

El grado de invasión de *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae) y su relación con los atributos de la vegetación de dos comunidades de pastizal en el NO de la Patagonia

JORGELINA FRANZESE[✉] & LUCIANA GHERMANDI

Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche. San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

RESUMEN. *Rumex acetosella* es una hierba exótica perenne que invade los claros (i.e., área entre los pastos perennes dominantes) de los pastizales del NO de la Patagonia. El objetivo de este trabajo fue estimar su grado de invasión y relacionar las variaciones de su cobertura con las características de la vegetación de los claros en comunidades dominadas por *Pappostipa speciosa* (ex *Stipa speciosa*) y en aquellas dominadas por *Festuca pallescens*. En cada comunidad, se seleccionaron diez claros al azar, en los cuales se estimó la producción de semillas de *R. acetosella* (2008, 2010 y 2011) y la cobertura de todas las especies (2008-2010). Se compararon tres estaciones con diferentes condiciones meteorológicas entre sí. *Rumex acetosella* estuvo presente en 98% de los claros y fue la especie dominante. A pesar de su abundante producción de semillas (2660-6900 semillas/m²), sólo se registró regeneración a partir de rebrote. *Rumex acetosella* presentó una mayor invasión en los claros de pastizales dominados por *P. speciosa* en comparación con aquellos de pastizales dominados por *F. pallescens*. La menor riqueza en los primeros podría limitar las interacciones inter-específicas, lo que constituiría una ventaja para *R. acetosella*. Las hierbas anuales fueron particularmente afectadas por la sequía y por el incremento en la cobertura de *R. acetosella*. Los resultados obtenidos sugieren un alto éxito de colonización y expansión de *R. acetosella* en las comunidades estudiadas. Las variaciones marcadas en la cobertura de la especie exótica dominante y en las condiciones meteorológicas produjeron cambios notables sobre los atributos de la vegetación de los claros.

[Palabras clave: claros, *Festuca pallescens*, *Pappostipa speciosa*, hierba exótica perenne, pastizales semi-áridos]

ABSTRACT. *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae) invasion degree and its relationship with the vegetation attributes of two grassland communities in NW Patagonia: *Rumex acetosella* is an exotic perennial herb that invades grassland gaps (i.e., area between tussock grasses) at NW Patagonia. The aim of this study was to estimate the degree of invasion of *R. acetosella* and to relate cover fluctuations to gap vegetation characteristics in communities dominated by *Pappostipa speciosa* (ex *Stipa speciosa*) and communities dominated by *Festuca pallescens*. We randomly selected ten gaps at each community type and estimated *R. acetosella* seed production (2008, 2010, and 2011) and cover of all species (2008-2010). We compared three seasons with different meteorological conditions. *Rumex acetosella* was present in 98% of the studied gaps and was the dominant species. Regeneration of *R. acetosella* was originated from resprouting rhizomes, despite the abundant seed production (2660-6900 seeds/m²). *Rumex acetosella* showed greater invasion in gaps from *P. speciosa* communities that in those from communities dominated by *F. pallescens*. Lower richness in the former, may limit interspecific interactions, which could benefit *R. acetosella*. Annual herbs were particularly affected by drought and by the increase in *R. acetosella* cover. The marked fluctuations in the dominant exotic species cover and in the meteorological conditions produced notable changes on the attributes of gap vegetation.

[Keywords: gaps, *Festuca pallescens*, *Pappostipa speciosa*, exotic perennial herb, semi-arid grasslands]

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, la integridad de los pastizales áridos y semiáridos se ve comprometida debido a la ocurrencia de procesos de origen antrópico que repercuten de manera negativa sobre la comunidad vegetal y que afectan la regeneración de las especies nativas (Aguar 2005). Entre estos procesos se encuentra la

invasión por plantas no nativas (White et al. 2000; Lenz et al. 2003), muchas de las cuales dependen para su regeneración de las condiciones microambientales encontradas en los claros de pastizal (i.e., áreas entre los pastos perennes dominantes) (Fan 1996; Pakeman et al. 1998; Milbau et al. 2005). Estos micrositios tienen un valor ecológico elevado debido a que son reservorios de diversidad y cumplen un

✉ Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche. Quintral 1250, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.
jorgelina_franz@yahoo.com.

Editora Asociada: Ana Cingolani

Recibido: 25 de octubre de 2011; Fin de arbitraje: 30 de enero de 2012; Revisión recibida: 9 de febrero; Aceptado: 11 de abril

rol crucial en la regeneración de la comunidad nativa (Pakeman et al. 1998; Bullock 2000; Fenner & Thompson 2005). En relación a esto último, los claros constituyen sitios seguros para muchas especies, incluidas aquellas que pertenecen a la matriz del pastizal (Defossé et al. 1997; Gibson 2009).

Los pastizales semiáridos del noroeste de la Patagonia (Argentina) están dominados por dos especies de gramíneas perennes: *Pappostipa speciosa* [(Trin. & Rupr.) Romasch, ex *Stipa speciosa*; coirón amargo] y *Festuca pallescens* [(St. Yves) Parodi; coirón dulce]. La primera es una especie poco palatable para el ganado doméstico que predomina a altitudes menores de los 900 m.s.n.m., mientras que la segunda es una gramínea de valor forrajero elevado que domina a altitudes mayores de 1100 m.s.n.m. (Anchorena & Cingolani 2002; Godagnone & Bran 2009). La variación altimétrica establece un gradiente de humedad y temperatura que determina el cambio gradual de una comunidad a la otra (Anchorena & Cingolani 2002). *Pappostipa speciosa* está adaptada a condiciones más cálidas y secas que *F. pallescens*. Los claros de ambos tipos de comunidades están invadidos por *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae, vinagrillo) (Ghermandi & González 2009), una hierba perenne originaria de Eurasia (Marzocca 1957) que se encuentra distribuida ampliamente en los ambientes templados del mundo y es común en hábitats abiertos y/o disturbados (Correa 1984; Wilson & Tilman 1991; Fan 1996). Esta hierba fue introducida en el sur de la Patagonia a principios del siglo XVI y se deduce que ingresó de forma accidental a través del intercambio de bienes entre indígenas y europeos, y a partir de la liberación intencional de ganado en áreas remotas (Huber & Markgraf 2003). El ganado doméstico ingresó en el norte de la Patagonia entre fines del siglo XVII y principios del XVIII (Huber & Markgraf 2003). Es probable que esta hierba haya sido una de las primeras especies exóticas en invadir de manera exitosa el norte patagónico (Gobbi et al. 1995). *Rumex acetosella* está muy representada en las comunidades de pastizal debido a su dominancia en los claros y a la extensión de sus bancos de yemas y semillas. Además, forma bancos de semillas persistentes (Ghermandi 1992; Thompson et al. 1997) que constituyen una proporción relativa importante del banco de semillas de algunas comunidades (Ghermandi 1997).

Un estudio reciente que incluyó los tres tipos de hábitats representados en la región

norpatagónica (bosques templados, matorrales y estepa), identificó a *R. acetosella* como la tercera especie no nativa más frecuente, con 42% de ocurrencia (Speziale & Ezcurra 2011). A pesar de su importancia, hasta el momento no se cuenta con información detallada sobre el grado de invasión de esta especie en los pastizales de la región, ni sobre como los cambios en su cobertura se relacionan con la estructura de las comunidades invadidas. La invasión de especies no nativas puede generar impactos negativos sobre los atributos de la vegetación y afectar de forma diferencial a los grupos funcionales (Lenz et al. 2003; Schutzenhofer & Valone 2006). Los estudios ecológicos a pequeña escala sobre la ocupación de una especie invasora en distintas comunidades de pastizal podrían dar indicios sobre los procesos que determinan la variación local en su grado de invasión.

