

## Efectos de los bordes de caminos y las plantas invasoras sobre la vegetación en pie y el banco de semillas en matorrales norpatagónicos

GISELLE A. CHICHIZOLA<sup>✉</sup>; SOFÍA L. GONZALEZ & ADRIANA E. ROVERE

INIBIOMA, CONICET, Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Río Negro, Argentina.

**RESUMEN.** La construcción de caminos genera impactos ambientales en los ecosistemas que atraviesan, al fragmentar y transformar los hábitats. Esto afecta el ensamble de especies en áreas degradadas y contribuye a la introducción y al aumento de especies de plantas exóticas e invasoras. La introducción de especies invasoras cambia la abundancia y la composición de especies nativas, representando una amenaza para la biodiversidad a nivel global. El objetivo de este trabajo fue analizar el ensamble de la vegetación en pie y el banco de semillas, e identificar las especies invasoras en taludes de desmonte en bordes de camino de matorrales de *Nothofagus antarctica* en el noroeste patagónico. Se analizó la composición, la riqueza, la diversidad y la abundancia de especies exóticas y nativas, y de grupos funcionales de la vegetación en pie y en el banco de semillas en taludes y áreas de referencia cercanas. Los taludes presentaron diferente composición florística, con menor cobertura de la vegetación y densidad de semillas de especies totales, menor riqueza y cobertura de especies nativas, y menor densidad de semillas de especies exóticas que las áreas de referencia. La similitud entre la vegetación en pie y el banco fue alta para las especies exóticas. En la vegetación de los taludes predominaron las hierbas, las gramíneas anuales/bianuales y las perennes exóticas invasoras, y las hierbas, las gramíneas perennes y los arbustos nativos; no se encontraron semillas de arbustos. La presencia de especies exóticas en los taludes puede deberse a las condiciones de los micrositos y a los rasgos de las especies que los colonizan, como a la capacidad de formar banco de semillas, la alta producción de semillas y la forma y el ciclo de vida. Este trabajo en matorrales del noroeste patagónico mostró que los bordes de camino y sus áreas cercanas albergan especies exóticas potencialmente invasoras, y que es importante identificarlas tempranamente para controlarlas.

[Palabras clave: disturbios, *Nothofagus antarctica*, microsito, restauración, taludes viales]

**ABSTRACT.** Effects of roadsides and invasive plants on standing vegetation and seed bank in northern Patagonian shrublands. Road construction generates environmental impacts on ecosystems, fragmenting and transforming habitats. They affect the assemblage of species in degraded areas, contributing to the introduction and increase of invasive exotic plant species. The introduction of invasive species changes the abundance and composition of native species, which represents a threat to global biodiversity. Our objective was to analyze the standing vegetation assemblage and seed bank and to identify invasive species in roadsides embankment of *Nothofagus antarctica* shrublands in northwest Patagonia. The composition, richness, diversity, and abundance of exotic and native species and functional groups of the standing vegetation and in the seed bank were analyzed on road slopes and reference areas. The road slopes presented different floristic composition, with lower total vegetation cover and seed density, lower richness and cover of native species, and lower seed density of exotic species than the reference areas. The similarity between standing vegetation and seed bank was high for exotic species. The vegetation on the slopes of the road was dominated by annual/biannual and perennial herbs and exotic invasive species and by native perennial herbs and grasses and shrubs; no shrub seeds were found there. The presence of exotic species on road slopes may respond to the conditions of the microsites and the traits of the species that colonize them, such as their ability to form seed banks, their high seed production, or their life form and life cycle. This work showed that in the shrublands of northwestern Patagonia, roadsides and nearby areas present potentially invasive exotic species, highlighting the importance of early identification for their control.

[Keywords: disturbances, *Nothofagus antarctica*, microsite, restoration, road slope]

## INTRODUCCIÓN

La introducción de especies exóticas amenaza la biodiversidad a nivel mundial, exacerbada por la globalización de las últimas décadas (Núñez et al. 2010; Premakumari et al. 2022). Las especies exóticas invasoras pueden propagarse en diversos hábitats y establecer poblaciones estables difíciles de erradicar (Fonseca et al. 2013), causando la extinción de especies nativas y la pérdida de servicios ecosistémicos (Pyšek et al. 2017; Premakumari et al. 2022). Los efectos de las invasiones de plantas sobre la biodiversidad, la salud y la economía crean grandes desafíos para su manejo y control (Mack et al. 2000); estos son algunos de los retos principales en la práctica de la restauración ecológica (Zalba 2013; Guo et al. 2018).

La remoción de la vegetación y el movimiento de suelos que produce la construcción de rutas y caminos generan cambios en las comunidades naturales. Estos disturbios exponen los suelos a procesos erosivos que alteran su calidad para el crecimiento de las plantas (Coffin et al. 2007; Mola et al. 2011). Las superficies con pendiente que resultan del movimiento de suelo en los bordes de caminos (i.e., taludes de desmonte) crean nuevos hábitats homogéneos desprovistos de vegetación y con baja competencia, que en las primeras etapas liberan recursos (e.g., luz, espacio, nutrientes) disponibles para que los exploten las especies de rápido crecimiento y alta producción de semillas, muchas de las cuáles son exóticas (Valladares et al. 2008; McDougall et al. 2018). El establecimiento de especies exóticas modifica la composición, la riqueza y la abundancia de especies con respecto a las áreas cercanas menos disturbadas, y altera el ensamble de los grupos funcionales (Parendes and Jones 2000; Mola et al. 2011; Chichizola et al. 2021). Desde estos nuevos hábitats se pueden propagar a áreas aledañas, siempre y cuando no estén limitadas por la competencia con la flora nativa (Murcia 1995; Margutti et al. 1996; Cadenasso and Pickett 2001).

Conocer la composición florística de la vegetación nativa y de los bordes de caminos permite identificar especies nativas clave para su reintroducción y para la distribución y abundancia de las especies exóticas a controlar (Trombulak and Frissell 2000; Ramírez-Marcial et al. 2004; Lázaro-Lobo and Ervin 2021). Se requiere identificar las plantas nativas y exóticas para proponer

medidas de manejo y elaborar protocolos de restauración ecológica (Valladares et al. 2011). El conocimiento de la composición y la dinámica de ambos grupos en el banco de semillas permite predecir la respuesta de la vegetación a diversos disturbios (Thompson et al. 1993; Gioria and Pyšek 2016). La presencia de un banco de semillas viable de especies nativas en áreas degradadas es importante para la regeneración post-disturbio (Lamb and Gilmour 2003), pero también puede ser un reservorio para la propagación de las especies exóticas (Parendes and Jones 2000; Chichizola et al. 2021).

Los matorrales se caracterizan por su alta diversidad (Sala et al. 2000). La invasión de plantas exóticas en estas comunidades se ha estudiado en diversas regiones del mundo (Fisher et al. 2009; Goldstein et al. 2014; Aguilar-Garavito and Cortina 2022). En matorrales del noroeste de la Patagonia argentina se estudió la invasión de especies exóticas asociada a disturbios como el ganado y el fuego (de Paz and Raffaele 2013; Blackhall et al. 2015), pero no existen antecedentes que evalúen el impacto de la construcción de caminos sobre la composición de la vegetación y el banco de semillas de especies nativas y exóticas. El objetivo de este trabajo fue analizar el ensamble de la vegetación en pie y el banco de semillas e identificar las especies invasoras en los taludes de bordes de camino dentro de matorrales de *Nothofagus antarctica* del noroeste patagónico, y compararlos con los de las áreas de referencia cercanas. Nuestra hipótesis es que la construcción y el mantenimiento de los caminos alteran las condiciones microambientales de los taludes y resultan una perturbación frecuente que afecta el ensamble de especies, favoreciendo la colonización de especies con ciclo de vida corto, alta y rápida germinación y tolerantes al estrés ambiental, características típicas de las plantas exóticas invasoras. Por lo tanto, esperamos que en los taludes de desmonte: i) la composición florística sea diferente a la de las áreas de referencia; ii) haya menor riqueza, diversidad de especies, abundancia total y de especies nativas, y mayor abundancia de especies exóticas en la vegetación en pie y el banco de semillas que en las áreas de referencia; iii) predominen los grupos funcionales de hierbas y gramíneas anuales/bianuales y perennes tanto en la vegetación en pie como en el banco de semillas. La detección de especies que podrían ser una amenaza en términos de invasión biológica permite planificar

acciones de prevención, manejo y control, como también contribuir al conocimiento para la conservación y restauración de los matorrales andino-patagónicos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

