

Cambios en el banco de semillas por la invasión de *Baccharis dracunculifolia* y *Racosperma melanoxyton* en ambientes serranos del Sistema de Tandilia, Buenos Aires

OSVALDO R. VIGNOLIO^{1,✉}; VERÓNICA N. ISPIZÚA¹; HERNÁN P. ANGELINI² & MARÍA DE LAS M. ECHEVERRÍA¹

¹Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. ²Instituto de Innovación para la Producción Agropecuaria y el Desarrollo Sostenible (IPADS) Balcarce (INTA-CONICET). Estación Experimental Agropecuaria INTA Balcarce, Balcarce, Argentina.

RESUMEN. El análisis de los cambios que producen la invasión de especies vegetales sobre la estructura de las comunidades de pastizales y la planificación de la restauración de las especies nativas deben incluir el estudio del banco de semillas. Se analizaron los efectos de la propagación de los arbustos *Baccharis dracunculifolia* (Bd) y de los árboles *Racosperma melanoxyton* (monte de acacias joven y añoso) sobre el banco de semillas germinables del suelo (BS) y de la broza (BB) de un pastizal dominado por *Paspalum quadrifarium* (Pq, pajonal), establecido en una sierra del Sistema de Tandilia. Se presentan los resultados de la densidad de plántulas, la riqueza, la diversidad, la equitatividad y el índice de disimilitud florística (IDF). *Baccharis dracunculifolia* y *P. quadrifarium* presentan un banco transitorio, mientras que el de *R. melanoxyton* es persistente. En el BS y en el BB se identificaron 94 y 32 especies, respectivamente. La cantidad de semillas en BS fue mayor en los montes (14000 semillas/m²) que en el pajonal (8500 semillas/m²) y en Bd (6400 semillas/m²). La cantidad de semillas en el BB fue mayor en el pajonal (965 semillas/m²) que en los montes (699 semillas/m²) y Bd (44 semillas/m²). La riqueza no difirió entre el pastizal dominado por *P. quadrifarium*, los invadidos por las acacias y *B. dracunculifolia*, siendo el valor promedio de 28 y 6 especies en BS y BB, respectivamente. La diversidad y la equitatividad variaron con el tipo de banco y con la propagación de las especies. El IDF permitió determinar que los ambientes dominados por *P. quadrifarium* y *B. dracunculifolia* tienen más especies en común que el pajonal y los montes. En el contexto de la conservación del pastizal, se deberían considerar los cambios en los bancos por la propagación de *B. dracunculifolia* y *R. melanoxyton*. La escasez de semillas y la ausencia de plantas de *P. quadrifarium* en el monte añoso ponen en evidencia que la restauración del pajonal requiere, además del corte de los árboles, otro tipo de intervención.

[Palabras clave: pastizal, invasoras, nativas, arbustos, árboles]

ABSTRACT. Changes in the seed bank due to the invasion of *Baccharis dracunculifolia* and *Racosperma melanoxyton* in mountain environments of the Tandilia System, Buenos Aires. The analysis of the effects of plant invasion on plant community structure and the planning native species restoration must include the seed bank studies. This study analyzed the effects of the propagation of *Baccharis dracunculifolia* shrub (Bd) and *Racosperma melanoxyton* trees (young and old acacia forests) on the soil seed bank (SB) and litter seed bank (LB) in a grassland dominated by *Paspalum quadrifarium* (Pq) within a natural reserve in the Tandilia mountain system. We present results on seedling density, richness, diversity, equitability and the floristic dissimilarity (IDF). *Baccharis dracunculifolia* and *P. quadrifarium* have transient seed bank, while *R. melanoxyton* has a persistent one. A total of 94 species were recorded in the soil seed bank, and 32 in the litter bank. Seed bank was higher in the acacias forests (14000 seeds/m²) than in Pq (8500 seeds/m²) and Bd (6400 seeds/m²). On the other hand, BB seed bank was higher in the grassland (965 seeds/m²) than in the forests (699 seeds/m²) and Bd (44 seeds/m²). The richness did not differ among *P. quadrifarium* grassland, grassland under *B. dracunculifolia* and acacias propagation, being, in average, 28 and 6 species in the soil and litter banks, respectively. Diversity and equitability differed with the type of seed bank and species propagation. Floristic dissimilarity analysis revealed that the environment dominated by *P. quadrifarium* and *B. dracunculifolia* shared more species in common compared to the grassland and the acacia forests. Grassland conservation efforts should consider the changes in seed banks induced by the propagation of *B. dracunculifolia* and *R. melanoxyton*. The low seed number and absence of *P. quadrifarium* in the old forest suggest that in addition to cutting the trees, further interventions are necessary for effective grassland restoration.

[Keywords: grassland, invasive, native, shrubs, trees]

INTRODUCCIÓN

El banco de semillas comprende la reserva de propágulos viables que pueden estar enterrados en el suelo, sobre el suelo y en el mantillo (Márquez et al. 2002; Fenner and Thompson 2005; Baskin and Baskin 2014). Es un reservorio de biodiversidad y permite inferir las respuestas de una comunidad vegetal frente a las invasiones biológicas y de las actividades destinadas a la restauración (Fenner and Thompson 2005; Le Maitre et al. 2011; Baskin and Baskin 2014; Sanhueza and Zalba 2014; Diaz Villa et al. 2016; Gioria et al. 2019, 2021). Los principales cambios en las estructuras de las comunidades invadidas se registraron en el tamaño de los bancos de semillas, la riqueza y la diversidad de las especies nativas (Le Maitre et al. 2011). Las especies invasoras tienen atributos como un banco persistente, elevada densidad de semillas y germinación temprana y continua en el tiempo en un amplio rango de condiciones ambientales (Fenner and Thompson 2005; Le Maitre et al. 2011; Giorgia et al. 2019, 2021).

La invasión de especies vegetales es una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad de pastizales naturales y de los servicios ecosistémicos que nos brindan (Ghersa et al. 2002; Baldi et al. 2006; Charles and Dukes 2007; Le Maitre et al. 2011; Diaz Villa et al. 2016; Yezzi et al. 2021). En la Región Pampeana (Buenos Aires, Argentina), los ecosistemas de las sierras del Sistema de Ventania y del Sistema de Tandilia se caracterizan por presentar relictos de pastizales en estado comparable a los naturales —con una importante riqueza florística— que proporcionan diferentes servicios ecosistémicos (Zalba and Villamil 2002; Alonso et al. 2009; Valicenti et al. 2005; De Villalobos 2016; Echeverría et al. 2017; Garavano 2018; Vignolio et al. 2021b). Entre las gramíneas nativas dominantes de los pastizales serranos del Sistema de Tandilia se destaca *Paspalum quadrifarium*, que en estado clímax forma pajonales con plantas de hasta 2 m de altura y una biomasa en pie de aproximadamente 1600 g materia seca/m² (Laterra et al. 1998; Valicenti et al. 2005; Vignolio et al. 2021a,b). La biodiversidad de estos pastizales está amenazada por la propagación de árboles exóticos; entre ellos, *Racosperma melanoxylon* (Zalba and Villamil 2002; Baldi et al. 2006; Gandini et al. 2019; Vignolio et al. 2021a; Yansen and Biganzoli 2022; Echeverría et al. 2017). En estos pastizales, otra especie exitosa en su propagación es

Baccharis dracunculifolia ssp. *tandilensis*, un arbusto nativo, perenne, de 2 a 3 m de altura, capaz de desplazar a otras especies nativas y de modificar la fisonomía del pastizal, dando lugar a un paisaje monoespecífico (Biganzoli et al. 2009; Scaramuzzino et al. 2015).

Baccharis dracunculifolia (Lázaro-Lobo et al. 2021) y *R. melanoxylon* (Le Maitre et al. 2011) son consideradas invasoras en diferentes países. Estas especies presentan atributos comparables que explican el éxito de su propagación: 1) liberan sustancias alelopáticas que afectan negativamente la germinación de las semillas y el crecimiento y supervivencia de las especies de su entorno (Hussain et al. 2011; Ibáñez and Zoppolo 2011; Le Maitre et al. 2011; Lázaro-Lobo et al. 2021); 2) producen semillas con alto poder germinativo (Le Maitre et al. 2011; Manfreda et al. 2020; Lázaro-Lobo et al. 2021), y 3) se establecen en ambientes bajo disturbios antrópicos o naturales como los incendios, movimientos del suelo y defoliación (Valicenti et al. 2005; Biganzoli et al. 2009; Le Maitre et al. 2011; Galíndez et al. 2013; Yezzi et al. 2021; Lázaro-Lobo et al. 2021). Según el tiempo de invasión y el tipo de banco de las especies, los cambios sobre la estructura de la comunidad vegetal pueden ser irreversibles (Le Maitre et al. 2011; Diaz Villa et al. 2016; Gioria and Pyšek 2016; Gioria et al. 2019; Zalba and Villamil 2022). Esta pérdida de resiliencia frente a un control de las invasoras tiene, en parte, su explicación en el agotamiento del banco de semillas de las nativas debido, entre otros factores, a la menor reproducción, a la pérdida de viabilidad y a la granivoría (Márquez et al. 2002; Fenner and Thompson 2005; Murillo et al. 2007; Le Maitre et al. 2011; Diaz Villa et al. 2016; Gioria and Pyšek 2016; Vignolio et al. 2021a). A pesar de la importancia de la biodiversidad florística de los pastizales del Sistema de Tandilia (Valicenti et al. 2005; Alonso et al. 2009; Echeverría et al. 2017; Garavano 2018), el impacto de las especies invasoras sobre sus bancos de semillas ha sido poco documentado. Sin embargo, Vignolio et al. (2021a) determinaron que uno de los principales cambios en el pastizal invadido por *R. melanoxylon* es la ausencia de plantas vivas de *P. quadrifarium* y de algunas especies consideradas buenas forrajeras.