La consideración de la escala de estudio es esencial en el abordaje de las investigaciones sobre invasiones de plantas no nativas. En general, los procesos que regulan la relación entre las especies de plantas nativas y exóticas a una escala pequeña difieren de aquellos que predominan a una escala espacial grande (Davies et al. 2005; Lockwood et al. 2007). En consecuencia, la variación de la aptitud de una especie invasora en una escala local puede no ser explicada por los procesos que determinan la invisibilidad en una escala regional (Milbau et al. 2005), como por ejemplo el régimen de disturbios. Es probable que las diferencias locales en el éxito de invasión de una especie estén determinadas tanto por las diferencias en la invisibilidad entre micrositios y por las características del invasor como por la interacción entre ambos factores (Meiners et al. 2004; Milbau et al. 2005). Otro factor que podría contribuir a la manifestación heterogénea del grado de invasión local puede ser la respuesta diferencial de la vegetación a las condiciones meteorológicas debido a las características distintivas del ensamble de especies asociado a cada micrositio.

Se realizaron monitoreos de la vegetación de los claros en las comunidades dominadas por *P. speciosa* y en aquellas dominadas por *F. pallescens* durante tres temporadas de crecimiento con el objetivo de responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es el grado de invasión de *R. acetosella*?, 2) ¿Cómo se relaciona la cobertura de esta especie con los atributos de las comunidades que invade (riqueza, equitatividad, cobertura)? y 3) ¿Cómo es la variación de dichos atributos entre años con distintas condiciones meteorológicas?

MÉTODOS

Descripción del sitio de estudio y características de las especies dominantes

El estudio se llevó a cabo en la estancia San Ramón (41°03'19" LS - 71°01'50" LO), ubicada a 30 km hacia el este de San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina. El clima es templado frío con un régimen mediterráneo de precipitaciones. La precipitación media anual es 580 mm y la temperatura media anual es 8.6 °C; la temperatura media máxima es 22 °C en enero y la media mínima es -3 °C en julio (estación meteorológica Ea. San Ramón). Los vientos dominantes provienen del oeste-noroeste (Paruelo et al. 1998). El paisaje predominante es volcánico erosivo de rocas efusivas y presenta llanuras onduladas y lomadas. En general, dominan los suelos de textura franco-arenosa, de perfil poco diferenciado y bien provistos de materia orgánica en los horizontes superficiales (Haploxeroles) (Gaitán et al. 2004). Fitogeográficamente la zona de estudio pertenece al Distrito Subandino de la Provincia Patagónica (Cabrera 1971). La ganadería es la actividad económica más importante de la región y se sustenta en la vegetación natural (León & Aguiar 1985). Los pastizales estudiados tienen una carga promedio de 0.53 UGO/ha (cálculo realizado sólo para ganado doméstico) (Bran et al. 2006). El pastoreo por ganado doméstico y el fuego son los disturbios más importantes en la zona. Los pastizales están dominados por las gramíneas perennes *P. speciosa* y *F. pallelescens* (Cabrera 1971). Ambas especies codominan en sectores de altitud intermedia (900-1100 m.s.n.m.), en donde las poblaciones se distribuyen en forma de parches que definen zonas dominadas por una u otra especie. La cobertura vegetal es ~60%, del cual un 40% corresponde a las gramíneas dominantes (Ghermandi, datos no publicados). *Pappostipa speciosa* florece en diciembre y fructifica en enero mientras que *F. pallelescens* florece en noviembre y fructifica en diciembre (Velasco & Siffredi 2009). En ambas gramíneas, las semillas son dispersadas por el viento y los animales al finalizar el verano; los bancos de semillas son transitorios (Ghermandi 1997). Los arbustos dominantes son *Fabiana imbricata* Ruiz et Pavón, *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., y *Senecio bracteolatus* Hook et Arnott. Los claros están colonizados por especies herbáceas, tales como las nativas *Triptilion achilleae* Ruiz et Pavón, *Plagybothrys verrucosus* (Phil.) Johnst., y *Microsteris gracilis* (Hook.), y las exóticas *Erophila verna* (L.) Chevall., *Holosteum umbellatum* L., y *Rumex acetosella*. Esta última florece a mediados de primavera y produce semillas a mediados del verano; esas semillas son dispersadas principalmente por barocoria hacia fines del verano, y forma bancos de semillas persistentes (Ghermandi 1992). El crecimiento vegetativo a partir de rizomas subterráneos es otra importante estrategia de regeneración de *R. acetosella*.

Estimación de la invasión de *R. acetosella* y caracterización de los claros invadidos

En febrero de 2008 se delimitaron diez sectores de pastizal (repeticiones) de 225 m² cada uno de características topográficas similares en una zona codominada por *F. pallelescens* y *P. speciosa*. La mitad de los sectores seleccionados (n=5) estaban dominados por *F. pallelescens* y la otra mitad (n=5) por *P. speciosa*. Dentro de cada sector se midió el porcentaje ocupado por los claros, para lo cual se dispusieron dos transectas de 10 m cada una, sobre las cuales se midió la longitud de los claros. Luego se calculó el porcentaje ocupado por estos micrositios en relación al largo total de cada transecta y se promediaron los dos valores; así se obtuvo el porcentaje de claros por cada sector. Los claros se distinguieron perfectamente de la matriz de pastizal y tuvieron un tamaño promedio de ~50 cm de diámetro.

A fines de febrero de 2008, 2010 y 2011 se estimó la densidad de escapos (tallos que portan los frutos) y la producción de semillas de *R. acetosella*, y en noviembre de 2008, 2009 y 2010 se estimó la cobertura de todas las especies presentes y la cobertura total. Para estimar la densidad de escapos y la cobertura vegetal, en cada fecha de muestreo se seleccionaron diez claros (submuestras) al azar dentro de cada sector de pastizal (en total, 50 claros por tipo de pastizal). En cada claro se colocó un cuadrado de 2500 cm² que delimitó el área en la que se contó el número de escapos o se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie y la cobertura total. Para facilitar las estimaciones, el cuadrado estaba subdividido en 25 celdas. Para estimar la producción de semillas se cosecharon diez escapos al azar alrededor de cada sector de pastizal (en claros ubicados fuera del límite marcado pero próximos al mismo) con el objetivo de que fueran cosechados en el mismo tipo de pastizal que se quería estudiar, pero sin disturbar el sector seleccionado. Se contó el número de semillas por escapo y se obtuvo un promedio por cada sector. Finalmente, se pesaron cinco grupos de diez semillas cada uno por sector y año de recolección.

Análisis de datos

Se comparó el porcentaje de superficie ocupada por claros entre los dos tipos de pastizales estudiados con una prueba t (n=5 por tipo de pastizal). Para cada claro y año muestreado se calculó la equitatividad, la cobertura (total, de *R. acetosella* y de especies perennes y anuales) y la riqueza (total y de especies perennes y anuales). Para estimar la equitatividad ($J: 0 < J < 1$) se utilizó el índice

$$J = H / H_{\text{máx}} \quad (1)$$

donde H = diversidad, $H_{\text{máx}}$ = la diversidad máxima definida como $\ln S$, y S = número total de especies del claro. La diversidad de los claros se estimó con el índice de Shannon-Wiener

$$H = - \sum p_i \ln p_i \quad (2)$$

donde $\text{pi} = \frac{\text{cobertura de la especie}}{\text{cobertura total}}$. A partir de los valores por claro de equitatividad, riqueza (total y de especies anuales y perennes) y cobertura (total y de especies anuales y perennes) se obtuvo un valor por sector promediando los datos. Se complementó la información brindada por los índices confeccionando gráficos de rango-abundancia (Whittaker 1965; Feinsinger 2001) para los claros de ambos tipos de pastizal por cada año muestreado.