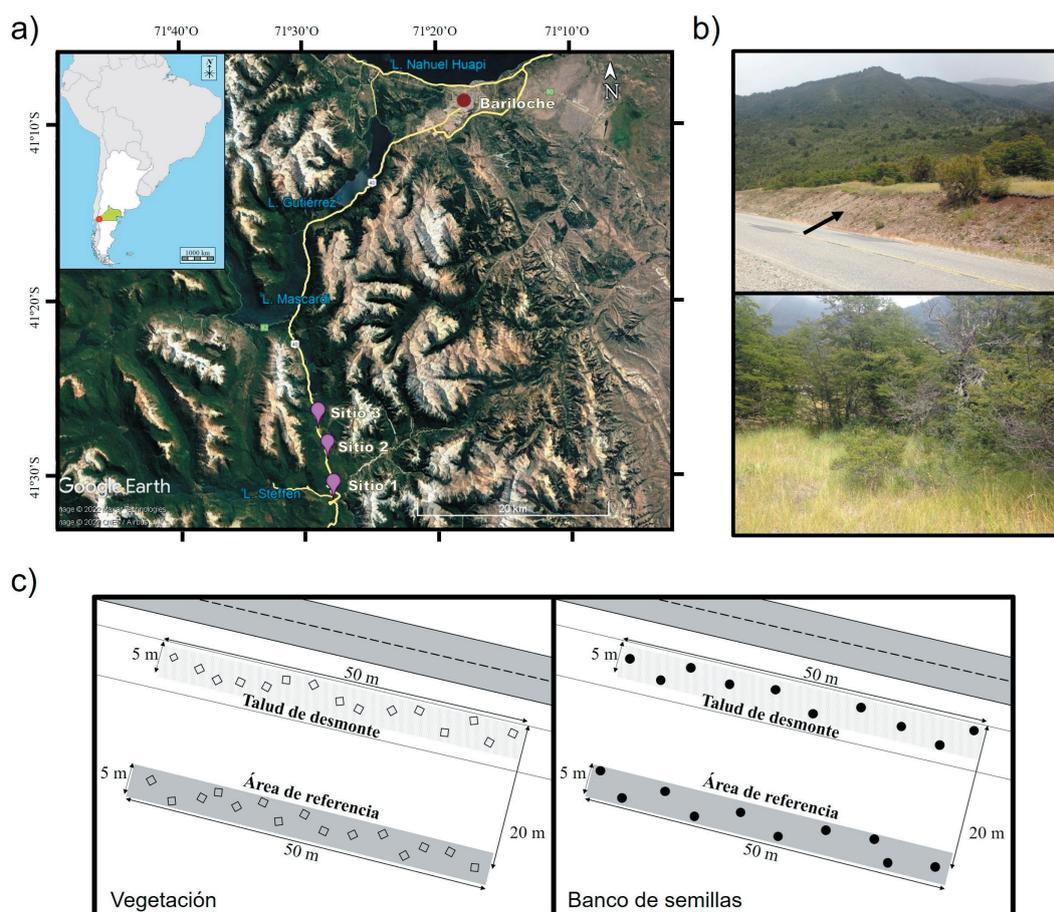
### Área de estudio

Se seleccionaron tres puntos de muestreo ( $41^{\circ}31'22''$  S -  $71^{\circ}27'44''$  O;  $41^{\circ}29'56''$  S -  $71^{\circ}27'58''$  O;  $41^{\circ}27'20''$  S -  $71^{\circ}28'52''$  O) distanciados 4 km entre sí a lo largo del tramo Bariloche-El Bolsón de la Ruta Nacional 40 (Río Negro, Argentina), dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. En esta zona, la ruta atraviesa matorrales abiertos dominados por *Nothofagus antarctica* (ñire, de hoja caduca) (Figura 1a) ubicados en la parte baja de laderas y valles de la región andino-

patagónica, a una altitud entre 915 y 1050 m s. n. m. El clima es templado-frío y húmedo, con una precipitación media anual de 1200 mm concentrada en invierno como lluvia y nieve. La vegetación leñosa acompañante está compuesta por *Schinus patagonica*, *Dioatea juncea*, *Lomatia hirsuta*, *Maytenus boaria*, *Embothrium coccineum*, *Chusquea culeou*, *Berberis microphylla* y *Ribes magellanicum* (Ezcurra and Brion 2005).

### Diseño de muestreo

En cada punto de muestreo se seleccionaron y delimitaron dos sitios cercanos de  $50 \times 5$  m =  $250$  m<sup>2</sup> (con sus lados más largos paralelos al camino) para evaluar la vegetación en pie (de aquí en adelante 'vegetación') y el banco de semillas. Un fue un sitio degradado de salud de desmonte (TD) al lado de la ruta,



**Figura 1.** a) Localización del área de estudio. b) Talud de desmonte (arriba, flecha negra) y área de referencia (abajo). c) Esquemas del diseño de muestreo para la vegetación en pie (cuadrados: parcelas) y el banco de semillas (punto negro: muestras de sustrato).

**Figure 1.** a) Location of study area. b) Road slopes (up, black arrow) and reference area (down). c) Sketch of sampling design for the standing vegetation (square: plot) and the seed bank (black point: soil sample).

y el otro, un sitio a 20 m de distancia de la ruta en dirección contraria —considerado como área de referencia (AR)—, no afectado de manera directa por la construcción y el mantenimiento de la ruta (Figura 1b,c). Los TD, de una antigüedad aproximada de 30 años, se seleccionaron considerando similar orientación, pendiente y tipo de suelo. En los TD se realiza periódicamente mantenimiento para remover la nieve en invierno, con poda de ramas pero sin remoción de sustrato ni de la vegetación.

#### *Muestreo de la vegetación*

En diciembre de 2016 (primavera) se estimó la cobertura, según el método de Braun-Blanquet (Newton 2007), de cada una de las especies de plantas presentes en cada una de las 15 parcelas de 1 m<sup>2</sup> ubicadas aleatoriamente en cada sitio (TD y AR) (Figura 1c). Además, las especies presentes fuera de la parcela de 1 m<sup>2</sup>, pero a una distancia menor a 1 m de sus bordes (i.e., dentro de un cuadrado concéntrico de 9 m<sup>2</sup>) fueron registradas como especies acompañantes. Estas especies fueron solo consideradas para los análisis de composición florística y para estimar los índices de riqueza total y de similitud de Sørensen (cualitativo).

#### *Evaluación del banco de semillas*

En abril de 2017 (otoño), post-dispersión y antes de la época de germinación de semillas, se extrajeron aleatoriamente 10 muestras de suelo de 8.5 cm de diámetro y 3 cm de profundidad (incluyendo la hojarasca superficial) de cada sitio para evaluar el banco de semillas germinable (Figura 1c). Se utilizó el método de germinación de semillas para estimar la densidad de semillas y determinar la composición del banco germinable (Thompson et al. 1997). Las muestras fueron almacenadas en bolsas individuales rotuladas a 5 °C y en oscuridad por 4 meses. Pasado ese período fueron tamizadas para eliminar restos vegetales grandes y gravas, colocadas en contenedores individuales sobre un sustrato de arena estéril (para favorecer el escurrimiento del agua) y dispuestas en un invernadero bajo condiciones de riego controlado en septiembre. Durante los 10 meses posteriores y hasta junio 2018 se identificaron y cuantificaron semanalmente las plántulas emergidas según la bibliografía botánica regional disponible (Correa 1969-1998; Puntieri and Chiapella 2011). En los casos en que no pudieron ser determinadas como plántulas, se trasplantaron para su

identificación mediante la observación de estructuras reproductivas en la primavera-verano 2018 (Correa 1969-1998).

#### *Análisis de datos*

Las especies registradas en los muestreos de vegetación y del banco de semillas fueron clasificadas en cuatro categorías de acuerdo a su origen biogeográfico y distribución en el Cono Sur: exóticas no invasoras, exóticas invasoras, nativas no endémicas y nativas endémicas, según Ezcurra y Brion (2005) y Zuloaga et al. (2008). Las especies consideradas endémicas pertenecen a las regiones de la Argentina y de Chile. Las especies exóticas invasoras se identificaron a partir de las bases de datos The Global Invasive Species Database (ISSG 2019), Global Register of Introduced and Invasive Species (GRIIS 2019), Sistema de Información de Biodiversidad de Parques Nacionales de Argentina (SIB 2022), y bibliografía de la región (Fuentes et al. 2014; Herrera et al. 2016). Además, las especies se clasificaron en cuatro grupos funcionales sobre la base de su forma de crecimiento y ciclo de vida: hierbas y gramíneas anuales/bianuales (GF I), hierbas y gramíneas perennes (GF II), arbustos (GF III) y árboles (GF IV) (Correa 1969-1998; Gonzalez and Ghermandi 2008). En el GF IV se consideraron los renovales de árboles menores a 1 m de altura.

Para evaluar la similitud de la composición florística de la vegetación y en el banco de semillas, entre los sitios TD y los sitios AR se consideraron primero a todas las especies juntas, y luego separadas por su origen (solo el grupo de especies nativas, solo el grupo de especies exóticas). Se utilizó la técnica de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para datos no normales o que están en una escala discontinua, que utiliza el coeficiente de Bray-Curtis para calcular la similitud de matrices (Faith et al. 1987). Para evaluar las diferencias en la composición de las especies se utilizó la técnica no paramétrica de análisis multivariado de varianza ANOSIM de dos vías, en el cual el tipo de sitio (TD, AR) es el factor predictor, y las 15 parcelas de 1 m<sup>2</sup> fueron consideradas pseudoréplicas anidadas en cada punto de muestreo (réplica) (Clarke and Warwick 2001; Somerfield et al. 2021). Cuando la diferencia fue considerada significativa, se realizó un análisis de SIMPER para determinar las especies que más contribuyeron a la disimilitud (Clarke and Warwick 2001). Los análisis se realizaron

con el software PAST (versión 4.02; Hammer et al. 2001). Para analizar la similitud de la composición de especies exóticas y nativas entre la vegetación en pie y el banco de semillas en los TD y las AR, se utilizó el índice de Sørensen cualitativo:  $S=2c/(2c+a+b)$ , en el cual  $c$  es el número de especies comunes,  $a$  es el número de especies exclusivas de la vegetación y  $b$  es el número de especies exclusivas del banco de semillas.

