos, Argentina. Informe para la Administración de Parques Nacionales. Disponible:
http://www.ceregeo.org.ar/descarga/Exoticas_Parque_Nac_Predelta.pdf.
Consultado: 7de noviembre 2011.
- Avila, PL; AG Kin & EFA Morici. 2010. Influencia de la temperatura y el tiempo de exposición sobre la germinación y la emergencia de *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack. *Rev. Fac. Agronomía-UNLPam*, **21**:5-17.
- Banks, A; P Lesica; M Pokorny & C Weeden. 2004. Roads enhance exotic plant invasions. Montana Native Plant Society Conservation Committee. Disponible:
<http://www.mtnativeplants.org/filelib/52.pdf>. Consultado 18 Febrero 2013.
- Barbosa, NP; GW Fernandes; MA Carneiro & LA Júnior. 2010. Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). *Biol. Invasions*, **12**:3745-3755.
- Beinticincio, L; A Frank; E Martínez; A Prina & J Chiapella. 2011. *Gaillardia cabreræ* Covas, una rareza biogeográfica, datos poblacionales preliminares. XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. 7-10 de Octubre de 2011. Posadas, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, **46**:182-183
- Bias, HP; R Vepachedu; S Gilroy; RM Callaway & JM Vivanco. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science*, **301**:1377-1380.
- Callaway, RM & WM Ridenour. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.*, **2**:436-443.
- Chauhan, BS; G Gill & C Preston. 2006a. Influence of environmental factors on seed germination and seedling emergence of Oriental mustard (*Sisymbrium orientale*). *Weed Sci.*, **54**:1025-1031.
- Chauhan, BS; G Gill & C Preston. 2006b. African mustard (*Brassica tournefortii*) germination in southern Australia. *Weed Sci.*, **54**:891-897.

- Choesin, DN & REJ Boerner. 1991. Allyl isothiocyanate release and the allelopathic potential of *Brassica napus* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.*, **78**:1083-1090.
- Christen, DC & GR Matlack. 2009. The habitat and conduit functions of roads in the spread of three invasive plant species. *Biol. Invasions*, **11**:453-465.
- Cordo, HA. 2004. El control biológico de malezas, una alternativa factible para la lucha contra las plantas invasoras exóticas en Áreas Protegidas de la Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, **63**:1-9.
- Covas, G. 1969. Nueva especie de *Gaillardia* (Compositae) de la flora argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, **11**:262-264.
- D' Antonio MC & PM Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses: the grass fire cycle and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **23**:63-87.
- Daehler, CC. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien plants: Implications for conservation and restoration. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **34**:183-211.
- Fernández Mayer, A. 2009. Evaluación de la calidad de la flor amarilla (*Diplotaxis tenuifolia*) y sus efectos en la producción de carne. EEA INTA Bordenave Argentina. Disponible: www.produccionbovina.com/produccion_y.../15-flor_amarilla.pdf. Consultado 7 Noviembre 2011.
- Fernández, N; M Mermoz & J Puntieri. 2007. Plantas exóticas invasoras en los Parques Nacionales de Patagonia. Delegación Regional Patagonia (APN) & Universidad Nacional del Comahue (UNC). Disponible: <http://es.scribd.com/doc/7861039/Plantas-exoticas-invasoras>. Consultado 7 Noviembre 2011.
- Flory, SL & K Clay. 2006. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecol.*, **184**:131-141.
- Flory, SL & K Clay. 2009. Effects of roads and forest successional age on experimental plant invasions. *Biol. Conserv.*, **142**:2531-2537.
- Gelbard, JL & J Belnap. 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conserv. Biol.*, **17**:420-432.
- Giordano, S; A Molinaro; V Spagnuolo; L Muscariello; R Ferrara, G Cennamo & G Aliotta. 2005. *In vitro* allelopathic properties of wild rocket (*Diplotaxis tenuifolia*

- DC) extract and of its potential allelochemical *S*-glucopyranosyl thiohydroximate. *J. Plant Interac.*, **1**:51-60
- Grace, JB; MD Smith; SL Grace; SL Collins & TJ Stohlgren. 2001. Interactions between fire and invasive plants in temperate grasslands of North America. Pp. 40–65 en: KEM Galley & TP Wilson (eds.). *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species. Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management*. Miscellaneous Publication No. 11, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL.
- Hall, M; J Jobling & G Rogers. 2012. The germination of perennial wall rocket (*Diploaxis tenuifolia* (L.) DC.) and annual garden rocket (*Eruca sativa* Mill.) under controlled temperatures. *Plant breed. seed sci.*, **1**:15–28.
- Hamilton, JG; C Holzapfel & BE Mahall. 1999. Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native annual grasses in California. *Oecologia*, **121**:518-526.
- Huenneke, LF & JK Thomson. 1995. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conserv. Biol.*, **9**:416-425.
- Humphrey, LD & EW Schupp. 2001. Seed banks of *Bromus tectorum* –dominated communities in the great basin. *West. N. Am. Naturalist*, **61**:85–92
- INBIAR. 2011. Base de datos de especies invasoras de Argentina. I3N-Argentina Universidad Nacional del Sur. Disponible: <http://www.inbiar.org.ar/>. Consultado 7 Noviembre 2011.
- INTA, Gobierno de La Pampa & Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa (eds). 1980. *Inventario Integrado de los Recursos Naturales de La Pampa*. INTA, Buenos Aires. 493 pp.
- James, JJ & RE Drenovsky. 2007. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forb seedlings. *Rangeland Ecol. Manage.*, **60**:395-400.
- Kabat, S. 2004. *An ecologically based study of germination requirements and dormancies in three commercially produced Florida native wildflowers*. Tesis de maestría, University of Florida, USA. Disponible: http://ufdcimages.uflib.ufl.edu/UF/E0/00/69/80/00001/kabat_s.pdf Consultado 10 Marzo 2013.
- Kenny, BJ. 2000. Influence of multiple fire-related germination cues on three Sydney *Grevillea* (Proteaceae) species. *Aust. J. Ecol.*, **25**:664-669.