Asimismo, a partir del recuento de escapos se calculó, para cada año, la densidad de escapos por claro para cada sector (escapos/m² de claro). La producción de semillas por unidad de superficie se calculó al multiplicar el número de semillas por escapo por la cantidad de escapos por m² de claro.

La riqueza total (datos log-transformados) se comparó entre los dos tipos de pastizal a lo largo del tiempo con ANOVAs de medidas repetidas ($n=5$ por tipo de pastizal). La equitatividad, la cobertura total, la cobertura de *R. acetosella*, la cobertura de especies anuales y la de especies perennes, la riqueza de especies anuales y la de especies perennes, la densidad de escapos y la producción de semillas no se analizaron con ANOVAs de medidas repetidas ya que no cumplieron con los supuestos requeridos por esta prueba. Sin embargo, se hizo una comparación de cada variable por año entre tipos de pastizal con la prueba t o Mann-Whitney (indicada con el estadístico Z), dependiendo si los datos comparados cumplieron o no con el supuesto de normalidad. Por otro lado, se realizaron comparaciones interanuales de todas las variables dentro de cada tipo de pastizal con la prueba Friedman (indicada con el estadístico χ^2). Luego se hicieron comparaciones entre pares de años con la prueba Wilcoxon (indicada con el estadístico Z). Las variables que caracterizaron los claros (riqueza total, de especies perennes y de especies anuales, cobertura total, de especies perennes y de especies anuales) se relacionaron con la cobertura de *R. acetosella* por medio de correlaciones de Spearman. Para realizar estos análisis se usaron los valores de cada variable obtenidos por claro en las tres temporadas muestreadas ($n=150$). Finalmente, se comparó el peso promedio de las semillas producidas en 2008 (año de producción excepcional, ver sección siguiente) con el peso promedio de las semillas recolectadas en un rango de 12 años (1989, 1993/1996, 2000, 2001 y 2003/2007) con una prueba t: comparación de una observación con la media de una muestra. La toma de los datos correspondientes al peso de las semillas se encuentran detallada en Franzese & Ghermandi (2011).

Para analizar las características meteorológicas de los años de estudio se compararon los valores de precipitación acumulada y de temperatura promedio (estación meteorológica INTA Bariloche) correspondientes a los periodos de primavera (septiembre, octubre y noviembre) 2008, 2009 y 2010 y de verano (diciembre, enero

y febrero) 2007/2008, 2008/2009, 2009/2010 y 2010/2011 con un valor promedio de precipitación acumulada y de temperatura para los mismos periodos del año (1984/2010 y 1984/2011 para cada estación respectivamente) usando la prueba t: comparación de una observación con la media de una muestra. El nivel de significancia utilizado fue de $\alpha=0.05$; sin embargo, se denotaron las diferencias marginalmente significativas para valores de P de 0.05-0.1.

RESULTADOS

Comparación de los atributos de la vegetación inter e intra-comunidades

La disponibilidad de claros no varió entre los tipos de pastizal estudiados ($t_8=1.46$, $P>0.1$); su porcentaje promedio ($\pm \text{ES}$) fue $37 \pm 2.4\%$ en las comunidades dominadas por *P. speciosa* y $30 \pm 3.5\%$ en las dominadas por *F. pallescens*. La riqueza total varió entre los tipos de pastizal ($F_{1,16}=10.59$, $P<0.05$) y entre años ($F_{2,16}=7.01$, $P<0.05$), pero la interacción entre ambos factores no fue significativa (Pastizal x Tiempo: $F_{2,16}=1.13$, $P>0.1$). Los claros en pastizales dominados por *F. pallescens* tuvieron una riqueza mayor que aquellos en pastizales dominados por *P. speciosa* (Figuras 1 y 2a). En ambos pastizales se observó una disminución de la riqueza total en la primavera de 2010, que fue significativa en los claros de los pastizales dominados por *F. pallescens* (Figura 2a). La menor equitatividad para ambos pastizales se registró en la misma estación de crecimiento (Figura 2b). La equitatividad fue mayor en los claros de pastizales dominados por *F. pallescens* en la primavera de 2008 ($t_8=-6.75$, $P<0.001$) (Figura 2b). La cobertura total no varió entre tipos de pastizales ($P>0.1$) (Figura 2c). En los claros de pastizales de *P. speciosa*, la cobertura registrada en la primavera de 2008 fue menor a la cobertura del 2010, mientras que en los claros de pastizales de *F. pallescens* la cobertura en el 2008 fue menor a la del 2009 (Figura 2c). La cobertura y riqueza de especies perennes fue mayor en los claros de pastizales de *F. pallescens* en comparación con aquellos en comunidades dominadas por *P. speciosa* en 2008 y 2009 (cobertura: '09: $t_8=-2.11$, $P<0.1$; riqueza: '08: $Z=-2.40$, $P<0.05$; '09: $t_8=-2.09$, $P<0.1$) (Figura 3), mientras que la cobertura y riqueza de anuales fue mayor en los pastizales dominados por *F. pallescens* en las tres primaveras monitoreadas (cobertura: '08: $Z=-2.19$, $P<0.05$; '09: $t_8=-1.88$, $P<0.1$ y '10: $Z=-1.67$, $P<0.1$ y riqueza: '08: $t_8=-2.35$, $P<0.05$; '09: $t_8=-3.12$, $P<0.05$ y '10: $Z=-1.67$, $P<0.1$) (Figura 3). Las especies anuales mostraron patrones

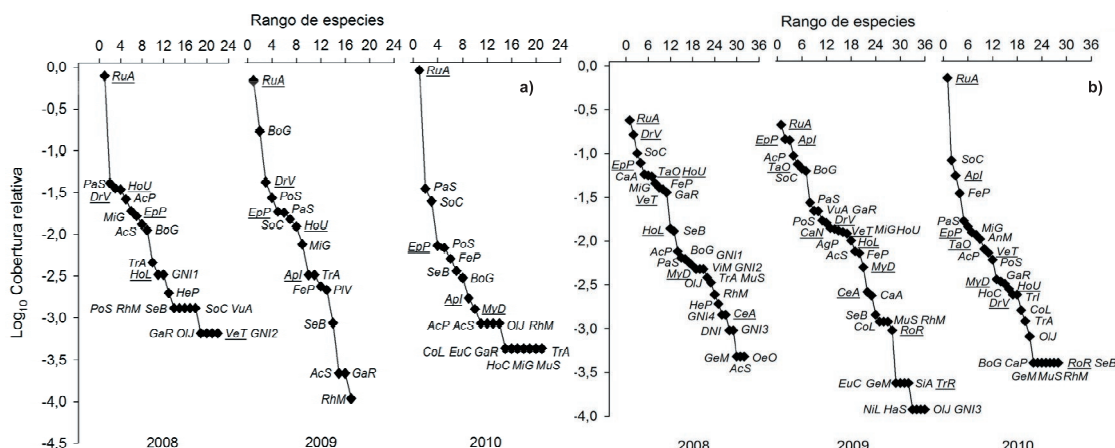


Figura 1. Gráficos de rango-abundancia de los claros en matrices de pastizal del NO de la Patagonia, Argentina dominadas por: a) *P. speciosa* y b) *F. palleescens* para los años 2008, 2009 y 2010. La especificación de los códigos que indican los nombres de las especies se detallan en la Tabla 1. Los códigos subrayados indican las especies exóticas.