Para estimar la diversidad de especies exóticas y nativas en cada parcela (vegetación) y en cada muestra de suelo (banco de semillas) se utilizó el índice de Shannon-Weaver (Shannon and Weaver 1949):  $H'=-\sum P_i \ln(P_i)$ , en el que  $P_i$  es la proporción de individuos de cada especie; se lo calculó con el software PAST (versión 4.02) (Hammer et al. 2001). La diversidad de las especies de plantas se analizó con modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) con distribución gaussiana mediante la función lmer del paquete lme4 (Zuur et al. 2009; Bates et al. 2015) dentro del software R (versión 4.0.4) (R Core Team 2023). Las variables predictivas binarias fueron el tipo de sitio (TD, AR) y el origen de la especie (nativa, exótica), con un factor aleatorio afectando la ordenada de cada punto de muestreo. Para la diversidad de especies en el banco de semillas, en cambio, se compararon las medias con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis debido al desbalanceo de la variable respuesta. Cuando las diferencias se consideraron significativas, las comparaciones múltiples *a posteriori* se hicieron con pruebas de Wilcoxon (Siegel and Castellan 1995) con el programa SPSS versión 23.0 para Windows (IBM 2015).

Para analizar la cobertura de la vegetación total, por origen y por grupos funcionales entre los TD y AR se ajustaron MLGM con distribución Beta (función glmmTMB del paquete glmmTMB) (Zuur et al. 2009; Bolker 2021), en la cual la variable respuesta fue el porcentaje de cobertura (%) y las variables predictivas fueron el tipo de sitio, el origen de las plantas y los grupos funcionales (GF I, GF II, GF III y GF IV). Para modelar la riqueza media (número de especies por muestra) y la densidad del banco de semillas (semillas/m<sup>2</sup>) se ajustaron MLGM con distribución Poisson (función glmer del paquete lme4 para R) (Bates et al. 2015), con las variables predictivas tipo de sitio, origen de las plantas, y solo para el caso del banco de semillas, los grupos funcionales. En todos los modelos se contempló a la

variabilidad entre puntos de muestreo como un efecto aleatorio afectando sus ordenadas al origen. Para todos los modelos se evaluó la relevancia de cada variable predictora fija mediante pruebas de cociente de verosimilitud (likelihood ratio tests, LRT) por medio del estadístico Chi cuadrado (Zuur et al. 2009). La normalidad para los modelos con distribución gaussiana y la homogeneidad de varianzas para los modelos mixtos fueron analizadas visualmente mediante gráficos de residuales de los modelos finales ajustados (qq-plot e histograma de residuales). Para las comparaciones múltiples *a posteriori* de las variables sitio, origen y grupos funcionales se utilizó el método de ajuste de Benjamini and Hochberg (1995) (BH o su alias Fdr), utilizando la función glht del paquete de R multcomp (Hothorn et al. 2008). Todos los análisis fueron realizados con el software R (versión 4.0.4) (R Core Team 2023).

## RESULTADOS

### *Composición florística y origen*

En la vegetación y el banco de semillas de los taludes de desmonte (TD) y de las áreas de referencia (AR) de los matorrales de *Nothofagus antarctica* se registró un total de 72 especies de plantas pertenecientes a 32 familias (Tabla 1). Las familias con mayor número de especies fueron Asteraceae, Poaceae y Rosaceae (Tabla 1).

En la vegetación y el banco de los TD se detectaron 53 especies pertenecientes a 27 familias, de las cuales 14 especies (29%) fueron exóticas y se consideraron invasoras, 34 especies (71%) fueron nativas —de las que 23 especies (48%) fueron endémicas— y cinco taxones (10%) no se pudieron identificar a nivel de especie (Tabla 1). En las AR se detectaron 58 especies pertenecientes a 27 familias, en las que 16 especies (29%) fueron exóticas —entre ellas, 15 especies (27%) se consideraron invasoras—, 39 especies (71%) fueron nativas —de las que 26 especies (47%) se consideraron endémicas— y tres taxones (9%) no pudieron identificarse (Tabla 1).

### *Similitud de la vegetación y el banco*

La composición total de especies (exóticas+nativas) fue diferente entre TD y AR tanto en la vegetación (ANOSIM: R global=0.37, Stress=0.32, P<0.001) (Figura 2a) como en el banco de semillas germinable (R

**Tabla 1.** Cobertura media (error estándar) en la vegetación en pie y densidad media de semillas (error estándar) del banco de semillas de las especies en los taludes de desmonte y áreas de referencia en matorrales de *Nothofagus antarctica* ( $p < 0.05$ ), según los grupos funcionales definidos (GF I: hierbas y gramíneas anuales/bianuales; GF II: hierbas y gramíneas perennes; GF III: arbustos; GF IV: árboles) y el origen biogeográfico de las especies (exótico o nativo). \*Especies exóticas invasoras. \*\*Especies nativas endémicas. n.i.: taxón no identificado a nivel de especie. p: especies encontradas en los mismos sitios alrededor de las parcelas de muestreo.

**Table 1.** Mean (standard error) standing vegetation cover, and mean (standard error) seed density of the seed bank of the species in the roadside and reference areas in *Nothofagus antarctica* shrublands ( $p < 0.05$ ), according to defined functional groups (GF I: annual/biannual herbs and grasses; GF II: perennial herbs and grasses; GF III: shrubs; GF IV: trees) and by the biogeographic origin of species (exotic or native). \*Invasive exotic species. \*\*Endemic native species. n.i.: taxon not identified to species level. p: species found in the same sites around the square sampling plots.

Nombre científico (familia)	Taludes de desmonte		Áreas de referencia	
	Vegetación (%)	Banco de semillas (semillas/m <sup>2</sup> )	Vegetación (%)	Banco de semillas (semillas/m <sup>2</sup> )
<b>GF I exótico</b>				
<i>Carduus thoermeri</i> (Asteraceae)*	<0.1(<0.1)	-	<0.1(<0.1)	11.7(8.2)
<i>Crepis capillaris</i> (Asteraceae)*	1.1(0.5)	-	1.5(0.5)	-
<i>Draba verna</i> (Brassicaceae)	-	-	-	23.5(14.0)
<i>Epilobium brachycarpum</i> (Onagraceae)*	-	11.7(11.7)	-	-
<i>Holcus lanatus</i> (Poaceae)*	1.1(0.5)	11.7(8.2)	2.1(1.4)	5.9(5.9)
<i>Melilotus albus</i> (Fabaceae)*	-	-	p	-
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (Asteraceae)*	-	-	p	-
Total GF I	2.2(0.1)	23.5(2.8)	3.7(0.3)	41.1(4.0)
<b>GF II exótico</b>				
<i>Achillea millefolium</i> (Asteraceae)*	1.1(0.5)	-	3.3(1.3)	-
<i>Agrostis capillaris</i> (Poaceae)*	<0.1(<0.1)	-	11.8(3.6)	-
<i>Hypochaeris radicata</i> (Asteraceae)*	<0.1(<0.1)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Lupinus polyphyllus</i> (Fabaceae)*	<0.1(<0.1)	-	-	-
<i>Plantago lanceolata</i> (Plantaginaceae)*	0.1(<0.1)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Poa pratensis</i> (Poaceae)*	0.8(0.8)	11.7(8.2)	2.8(2.0)	17.6(9.8)
<i>Rumex acetosella</i> (Polygonaceae)*	4.8(1.8)	58.7(24.4)	3.7(2.0)	94.0(31.3)
<i>Taraxacum officinale</i> (Asteraceae)*	3.6(1.1)	35.2(13.1)	1.1(0.5)	64.6(21.5)
<i>Trifolium repens</i> (Fabaceae)*	<0.1(<0.1)	-	0.1(<0.1)	5.9(5.9)
<i>Veronica serpyllifolia</i> (Plantaginaceae)*	-	-	-	317.2(119.3)
Total GF II	10.6(0.4)	105.7(4.6)	22.9(0.9)	499.3(18.8)
<b>GF III exótico</b>				
<i>Rosa rubiginosa</i> (Rosaceae)*	-	-	p	-
<b>GF IV exótico</b>				
<i>Pinus ponderosa</i> (Pinaceae)*	-	5.9(5.9)	-	-
<b>GF I nativo</b>				
<i>Collomia biflora</i> (Polemoniaceae)	0.4(0.3)	-	0.3(0.1)	-
<i>Festuca australis</i> (Poaceae)**	-	-	-	5.9(5.9)
<i>Heliotropium paronychioides</i> (Boraginaceae)**	-	-	-	11.7(11.7)
<i>Microsteris gracilis</i> (Polemoniaceae)	0.3(0.3)	-	<0.1(<0.1)	11.7(8.2)
Total GF I	0.7(0.3)	-	0.3(0.1)	29.3(8.6)
<b>GF II nativo</b>				
<i>Acaena magellanica</i> (Rosaceae)	-	5.9(5.9)	-	41.1(41.1)
<i>Acaena pinnatifida</i> (Rosaceae)**	8.8(2.4)	41.1(20.1)	9.7(2.2)	11.7(8.2)
<i>Alstroemeria aurea</i> (Alstroemeriaceae)**	-	-	0.3(0.3)	-
<i>Anemone multifida</i> (Ranunculaceae)	5.8(1.6)	-	4.1(1.3)	-
<i>Calceolaria polyrrhiza</i> (Calceolariaceae)**	0.6(0.4)	-	0.1(<0.1)	-
<i>Carex andina</i> (Cyperaceae)**	-	5.9(5.9)	-	17.6(9.8)
<i>Euphorbia collina</i> (Euphorbiaceae)**	-	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Festuca purpurascens</i> (Poaceae)**	-	5.9(5.9)	-	-
<i>Galium hypocarpium</i> (Rubiaceae)**	<0.1(<0.1)	-	-	-
<i>Galium inconspicuum</i> (Rubiaceae)**	-	-	0.3(0.3)	-
<i>Gamochaeta americana</i> (Asteraceae)	-	-	-	29.4(20.8)
<i>Gamochaeta chamissonis</i> (Asteraceae)**	-	5.9(5.9)	-	-
<i>Gamochaeta spiciformis</i> (Asteraceae)**	-	35.2(25.9)	-	88.1(40.3)
<i>Geranium magellanicum</i> (Geraniaceae)**	<0.1(<0.1)	-	-	-
<i>Geum quellyon</i> (Rosaceae)**	<0.1(<0.1)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Juncus balticus</i> (Juncaceae)	-	5.9(5.9)	-	-
<i>Luzula chilensis</i> (Juncaceae)**	0.3(0.3)	-	<0.1(<0.1)	17.6(13.0)
<i>Mutisia spinosa</i> (Asteraceae)**	0.3(0.3)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Osmorhiza berteroi</i> (Apiaceae)	-	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Oxalis valdiviense</i> (Oxalidaceae)**	1.0(0.8)	-	-	-
<i>Phacelia secunda</i> (Boraginaceae)	0.9(0.4)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Poa lanuginosa</i> (Poaceae)	<0.1(<0.1)	-	1.0(0.8)	5.9(5.9)
<i>Potentilla chilensis</i> (Rosaceae)	-	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Quinchamalium chilense</i> (Schoepfiaceae)	<0.1(<0.1)	-	-	-
<i>Sisyrinchium arenarium</i> (Iridaceae)**	<0.1(<0.1)	-	0.3(0.3)	-
<i>Solidago chilensis</i> (Asteraceae)	-	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Vicia nigricans</i> (Fabaceae)**	<0.1(<0.1)	-	0.6(0.4)	-
Total GF II	17.8(0.2)	105.7(2.8)	16.7(0.2)	221.5(5.2)