El objetivo del presente trabajo fue analizar cómo impacta la propagación de *B. dracunculifolia* y de *R. melanoxylon* sobre el banco de semillas del suelo y de la broza de un pastizal serrano de una reserva natural del Sistema de Tandilia. Se comparó la

similitud florística, la riqueza, la diversidad y la abundancia de especies entre los bancos de: 1) un pajonal de *P. quadrifarium*; 2) un área del pajonal ocupada por plantas de *B. dracunculifolia*; 3) un pajonal invadido por un monte joven de *R. melanoxylon*, y 4) un monte añoso de *R. melanoxylon*. De forma complementaria, durante el período experimental se describió la emergencia de las plántulas de *B. dracunculifolia*, *R. melanoxylon* y *P. quadrifarium*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los sitios de estudio

El trabajo se realizó en la Reserva Natural Paititi (partido de General Pueyrredón, Buenos Aires). Esta reserva está constituida por dos sierras: la Sierra Grande y la Sierra Chica (Echeverría et al. 20017; Vignolio et al. 2021a,b).

En un sector de la ladera norte de la Sierra Chica (37°55'32" S - 57°49'11" O) se seleccionaron tres áreas: una, dominada por

plantas de *R. melanoxylon* (monte de acacias joven); otra, de *B. dracunculifolia* (chilcas), y otra, de *P. quadrifarium* (pajonal). La superficie total fue 95x125 m (Figura 1). En la zona más alta (130 m s. n. m.) estaba el monte de acacias; el pajonal, en la zona más baja (100 m s. n. m.), y las chilcas, en una zona intermedia (Figura 1). En el sector seleccionado para nuestro trabajo, la vegetación dominante eran los pajonales. Las acacias comenzaron a propagarse sobre todo luego de un incendio de los pajonales en febrero de 2014 (Vignolio et al. 2021a; González Zugasti comunicación personal). Según imágenes fotográficas proporcionadas por el dueño de la reserva y nuestras observaciones *in situ*, el incendio eliminó la vegetación herbácea, la arbustiva y algunos árboles. Las chilcas también comenzaron a propagarse luego del incendio y seguramente también por los disturbios ocasionados por el pastoreo con vacunos y equinos. Estas afirmaciones respecto a la propagación de las acacias y las chilcas se sustentan por las evidencias reunidas mediante las imágenes satelitales de Google Earth®, las tesis realizadas (Garavano 2018),



Figura 1. a) Descripción de Sierra Chica (Reserva Natural Paititi, partido de General Pueyrredón). Al fondo se ven las rocas de la sierra; le siguen los árboles de *Racosperma melanoxylon*; luego, los arbustos de *Baccharis dracunculifolia*, y finalmente, el pajonal de *Paspalum quadrifarium* con su biomasa aérea seca y la presencia de cardos (*Cynara cardunculus*). b) Recreación de la disposición espacial de los ambientes y subambientes de estudio en la Sierra Chica, el monte joven de *R. melanoxylon* (Mj), los arbustos de *B. dracunculifolia* (Bd) y el pajonal de *P. quadrifarium* (Pq). c) Detalles del entorno de las plantas de *B. dracunculifolia*. Se puede ver el suelo con material senescente de *P. quadrifarium* y de *B. dracunculifolia*. La escala en rojo es ~22 cm. d) Detalles del muestreo del banco de semillas del suelo (6 tarugs en un radio de ~7.5 cm).

Figure 1. a) Description of Sierra Chica (Paititi Nature Reserve, partido de General Pueyrredón). On the back we can see the rocks of the mountain, followed by the *Racosperma melanoxylon* trees, then the *Baccharis dracunculifolia* shrubs and, finally, *Paspalum quadrifarium* grassland with dry aerial biomass and the presence of thistles plants (*Cynara cardunculus*). b) Spatial recreation of the study environments in Sierra Chica, young *R. melanoxylon* forest (Mj), *B. dracunculifolia* shrubs (Bd) and *P. quadrifarium* grassland (Pq). c) Details of the environment of the *B. dracunculifolia* plants with the soil with senescent material of *P. quadrifarium* and *B. dracunculifolia*. Red scale is ~22 cm. d) Details of the soil seed bank sampling (6 scores in a radius of ~7.5 cm).

los trabajos publicados (Vignolio et al. 2021a), nuestras visitas a la reserva desde el año 2015 para realizar los proyectos de investigación y la información proporcionada por el dueño de la reserva. Al momento de hacer el muestreo del suelo, bajo los arbustos de las chilcas no se observaron plantas vivas de *P. quadrifarium* ni de acacias. En la Sierra Grande, los árboles de acacias son de mayor edad (monte añoso) y no fueron alcanzados por el fuego de febrero de 2014 (González Zugasti comunicación personal).

En un sector sur de la Sierra Grande (37°55'18" S - 57°49'19" O; 126 m s. n. m.) se seleccionó un área de ~100x30 m. En los montes de acacias de ambas sierras no se observaron plantas de chilcas ni del pajonal. Tampoco se registraron animales vacunos ni equinos pastoreando en las sierras.

Caracterización de los ambientes

En el mes de mayo del año 2022 se determinó el perímetro y la densidad de los árboles vivos de cada monte. Utilizando una cinta métrica, se midió el perímetro de 100 árboles a la altura del pecho. La densidad por hectárea se estimó mediante el método punto centro cuadrado (Matteucci and Colma 2002). Como es esperable, los valores medios (\pm EE) del perímetro fueron mayores en el monte añoso que en el joven, 67.33 ± 2.60 cm y 22.19 ± 1.24 cm, respectivamente. La densidad fue mayor en el monte joven (2588.41 ± 150.01 plantas/ha) que en el añoso (1050.63 ± 164.60 plantas/ha).

Con la información de trabajos previos (Vignolio et al. 2021a), de fotos provenientes de Google Earth® de enero de 2021, del programa QGIS (QGIS Development Team 2019) y de la geolocalización *in situ* de las acacias, las chilcas y el pajonal, se estimó en la zona de estudio de la Sierra Chica la superficie ocupada por cada una de las especies. Sobre la imagen satelital de la superficie de 95x125 m se trazó una grilla con celdas de 5x5 m y se contaron las ocupadas por cada una de las especies. La proporción de la superficie ocupada por las acacias, las chilcas y el pajonal fue 43.75%, 20.50% y 35.75%, respectivamente. En el ambiente seleccionado en la Sierra Grande, las acacias representaban ~100% de las plantas; también se registraron algunos árboles de *Laurus nobilis* y *Celtis tala*. Para complementar la caracterización de los ambientes, el 5 de mayo de 2022 se realizó un relevamiento de la flora que crecía (Tabla 1).

El clima de la zona es subhúmedo-húmedo, frío en invierno y caluroso en verano. La

temperatura media es 14 °C, con máximas de 32 °C en verano y mínimas <0 °C en invierno. El promedio de las precipitaciones anuales acumuladas es 850 mm. Por lo general, en verano se registran períodos con déficit hídrico (Echeverría et al. 2017). Se contó con los datos de temperatura del aire y de las precipitaciones provistos por la estación meteorológica de la EEA INTA Balcarce, distante ~50 km. En 2021, las precipitaciones acumuladas fueron 683 mm, y la temperaturas medias máxima y mínima, 21.97 °C y 9.29 °C, respectivamente. Para 2022, las precipitaciones anuales fueron 773 mm, y las temperaturas medias máxima y mínima, 21.48 °C y 8.46 °C, respectivamente.

Muestreo de los bancos de semillas

En cada ambiente de la Sierra Chica se establecieron tres subambientes, separados en ~40 m (Figura 1). En cada subambiente se realizaron los muestreos de los bancos de semillas del suelo y de la broza. En la Sierra Grande se estableció un ambiente de muestreo compuesto por tres subambientes separados entre sí ~35 m. En síntesis, los muestreos se realizaron en 4 ambientes, tres en la Sierra Chica (monte joven, chilcas y pajonales) y uno en la Sierra Grande (monte añoso).