Figure 1. Rank-abundance graphs of gaps in NW Patagonia grasslands dominated by: a) *P. speciosa* and b) *F. palleescens* in 2008, 2009, and 2010 years. Codes indicating species names are showed in Table 1. Underlined codes indicate exotic species.

similares de fluctuaciones interanuales en la cobertura y riqueza en ambos tipos de pastizal. Estas variables disminuyeron significativamente en la primavera de 2010 (Figura 3).

Grado de invasión de R. acetosella y su relación con los atributos de la vegetación

Rumex acetosella fue la especie más abundante (Figura 1) y estuvo presente en 98% de los claros. No se observó la presencia de plántulas, y la estrategia de regeneración registrada para esta especie fue el crecimiento por rebrote. Los claros de las comunidades de *P. speciosa* tuvieron una especie exclusiva, mientras que

los claros de las comunidades de *F. palleescens* tuvieron 15 especies exclusivas (indicadas en la Tabla 1). En los claros de los pastizales dominados por *P. speciosa*, *R. acetosella* tuvo una cobertura promedio de 12.30 ± 0.76 % (76% de cobertura relativa, es decir, porcentaje respecto del total de cobertura de los claros). En estos claros, la cobertura de la especie invasora se correlacionó de forma negativa con la equitatividad (Figura 4a) y con la riqueza de especies anuales (Figura 4e), pero se relacionó positivamente con la riqueza de especies perennes (Figura 4e). La cobertura promedio de *R. acetosella* en los pastizales dominados por *F. palleescens* fue de 8.48 ± 0.60 % (48% de cobertura relativa). Esta

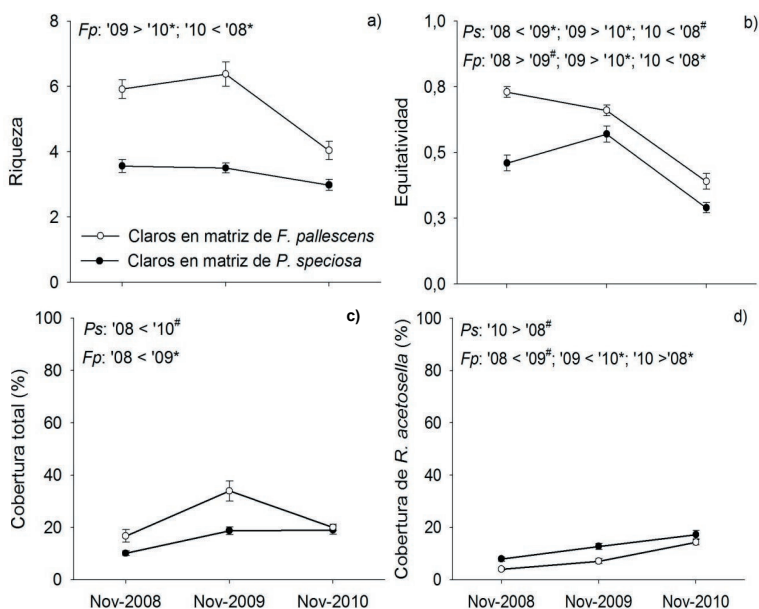


Figura 2. Valores promedio (\pm ES) de: a) riqueza total, b) equitatividad, c) cobertura total y d) cobertura de *R. acetosella*, para los claros en matrices de pastizal del NO de la Patagonia dominadas por *F. palleescens* o por *P. speciosa* en las tres temporadas monitoreadas. * $P < 0.05$; # $P < 0.1$.

Figure 2. Mean values (\pm ES) of: a) total richness, b) evenness, c) total cover, and d) *R. acetosella* cover of gaps from NW Patagonia grasslands dominated by *F. palleescens* or by *P. speciosa* in three studied seasons. For each variable the significant inter-annual comparisons within each grassland type were indicated. * $P < 0.05$; # $P < 0.1$.

Tabla 1. Especies de claros en comunidades de pastizal en el NO de la Patagonia, Argentina. Ar/Sh=arbusto/shrub, Hi/He=hierba/herb, Pa/Gr=pasto/grass; Pe=Perenne/Perennial, An=Anual/Annual, BiAn=Bianual/Biannual; Na=Nativa/Native, Ex=Exótica/Exotic. Los símbolos indican las especies registradas sólo en las comunidades dominadas por *P. speciosa* (#) o por *F. pallescens* (*).

Table 1. Species growing in grassland community gaps in NW Patagonia, Argentina. Symbols indicate the species registered only in the communities dominated by *P. speciosa* (#) or by *F. pallescens* (*).

Código	Especie (familia)	Hábito	Ciclo de vida	Origen
AcP	<i>Acaena pinnatifida</i> (Rosaceae)	Hi	Pe	Na
AcS	<i>Acaena splendens</i> (Rosaceae)	Ar	Pe	Na
AgP	<i>Agrostis pyrogea</i> (Poaceae)*	Pa	Pe	Na
AnM	<i>Anemone multifida</i> (Ranunculaceae)*	Hi	Pe	Na
ApI	<i>Apera interrupta</i> (Poaceae)	Pa	An	Ex
BoG	<i>Boopis gracilis</i> (Calyceraceae)	Hi	An	Na
CaA	<i>Carex andina</i> (Cyperaceae)*	Hi	Pe	Na
CaN	<i>Carduus nutans</i> (Asteraceae)*	Hi	An/BiAn	Ex
CaP	<i>Calceolaria polirrhiza</i> (Scrophulariaceae)*	Hi	Pe	Na
CeA	<i>Cerastium arvense</i> (Caryophyllaceae)*	Hi	Pe	Ex
CoL	<i>Collomia linearis</i> (Polemoniaceae)	Hi	An	Na
DrV	<i>Draba verna</i> (Brassicaceae)	Hi	An	Ex
EpP	<i>Epilobium paniculatum</i> (Oenotheraceae)	Hi	An	Ex
EuC	<i>Euphorbia collina</i> (Euphobiaceae)	Hi	Pe	Na
FeP	<i>Festuca pallescens</i> (Poaceae)	Pa	Pe	Na
GaR	<i>Galium richardianum</i> (Rubiaceae)	Hi	Pe	Na
GeM	<i>Geranium magellanicum</i> (Geraniaceae)*	Hi	Pe	Na
HaS	<i>Haplopappus</i> sp. (Asteraceae)*	Hi	-	-
HeP	<i>Heliotropium paronychioides</i> (Boraginaceae)	Hi	An	Na
HoL	<i>Holcus lanatus</i> (Poaceae)	Pa	Pe	Ex
HoU	<i>Holosteum umbellatum</i> (Caryophyllaceae)	Hi	An	Ex
HoC	<i>Hordeum comosum</i> (Poaceae)	Pa	Pe	Na
MiG	<i>Microsteris gracilis</i> (Polemoniaceae)	Hi	An	Na
MuS	<i>Mulinum spinosum</i> (Apiaceae)	Ar	Pe	Na
MyD	<i>Myosotis discolor</i> (Boraginaceae)	Hi	An	Ex
NiL	<i>Nicotiana linearis</i> (Solanaceae)*	Hi	An	Na
OeO	<i>Oenothera odorata</i> (Oenotheraceae)*	Hi	Pe	Na
OIJ	<i>Olsynium junceum</i> (Iridaceae)	Hi	Pe	Na
PaS	<i>Pappostipa speciosa</i> (Poaceae)	Pa	Pe	Na
PIV	<i>Plagiobothrys verrucosus</i> (Boraginaceae)#	Hi	An	Na
PoS	<i>Poa</i> sp. (Poaceae)	Pa	Pe	Na
RhM	<i>Rhodophiala mendocina</i> (Amaryllidaceae)	Hi	Pe	Na
RoR	<i>Rosa rubiginosa</i> (Rosaceae)*	Ar	Pe	Ex
RuA	<i>Rumex acetosella</i> (Polygonaceae)	Hi	Pe	Ex
SeB	<i>Senecio bracteolatus</i> (Asteraceae)	Ar	Pe	Na
SiA	<i>Sisyrinchium arenarium</i> (Iridaceae)*	Hi	Pe	Na
SoC	<i>Solidago chilensis</i> (Asteraceae)	Hi	Pe	Na
TaO	<i>Taraxacum officinale</i> (Asteraceae)*	Hi	Pe	Ex
TrR	<i>Trifolium repens</i> (Fabaceae)*	Hi	Pe	Ex
TrA	<i>Triptilion achilleae</i> (Asteraceae)	Hi	An	Na
TrI	<i>Tropaeolum incisum</i> (Tropaeolaceae)*	Hi	Pe	Na
VeT	<i>Verbascum thapsus</i> (Scrophulariaceae)	Hi	BiAn	Ex
ViM	<i>Viola maculata</i> (Violaceae)	Hi	Pe	Na
VuA	<i>Vulpia australis</i> (Poaceae)	Pa	An	Na
DNI	Dicotiledónea no identificada	-	-	-
GNI	Gramínea no identificada (Poaceae)	Pa	-	-