**Tabla 1.** Continuación**Table 1.** Continuation

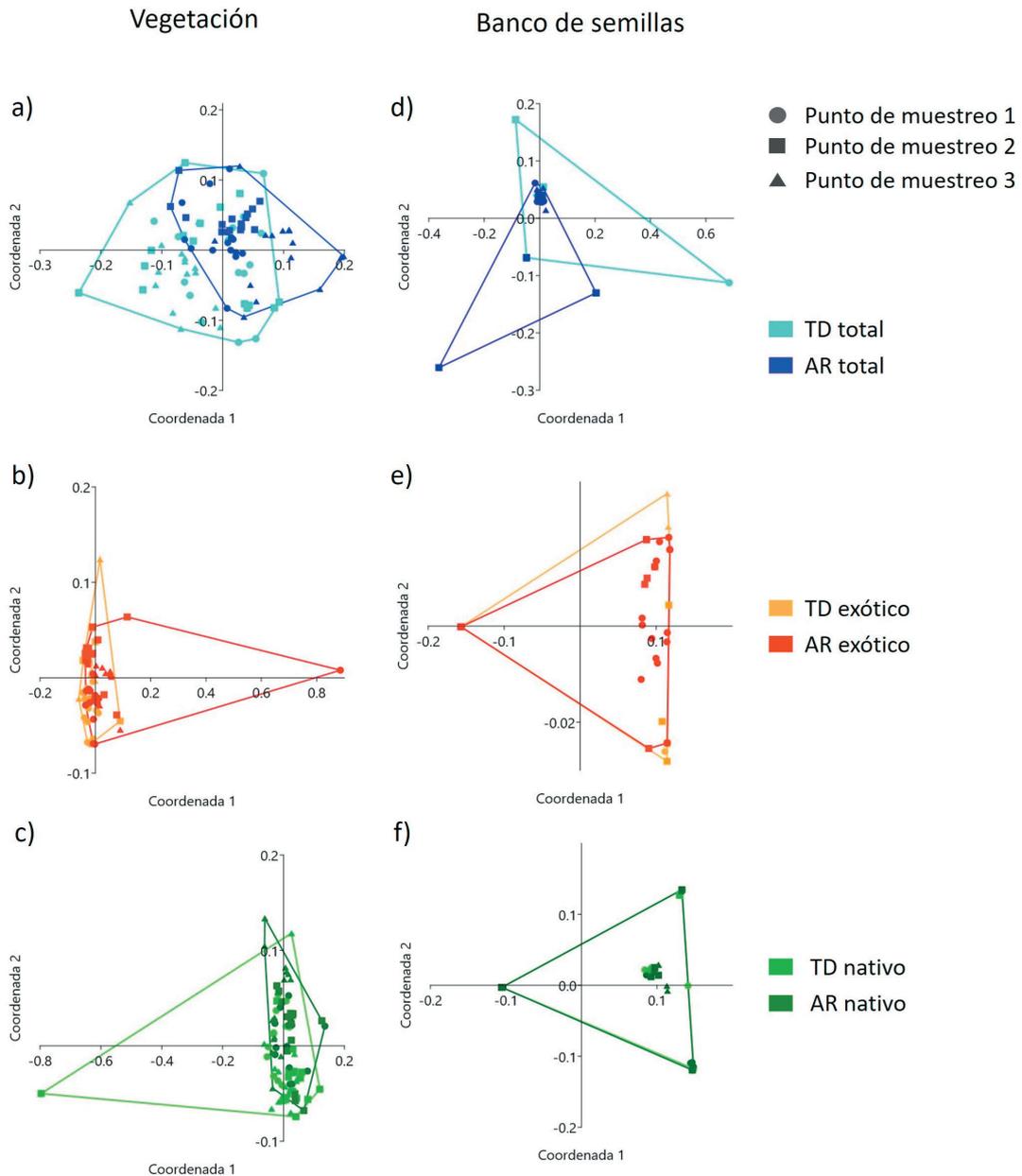
GF III nativo				
<i>Acaena splendens</i> (Rosaceae)	3.9(1.7)	-	3.8(1.5)	-
<i>Azorella prolifera</i> (Apiaceae)	0.3(0.3)	-	0.8(0.8)	-
<i>Baccharis magellanica</i> (Asteraceae)**	2.8(1.5)	-	11.9(3.6)	-
<i>Baccharis rhomboidalis</i> (Asteraceae)**	3.2(2.0)	-	-	-
<i>Berberis microphylla</i> (Berberidaceae)**	2.7(1.6)	-	6.4(2.3)	-
<i>Chusquea culeou</i> (Poaceae)**	-	-	2.9(2.1)	-
<i>Diostea juncea</i> (Verbenaceae)**	0.3(0.3)	-	0.8(0.8)	-
<i>Discaria chacaye</i> (Rhamnaceae)**	1.9(1.2)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Fabiana imbricata</i> (Solanaceae)**	-	-	0.8(0.8)	-
<i>Maytenus chubutensis</i> (Celastraceae)**	<0.1(<0.1)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Ribes cucullatum</i> (Grossulariaceae)**	<0.1(<0.1)	-	0.5(0.3)	-
<i>Ribes magellanicum</i> (Grossulariaceae)**	-	-	3.7(2.1)	-
<i>Schinus patagonica</i> (Anacardiaceae)**	0.3(0.3)	-	1.8(1.2)	-
<i>Senecio</i> sp. (Asteraceae)	-	-	p	-
Total GF III	15.5(0.7)	-	33.6(1.2)	-
GF IV nativo				
<i>Embothrium coccineum</i> (Proteaceae)**	-	-	p	-
<i>Maytenus boaria</i> (Celastraceae)	0.8(0.8)	-	<0.1(<0.1)	-
<i>Nothofagus antarctica</i> (Nothofagaceae)**	5.1(2.0)	-	30.9(4.4)	-
Total GF IV	6.0(0.9)	-	30.9(1.5)	-
Asteraceae n.i. (Asteraceae)	-	11.7(8.2)	-	-
<i>Bromus</i> sp. n.i. (Poaceae)	<0.1(<0.1)	-	-	-
Dicotiledónea n.i. (Hierba perenne)	-	5.9(5.9)	-	-
<i>Poa</i> sp. n.i. (Poaceae)	<0.1(<0.1)	-	0.2(<0.1)	-
Poaceae n.i. (Poaceae) (Gramínea perenne)	-	23.5(11.1)	-	35.2(13.1)

**Tabla 2.** Disimilitud promedio (SIMPER) entre los taludes y las áreas de referencia, porcentaje de contribución y porcentaje acumulado de disimilitud de las especies nativas y exóticas de la vegetación en pie y el banco de semillas.**Table 2.** Mean dissimilarity (SIMPER) between roadsides and their reference areas, plus percent contribution and cumulative percent dissimilarity for native and exotic species of vegetation and seed bank.