El banco de semillas germinables del suelo se evaluó mediante el método de conteo de las plántulas emergidas. El muestreo del banco del suelo se realizó en dos años: el 5 de mayo de 2021 y el 2 de mayo de 2022, luego de la época de dispersión de las semillas. Las muestras de suelo se tomaron con un barreno metálico de 2.5 cm de diámetro por 5 cm de profundidad, tarugos de 24.53 cm³ (Vignolio et al. 2021a). En cada subambiente se tomaron en total 10 muestras de suelo (cinco por año). Cada muestra estaba compuesta por 6 tarugos (Figura 1). Las muestras se tomaron al azar, distanciadas ~2 m entre sí, siguiendo una transecta perpendicular a la pendiente del terreno. En síntesis, en la Sierra Chica se tomaron en total 90 muestras de suelo (3 ambientes [pajonal, monte joven y chilcas] x 3 subambientes [repeticiones] x 10 muestras) y 30 en la Sierra Grande (3 subambientes x 10 muestras).

Luego, las muestras se acondicionaron en bandejas (20 cm x 16 cm x 4 cm de largo, ancho y profundidad, respectivamente) con pequeñas perforaciones en la base. Cada bandeja tenía un sustrato de una parte de arena de río y dos de perlite, sobre la cual se distribuyó una muestra de suelo (6 tarugos,

Tabla 1. Especies identificadas *in situ* y en el banco de semillas del suelo y de la broza en diferentes ambientes de una sierra del Sistema de Tandilia. X: Especies identificadas *in situ*. Pq: Pastizal de *Paspalum quadrifarium*. Ma: Monte añoso de *Racosperma melanoxylo*n. Mj: Monte joven de *R. melanoxylo*n. Bd: Arbustos de *Baccharis dracunculifolia*. D y d: Especies dominantes. T y t: Especies transientes. S y s: Especies subordinadas. Letras mayúsculas y minúsculas corresponden al banco del suelo y de la broza, respectivamente.

Table 1. Species identified *in situ* and in the soil and litter seed bank in different environments of Tandilia System mountain. X: Species identified *in situ*. Pq: *Paspalum quadrifarium* grassland. Ma: Old forest of *Racosperma melanoxylo*n. Mj: Young forest of *R. melanoxylo*n. Bd: *Baccharis dracunculifolia* shrubs. D and d: dominant species. T and t: Transient species. S and s: subordinate species. Capital and lowercase letters correspond to the soil and litter seed bank, respectively.

Especies	Familia	Especies <i>in situ</i>				Especies en los bancos			
		Pq	Ma	Mj	Bd	Pq	Ma	Mj	Bd
<i>Zephyranthes bifida</i>	Amaryllidaceae				X				
<i>Amaranthus hybridus</i>	Amaranthaceae						T		
<i>Dysphania ambrosioides</i>	Chenopodiaceae							S	
<i>Nosthoscordum</i> sp.	Amaryllidaceae						T		
<i>Ammi majus</i>	Apiaceae					T			
<i>Conium maculatum</i>	Apiaceae		X				T s	S t	
<i>Cyclospermum leptophyllum</i>	Apiaceae								T
<i>Erigium horridum</i>	Apiaceae						T		
<i>Eringium regnelli</i>	Apiaceae				X				
<i>Oxypetalum solanoides</i>	Apocynaceae				X				
<i>Hedera helix</i>	Araliaceae		X						
<i>Arctium minus</i>	Asteraceae					T	T		
<i>Baccharis caridifolia</i>	Asteraceae		X						
<i>Baccharis crispa</i>	Asteraceae						T t		T
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	Asteraceae		X			T	T t	S s	D d
<i>Baccharis glutinosa</i>	Asteraceae							S	
<i>Bidens pilosa</i>	Asteraceae		X						
<i>Carduus acanthoides</i>	Asteraceae	X				S d	T		T
<i>Carduus nutans</i>	Asteraceae					T			
<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	X				T s	T t		T
<i>Conyza</i> spp.	Asteraceae					T t	T	S	T s
<i>Cotula australis</i>	Asteraceae					T	T		T
<i>Crepis capillaris</i>	Asteraceae						t		
<i>Cynara cardunculus</i>	Asteraceae	X			X	S t			T
<i>Galinsoga parviflora</i>	Asteraceae					T			
<i>Gamochaeta americana</i>	Asteraceae	X				T t	T	S	T s
<i>Gamochaeta argentina</i>	Asteraceae					T	T	S	T
<i>Gamochaeta stachydifolia</i>	Asteraceae					T	T	S t	T
<i>Gamocaheta pensylvanica</i>	Asteraceae					t		S t	
<i>Pseudognaphalium cheiranthifolium</i>	Asteraceae					T	T	S	S
<i>Helminthotheca echioides</i>	Asteraceae	X				T t		S	t
<i>Hypochaeris tweediei</i>	Asteraceae								T
<i>Neja pinifolia</i>	Asteraceae						T		
<i>Senecio madagascariensis</i>	Asteraceae					T t	T	T t	T
<i>Senecio selloi</i>	Asteraceae						T	S	
<i>Soliva pterosperma</i>	Asteraceae					T	T		
<i>Sonchus oleraceus</i>	Asteraceae					t	T		T t
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae					T t	T		T
<i>Blechnum australe</i>	Blechnaceae					T	t		
<i>Hirschfeldia incana</i>	Brassicaceae					T			
<i>Lepidium didymum</i>	Brassicaceae						t	S	
<i>Triodanis perfoliata</i>	Campanulaceae							S	T
<i>Celtis tala</i>	Cannabaceae		X						
<i>Cerastium glomeratum</i>	Caryophyllaceae					T	T	S	T
<i>Stellaria media</i>	Caryophyllaceae					T			T t
<i>Silene antirrhina</i>	Caryophyllaceae							S	
<i>Silene gallica</i>	Caryophyllaceae							S	
<i>Spergula ramosa</i>	Caryophyllaceae						T	S	T s
<i>Chenopodium album</i>	Chenopodiaceae					T		s	
<i>Convolvulus arvensis</i>	Convolvulaceae	X				T	T		
<i>Dichondra microcalyx</i>	Convolvulaceae					T	T		T

Tabla 1. Continuación.

Table 1. Continuation.

<i>Pteridium esculentum</i>	Dennstaedtiaceae			X				
<i>Lathyrus nervosus</i>	Fabaceae				X			
<i>Lotus tenuis</i>	Fabaceae					T		S T
<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae							S T
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae						T	S T
<i>Racosperma melanoxylo</i>	Fabaceae		X	X			D t	S d T
<i>Vicia nana</i>	Fabaceae						T	S T
<i>Centaurium pulchellum</i>	Gentianaceae							S
<i>Geranium molle</i>	Geraniaceae							S
<i>Cypella herbertii</i>	Iridaceae					T		T
<i>Sisyrinchium chilense</i>	Iridaceae					T	T	S
<i>Mentha pulegium</i>	Lamiaceae	X				S	T	T
<i>Laurus nobilis</i>	Lauraceae		X	X				
<i>Sida rhombifolia</i>	Malvaceae				X			
<i>Pavonia cymbalaria</i>	Malvaceae				X			
<i>Calandrinia ciliata</i>	Montiaceae						T	
<i>Oenothera parodiana</i>	Onagraceae						T	S T
<i>Fumaria capreolata</i>	Papaveraceae					T	T	T
<i>Passiflora careulea</i>	Passifloraceae	X	X					
<i>Veronica arvensis</i>	Plantaginaceae							T
<i>Bromus auleticus</i>	Poaceae						T d	T
<i>Bromus catharticus</i>	Poaceae		X	X	X	T t	T d	S
<i>Cinnagrostis alva</i>	Poaceae							t
<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	X				T s		S
<i>Dichanthelium sabulorum</i>	Poaceae					T	T	T
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Poaceae					t		T
<i>Holcus lanatus</i>	Poaceae				X	t	T	S t T t
<i>Lolium multiflorum</i>	Poaceae					t	T	t
<i>Lolium perene</i>	Poaceae						T t	
<i>Paspalum dilatatum</i>	Poaceae				X			
<i>Paspalum quadrifarium</i>	Poaceae	X			X	S s	T	S S s
<i>Phalaris angusta</i>	Poaceae				X			S
<i>Poa annua</i>	Poaceae			X			T	
<i>Setaria geniculata</i>	Poaceae			X				T
<i>Vulpia bromoides</i>	Poaceae							S
<i>Polygonum acuminatum</i>	Polygonaceae						T	
<i>Agalinis communis</i>	Orobanchaceae							T
<i>Anagallis arvensis</i>	Primulaceae							T
<i>Colletia paradoxa</i>	Rhamnaceae							
<i>Rubus ulmifolius</i>	Rosaceae						T	
<i>Galium hirsutum</i>	Rubiaceae							T
<i>Galium aparine</i>	Rubiaceae							T
<i>Dodonea viscosa</i>	Sapindaceae						T	S
<i>Verbascum thapsus</i>	Scrophulariaceae			X				
<i>Cestrum parqui</i>	Solanaceae	X						
<i>Physalis viscosa</i>	Solanaceae						T	T
<i>Salpichroa organifolia</i>	Solanaceae						T	S T
<i>Solanum chenopodioides</i>	Solanaceae	X				S t	T	S T
<i>Solanum commersonii</i>	Solanaceae	X				T		
<i>Solanum glucohyllum</i>	Solanaceae	X						
<i>Solanum pilcomayense</i>	Solanaceae					T		S T
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	Solanaceae						T	
<i>Parietaria debilis</i>	Urticaceae							t T
<i>Phyla nodiflora</i>	Verbenaceae					T		
<i>Verbena intermedia</i>	Verbenaceae					T		T
<i>Verbena montevidensis</i>	Verbenaceae					T		S T
<i>Verbena bonariensis</i>	Verbenaceae					T		T
<i>Hybanthus parviflorus</i>	Violaceae					T	T	S T
<i>Viola arvensis</i>	Violaceae					T		
Dicotiledónea							T	
Graminoides	Junc. Cyper	X			X	D	D	S S s