variable se correlacionó negativamente con la equitatividad (Figura 4b), con la riqueza total (Figura 4d), con la riqueza de especies anuales (Figura 4f) y con la cobertura total de especies anuales y perennes (Figura 5).

Comparación de la invasión de R. acetosella inter e intra-comunidades

La cobertura de *R. acetosella* fue mayor

en los claros de pastizales de *P. speciosa* en comparación con aquellos en pastizales de *F. pallescens* en la primavera de los años 2008 y 2009 ('08: $t_s=1.99$, $P<0.1$ y '09: $t_s=2.06$, $P<0.1$) (Figura 2d). El tipo de pastizal no afectó la producción de escapos ($P>0.1$) ni la producción de semillas ($P>0.1$).

Rumex acetosella incrementó de manera notable su cobertura en la primavera de 2010

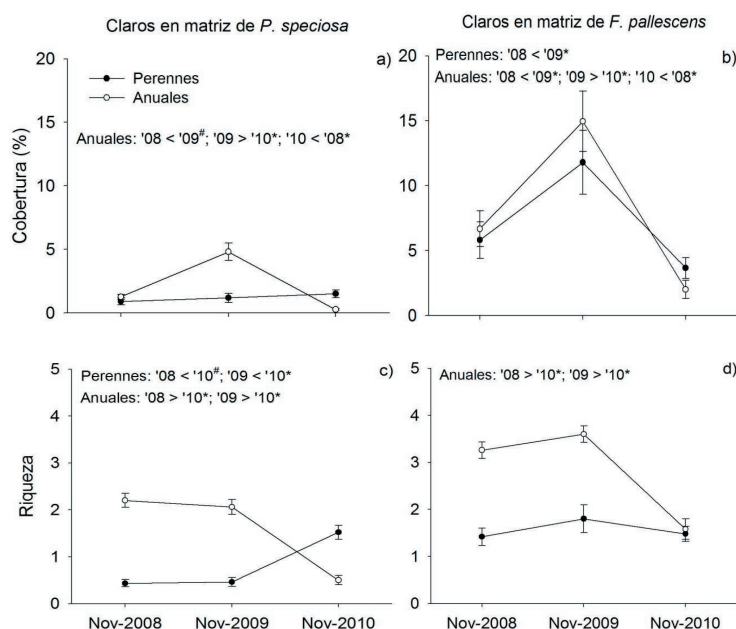


Figura 3. Valores promedio (\pm ES) de: a y b) cobertura de especies perennes y anuales, y c y d) riqueza de especies perennes y anuales de claros en matrices de pastizal del NO de la Patagonia dominadas por *P. speciosa* (izquierda) o por *F. pallelescens* (derecha) en las tres temporadas monitoreadas. Se excluyeron las mediciones de *R. acetosella* de las variables representadas en el eje y. Para cada variable se indican las comparaciones interanuales significativas dentro de cada tipo de pastizal. * $P < 0.05$; # $P < 0.1$.

Figure 3. Mean values (\pm ES) of: a and b) perennial and annual species cover, and c and d) perennial and annual species richness of gaps from NW Patagonia grasslands dominated by *P. speciosa* (left) or *F. pallelescens* (right) in three studied seasons. *Rumex acetosella* measures were excluded from the variables represented in y-axis. For each variable the significant inter-annual comparisons within each grassland type were indicated. * $P < 0.05$; # $P < 0.1$.

(Figura 2d). No hubo variación interanual de la densidad de escapos (*P. speciosa*: $\chi^2_{[2]}=2.80$, $P > 0.1$; *F. pallelescens*: $\chi^2_{[2]}=2.21$, $P > 0.1$). En los claros de pastizales de *P. speciosa*, la menor producción de semillas (número/m²) se registró en el verano de 2008 ('08=2660, '10=6071, '11=6900), aunque sólo se observaron diferencias significativas con la producción del verano de 2011 ($Z=2.02$, $P < 0.05$). En el año 2008 también se observó la menor cantidad de semillas por escapeo ('08=178, '09=274, '10=256; '08 < '10: $Z=1.75$, $P < 0.1$ y '08 < '11: $Z=1.75$, $P < 0.1$). Las semillas producidas ese año tuvieron un peso promedio superior al peso promedio de las semillas producidas en un rango de 12 años (0.66 vs. 0.59 mg; $t_{419}=-18.33$, $P < 0.01$).

Condiciones meteorológicas

Las temporadas consecutivas de verano 2007/2008, primavera 2008 y verano 2008/2009 presentaron precipitaciones menores al valor promedio y temperaturas mayores a las normales (Figura 6). Por el contrario, las estaciones siguientes de primavera 2009, verano 2009/2010 y primavera 2010 se caracterizaron por presentar en general precipitaciones mayores o iguales al valor histórico para cada estación (exceptuando la primavera 2010, cuando se registró un precipitación más baja que la normal) y una

temperatura menor o igual a la normal (Figura 6). El verano 2010/2011 fue lluvioso y cálido (Figura 6).

DISCUSIÓN

Rumex acetosella fue la especie dominante en los claros de las comunidades de pastizal estudiadas del NO de la Patagonia, lo cual indica un elevado éxito de colonización y expansión. Además, la influencia de esta especie sobre los atributos de la vegetación de los claros dependió en gran medida de las características de las comunidades invadidas.