Especies	Disimilitud promedio (%)	Contribución (%)	Acumulado (%)
Vegetación			
Exóticas			
<i>Agrostis capillaris</i>	18.7	20.5	20.5
<i>Rumex acetosella</i>	16.9	18.6	39.1
<i>Taraxacum officinale</i>	14.4	15.8	54.9
<i>Achillea millefolium</i>	13.4	14.7	69.6
<i>Holcus lanatus</i>	9.6	10.6	80.1
Otras	18.1	19.9	100
Nativas			
<i>Nothofagus antarctica</i>	25.1	28.6	28.6
<i>Acaena pinnatifida</i>	11.2	12.7	41.3
<i>Baccharis magellanica</i>	10.7	12.2	53.5
<i>Berberis microphylla</i>	7.0	8.0	61.5
<i>Anemone multifida</i>	6.7	7.6	69.1
<i>Acaena splendens</i>	6.3	7.2	76.3
<i>Ribes magellanicum</i>	3.6	4.2	80.4
Otras	17.2	19.6	100.0
Banco de semillas			
Exóticas			
<i>Veronica serpyllifolia</i>	30.6	37.2	37.2
<i>Rumex acetosella</i>	21.4	26.0	63.3
<i>Taraxacum officinale</i>	16.8	20.4	83.7
Otras	13.4	16.3	100.0
Nativas			
<i>Gamochaeta spiciformis</i>	22.3	30.6	30.6
<i>Acaena pinnatifida</i>	12.5	17.2	47.9
<i>Gamochaeta americana</i>	5.9	8.1	56.0
<i>Microsteris gracilis</i>	5.5	7.6	63.5
<i>Acaena magellanica</i>	5.1	7.1	70.6
<i>Carex andina</i>	5.1	7.0	77.6
Otras	16.3	22.4	100.0

global=0.07, Stress=0.72,  $P=0.029$ ) (Figura 2b), aunque estas diferencias fueron sutiles. Al analizar por separado las especies de diferente origen biogeográfico, el patrón se repitió: TD y AR difirieron tanto en la vegetación (exóticas:  $R_{\text{global}}=0.27$ , Stress=0.47,  $P<0.001$ ; nativas:  $R_{\text{global}}=0.13$ , Stress=0.43,  $P<0.001$ ) (Figuras

2c,d) como en el banco de semillas (exóticas:  $R_{\text{global}}=0.18$ , Stress=0.55,  $P=0.002$ ; nativas:  $R_{\text{global}}=0.06$ , Stress=0.58,  $P=0.040$ ) (Figuras 2e,f). En la vegetación, las especies exóticas que más contribuyeron a la disimilitud entre tipos de sitio fueron *Agrostis capillaris* (en AR) y *Rumex acetosella* (en TD), mientras que las



**Figura 2.** Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de todas las especies (total) y separadas por origen en la vegetación en pie (a-c) y el banco de semillas (d-f) en los taludes de desmonte (TD) y en las áreas de referencia (AR). Las líneas representan los polígonos de convergencia.

**Figure 2.** Non-metric multidimensional scaling analysis of all species (total) and separated by origin in the standing vegetation (a-c) and in the seed bank (d-f) in the road slopes (TD) and reference areas (AR). The lines represent the convergence polygons.

especies nativas *Nothofagus antarctica*, *Acaena pinnatifida* y *Baccharis magellanica* fueron las que más contribuyeron a la cobertura en las AR (Tablas 1 y 2). En el banco de semillas, entre las especies exóticas, *Veronica serpyllifolia* y *R. acetosella* fueron las que presentaron mayor densidad de semillas en AR, mientras que entre las especies nativas, *Gamochaeta spiciformis* (en AR) y *A. pinnatifida* (en TD) fueron las que más contribuyeron (Tablas 1 y 2). La similitud en la composición de las especies exóticas entre la vegetación y el banco de semillas germinable de TD fue 44.4%, mientras que para AR fue 54.5%. La similitud en la composición de especies nativas entre vegetación y banco en TD fue 5.7%, mientras que en AR fue 18.2%.

#### Características de la vegetación

La riqueza media de especies exóticas en la vegetación fue similar en ambos sitios (TD=2.4±0.2, AR=2.7±0.3), mientras que la riqueza de nativas fue menor en TD (TD=4.1±0.3, AR=5.1±0.3;  $X^2=56.3$ , g.l.=3,  $P<0.001$ ). La diversidad de las especies exóticas fue menor a la de las especies nativas en ambos sitios ( $X^2=42.2$ , g.l.=3,  $P<0.001$ ) (Figura 3a). La cobertura total y de especies nativas fueron menores en TD que en AR, mientras que la cobertura de especies exóticas fue similar entre sitios (total:  $X^2=24.6$ , g.l.=1,  $P<0.001$ ; exóticas y nativas:  $X^2=85.3$ , g.l.=3,  $P<0.001$ ) (Figura 3b). En TD, la cobertura de especies exóticas y nativas fue similar, mientras que en AR, la cobertura de especies exóticas fue menor a la de nativas (Figura 3b). La cobertura de las hierbas y gramíneas anuales/bianuales exóticas fue similar en ambos sitios, mientras que la cobertura de las hierbas y gramíneas perennes exóticas fue menor en TD que en AR (Figura 3c). En TD, las hierbas y gramíneas anuales/bianuales y perennes exóticas fueron predominantes. En AR, la cobertura de las hierbas y gramíneas perennes exóticas fue mayor que aquella de las anuales/bianuales exóticas ( $X^2=187.1$ , g.l.=15,  $P<0.001$ ) (Figura 3c y Material Suplementario-Tabla S1). No se encontraron arbustos ni renovales arbóreos exóticos en ninguno de los sitios (Figura 3c). Para las especies nativas, la cobertura de arbustos y renovales arbóreos en los TD fue menor que en AR, mientras que la cobertura de las hierbas y gramíneas anuales/bianuales y perennes fue similar entre sitios (Figura 3c). En TD predominaron las hierbas y gramíneas perennes y los arbustos nativos cuya cobertura fue mayor que la de las hierbas gramíneas anuales/bianuales y renovales arbóreos

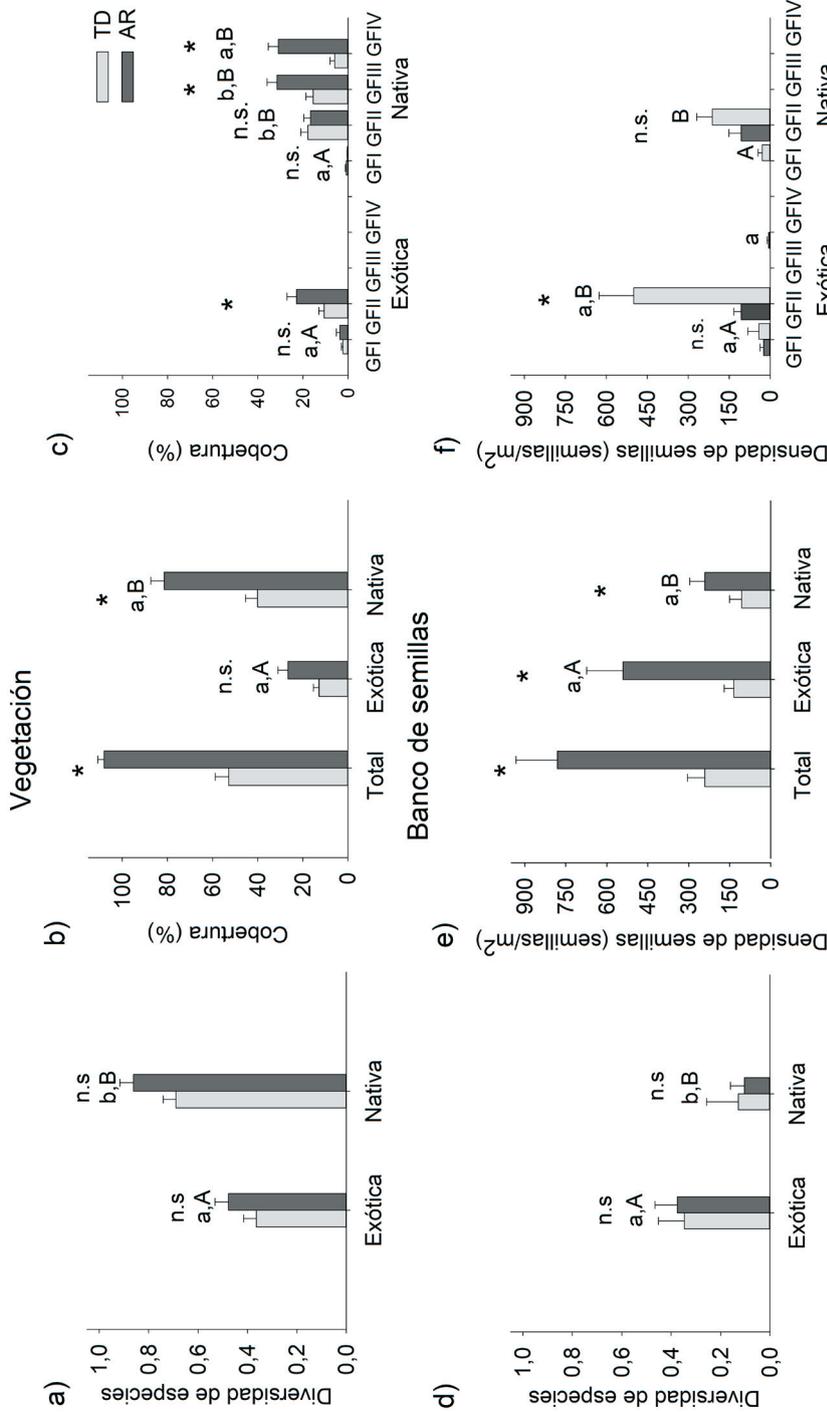
nativos (Figura 3c). En AR predominaron las hierbas y gramíneas perennes, los arbustos y renovales arbóreos nativos, con mayor cobertura que la de las hierbas y gramíneas anuales/bianuales (Figura 3c). Los estadísticos de las pruebas *a posteriori* se presentan en Material Suplementario-Tabla S1.