147.18 cm³ de suelo). Cada bandeja se colocó dentro de otra bandeja más grande, sin perforaciones (24 cm x 17 cm x 5 cm de ancho, largo y profundidad, respectivamente), a la cual se le agregaba agua de lluvia (filtrada) para mantener húmedo el sustrato y el suelo (Vignolio et al. 2021a). Las bandejas fueron acondicionadas en un invernáculo de Propapa de la EEA INTA Balcarce, y rotadas al azar de forma periódica. Como control se utilizaron cuatro bandejas adicionales con arena de río y perlite, pero sin suelo, que se manejaron como el resto.

A medida que cesaba la emergencia de plántulas, las muestras se dejaban secar, a principios de diciembre de 2021 y mediados de noviembre de 2022 — primer y segundo año de muestreo —, respectivamente. A continuación, el contenido de cada bandeja (i.e., perlite, arena y suelo) se mezcló y se hidrató para provocar un segundo pulso de emergencia (Baskin and Baskin 2014; Vignolio et al. 2021a). En el verano, debido a la elevada temperatura del aire en el invernáculo, las muestras se dejaron en el exterior, protegidas (Vignolio et al. 2021a). No se registró la emergencia de plántulas en las bandejas control. El banco de semillas fue expresado en m², siendo el área de muestreo (AM) de cada subambiente:

$$AM = (\pi \times r^2) \times [6 \text{ tarugos} \times 10 \text{ muestras}]$$

Ecuación 1

siendo r el radio del tarugo (1.25 cm). El estudio se dio por finalizado cuando durante un período de 30 días no se registró emergencia de plántulas — abril de 2022 y marzo de 2023 — para el muestreo de los años 2021 y 2022, respectivamente.

El muestreo del banco de semillas de la broza se realizó en mayo de 2022. En cada subambiente se colectó con una espátula la broza establecida en una superficie de 41x41 cm, evitando remover el suelo. Se tomaron tres muestras por subambiente, se las embolsó y se las llevó al laboratorio de Agroecología (FCA, UNMdP). La biomasa de broza promedio (\pm EE) utilizada para evaluar la emergencia de plántulas fue 873.28 \pm 162.16 g materia seca/m² para el pajonal, 828.01 \pm 145.77 g materia seca/m² para la chilca, 1768.70 \pm 417.43 g ms/m² para el monte joven y 1020.26 \pm 226.82 g ms/m² para el monte añoso.

Las muestras se colocaron en bandejas, se regaron y se registró la emergencia de las plántulas en las mismas condiciones que en las de suelo. Finalizada la emergencia de las

plántulas, la broza fue puesta a secar y se la pasó por un tamiz (10 mm de malla) para retener el material senescente (hojas y restos de tallos). El residuo que pasó por el tamiz fue puesto a germinar en bandejas a temperatura ambiente.

En el invernáculo, los valores medios (\pm EE) de temperatura (máxima: 22.41 \pm 0.48 °C; mínima: 8.27 \pm 0.18 °C), humedad del aire (máxima: 80.23 \pm 0.76%; mínima: 62.03 \pm 1.41%) y la radiación fotosintéticamente activa (máxima: 500 μ mol.m⁻².día⁻¹) se registraron con un datalogger (Vignolio et al. 2021a). Durante el segundo muestreo (año 2022), con los datos de temperatura del aire del invernáculo se determinó la suma térmica (SM), tomando como temperatura base (Tb) 4 °C:

$$SM = \sum([T \text{ máxima} + T \text{ mínima}] / 2 - Tb)$$

Ecuación 2

La emergencia de las plántulas de *P. quadrifarium*, *B. dracunculifolia* y *R. melanoxyton* se relacionó con datos de SM.

Variables analizadas

Las especies fueron identificadas utilizando claves taxonómicas (Vignolio et al. 2021a). Aquellas que no se pudieron identificar en estado vegetativo, se trasplantaron y se cultivaron en macetas hasta la floración. Las especies de las familias Cyperaceae y Juncaceae (*Carex bonariensis*, *Cyperus reflexus*, *Juncus bufonius* y *Eleocharis bonariensis*) fueron agrupadas como graminoides. *Conyza sumatrensis* y *C. bonariensis* fueron agrupadas como *Conyza* spp.

En cada subambiente se determinó la riqueza (S), el índice de diversidad de Shannon-Wiener ($H = -\sum P_i \ln[P_i]$) y el índice de equitatividad de Simpson ($E = D/S$), siendo $D = 1/\sum P_i^2$ y P_i la abundancia relativa de la especie i . Con los datos de P_i se construyeron los gráficos de rango abundancia. Las especies fueron agrupadas según su abundancia relativa en dominantes con 20-100%, subordinadas con 5-19% y transientes con menos del 5% (Grime 1998). Se determinó la disimilitud florística entre los bancos de los ambientes mediante el índice de Sørensen (IDF). El índice se calculó como

$$IDF = (a + b) / (2c + [a + b])$$

Ecuación 3

siendo a , número de especies exclusivas registradas en el banco de un ambiente; b , número de especies exclusivas registradas

en el banco de otro ambiente y c, número de especies comunes para ambos ambientes (Vignolio et al. 2021a).

Análisis estadístico de los datos

Los datos de los dos años fueron agrupados (N=10) previa verificación de la no interacción ambiente por año en la cantidad de semillas germinables (P=0.81); no se detectaron diferencias significativas entre años en dicha variable (P=0.11). Las variables fueron analizadas mediante ANOVA y se consideraron significativas las diferencias de medias con un P<0.05 (LSD de Fisher). Los datos expresados en porcentajes fueron transformados antes de su análisis como arcoseno de la raíz cuadrada. Las medias se presentan con su error estándar. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa Statistica 5.1 y se verificó homogeneidad de varianza mediante el test de Bartlett. Los datos del número de plántulas/m² del banco del suelo fueron transformados como ln antes de analizarlos.

RESULTADOS

Riqueza, densidad, diversidad y equitatividad

En el banco del suelo se identificaron en total 92 especies, más el grupo gramínoideas (Tabla 1). De las 92 especies 41, 51, 49 y 46 fueron registradas en el monte joven, las chilcas, el monte añoso y el pajonal, respectivamente. Se identificaron 31 familias; Asteraceae (25.74%) y Poaceae (16.83%) fueron las más abundantes

(Tabla 1). En el pajonal, en el monte añoso, en el joven y en las chilcas se identificaron 17, 22, 19 y 20 familias, respectivamente (Tabla 1). La riqueza y la equitatividad no difirieron significativamente entre los bancos (Tabla 2a). La mayor abundancia del grupo gramínoideas y de *Spergula ramosa* explica el menor índice de diversidad en los montes de acacias joven y añoso, respectivamente. La cantidad de plántulas/m² emergidas fue menor en el ambiente de las chilcas (Tabla 2a).

La emergencia de las plántulas de *P. quadrifarium*, *B. dracunculifolia* y *R. melanoxydon* del banco del suelo comenzó con diferentes sumas térmicas. *Baccharis dracunculifolia* comenzó a germinar a los 450 °C y alcanzó su máximo a los 1500 °C. Las plántulas de *P. quadrifarium* emergieron en un corto rango de suma térmica, entre 1386 °C y 1649 °C. En cambio, las plántulas de *R. melanoxydon* germinaron durante todo el período de estudio, siendo más prolongado en las del monte añoso (Figura 2).