Los claros de las comunidades dominadas por *F. pallelescens* fueron más diversos en comparación con aquellos en las comunidades dominadas por *P. speciosa*. Algunas de las especies exclusivas que colonizaron los claros en las comunidades de *F. pallelescens* se encuentran comúnmente asociadas a los ambientes húmedos de mallines, tales como *Carex andina*, *Taraxacum officinale* y *Trifolium repens* (Godagnone & Bran 2009; Gaitán et al. 2011). El ganado ha facilitado el ingreso de especies exóticas en los mallines norpatagónicos, de las cuales *T. officinale* y *T. repens* figuran entre las más frecuentes (Gaitán et al. 2011). Es probable que el ganado también haya sido el vector de transporte de las especies mencionadas a los sectores estudiados en

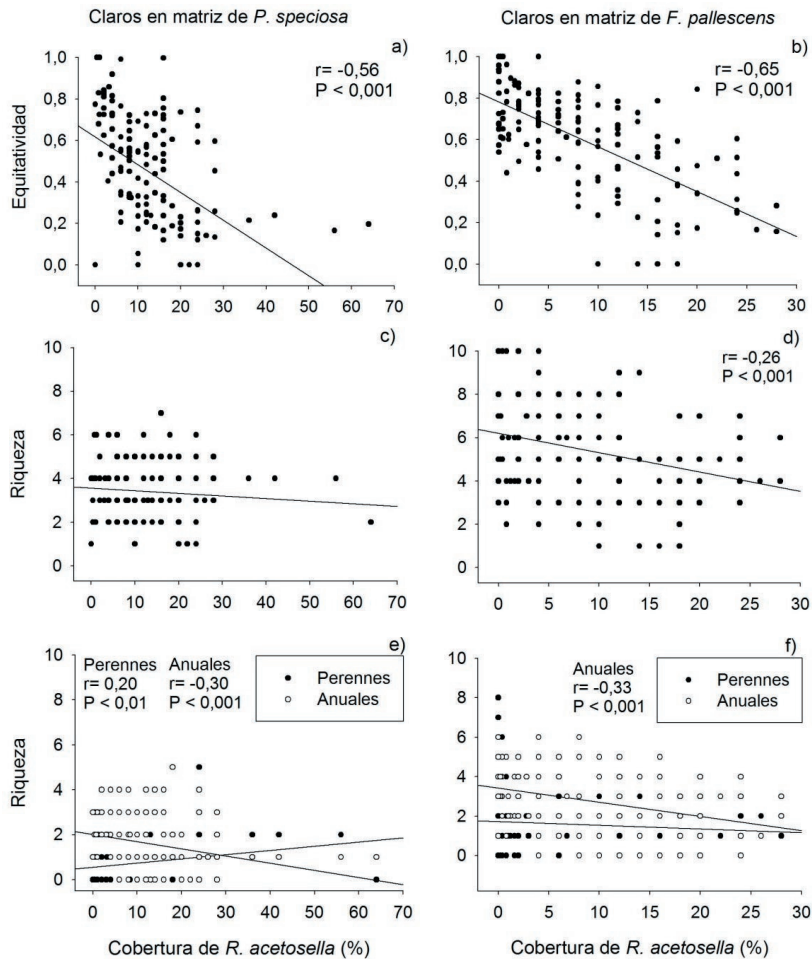


Figura 4. Relación entre la cobertura de *R. acetosella* y: a y b) equitatividad, c y d) riqueza total, y e y f) riqueza de especies perennes y anuales de claros en matrices de pastizal del NO de la Patagonia dominadas por *P. speciosa* (izquierda) o por *F. pallescens* (derecha). Se excluyeron las mediciones de *R. acetosella* de todas las variables representadas en el eje y. Se muestran los resultados de las correlaciones estadísticamente significativas. $r=r$ de Spearman.

Figure 4. Relation between *R. acetosella* cover and: a and b) evenness, c and d) total richness, and e and f) annual and perennial species richness of gaps from NW Patagonia grasslands dominated by *P. speciosa* (left) or *F. pallescens* (right). *Rumex acetosella* measures were excluded from the variables represented in y-axis. Only significant correlations results are showed. r =Spearman's r .

este trabajo, las cuales prosperarían en los parches dominados por *F. pallescens* debido a sus requerimientos de hábitat. Al considerar las variaciones interanuales pudo observarse una cobertura total baja en los claros de ambas comunidades en la primavera de 2008, período estresante debido a las escasas lluvias y altas temperaturas (condiciones que probablemente limitaron el crecimiento de la vegetación). Asimismo, el verano más cálido que lo normal que precedió a esta primavera puede haber contribuido a la reducción de la cobertura. Luego de la sequía extrema del verano 1998/1999 se registró un efecto similar en los claros de los pastizales estudiados (Ghermandi & Gonzalez 2009).

Rumex acetosella tuvo una representación real y relativa mayor en los claros en matrices de *P. speciosa*. Además, el incremento en la cobertura de la especie exótica se correlacionó de manera negativa con pocos atributos de los claros en matrices de *P. speciosa* en comparación con el número de atributos que

se correlacionaron negativamente con esta variable en claros en matrices de *F. pallescens*. A escala de vecindario, las interacciones interespecíficas (e.g., la competencia) juegan un rol preponderante en determinar los miembros de la comunidad (Tilman 1997; Lockwood et al. 2007). La menor riqueza de especies en los claros de pastizales de *P. speciosa* podría implicar una limitación a estas interacciones, lo que constituiría una ventaja para la invasión de *R. acetosella* y se traduciría en una sensibilidad menor del ensamble de especies coexistentes ante las fluctuaciones poblacionales de esta hierba exótica. Sin embargo, pueden existir otras causas que propicien una invasión heterogénea a escala local, las cuales podrían estar relacionadas con características inherentes a los claros de cada tipo de pastizal, con la historia de disturbio de los mismos o con factores aleatorios relacionados con la secuencia de colonización de la especie.

La invasión de *R. acetosella* en ambos tipos de pastizales tuvo un efecto similar sobre la

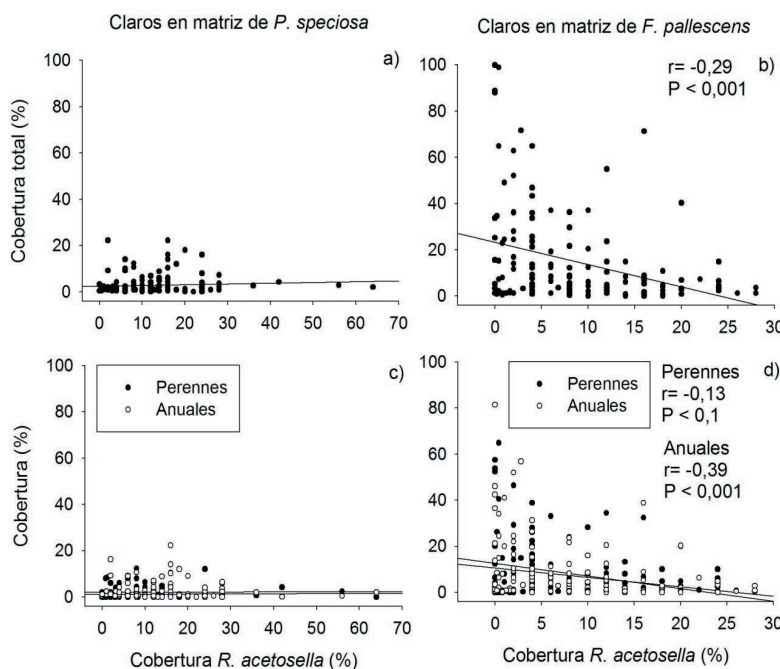


Figura 5. Relación entre la cobertura de *R. acetosella* y: a y b) cobertura total, y c y d) cobertura de especies perennes y anuales en claros de matrices de pastizal del NO de la Patagonia dominadas por *P. speciosa* (izquierda) o por *F. pallescens* (derecha). Se excluyeron las mediciones de *R. acetosella* de todas las variables representadas en el eje y. Las coberturas graficadas son absolutas. Se muestran los resultados de las correlaciones estadísticamente significativas. $r =$ de Spearman.