#### Características del banco de semillas

La riqueza media de especies exóticas en el banco de semillas de TD fue menor que en AR (TD=0.6±0.1, AR=1.4±0.2), mientras que la riqueza de especies nativas fue similar en ambos sitios (TD=0.4±0.1; AR=0.7±0.1;  $X^2=31.3$ , g.l.=3,  $P<0.001$ ; ver Material Suplementario-Tabla S1). La diversidad de las especies exóticas fue mayor al de las especies nativas en ambos sitios ( $H=8.07$ , g.l.=3,  $P=0.045$ ) (Figura 3d); no obstante, la diversidad de cada uno de los grupos de especies fue similar en ambos sitios. En el banco, la densidad total de semillas, de especies exóticas y nativas de TD fueron menores que aquellas de AR ( $X^2=51.2$ , g.l.=1,  $P<0.001$ ) (Figura 3e). En TD, la densidad de semillas de especies exóticas fue similar a aquella de las nativas, mientras que en AR la densidad de semillas de especies nativas fue menor que la de las exóticas ( $X^2=71.9$ , g.l.=3,  $P<0.001$ ) (Figura 3e). La densidad de semillas de las hierbas y gramíneas perennes exóticas fue menor en TD que en AR, mientras que no se encontraron diferencias significativas para las hierbas y gramíneas anuales/bianuales exóticas al comparar entre sitios ( $X^2=281.7$ , g.l.=9,  $P<0.001$ ) (Figura 3f, Material Suplementario-Tabla S1). En TD, la densidad de semillas de los arbustos y las hierbas y gramíneas anuales/bianuales y perennes exóticas fueron similares, y no se encontraron semillas de arbustos exóticos (Figura 3f). En AR, las hierbas y gramíneas anuales/bianuales exóticas fueron predominantes, y no se encontraron semillas de arbustos y renovales arbóreos exóticos (Figura 3f). En TD solo se registraron semillas de hierbas y gramíneas perennes nativas, siendo su densidad similar a la de AR (Figura 3f). En AR predominaron las hierbas y gramíneas perennes nativas y no se encontraron semillas de arbustos y renovales arbóreos nativos (Figura 3f). Los estadísticos de las pruebas *a posteriori* se presentan en Material suplementario-Tabla S1.

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que en los taludes de desmonte a lo largo de una ruta



**Figure 3.** a) Diversidad media (error estándar) de la vegetación. b) Cobertura media (error estándar) total de especies exóticas y nativas. c) Cobertura de los grupos funcionales (GF I: hierbas y gramíneas anuales/bianuales; GF II: hierbas y gramíneas perennes; GF III: arbustos; GF IV: árboles) en los taludes de desmonte (TD) y en las áreas de referencia (AR). d) Diversidad media (error estándar) del banco de semillas. e) Densidad media de semillas (error estándar) especies totales, de exóticas y de nativas. f) Densidad de los grupos funcionales. \*Diferencias significativas entre TD y AR ( $P < 0.05$ ). Letras minúsculas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre los dos orígenes en TD, y letras mayúsculas, diferencias en AR. Los resultados detallados de las comparaciones múltiples *a posteriori* se muestran en el Material Suplementario-Tabla S1.

**Figure 3.** a) Mean diversity (standard error) of the vegetation. b) Mean cover (standard error) of total, exotic and native species. c) Cover of functional groups (GF I: annual/biannual herbs and grasses; GF II: perennial herbs and grasses; GF III: perennial shrubs; GF IV: trees) at road slopes (TD) and reference areas (AR). d) Mean diversity (standard error) of the seed bank. e) Mean seed density (standard error) of total, exotic and native species. f) Seed density of functional groups at TD and AR ( $P < 0.05$ ). Lower-case letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between the two origin at TD, and capital letters represent differences of the multiple a posteriori comparisons are shown in Supplementary Material-Table S1.

que atraviesa los matorrales del noroeste patagónico predominaron las hierbas y gramíneas anuales/bianuales, y perennes exóticas reconocidas en la región como invasoras. Estas especies tienen rasgos ecofisiológicos que les permiten una rápida colonización y persistencia post-disturbio (Herrera et al. 2018), como un ciclo de vida anual y semillas pequeñas con apéndices que les permiten dispersarse a largas distancias. Sin embargo, destacamos que los arbustos nativos y las hierbas y gramíneas perennes nativas fueron predominantes en la vegetación de los taludes. Estas especies son clave por ser tolerantes a disturbios y excluir a las especies exóticas, resultando de interés para restaurar taludes de desmonte en los matorrales patagónicos. Nuestros resultados apoyan parcialmente las hipótesis planteadas, ya que el disturbio ocasionado en los taludes también parece haber afectado al ensamble de especies en las áreas de referencia cercanas (~20 m), que en 30 años cuentan con alta abundancia de especies exóticas con afinidad por ambientes húmedos. Tanto en los matorrales como en otros ambientes del noroeste patagónico, los asentamientos humanos, el turismo y la presencia de animales domésticos favorecen la propagación de especies exóticas hacia áreas menos disturbadas (Damascos et al. 2005), con un efecto mayor en cercanías a los bordes de los caminos (Margutti et al. 1996; Pauchard and Alaback 2004; Speziale et al. 2018; Fuentes-Lillo et al. 2021). En futuros trabajos se debería evaluar la distancia óptima de las áreas de referencia que puedan reflejar el estado de la flora antes de la propagación de exóticas favorecida por los disturbios asociados a la construcción de caminos.

La similitud entre la vegetación y el banco de semillas fue menor para las especies nativas que para las exóticas, tanto en los taludes como las áreas de referencia; de hecho, en el banco de los taludes solo se encontraron semillas de especies nativas de hierbas y de gramíneas perennes. Esto se debe a que en los matorrales templados, las especies leñosas nativas dominantes no forman bancos de semillas persistentes (Damascos et al. 1999), predominando el rebrote como estrategia de regeneración post-disturbio (Donoso Zegers 1993; de Paz 2014). Gran parte de las especies leñosas tienen semillas grandes; esto dificulta su enterramiento en el suelo, y así quedan expuestas a la depredación y la desecación o pierden rápidamente su viabilidad (Thompson et al. 1993). Por ejemplo, la ausencia de *N. antarctica* en el banco se debe a que posee una

variación interanual elevada en la producción de semillas, prevaleciendo la reproducción vegetativa (Bahamonde et al. 2011).

La riqueza, la cobertura total y la de especies nativas fueron menores en la vegetación de los taludes que en las áreas de referencia, resultados que se esperaban y acorde a trabajos previos (Repetto-Giavelli and Teneb 2012; Chichizola et al. 2021; Lázaro-Lobo and Ervin 2021). En los taludes, las capas superficiales del suelo contienen poca humedad y están compactadas y expuestas a la erosión; esto dificulta el establecimiento de las plántulas (Espigares et al. 2011; Chichizola 2022). Solo las especies tolerantes a ese estrés ambiental logran establecerse con éxito, lo cual afecta en particular al establecimiento de las especies nativas, que disminuye aun cuando existan suficientes semillas en el suelo (Alborch et al. 2003). En los taludes, la cobertura de arbustos y de renovales arbóreos nativos fue menor que en las áreas de referencia, en concordancia con otros estudios en áreas muy degradadas en matorrales y bosques de la región (Damascos et al. 1999; Blackhall et al. 2015). Por otro lado, las hierbas perennes nativas *Acaena pinnatifida* y *Anemone multifida*, y los arbustos nativos *Acaena splendens* y *Baccharis rhomboidalis* predominaron en la vegetación de los taludes. Estas especies poseen dispersión a larga distancia (ectozoócora o anemócora), lo que favorece la colonización en áreas disturbadas (Chichizola 2022). Además, *A. pinnatifida* y *A. multifida* tienen propagación por rizomas (Valcic et al. 1997; Gavini et al. 2019), y tanto *A. splendens* como *B. rhomboidalis* suelen colonizar áreas abiertas y disturbadas (Gonzalez and Ghermandi 2019; Smith-Ramírez et al. 2021). Estas especies presentan rasgos claves para la regeneración post-disturbio (Chichizola 2022) y son candidatas potenciales para la restauración de ambientes degradados en esta región.