En el banco de la broza se identificaron las gramínoideas más 32 especies, de las cuales, 17, 11, 10 y 10, fueron registradas en el pajonal, en las chilcas, en el monte joven y en el añoso, respectivamente. Se identificaron 12 familias; Asteraceae (42.42%) y Poaceae (27.27%) fueron las más abundantes. La diversidad y la riqueza no difirieron entre ambientes. En cambio, la densidad de plántulas y la equitatividad variaron entre ambientes, siendo significativamente menores en el de las chilcas y el pajonal, respectivamente (Tabla

Tabla 2. Valores medios (±EE, N=3) del número total de plántulas emergidas, la riqueza, los índices de diversidad (H) de Shannon y de equitatividad (E) de Simpson de los bancos de semillas de A) el suelo y B) la broza. Pq: Pastizal de *Paspalum quadrifarium*. Ma: Monte añoso de *Racosperma melanoxydon*. Aj: Monte joven de *R. melanoxydon*. Bd: Arbustos de *Baccharis dracunculifolia*. Para una misma variable, letras iguales indican diferencias no significativas entre ambientes (P<0.05).

Table 2. Average values (±SE, N=3) of total number of seedling, richness, diversity (H) Shannon and equitability (E) Simpson indexes of the seed banks of A) soil and B) litter. Pq: *Paspalum quadrifarium* grassland. Ma: Old forests of *Racosperma melanoxydon*. Mj: Young forest of *R. melanoxydon*. Bd: *Baccharis dracunculifolia* shrubs. For the same variable, the same letters indicate no significant differences between environments (P<0.05).

Variable	Ambientes del banco del suelo			
	Pq	Ma	Mj	Bd
A)				
Banco de semillas (nro./m ²)	8503.66±953.30 ab	14856.33±2231.97 a	13225.33±3708.95 a	6374.66±622.14 b
Riqueza (nro. especies)	28.33±2.02 a	28.67±4.33 a	24.67±2.18 a	31.66±1.85 a
H	2.27±0.15 bc	1.87±0.09 c	2.18±0.08 b	2.73±0.04 a
E	0.21±0.03 a	0.14±0.04 a	0.27±0.04 a	0.32±0.06 a
B)				
Banco de semillas (nro./m ²)	965.66±312.43 a	119.00±78.15 b	279.66±57.24 b	43.66±8.41 c
Riqueza (nro. especies)	11.33±2.33 a	4.66±2.18 a	4.66±1.76 a	5.00±1.52 a
H	1.60±0.24 a	1.06±0.22 a	0.68±0.30 a	1.23±0.28 a
E	0.30±0.03 c	0.74±0.20 ab	0.40±0.07 b	0.80±0.04 a

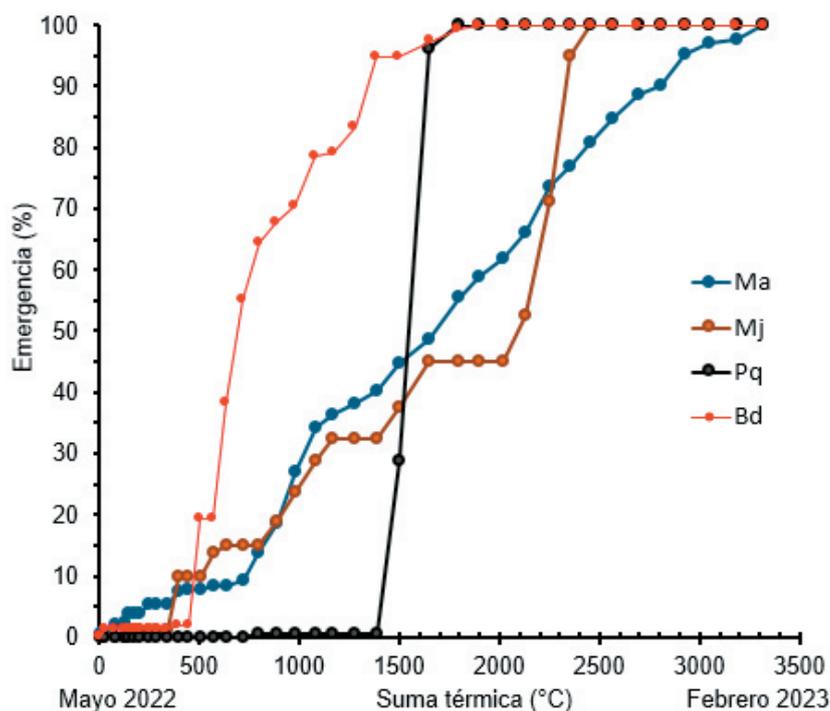


Figura 2. Emergencia de plántulas en el banco del suelo; de *Racosperma melanoxyloen* en el monte añoso (Ma) y en el joven (Mj); de *Paspalum quadrifarium* (Pq) en el pajonal, y de *Baccharis dracunculifolia* (Bd) en el ambiente invadido por los arbustos. Datos del segundo muestreo (2022).

Figure 2. Seedling emergence in the soil seed bank; *Racosperma melanoxyloen* in the old (Ma) and the young (Mj) forest; *Paspalum quadrifarium* (Pq) in the grassland, and *Baccharis dracunculifolia* (Bd) in the environment invaded by shrubs. Data of second sampling year (2022).

2b). Los altos valores de equitatividad en el ambiente de chilcas, aun con pocas especies, se deben a que la mayoría de ellas estaban en proporciones comparables. En cambio, los bajos valores en el pajonal se explican por la dominancia de los cardos (Figura 3).

La relación entre la cantidad de semillas en el banco de la broza respecto al total (broza+suelo) fue mayor en el pastizal (10.32%). Le siguió el monte joven (2.07%), el monte añoso (0.79%) y las chilcas (0.68%).

Rango-abundancia y disimilitud florística

Los análisis de rango-abundancia permiten apreciar dos aspectos: primero, la mayor riqueza en el banco del suelo que en el de la broza, y segundo, las especies dominantes, transientes y subordinadas fueron diferentes entre tipos de bancos y ambientes (Figura 3, Tabla 1). En ambos bancos —suelo y broza—, los IDF fueron menores entre el pajonal y las chilcas, que entre el pajonal y los montes (Figura 4).

DISCUSIÓN

La propagación de especies —nativas o exóticas— puede modificar la estructura de las comunidades vegetales a través de cambios en la riqueza y la abundancia de los bancos de semillas (Scaramuzzino et al. 2015; Diaz Villa et al. 2016; Lázaro-Lobo et al. 2021; Gioria et al. 2021). La falta de diferencias significativas entre la riqueza del banco del suelo del pastizal dominado por *P. quadrifarium* y el monte de acacias jóvenes es consistente con trabajos previos realizados en la misma reserva (Vignolio et al. 2021a). Sin embargo, las acacias afectaron la diversidad y la equitatividad de los bancos del suelo y de la broza, respectivamente. Por otro lado, las chilcas afectaron el número de semillas en ambos bancos. Este es otro ejemplo en el que una especie nativa se puede propagar como invasora, cambiando la estructura de la comunidad vegetal (Valéry et al. 2009; Heguy and Vecchio 2015). Un buen indicador fue el número de semillas germinables, que explicó los cambios en los bancos de la broza y del