Figure 5. Relation between *R. acetosella* cover and: a and b) total cover, and c and d) annual and perennial cover of gaps from NW Patagonia grasslands dominated by *P. speciosa* (left) or *F. pallescens* (right). *Rumex acetosella* measures were excluded from the variables represented in y-axis. Absolute covers are shown in the figure. Only significant correlation results are shown. $r =$ Spearman's r .

equitatividad y sobre la riqueza de especies anuales. La menor equitatividad se observó en la primavera de 2010, lo que coincidió con un incremento notorio en la cobertura de esta especie exótica. Es probable que la serie de condiciones meteorológicas benévolas previas (primavera 2009 y verano 2009/2010), en las que prevaleció El Niño Oscilación del Sur (National Climatic Data Center 2011), hayan favorecido el crecimiento de *R. acetosella*, una especie común en hábitats húmedos (US Forest Service 2011). Sin embargo, el incremento en la cobertura de esta especie

no fue acompañado de un aumento en la cobertura total, lo cual se debió principalmente a una reducción notoria de la cobertura las hierbas anuales (15% en 2009 y 2% en 2010). Es probable que las escasas precipitaciones y el aumento abrupto de la cobertura de *R. acetosella* durante la primavera de 2010 (100% en comparación con el año anterior: 7% en 2009 vs. 14% en 2010) hayan actuado sinérgicamente, produciendo los resultados observados. La disponibilidad baja de agua en el suelo superficial como consecuencia de la sequía probablemente afectó el sistema radical

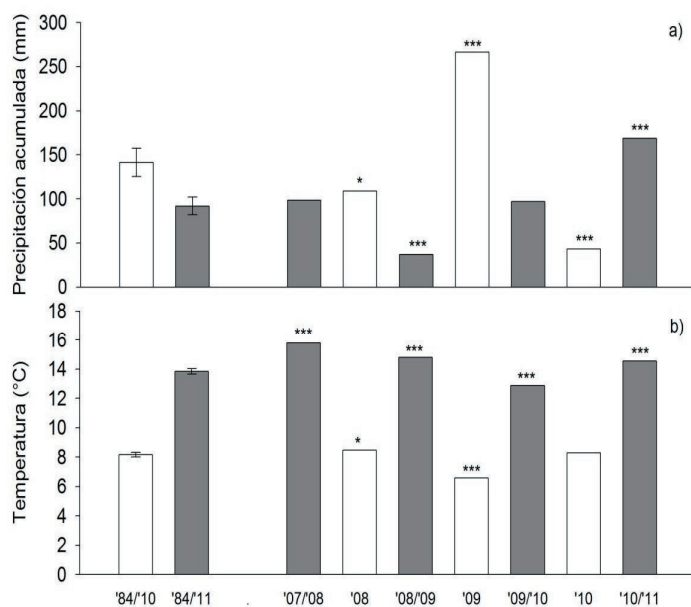


Figura 6. a) Precipitación acumulada (mm) durante la primavera 2008, 2009 y 2010 (barras blancas) y durante el verano 2007/2008, 2008/2009, 2009/2010 y 2010/2011 (barras grises). b) Temperatura (°C) en los mismos periodos. Estación meteorológica INTA San Carlos de Bariloche, NO de la Patagonia, Argentina. En cada figura se muestran la precipitación acumulada promedio y la temperatura promedio de cada estación (1984/2010 y 1984/2011). * $P < 0,05$, *** $P < 0,001$.

Figure 6. a) Accumulated precipitation (mm) during spring 2008, 2009 and 2010 (white bars) and summer 2007/2008, 2008/2009, 2009/2010 and 2010/2011 (gray bars). b) Temperature (°C) in the same periods. Meteorological station INTA, San Carlos de Bariloche, NW Patagonia steppe, Argentina. Each figure shows the mean accumulated precipitation and mean temperature for each season (1984/2010 and 1984/2011). * $P < 0,05$, *** $P < 0,001$.

de las hierbas anuales. A su vez, el aumento de cobertura de *R. acetosella* bajo las mismas condiciones revela una mayor eficiencia de uso de agua, por lo que la competencia por este recurso en el estrato superficial compartido con las anuales puede haber incrementado el efecto negativo de la sequía sobre las mismas. A diferencia de las hierbas anuales, las raíces de *R. acetosella* exploran no sólo los primeros centímetros de suelo sino también estratos más profundos (IPANE 2009). La disminución marcada en la riqueza de las hierbas anuales observada en la primavera de 2010 puede considerarse temporal, ya que estas especies forman bancos de semillas abundantes y persistentes que aseguran su permanencia en la comunidad aún luego de condiciones ambientales desfavorables (efecto de almacenamiento) (Chesson et al. 2004).

En un estudio realizado en pastizales de Bangor (Gales), donde *R. acetosella* fue un componente importante de la comunidad, la contribución de la reproducción vegetativa a la densidad poblacional de esta especie fue notablemente más importante que el aporte realizado por la reproducción sexual (Putwain et al. 1968). De manera similar, en nuestro estudio se observó que la regeneración de *R. acetosella* se produjo a partir del rebrote de plantas ya presentes en los claros. A pesar de la producción abundante de semillas no se observaron plántulas de esta especie en ninguna de las temporadas monitoreadas. Esta estrategia ya ha sido observada en *R. acetosella* (Ghermandi 1997) y en otras especies ruderales que forman bancos persistentes tipo IV, las cuales producen muchas semillas pero pocas germinan luego de la dispersión (Thompson & Grime 1979). La mayoría de las semillas permanece dormida en el suelo y germina luego de la ocurrencia de disturbios (Putwain et al. 1968) como la remoción de suelo (Pakeman et al. 1998). La menor producción de semillas de *R. acetosella* en el año 2008 en comparación con los años siguientes se relacionó con una menor cantidad de semillas promedio por escape que podría adjudicarse al estrés hídrico sufrido por las plantas en el cálido verano de 2007/2008, durante el cual se registró un evento La Niña (National Climatic Data Center 2011). La baja abundancia de semillas encontrada en el banco de semillas de los claros después de una sequía excepcional propiciada por un evento La Niña (Gonzalez & Ghermandi 2008; Ghermandi & González 2009) proveería una evidencia indirecta de la disminución en la producción de semillas bajo condiciones de estrés hídrico. El gran

tamaño de las semillas producidas en el año 2008 sugeriría que ante estas condiciones, *R. acetosella* aumentaría el tamaño de los propágulos y compensaría este esfuerzo con una disminución en su número. En esta especie, el tamaño de las semillas se asocia de manera positiva con el crecimiento de las plántulas (Franzese 2012), por lo que las plántulas provenientes de semillas grandes tendrían una mayor probabilidad de establecimiento ante un escenario desventajoso (Houssard & Escarré 1991). Los ambientes semiáridos se caracterizan por una elevada variación interanual en las condiciones meteorológicas (Chesson et al. 2004), y los pastizales del noroeste de la Patagonia no constituyen una excepción (coeficientes de variación de precipitación (1928/2009) y temperatura (1979/2008) primavera-estival: 40% y 7%, respectivamente) (estación meteorológica Ea. San Ramón). La gran capacidad de *R. acetosella* para realizar ajustes en la asignación de los recursos ante variaciones medioambientales sugeriría que las poblaciones de semillas que integran anualmente el banco tienen características variadas. Esta heterogeneidad podría implicar una mayor posibilidad de reclutar ante condiciones climáticas adversas luego de la ocurrencia de disturbios que propicien su germinación.