En contraste con lo observado en las especies nativas, la riqueza de especies exóticas en la vegetación de los taludes fue similar a la de las áreas de referencia, en coincidencia con Chichizola et al. (2021) para taludes de caminos en ambientes de estepa. Sin embargo, en los taludes, las especies exóticas fueron menos diversas que las especies nativas debido a la dominancia de pocas especies generalistas con alta cobertura (e.g., *Rumex acetosella*). Esta hierba perenne exótica invasora fue la más abundante en los taludes, tanto en la vegetación como en el banco de semillas. En otros matorrales del

noroste patagónico también se reportó su alta abundancia (Speziale and Ezcurra 2011). *Rumex acetosella* fue introducida en el noroste patagónico por el ganado; su éxito en sitios disturbados se debe a su doble estrategia de regeneración (banco de yemas en rizomas y banco de semillas), a su abundante producción de semillas y su elevada competitividad (Franzese and Ghermandi 2012; Chichizola et al. 2021). Además, fue alta la abundancia en los taludes de la hierba perenne *Taraxacum officinale*, la gramínea anual *Holcus lanatus* y hierba anual *Epilobium brachycarpum*, todas invasoras y ruderales (*sensu* Grime 1977), con rasgos y estrategias comunes como una alta producción de semillas pequeñas, livianas y con estructuras que favorecen la dispersión por viento, lo cual facilita su colonización en áreas degradadas. Por otro lado, la alta cobertura y densidad de semillas de las hierbas y gramíneas perennes exóticas en las áreas de referencia se deben a la abundancia de la gramínea invasora *Agrostis capillaris* en la vegetación, y la hierba invasora *V. serpyllifolia* en el banco, ambas mesofíticas, con preferencia por los ambientes húmedos (Sebastià et al. 1994; Albach 2020) y afectadas negativamente por las condiciones desfavorables de los micrositios en los taludes (i.e., baja humedad y alta compactación del suelo). Por otro lado, en los taludes, las especies exóticas del banco de semillas fueron más diversas que las nativas, un patrón frecuente de áreas disturbadas (Gonzalez and Ghermandi 2008, 2021), representando un reservorio latente de especies invasoras a la espera de un disturbio para poder expresarse.

Los matorrales son fuente de alimento y refugio de varios animales y plantas endémicas (Esque et al. 2021), por lo cual es necesario conservarlos. Por esta razón, la gestión integral de especies exóticas invasoras y potencialmente invasoras constituye un tema prioritario en la Argentina, tanto en acciones de contención, como en prevención, detección temprana, monitoreo, mitigación, control o erradicación (MAyDS 2021). Este estudio aporta al conocimiento sobre el estado actual de los bordes de caminos como fuente de propagación y reservorios de especies exóticas potencialmente invasoras en los matorrales del noroste patagónico dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. Conocer la composición de la vegetación y del banco de semillas en estas áreas permite elaborar pautas de manejo y de control de las plantas invasoras, que deben adaptarse para cada situación en particular (e.g., remoción manual de plantas exóticas establecidas en los taludes). Los resultados de este trabajo también permitieron identificar especies nativas que podrían resultar clave para restaurar estos ambientes degradados, tales como las hierbas perennes *Acaena pinnatifida* y *Anemone multifida* y los arbustos nativos *Acaena splendens* y *Baccharis rhomboidalis*.

AGRADECIMIENTOS. Queremos agradecer a Luis Acosta Vargas por su ayuda en los muestreos de campo. Además, agradecer las sugerencias y correcciones propuestas por los revisores y el editor de la revista Fernando A. Milesi, que enriquecieron y mejoraron la redacción del manuscrito.

## REFERENCIAS

- Aguilar-Garavito, M., and J. Cortina. 2022. Vegetation composition and structure in frequently burned northern Andean shrublands. SSRN 4217592. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4217592>.
- Albach, D. C. 2020. *Veronica serpyllifolia* Linnaeus. Flora of North America Association. Volume 17. URL: [beta.florano.rthamerica.org/Veronica\\_serpyllifolia](https://beta.florano.rthamerica.org/Veronica_serpyllifolia).
- Alborch, B., P. García-Fayos, and E. Bochet. 2003. Estimación de los filtros ecológicos que controlan la colonización de taludes de carretera a partir del estudio del banco de semillas del suelo. *Ecología* 17:65-75.
- Bahamonde, H. A., P. L. Peri, L. H. Monelos, and G. Martínez Pastur. 2011. Aspectos ecológicos de la regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* 32(1):20-29. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000100003>.
- Bates, D. M., M. Machler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv:1406.5823. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Benjamini, Y., and Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57(1):289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>.
- Blackhall, M., E. Raffaele, and T. T. Veblen. 2015. Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroste patagónico. *Ecología Austral* 25(1):1-10. <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.1.0.48>.
- Bolker, B. 2021. Getting started with the glmmTMB package. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Cadenasso, M. L., and S. T. Pickett. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15(1):91-7. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99309.x>.

- Chichizola, G. A. 2022. Ecología de la restauración en áreas degradadas por obras viales en el noroeste patagónico. Tesis Doctoral. Centro Regional Universitarios Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche. Argentina. Pp. 278.
- Chichizola, G. A., S. L. Gonzalez, and A. E. Rovere. 2021. Alien plant species on roadsides of the northwestern Patagonian steppe (Argentina). *Plos ONE* 16(2):e0246657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246657>.
- Clarke, K. R., and R. M. Warwick. 2001. Change in Marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Second edition. Primer-E Ltd, Plymouth, United Kingdom.
- Coffin, A. W. 2007. From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15(5):396-406. <https://doi.org/10.1016/j.jtrangeo.2006.11.006>.
- Correa, M. N. 1969-1998. Flora patagónica (República Argentina). Tomo VIII. Parte I-VII. Colección Científica INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Damascos, M. A., L. Ghermandi, and A. H. Ladio. 1999. Persistence of the native species of a Patagonian *Austrocedrus chilensis* forest in Bariloche, Argentina. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 25:21-35.
- Damascos, M. A., A. H. Ladio, A. E. Rovere, and L. Ghermandi. 2005. Semillas de rosa mosqueta: dispersión y germinación en diferentes bosques andino-patagónicos. *Patagonia Forestal* 4:2-6.
- de Paz, M. 2014. Heterogeneidad de micrositios, dinámica de nutrientes y facilitación en especies leñosas de los matorrales del NO de la Patagonia. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche. Argentina. Pp. 281.
- de Paz, M., and E. Raffaele. 2013. Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Plant Ecology* 6(6):459-467. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt004>.
- Donoso Zegers, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Tercera edición. Editorial Universitaria S.A, Santiago de Chile, Chile.
- Espigares, T., M. Moreno-de las Heras, and J. M. Nicolau. 2011. Performance of vegetation in reclaimed slopes affected by soil erosion. *Restoration Ecology* 19(1):35-44. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00546.x>.
- Esque, T. C., L. A. DeFalco, G. L. Tyree, K. K. Drake, K. E. Nussear, and J. S. Wilson. 2021. Priority species lists to restore desert tortoise and pollinator habitats in Mojave Desert shrublands. *Natural Areas Journal* 41(2):145-158. <https://doi.org/10.3375/043.041.0209>.
- Ezcurra, C., and C. Brion. 2005. Plantas del Nahuel Huapi: Catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Faith, D. P., P. R. Minchin, and L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69(1):57-68. <https://doi.org/10.1007/BF00038687>.
- Fisher, J. L., W. A. Loneragan, K. Dixon, J. Delaney, and E. J. Veneklaas. 2009. Altered vegetation structure and composition linked to fire frequency and plant invasion in a biodiverse woodland. *Biological Conservation* 142(10): 2270-2281. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.001>.
- Fonseca, C. R., D. L. Guadagnin, C. Emer, S. Masciadri, P. Germain, and S. M. Zalba. 2013. Invasive alien plants in the Pampas grasslands: a tri-national cooperation challenge. *Biological Invasions* 15(8):1751-1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0406-2>.
- Franzese, J., and L. Ghermandi. 2012. 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. *Ecología Austral* 22(2):101-111. URL: [ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia\\_Austral/article/view/1253](https://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1253).
- Fuentes, N., P. Sánchez, A. Pauchard, J. Urrutia, L. Cavieres, and A. Marticorena. 2014. Plantas invasoras del centro-sur de Chile: Una guía de campo. Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Concepción, Chile.
- Fuentes-Lillo, E., J. J. Lembrechts, L. A. Cavieres, A. Jiménez, S. Haider, A. Barros, and A. Pauchard. 2021. Anthropogenic factors overrule local abiotic variables in determining non-native plant invasions in mountains. *Biological Invasions* 23(12):3671-3686. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02602-8>.
- Galvani, S. S., C. Quintero, and M. Tadey. 2019. Ecological role of a flower-dwelling predator in a tritrophic interaction in northwestern Patagonia. *Acta Oecologica* 95:100-107. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.12.001>.
- Gioria, M., and P. Pyšek. 2016. The legacy of plant invasions: changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *BioScience* 66(1):40-53. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv165>.
- Goldstein, L. J., and K. N. Suding. 2014. Applying competition theory to invasion: resource impacts indicate invasion mechanisms in California shrublands. *Biological Invasions* 16(1):191-203. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0513-0>.
- Gonzalez, S. L., and L. Ghermandi. 2008. Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands. *Plant Ecology* 199(2): 175-185. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9422-1>.
- Gonzalez, S. L., and L. Ghermandi. 2019. Dwarf shrub facilitates seedling recruitment and plant diversity in semiarid grasslands. *PloS ONE* 14(2):e0212058. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212058>.
- Gonzalez, S. L., and L. Ghermandi. 2021. Overgrazing causes a reduction in the vegetation cover and seed bank of Patagonian grasslands. *Plant and Soil*. 464:75-87. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04931-y>.
- GRIS. 2019. The Global Register of Invasive Species (GRIS). International Union for Conservation of Nature (IUCN). URL: [griis.org](https://griis.org).
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111(982):1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>.