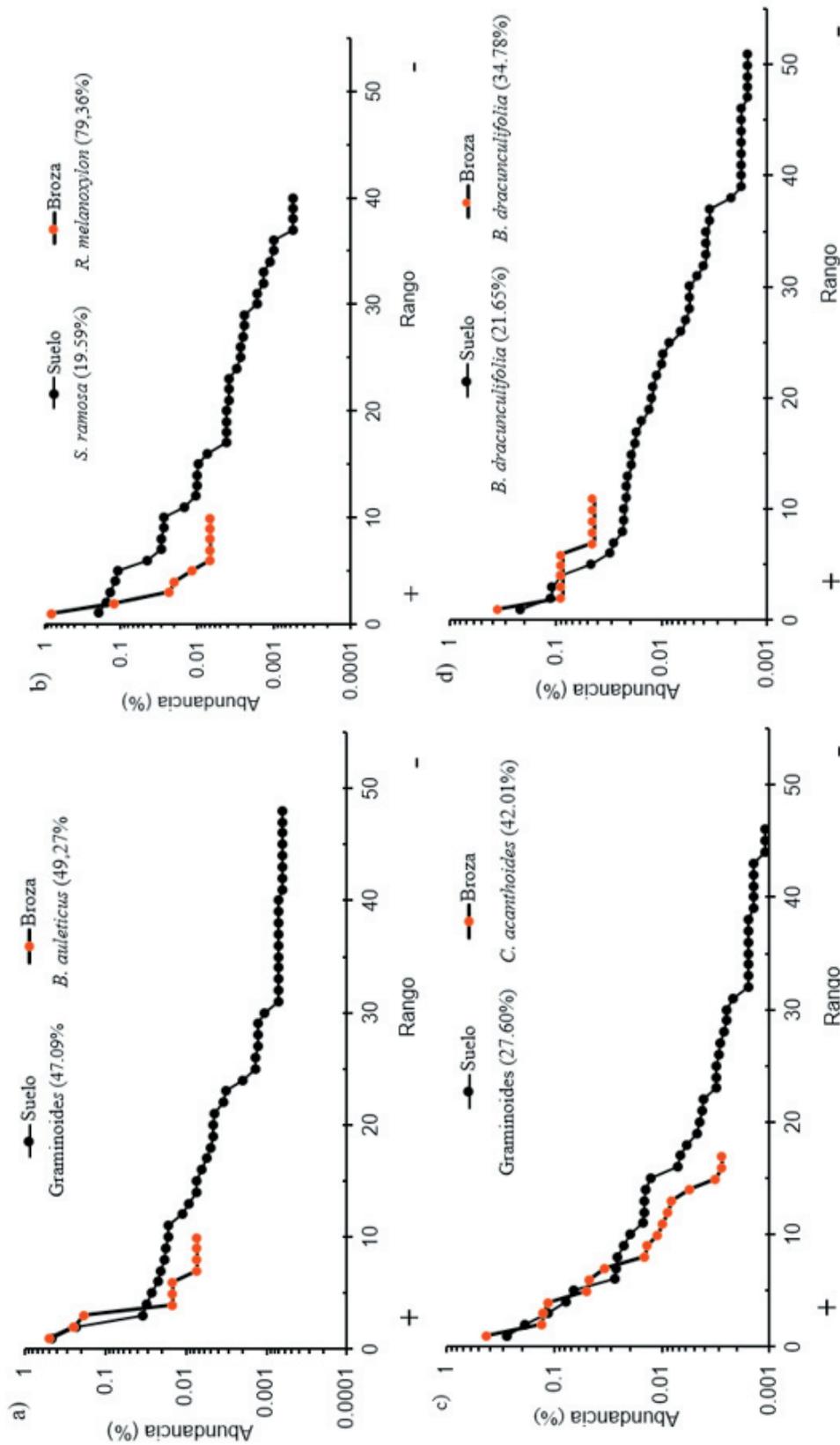


Figura 3. Diagrama de rango-abundancia de las especies en los bancos de semillas del suelo y de la broza. a) Monte añoso de *Racosperma melanoxylon*. b) Monte joven de *R. melanoxylon*. c) Pajonal de *Paspalum quadrifarium*. d) Arbustos de *Baccharis dracunculifolia*. Entre paréntesis se indica la especie o grupo funcional dominante. Cada punto en la curva es el valor promedio de tres muestras.

Figure 3. Rank-abundance pattern of the plant species in the soil seed bank and litter. a) Old *Racosperma melanoxylon* forest. b) Young *R. melanoxylon* forest. c) *Paspalum quadrifarium* grassland. d) *Baccharis dracunculifolia* shrubs. Dominant species or functional group is indicated in parenthesis. Each point on the curve is the average value of three samples.

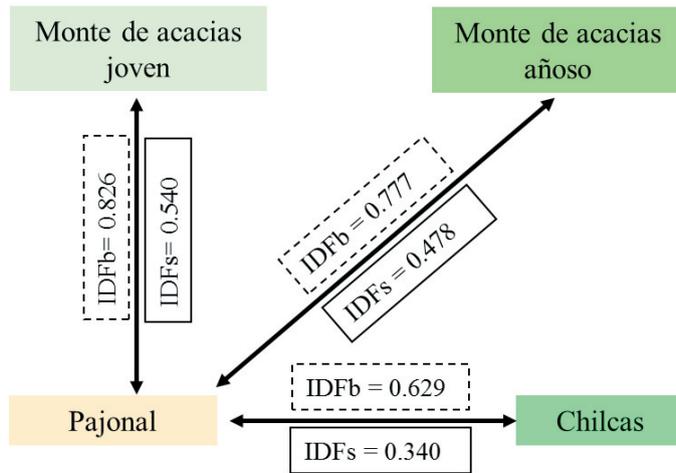


Figura 4. Índices de disimilitud florística (IDF) de Sørensen entre los ambientes, el pajonal (*Paspalum quadrifarium*), las chilcas (*Baccharis dracunculifolia*) y los montes de acacias (*Racosperma melanoxyllon*) joven y añoso. Valores en las cajas con líneas llenas corresponden al banco de semillas del suelo (IDFs) y con líneas quebradas a la broza (IDFb).

Figure 4. Sørensen dissimilarity index (IDF) between environments, pajonal (*Paspalum quadrifarium*), chilcas (*Baccharis dracunculifolia*) and acacias forests (*Racosperma melanoxyllon*) young and old. Values in the box with solid lines correspond to the soil seed bank (IDFs) and with broken lines to litter (IDFb).

suelo por la propagación de las chilcas y las acacias, respectivamente. El índice de diversidad y el de equitatividad explicaron cambios en los bancos del suelo y de la broza, respectivamente. La menor diversidad en el banco del suelo de los montes se explica por la abundancia de *S. ramosa* y el grupo de las graminoides. En cambio, en el banco de la broza del pajonal y del monte joven, la menor equitatividad se explica por la mayor abundancia de los cardos y de las acacias, respectivamente (Figura 3). El IDF puso en evidencia que los cambios en el pajonal, tanto en el banco de la broza como en el del suelo, son más importantes por la propagación de las acacias que de las chilcas.

Los bancos de semillas del suelo y de la broza fueron significativamente menores en el ambiente de las chilcas que en el resto de los estudiados. Una explicación es la baja presencia de plantas herbáceas *in situ*, entre los arbustos (Tabla 1), siendo esperable una menor lluvia de semillas. Las hojas de las chilcas contienen sustancias alelopáticas que afectan negativamente la germinación, la emergencia y el crecimiento de las especies herbáceas próximas a los arbustos (Ibáñez and Zoppolo 2011; Hussain et al. 2011; Lázaro-Lobo et al. 2021). Por otro lado, en los montes se registró la mayor cantidad de semillas, siendo las graminoides y las acacias las especies más abundantes, en particular en el monte añoso. *Cyperus* spp., *Carex* spp. y *R. melanoxyllon* presentan bancos de semillas persistentes, son longevas y pueden vivir varias generaciones enterradas (Fenner and Thompson 2005; Le Maitre et al. 2011; Baskin and Baskin 2014). La longevidad de las semillas es muy importante en especies

invasoras debido a que, si se controlan los árboles, cuanto mayor es la supervivencia de las semillas en el banco, menores son las probabilidades de extinción de la población (Le Maitre et al. 2011; Gioria et al. 2019). Por ejemplo, en un sector de la Sierra Grande, luego de la tala de los árboles de acacia, se registró la emergencia de 288.57 ± 52.49 plántulas/m² de *R. melanoxyllon* (Vignolio et al. 2020). En este caso, se pone en evidencia que no es suficiente cortar los árboles como método de control sin tener presente el banco de semillas (Le Maitre et al. 2011; Diaz Villa et al. 2016; Gioria et al. 2019). La propagación de las acacias afecta de forma negativa la supervivencia de las plantas de *P. quadrifarium* (Vignolio et al. 2021a) y, por consiguiente, el aporte de semillas de dicha gramínea al banco. En tal sentido, debido a la escasez de semillas de *P. quadrifarium* en los bancos de los montes, si se controlan los árboles de acacia —en particular, los del monte añoso—, es poco probable la restauración del pajonal sin una posterior intervención. Consistente con estos resultados, Diaz Villa et al. (2016) encontraron que en los ambientes de bosques de *Celtis tala* dominados por *Ligustrum lucidum* (una especie exótica), el banco de semillas del suelo tenía baja riqueza de especies herbáceas nativas. Dado el grado de modificación del ecosistema, los autores llegaron a plantear la imposibilidad de recuperar el bosque original, aun cuando se controle a *L. lucidum*. En tal sentido, el grado de modificación del ecosistema invadido y la posibilidad de recuperarlo están condicionados por el tiempo de ocupación, el tamaño y el tipo de banco de semillas de las especies invasoras (Fenner and Thompson 2005; Le Maitre et al. 2011; Diaz Villa et al. 2016; Gioria et al. 2019; Lacoretz et al. 2022).

Asteraceae y Poaceae fueron las familias más abundantes, un resultado consistente con los relevamientos de la flora *in situ* en la reserva y en otras sierras del Sistema de Tandilia (Valicenti et al. 2005; Alonso et al. 2009; Echeverría et al. 2017; Vignolio et al. 2021a). Muchas especies de estas familias son exóticas y consideradas invasoras (Boletín Oficial de la República Argentina, resolución 109/2021 (tinyurl.com/pbrp8j93)). Sin embargo, algunas gramíneas exóticas como *Holcus lanatus* L. son forrajeras, y su presencia puede aumentar el valor zootécnico del pastizal serrano. Los pastizales de la reserva y otros del Sistema de Tandilia suelen estar bajo el pastoreo de vacunos y equinos (Valicenti et al. 2005; Alonso et al. 2009; Vignolio et al. 2021a,b), un manejo que —a nuestro criterio— es recomendable para 1) reducir los riesgos de incendios naturales o accidentales, los cuales, por el relieve del terreno son difíciles de controlar; 2) disminuir la dominancia de los pajonales, y 3) favorecer la riqueza de especies vegetales mediante la activación del banco de semillas del suelo y de los órganos de propagación vegetativa (Lattera et al. 1994; 1998; Vignolio et al. 2021b). La riqueza de especies vegetales de la reserva se caracteriza por brindar diferentes servicios ecosistémicos a través de los usos agronómicos, como forrajeras, medicinales, ornamentales, melíferas y comestibles (Vignolio et al. 2021b). En tal sentido, los cambios en la riqueza del banco de semillas y el uso de las especies también se podrían tomar como un indicador del impacto de la invasión en los servicios que brinda el ambiente (Vignolio et al. 2023).