AGRADECIMIENTOS: Agradecemos a los encargados de la Ea. San Ramón, D. Marty y A. Hodgson. También a S. Gonzalez y a L. Mársico por su ayuda en los muestreos y a M. de Torres Curth por sus sugerencias. También queremos agradecer los valiosos comentarios de dos revisores anónimos y de la editora asociada, A. Cingolani. Este estudio fue financiado por la Universidad Nacional del Comahue, por la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica y por el Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIAR, MR. 2005. Biodiversity in grasslands: current changes and scenarios for the future. Pp. 273-293 en: Reynolds, S & J Frame (eds.). *Grasslands: Developments, Opportunities, Perspectives*. Food and Agricultural Organization.
- ANCHORENA, J & A CINGOLANI. 2002. Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecol.*, **158**:97-112.
- BRAN, D; G SIFFREDI; J AYESA; C LÓPEZ; F UMAÑA; ET AL. 2006. Evaluación del estado de los recursos forrajeros de la estancia San Ramón. *Comunicación Técnica N° 106*. ISSN 1667-4014. INTA EEA Bariloche.
- BULLOCK, JM. 2000. Gaps and seedling colonization. Pp. 375-395 en: Fenner, M (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI.
- CABRERA, AL. 1971. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Ed. ACME. Buenos Aires, Argentina.
- CHESSON, P; RLE GEBAUER, S SHWINNING, N HUNTLY, K WIEGAND; ET AL. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and

- semi-arid environments. *Oecologia*, **141**:236-253.
- CORREA, MN. 1984. *Flora Patagónica*. Parte IVb. Dicotyledoneae: Dialipétalas (Droseraceae a Leguminosae). Colección Científica del INTA. Tomo VIII. Buenos Aires, Argentina.
- DAVIES, KF; P CHESSON; S HARRISON; BD INOUE; BA MELBOURNE; ET AL. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, **86**:1602-1610.
- DEFOSSE, GE; R ROBBERECHT & MB BERTILLER. 1997. Seedling dynamics of *Festuca* spp. in a grassland of Patagonia, Argentina, as affected by competition, microsites, and grazing. *J. Range. Manage.*, **50**:73-79.
- FAN, J. 1996. Effects of soil fertility level and cutting frequency on interference among *Hieracium pilosella*, *H. praealtum*, *Rumex acetosella*, and *Festuca novae-zelandiae*. *New Zeal. J. Agr. Res.*, **39**:1-32.
- FENNER, M & K THOMPSON. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- FEINSINGER, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy.
- FRANZESE, J. 2012. *Impacto de Rumex acetosella L. (Polygonaceae) en los pastizales del noroeste de la Patagonia y su relación con el fuego*. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue.
- FRANZESE, J & L GHERMANDI. 2011. Seed longevity and fire: germination responses of an exotic perennial herb in NW Patagonian grasslands (Argentina). *Plant Biology*, **13**:865-871.
- GAITÁN, J; C LÓPEZ & D BRAN. 2011. Vegetation composition and its relationship with the environment in mallines of north Patagonia, Argentina. *Wetl. Ecol. Manag.*, **19**:121-130.
- GAITÁN, J; C LÓPEZ; J AYESA; D BRAN & F UMAÑA. 2004. *Características y distribución espacial de los paisajes y los suelos del área Bariloche-Comallo*. Informe técnico. INTA EEA Bariloche.
- GHERMANDI, L. 1992. Caracterización del banco de semillas de una estepa en el noroeste de Patagonia. *Ecología Austral*, **2**:39-46.
- GHERMANDI, L. 1997. Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia. *J. Arid Environ.*, **35**:215-224.
- GHERMANDI, L & S GONZÁLEZ. 2009. Diversity and functional groups dynamics affected by drought and fire in Patagonian grasslands. *Ecoscience*, **16**:408-417.
- GIBSON, DJ. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press.
- GOBBI, M; J PUNTIERI & S CALVELO. 1995. Post-fire recovery and invasion by alien plant species in a South American woodland-steppe ecotone. Pp. 105-115 en: Pyšek, P; K PRACH; M REJMÁNEK & M WADE (eds.). *Plant Invasions: General Aspects and Special and Special Problems*. Amsterdam, Netherlands: SPB Academic Publishing.
- GODAGNONE, R & D BRAN. 2009. *Inventario integrado de los recursos naturales de la Provincia de Río Negro: geología, hidrogeología, geomorfología, suelo, clima, vegetación y fauna*. Ediciones INTA.
- GONZÁLEZ, S & L GHERMANDI. 2008. Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands. *Plant Ecol.*, **199**:175-185.
- HOUSSARD, C & J ECARRÉ. 1991. The effects of seed weight on growth and competitive ability of *Rumex acetosella* from two successional old-fields. *Oecologia*, **86**:236-242.
- HUBER, UJ & V MARKGRAF. 2003. European impact on fire regimes and vegetation dynamics at the steppe-forest ecotone of southern Patagonia. *The Holocene*, **13**:567-579.
- IPANE. 2009. Invasive Plant Atlas of New England: nbii-nin.ciesin.columbia.edu/ipane/icat/browse.do?specieId=101#description.
- LENZ, TI; JL MOYLE-CROFT & JM FACELLI. 2003. Direct and indirect effects of exotic annual grasses on species composition of a South Australian grassland. *Austral Ecol.*, **28**:23-32.
- LEÓN, RJC & MR AGUIAR. 1985. El deterioro por uso pastoril en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenología*, **13**:181-196.
- LOCKWOOD, M; MF HOOPES & M MARCHETTI. 2007. Establishment success: the influence of biotic interactions. Pp. 107-131 en: *Invasion ecology*. Blackwell Publishing.
- MARZOCCA, A. 1957. *Manual de malezas plantas indeseables, perjudiciales o cuyos frutos o semillas son impurezas de los granos de cereales, oleaginosas y forrajeras, y que crecen en la Argentina, principalmente en la región pampeana*. CONI. Buenos Aires.
- MEINERS, SJ; ML CADENASSO & STA PICKETT. 2004. Beyond biodiversity: individualistic controls of invasion in a self-assembled community. *Ecol. Lett.*, **7**:121-126.
- MILBAU, A; I NIJS, F DE RAEDEMAECKER, D REHEUL & B DE CAUWER. 2005. Invasion in grassland gaps: the role of neighbourhood richness, light availability and species complementarity during two successive years. *Funct. Ecol.*, **19**:27-37.
- NATIONAL CLIMATIC DATA CENTER. 2011. *National Oceanic and Atmospheric Administration, Climate of 2011*. Florida Wild Fires and Climate Extremes. Asheville, NC: www.ncdc.noaa.gov/oa/ncdc.html.
- PAKEMAN, RJ; JP ATTWOOD & J ENGELEN. 1998. Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in eastern England. *J. Ecol.*, **86**:1032-1041.
- PARUELO, J; A BELTRÁN, E JOBBÁGY, O SALA & R GOLLUSCIO. 1998. The Climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, **8**:85-101.
- PUTWAIN, PD; D MACHIN & JL HARPER. 1968. Studies in the dynamics of plant populations: II. components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. *J. Ecol.*, **56**:421-431.
- SCHUTZENHOFER, MR & TJ VALONE. 2006. Positive and negative effects of exotic *Erodium cicutarium* on an arid ecosystem. *Biol. Conserv.*, **132**:376-381.
- SPECIALE, KL & C EZCURRA. 2011. Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.*, doi:10.1016/j.jaridenv.2011.04.014.
- TILMAN, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**:81-92.
- THOMPSON, K; JP BAKKER & RN BEKKER. 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press.
- THOMPSON, K & JP GRIME. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, **67**:893-921.
- US FOREST SERVICE. 2011. www.fs.fed.us/database/feis/plants/forb/rumace/all.html#INTRODUCTORY
- VELASCO, V & G SIFFREDI. 2009. *Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales de sierras y mesetas occidentales de Patagonia*. Ediciones INTA.
- WHITE, R; S MURRAY & M ROHWEDER. 2000. *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. Washington, D.C.: World Resources Institute.
- WHITTAKER, RH. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**:250-260.
- WILSON, SD & D TILMAN. 1991. Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field plant community. *Oecologia*, **88**:61-71.