- Kiemnec, GL & ML McInnis. 2002. Hoary cress (*Cardaria draba*) root extract reduces germination and root growth of five plant species. *Weed Technol.*, **16**:231-234.
- Kin, AG; MB Mazzola; EFA Morici; G Tamborini & LA Bragagnolo. 2001. Efecto de la topografía en la densidad y cobertura de *Gaillardia cabreræ* (Asteraceae) en el Parque Nacional Lihué Calel, Argentina. Actas I Reunión Binacional de Ecología. XX Reunión Argentina de Ecología. X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Bariloche, Río Negro. pp. 140
- Kleemann, SGL; BS Chauhan & GS Gill. 2007. Factors affecting seed germination of perennial Wall rocket (*Diploaxis tenuifolia*) in southern Australia. *Weed Sci.*, **55**:481-485.
- Lake, JC & MR Leishman. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biol. Conserv.*, **117**:215-226.
- Lonsdale, WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**:1522-1536.
- Mack, RN; D Simberloff; WM Lonsdale; H Evans; M Clout & FA Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, **10**:689-710.
- Mazzola, MB; AG Kin; EF Morici; FJ Babinec & G Tamborini. 2008. Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihué Calel (La Pampa, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, **43**:103-119.
- Michel, BE & R Kaufmann. 1973. The osmotic potencial of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiol.*, **51**:914-916.
- Owen, SJ. 1998. Department of Conservation Strategic Plan for Managing Invasive Weeds. Department Of Conservation, New Zealand. Disponible: <http://www.doc.govt.nz/upload/documents/conservation/threats-and-impacts/weeds/strategic-plan-for-managing-invasive-weeds.pdf>. Consultado 7 Noviembre 2011
- Parsons, WT & EG Cuthbertson (eds). 2001. *Noxious weeds of Australia*. 2da. edn. CSIRO Publishing: Melbourne. Collingwood, Australia. 698 pp.

- Prati, D & O Bossdorf. 2004. Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (brassicaceae). *Am. J. Bot.*, **91**:285–288.
- Poorter, H & E Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Pp. 82-114 en: FI Pugnaire & F Valladares (Eds.). *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker Inc. New York. 920 pp
- Poorter, H & O Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.*, **27**:595-607.
- Ray, J; R Creamer & J Schroeder. 2005. Moisture and temperature requirements for London rocket (*Sisymbrium irio*) emergence. *Weed sci.*, **53**:187-192.
- Reddy, LV; RJ Metzger & TM Ching. 1985. Effect of temperature on seed dormancy of wheat. *Crop Sci.*, **25**:455-458.
- Sakcali, MS & M Serin. 2009. Seed germination behaviour of *Diploaxis tenuifolia*. *EurAsia J. BioSci.*, **3**:107-112.
- Troiani, H & P Steibel. 1999. Sinopsis de las compuestas (*Compositae Giseke*) de la Provincia de La Pampa. *Rev. Fac. Agronomía-UNLPam*, **10**:1-86.
- Uremis, I; M Arslan; A Uludag & MK Sangun. 2009. Allelopathic potentials of residues of 6 brassica species on johnsongrass [*Sorghum halepense* (L.) Pers.]. *Afr. J. Biotechnol.*, **8**:3497-3501
- U.S. National Park Service. 2008. Exotic Plant Management Team: 2008 Annual Report. Biological Resource Management Division. Natural Resource Program Center. *Disponible:*
http://www.nature.nps.gov/biology/invasivespecies/Documents/EMPT2008_AnnuaIRpt.pdf. Consultado 7 Noviembre 2011
- Vilà, M; A Gómez & JL Maron. 2003. Are alien plants more competitive than their native conspecifics? A test using *Hypericum perforatum* L. *Oecologia*, **137**:211-215
- Villar, R; J Ruiz-Robledo; JL Quero; H Poorter; F Valladares & T Marañón. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. Pp. 191-227 en: F Valladares (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF S.A. Madrid. 587 pp.
- Vitousek, PM; CM D'Antonio; LL Loope & R Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.*, **88**:468–78

- Watkins, RZ; J Chen, J Pickens & KD Brososke. 2003. Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. *Conserv. Biol.*, **17**:411-419
- West, U & K Gergely. 2011. The effect of grazing and roads in the spread of invasive species. Disponible:
<https://www3.nd.edu/~underc/west/education/documents/GERGELEY-FinalPaper.pdf> . Consultado 18 Febrero 2013.
- Wainwright, CE; EM Wolkovich & EE Cleland. 2012. Seasonal priority effects: implications for invasion and restoration in a semi-arid system. *J. Appl. Ecol.*, **49**:234-241.
- Zamorano, C & CL Fuentes. 2005. Potencial alelopático de *Brassica campestris* subsp. rapa y *Lolium temulentum* sobre la germinación de semillas de tomate. *Agron.Colomb.*, **23**:256-260.
- Zuloaga, FO & O Morrone. 1999 (Eds) Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina, II. Dicotyledonae. Monogr. Syst. Bot. *Missouri Bot. Gard.*, **74**:1-1269.