- Guo, Q., D. G. Brockway, D. L. Larson, D. Wang, and H. Ren. 2018. Improving ecological restoration to curb biotic invasion - A practical guide. *Invasive Plant Science and Management* 11(4):163-174. <https://doi.org/10.1017/inp.2018.29>.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1):9.
- Herrera, A. H., J. M. Cellini, M. Barrera, M. V. Lencinas, and G. M. Pastur. 2018. Environment and anthropogenic impacts as main drivers of plant assemblages in forest mountain landscapes of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*. 430:380-393. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.033>.
- Herrera, I., E. Goncalves, A. Pauchard, and R. O. Bustamante. 2016. Manual de plantas invasoras de Sudamérica. Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Chile.
- Hothorn, T., F. Bretz, and P. Westfall. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50(3):346-363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>.
- IBM. 2015. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 23.0. IBM Corp., New York, United States. URL: [ibm.com/mx-es/spss?lnk=flatitem](http://ibm.com/mx-es/spss?lnk=flatitem).
- ISSG. 2019. Invasive Species Specialist Group (ISSG). The Global Invasive Species Database. URL: [iucngisd.org/gisd](http://iucngisd.org/gisd).
- Lamb, D., and D. Gilmour. 2003. Rehabilitation and restoration of degraded forest: issues of forest conservation. IUCN - The world Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Lázaro-Lobo, A., and G. N. Ervin. 2021. Native and exotic plant species respond differently to ecosystem characteristics at both local and landscape scales. *Biological Invasions* 23(1):143-156. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02361-y>.
- Mack, R., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, E. Harry, M. Clout, and F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10(3):689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2).
- Margutti, L., L. Ghermandi, and E. Rapoport. 1996. Seed bank and vegetation in a Patagonian roadside. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22:159-175.
- MAYDS. 2021. Resolución 109/21. Lista de especies exóticas invasoras, potencialmente invasoras y criptogénicas. Anexos I y II. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Argentina. URL: [boletinoficial.gob.ar/detalleAviso/primera/242964/20210414](http://boletinoficial.gob.ar/detalleAviso/primera/242964/20210414).
- McDougall, K. L., J. Lembrechts, L. J. Rew, S. Haider, L. A. Cavieres, C. Kueffer, A. Milbau, B. J. Naylor, M. A. Núñez, A. Pauchard, and T. Seipel. 2018. Running off the road: roadside non-native plants invading mountain vegetation. *Biological Invasions* 20(12):3461-3473. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1787-z>.
- Mola, I., M. D. Jiménez, N. López-Jiménez, M. A. Casado, and L. Balaguer. 2011. Roadside reclamation outside the revegetation season: management options under schedule pressure. *Restoration Ecology* 19(1):83-92. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00547.x>.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2):58-62. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6).
- Newton, A. C. 2007. Forest ecology and conservation. A handbook of techniques. Oxford University Press, Oxford, New York, United States.
- Núñez, M. A., J. K. Bailey, and J. A. Schweitzer. 2010. Population, community and ecosystem effects of exotic herbivores: A growing global concern. *Biology Invasions* 12:297-301. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9626-x>.
- Parendes, L. A., and J. A. Jones. 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* 14(1):64-75. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99089.x>.
- Pauchard, A., and P. B. Alaback. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology* 18(1):238-248. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00300.x>.
- Premakumari, P. D., M. G. Sarayu, G. G. Das, K. V. Babu, R. Krishnan, B. Lawrence, S. S. Siraj, A. R. Pillai, S. K. Syamala, and K. Murugan. 2022. Invasive exotic plant species and their influence on the environment, ecosystem services, economy and health: a search. *Journal of Advanced Scientific Research* 13(1):64-74. <https://doi.org/10.55218/JASR.202213106>.
- Puntieri, J., and J. Chiapella. 2011. Plántulas de la Patagonia. Guía breve de identificación. Editorial Caleuche, Bariloche, Argentina.
- Pyšek, P., T. M. Blackburn, E. García-Berthou, I. Perglová, and W. Rabitsch. 2017. Displacement and local extinction of native and endemic species. Pp. 157-175 *en* M. Vilà and P. E. Hulme (eds.). *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Springer, Cham, Switzerland. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_10).
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [R-project.org](http://R-project.org).
- Ramírez-Marcial, N., A. Camacho-Cruz, and M. González-Espinosa. 2004. Potencial florístico para la restauración de bosques en los Altos y las Montañas del Norte de Chiapas. Pp. 251-287 *en* M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial and L. Ruiz-Montoya (eds.). *Diversidad Biológica en Chiapas*. México DF, México.
- Repetto-Giavelli, F., and E. Teneb. 2012. Análisis de la regeneración natural de la vegetación en taludes de caminos de la Ruta Y-85, Parque Karukinka, Tierra del Fuego, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 40(2):55-65. <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2012000200005>.
- Sala, O. E., F. I. Stuart Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, and R. Leemans. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287(5459):1770-

1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.
- Sebastià, M. T., J. García-Pérez, and A. M. Pelacho Aja. 1994. Respuesta germinativa a la temperatura y al ácido giberélico en especies pascícolas pirenaicas. *Pastos* 24(2):167-176. <http://hdl.handle.net/10459.1/57325>.
- Shannon, C. E., and W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, United States.
- SIB. 2022. Sistema de Información de Biodiversidad de la Administración de Parques Nacionales, Argentina. URL: [sib.gob.ar/novedades/especies-exoticas-invasoras](http://sib.gob.ar/novedades/especies-exoticas-invasoras).
- Siegel, S., and N. J. Castellan. 1995. *Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la Conducta*. Editorial Trillas, México.
- Smith-Ramírez, C., J. Castillo-Mandujano, P. Becerra, N. Sandoval, R. Allende, and R. Fuentes. 2021. Recovery of Chilean mediterranean vegetation after different frequencies of fires. *Forest Ecology and Management* 485:118922. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118922>.
- Somerfield, P. J., K. R. Clarke, and R. N. Gorley. 2021. Analysis of similarities (ANOSIM) for 2-way layouts using a generalised ANOSIM statistic, with comparative notes on Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Austral Ecology* 46(6):911-26. <https://doi.org/10.1111/aec.13059>.
- Speziale, K. L., A. di Virgilio, M. N. Lescano, G. Pirk, and J. Franzese. 2018. Synergy between roads and disturbance favour *Bromus tectorum* L. invasion. *PeerJ* 6:e5529. <https://doi.org/10.7717/peerj.5529>.
- Speziale, K. L., and C. Ezcurra. 2011. Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75(10):890-897. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.014>.
- Thompson, K., J. P. Bakker, and R. M. Bekker. 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. First edition. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Thompson, K., S. R. Band, and J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional ecology* 7(2):236-241. <https://doi.org/10.2307/2389893>.
- Trombulak, S. C., and C. A. Frissell. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14:18-30. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>.
- Valcic, S., G. A. Wächter, G. Montenegro, and B. N. Timmermann. 1997. Triterpenoids from *Acaena pinnatifida* R. et P. *Zeitschrift für Naturforschung C* 52(3-4):264-266. <https://doi.org/10.1515/znc-1997-3-420>.
- Valladares, F., L. Balaguer, I. Mola, A. Escudero, and V. Alfaya. 2011. Restauración ecológica de aéreas afectadas por infraestructuras de transporte. Base científica para soluciones técnicas. Fundación Biodiversidad, Madrid, España.
- Valladares, F., D. Tena, S. Matesanz, E. Bochet, L. Balaguer, M. Costa-Tenorio, J. Tormo, and P. García-Fayos. 2008. Functional traits and phylogeny: What is the main ecological process determining species assemblage in roadside plant communities? *Journal of Vegetation Science* 19(3):381-392. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18378>.
- Zalba, S. M. 2013. Incorporando el desafío de las invasiones biológicas a los proyectos de restauración ecológica. Pp. 61-72 *en* D. R. Pérez, A. E. Rovere and M. E. Rodríguez Araujo (eds.). *Rehabilitación en la Diagonal Árida de la Argentina*. Vázquez Mazzini Press, Buenos Aires, Argentina.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, and M. J. Belgrano. 2008. *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur: (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 107:1-3348.
- Zuur, A., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Vol. 574. Springer, New York, United States. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.