Otras diferencias entre los ambientes de estudio se registraron en el banco de semillas de la broza. La mayor riqueza y densidad de semillas se registró en el pajonal, siendo los cardos *Cirsium vulgare* y *Carduus acanthoides* las especies exóticas que representaron el 53% de las plántulas emergidas. Si bien la broza puede actuar como una trampa de la lluvia de semillas, en los ambientes estudiados no superó el 11% del total y la cantidad de familias representó casi el 30% de las registradas en los bancos del suelo. Este resultado contrasta con el trabajo de Márquez et al. (2002), quienes registraron en pastizales de las sierras de Córdoba (Argentina) sin pastoreo durante 10 años, que del total de las semillas (suelo más broza), el 43% de las semillas estaban retenidas en la broza. Una explicación de nuestros resultados guarda relación con la baja riqueza que crecía *in situ* y, con ello, los aportes de semillas. Otros factores bióticos o

abióticos no analizados en este trabajo pueden afectar los resultados. Por ejemplo, Murillo et al. (2007) registraron en pastizales dominados por pajonales de *P. quadrifarium* (Ayacucho, Buenos Aires) que frente a la oferta de semillas, los vertebrados y los invertebrados preferían algunas de las especies identificadas en el presente trabajo; por ejemplo, *Ammi majus*, *Carduus acanthoides*, *Cynara cardunculus*, *P. quadrifarium* y *Lotus tenuis*.

Las diferencias antes citadas entre ambientes también se vieron reflejadas en los IDF, que ponen en evidencia que los bancos del pajonal y las chilcas tienen más especies en común que el pajonal y los montes. El tiempo de invasión —en particular, en el monte año— puede afectar la supervivencia de las semillas del banco del suelo y, con ello, la similitud florística entre ambientes (Gioria et al. 2012; Le Maitre et al. 2011).

B. dracunculifolia, *P. quadrifarium* y *R. melanoxylon* requieren diferente suma térmica para germinar (Vignolio et al. 2023). Las semillas de las chilcas germinaron más temprano, requieren menor suma térmica y no presentan dormición primaria (Manfreda et al. 2020). *Baccharis dracunculifolia* se propaga por semillas y la germinación responde de manera positiva a la luz, siendo una señal favorable para que las plántulas se establezcan en ambientes afectados por el fuego y el pastoreo, disturbios que explican su propagación en pastizales serranos (Biganzoli et al. 2009; Scaramuzzino et al. 2015; Manfreda et al. 2020). Un aspecto a destacar es que en los bancos del suelo y de la broza de los montes se registraron semillas de *B. dracunculifolia*, pero no plantas creciendo *in situ*. Una explicación está en el transporte de las semillas por el viento (Lázaro-Lobo et al. 2021) y en que los montes no tienen las condiciones ambientales para que los arbustos se establezcan y crezcan.

Respecto a *P. quadrifarium*, las semillas germinaron en un corto período de suma térmica, describiendo un pulso de emergencia. Estas respuestas son consistentes con la falta de dormición: no forman un banco de semillas persistente (Fenner and Thompson 2005). *Paspalum quadrifarium* presenta un banco de semillas transitorio (Lattera et al. 1994; Ricci et al. 1996): las semillas no viven más de una estación bajo condiciones favorables para la germinación (Fenner and Thompson 2005; Baskin and Baskin 2014). En pajonales del partido de Ayacucho (Buenos Aires) se estimó que en febrero, *P. quadrifarium* puede

dar una lluvia de semillas viables de ~2500 semillas/m² (Ricci et al. 1996). Estos autores también estimaron ~20000 semillas/m² acumuladas en la broza, con una viabilidad de 12 semillas/m² y 2600 semillas/m² para dos momentos de muestreo: febrero y diciembre, respectivamente. En nuestro trabajo, la cantidad de semillas de *P. quadrifarium* en la broza del pajonal fue 119 semillas/m². Si bien el valor está dentro del rango registrado por Ricci et al. (1996), cabe señalar que para este trabajo, la fecha del muestreo de la broza fue en mayo, no fue inmediatamente después de la lluvia. Respecto al tamaño del banco del suelo de *P. quadrifarium*, Ricci et al. (1996) registraron en los primeros 1.5 cm de profundidad del suelo (tratamiento testigo), un banco viable entre 1200 semillas/m² y 6660 semillas/m². En nuestro trabajo registramos en el pajonal 1539.33±389.26 semillas/m² de *P. quadrifarium*, valor que también está en el rango de lo informado por Ricci et al. (1996).

A diferencia de *P. quadrifarium* y *B. dracunculifolia*, la germinación de las acacias fue continua, se produjo durante todo el período de estudio, consistente con las especies que presentan un banco de semillas persistente (Fenner and Thomson 2005; Le Maitre et al. 2011). En este tipo de banco, las semillas permanecen vivas en el suelo por más tiempo que en el transitorio y germinan de forma continua (Fenner and Thomson 2005). La dinámica de la emergencia de las plántulas de las acacias es comparable con los resultados de Sanhueza y Zalba (2014), quienes estudiaron el banco de semillas germinables del suelo de *Spartium junceum*, una leguminosa exótica, arbustiva, con banco persistente, invasora de pastizales del Sistema de Ventania. Gioria et al. (2019) analizaron un gran número de trabajos y señalaron que la mayoría de las especies invasoras presentaban un banco de semillas persistente con elevada densidad. Contar con semillas que requieren diferentes condiciones para germinar es una estrategia que aumenta las probabilidades de establecimiento en nuevos ambientes (Fenner

and Thomson 2005; Gioria et al. 2019; 2021; Lacoretz et al. 2022).

La falta de diferencias significativas entre las variables estructurales de la comunidad del pajonal y la del monte joven es consistente con un trabajo previo en la misma reserva (Vignolio et al. 2021a). A partir de los resultados expuestos, se refuerza el supuesto de que sería posible restaurar el pastizal siempre y cuando se controle el monte joven, ya que se cuenta con un banco de semillas de *P. quadrifarium*. Para el sistema de estudio, los datos presentados son las primeras evidencias del impacto de las acacias del monte añoso y de *B. dracunculifolia* en los bancos del suelo y broza. El control del monte añoso no garantizaría la restauración natural de todas las especies registradas en el pastizal; en particular, *P. quadrifarium*. Aunque el pajonal y las chilcas tienen más especies en común que el pajonal y los montes, los tamaños de los bancos de semillas del suelo y de la broza fueron menores en los ambientes ocupados por *B. dracunculifolia*. Se debería continuar investigando los cambios que produce la propagación de *B. dracunculifolia* sobre la estructura de la comunidad vegetal del pastizal, contemplando un control selectivo de individuos de la población del arbusto en procura de alcanzar un tamaño del banco de semillas comparable al del pastizal dominado por *P. quadrifarium*.

AGRADECIMIENTOS. A la Lic. María Rosa Desirello por la lectura crítica del presente artículo, al propietario de la Reserva Natural Paititi, Sr. Esteban González Zugasti por facilitarnos el ecosistema de estudio, al laboratorio de Propapa (EEA-INTA Balcarce) y a los evaluadores de la Revista Ecología Austral por sus aportes y tiempo dedicado al presente trabajo. El trabajo corresponde al proyecto financiado por la Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP 15/A659: AGR655/21), Núcleo de Actividades Científicas y Tecnológicas: Grupo de investigación Ecología de Poblaciones y Comunidades Vegetales en Ecosistemas Naturales e Intervenidos.

REFERENCIAS

- Alonso, S. I., M. C. Nuciari, I. R. Guma, and A. van Olphen. 2009. Flora de un área de la Sierra La Barrosa (Balcarce) y fenología de especies con potencial ornamental. *Rev FCA UNCuyo* 2:23-44.
- Baskin, C. C., and J. M. Baskin. 2014. *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Segunda edición. Academic Press, New York, USA.
- Baldi, G., J. P. Guerschman, and J. M. Paruelo. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116:197-208. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.02.009>.
- Biganzoli, F., T. Wiegand, and W. B. Batista. 2009. Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos* 118:1383-1395. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17349.x>.

- Charles, H., and J. S. Dukes. 2007. Impacts of invasive species on ecosystem services. Pp. 217-237 en W. Nentwig (ed.). *Biological invasions*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_13.
- De Villalobos, A. E. 2016. Efectos de los caballos cimarrones sobre la composición florística y la estructura de los pastizales naturales en las Sierras Australes Bonaerenses. *Ecología Austral* 26:264-274. <https://doi.org/10.25260/EA.16.26.3.0.194>.
- Diaz Villa, M.V. E., N. Madanes, P. M. Cristiano, and G. Goldstein. 2016. Composición del banco de semillas e invasión de *Ligustrum lucidum* en bosques costeros de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bosque* 37:581-590. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002016000300015>.
- Echeverría, M. L., S. I. Alonso, and V. M. Comparatore. 2017. Survey of the vascular plants of Sierra Chica, the untouched area of the Paititi Natural Reserve (southeastern Tandilia mountain range, Buenos Aires province, Argentina). *Check List* 13:1003-1036. <https://doi.org/10.15560/13.6.1003>.
- Etchepare, M., and S. I. Boccanelli. 2007. Análisis del banco de semillas y su relación con la vegetación emergente en una clausura de la llanura pampeana. *Ecología Austral* 17:159-166.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. First edition. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj016>.
- Galíndez, G., P. Ortega-Baés, A. L. Scopel, and M. J. Hutchings. 2013. The dynamics of three shrub species in a fire-prone temperate savanna: the interplay between the seed bank, seed rain and fire regime. *Plant Ecology* 214:75-86. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0147-9>.
- Gandini, M., J. Bardi, R. Scaramuzzino, C. D'Alfonso, and B. Lara. 2019. *Racosperma melanoxyton* (Fabaceae) en las Sierras de Azul, Sistema de Tandilia (Buenos Aires, Argentina): Distribución en las últimas décadas. *Jornadas Argentinas de Botánica* 54:142.
- Garavano, E. 2018. Estudio de *Solanum commersonii* Dunal en un ecosistema serrano del Sistema de Tandilia (Buenos Aires) para implementar su conservación in situ. Tesis M.Sc. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. Pp. 124.
- Ghersa, C. M., E. de la Fuente, S. Suárez, and R. J. C. León. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88:271-278. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00209-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00209-2).
- Gioria, M., P. Pyšek, and L. Moravcová. 2012. Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia* 84:327-350.
- Gioria, M., and P. Pyšek. 2016. The legacy of plant invasions: Changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *BioScience* 66:40-53. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv165>.
- Gioria, M., J. J. Le Roux, H. Hirsh, and L. Moravcová. 2019. Characteristics of the soil seed bank of invasive and non-invasive plants in their native and alien distribution range. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01978-y>.
- Gioria, M., A. Angelino Carta, C. C. Baskin, W. Dawson, F. Essl, H. Kreft, J. Pergl, M. van Kleunen, P. Weigelt, M. Winter, and P. Pyšek. 2021. Persistent soil seed banks promote naturalisation and invasiveness in flowering plants. *Ecology Letters* 24:1655-1667. <https://doi.org/10.1111/ele.13783>.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.
- Heguy, B., and C. M. Vecchio. 2015. La altura del canopeo modifica la emergencia de *Eryngium horridum* Malme (caraguatá) en un pastizal templado de Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 114:279-286.
- Hussain, M. I., L. González, and M. J. Reigosa. 2011. Allelopathic potential of *Acacia melanoxyton* on the germination and root growth of native species. *Weed Biology and Management* 11:18-28. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2011.00401.x>.
- Ibáñez, F., and R. Zoppolo. 2011. Assessment of allelopathic properties of *Baccharis dracunculifolia* DC in laboratory and field conditions. *Allelopathy Journal* 28:77-86.
- Lacoretz, M., C. Malavert, N. Madanes, P. Cristiano, and P. M. Tognetti. 2022. Seed dormancy and germination of native and invasive alien woody species of an endangered temperate forest in the Argentine Pampas. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120577>.
- Laterra, P., L. Ricci, O. R. Vignolio, and O. Fernández. 1994. Efectos del fuego y del pastoreo sobre la regeneración por semillas de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida, Argentina. *Ecología Austral* 4:101-109.
- Laterra, P., O. R. Vignolio, L. G. Hidalgo, O. N. Fernández, M. A. Cauhépé, and N. O. Maceira. 1998. Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa Deprimida Argentina. *Ecotrópicos* 11:141-149.
- Lázaro-Lobo, A., G. N. Ervin, L. Caño, and F. D. Panetta. 2021. Biological Invasion by *Baccharis*. Pp. 185-214 en G. W. Fernandes et al. (eds.). *Baccharis*. Springer Nature Switzerland AG 2021 185. https://doi.org/10.1007/978-3-030-83511-8_8.
- Le Maitre, D. C., M. Gaertner, E. Marchante, E. J. Ens, P. M. Holmes, A. Pauchard, P. J. O'Farrell, A. M. Rogers, R. Blanchard, J. Bignaut, and D. M. Richardson. 2011. Impacts of invasive Australian acacias: implications for management and restoration. *Diversity and Distributions* 17:1015-1029. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00816.x>.
- Manfreda, V. T., M. L. Alcaraz, and R. L. Scaramuzzino. 2020. Germinación de *Baccharis dracunculifolia* subsp. *tandilensis*: caracterización basada en la temperatura, la luz y la salinidad. *Rodriguésia* 71:e02642017. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071035>.
- Márquez, S., G. Funes, M. Cabido, and E. Pucheta. 2002. Efectos del pastoreo sobre el banco de semillas germinable y

- la vegetación establecida en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 327-337. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2002000200006>.
- Matteucci, S. D., and A. Colma. 2002. Metodología para el estudio de la vegetación. URL: n9.cl/gpbwcl.
- Murillo, N., P. Littera, and G. Monterubbianesi. 2007. Post-dispersal granivory in a tall-tussock grassland: A positive feedback mechanism of dominant? *Journal Vegetation Science* 18:799-806. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02596.x>.
- QGIS Development Team. 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. URL: qgis.org.
- Ricci, L. J., P. Littera, O. R. Vignolio, and O. N. Fernández. 1996. Dinámica del banco de semillas de *Paspalum quadrifarium* Lam. en la Pampa Deprimida, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 101:25-33.
- Sanhueza, C., and S. Zalba. 2014. Banco de semillas, germinación y longevidad de semillas de retama (*Spartium junceum*, Fabaceae): implicancias para su control. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49:67-76. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n1.7822>.
- Scaramuzzino, R. L., M. Gandini, B. Lara, J. F. Bardi, and C. D'Alfonso. 2015. Distribución del arbusto *Baccharis dracunculifolia* subsp. tandilensis en la provincia de Buenos Aires: cambios en la preferencia de hábitat y su incidencia sobre el paisaje. Pp. 258-260 en P. Minotti and I. Entraigas (eds.). *El paisaje: unidad natural, funcional, dinámica y resiliente*. Ed. ASADEP.
- Valéry, L., H. Fritz, J. C. Lefeuvre, and D. Simberloff. 2009. Invasive species can also be native. *Trends in Ecology and Evolution* 24:585. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.003>.
- Valicenti, R. O., E. Farina, C. D'Alfonso, and R. Scaramuzzino. 2005. Caracterización fitosociológica de un pajonal serrano de *Paspalum quadrifarium* Lam. en Azul (Provincia de Buenos Aires). *Revista Científica Agropecuaria* 9:141-152.
- Vignolio, O. R., M. E. Garavano, P. Diez de Ulzurrun, V. N. Ispizúa, E. González Zugasti, and S. San Martino. 2020. Acacia australiana, invasora de pastizales de sistemas serranos (Buenos Aires). *Visión Rural* 49-51.
- Vignolio, O. R., M. E. Garavano, P. Diez de Ulzurrun, H. P. Angelini, and V. N. Ispizúa. 2021a. Banco de semillas del suelo en un pastizal de una reserva natural del Sistema de Tandilia (Buenos Aires, Argentina) invadido por *Racosperma melanoxylon*. *Ecología Austral* 31:390-399. <https://doi.org/10.25260/EA.21.31.3.0.1247>.
- Vignolio, O. R., V. N. Ispizúa, and M. E. Garavano. 2021b. Conservación de un pastizal serrano bajo defoliación en el Sistema de Tandilia. *Revista Argentina de Producción Animal* 41:65-76.
- Vignolio, O. R., N. V. Ispizúa, H. P. Angelini, and M. M. Echeverría. 2023. Cambios en el banco de semillas de un pastizal serrano (Sistema de Tandilia, Buenos Aires) por la propagación de una especie nativa y otra exótica. 46° Congreso de la Asociación Argentina de Producción Animal. Pp. 139.
- Yansen, M. V., and F. Biganzoli. 2022. Las especies arbóreas exóticas en Argentina: caracterización e identificación de las especies actuales y potencialmente problemáticas. *Darwiniana* 10:80-97. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2022.101.1001>.
- Yezzi, A. L., A. J. Nebbia, and S. M. Zalba. 2021. Fragmentation of coastal grasslands by plantations and spontaneous spread of invasive pines in the southern Pampa. *Diversity* 13:637. <https://doi.org/10.3390/d13120637>.
- Zalba, S. M., and C. B. Villamil. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4:55-72. <https://doi.org/10.1023/A:1020532609792>.