



PROBIOL

PROGRAMA DE POSGRADO
EN BIOLOGIA



UNCUYO

UNIVERSIDAD NACIONAL
DE CUYO

Análisis de factores que contribuyen a la
invasión de rosa mosqueta (*Rosa canina*
y *R. rubiginosa*) en Mendoza

Ana Clara Mazzolari

Tesis **Doctoral**

Director: Dr. Diego Vázquez
Co-director: Dr. José Hierro

Dedicada a Juan Carlos Mazzolari. Amor incondicional.

Gratitud infinita. Te extraño hoy y siempre.

Agradecimientos

El día que pisé por primera vez la facultad de Cs. Exactas y Naturales, de la Universidad Nacional de Mar del Plata ni me imaginaba que iba a hacer un doctorado. Finalmente, después de muchas vueltas, lo hice, y se convirtió en una de las etapas más importantes de mi vida. Y es por eso que tengo mucho que agradecer a:

- El **CONICET**, por haberme otorgado la beca doctoral, gracias a la cual pude dedicarme 100% a mi desarrollo profesional.
- El **IADIZA** y a su gente, por haberme abierto las puertas de la institución y brindado muchos de los recursos que hicieron posible este trabajo.
- La gente de la **Reserva Villavicencio**, por permitirme hacer mi trabajo de campo en ese hermoso lugar y por la cordial interacción que tuvimos a lo largo de toda la tesis.
- Mi director, **Diego Vázquez**, por darme la posibilidad de formar parte del Laboratorio de Interacciones Ecológicas, y por su generosidad al facilitarme el acceso a muchos recursos que me permitieron formarme y llevar adelante esta tesis.
- Mi codirector, **José Hierro**, porque a pesar de la distancia siempre estuvo “al pie del cañón” para ayudarme en lo que necesité.
- Los jurados que corrigieron la tesis: **Pablo Villagra, Paula Tecco y Eduardo Pucheta**, porque sus comentarios fueron desde la cordialidad y la crítica constructiva, lo que me motivó y ayudó a mejorar el trabajo.
- Todos los **integrantes** que forman o han formado parte del **Laboratorio de Interacciones Ecológicas**, por las largas charlas, debates, encuentros y consejos que me hicieron sentir contenida en la montaña rusa de estados emocionales que implica un doctorado.
- **Hugo Debandi**, por su invaluable ayuda en el trabajo de campo.
- **Hugo Marrero**, por transmitirme su entusiasmo por la ciencia, por su ayuda en el campo y el laboratorio y porque con su alegría resultó ser uno de los motores de motivación que encontré en esta etapa.
- **Belén Maldonado**, por ser mi primera familia mendocina y mi gran amiga cuyana.
- Mis padres, **Kathie Carnelli y Juan Carlos Mazzolari**, por enseñarme todo lo importante para llegar donde estoy hoy. Todo lo que soy y lo que logré lo debo a su apoyo incondicional.
- **Sebastián Matamoros**, mi compañero de vida, mi nueva familia, por hacerme sentir que todo tiene solución y por su amor incondicional. Un gran porcentaje de este doctorado le pertenece.

Índice

RESUMEN	7
ABSTRACT	9
CAPÍTULO I	11
Introducción	11
MARCO GENERAL	11
DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ROSA MOSQUETA	15
ÁREA DE ESTUDIO	18
LITERATURA CITADA	20
CAPÍTULO II	24
Estrategias reproductivas de dos especies de rosa mosqueta invasoras: contribución potencial al proceso de invasión	24
INTRODUCCIÓN	24
MATERIALES Y MÉTODOS	27
Área de estudio	27
Especies exóticas	27
Descripción del sistema reproductivo	27
Análisis de datos	28
RESULTADOS	29
DISCUSIÓN	32
LITERATURA CITADA	35
CAPÍTULO III	40
Comparación de atributos funcionales de dos especies invasoras de rosa mosqueta y los arbustos nativos coexistentes	40
INTRODUCCIÓN	40
MATERIALES Y MÉTODOS	42
Muestreo de la vegetación	42
Atributos funcionales	42
Análisis de datos	44
RESULTADOS	45
Comunidad arbustiva	45
Atributos funcionales	45
DISCUSIÓN	49
LITERATURA CITADA	52
CAPÍTULO IV	56
Análisis de la idoneidad del hábitat de rosa mosqueta en 5 áreas protegidas de Mendoza	56
INTRODUCCIÓN	56
MATERIALES Y METODOS	58
RESULTADOS	60
DISCUSIÓN	66
LITERATURA CITADA	69
CAPÍTULO V	73
Síntesis y consideraciones finales	73
LITERATURA CITADA	77
APÉNDICE A	79

Índice de figuras

Figura 1. Vista panorámica de la invasión de rosa mosqueta en la Reserva Natural Privada Villavicencio..	14
Figura 2. Arbusto de rosa mosqueta en la Reserva Natural Privada Villavicencio.....	17
Figura 3. Infrutescencias de rosa mosqueta	18
Figura 4. Límites y ubicación de la Reserva Natural Privada Villavicencio	20
Figura 5. Promedio (\pm EE) de la proporción de frutos formados por infrutescencia en <i>Rosa canina</i> y <i>Rosa rubiginosa</i>	30
Figura 6. Promedio (\pm EE) de la proporción de infrutescencias formadas en <i>Rosa canina</i> y <i>Rosa rubiginosa</i>	30
Figura 7. Promedio (\pm EE) del peso de los frutos en <i>Rosa canina</i> y <i>Rosa rubiginosa</i>	31
Figura 8. Promedio (\pm EE) de la proporción de semillas viables en <i>Rosa canina</i> y <i>Rosa rubiginosa</i>	31
Figura 9. Gráfico biplot, representando los valores del primer vs. el segundo componente del análisis de componentes principales.	47
Figura 10. Promedio de los valores de los atributos funcionales para los grupos de especies: exóticas, nativas raras y nativas abundantes.	48
Figura 11. Ubicación de las áreas protegidas donde se analizó la idoneidad de hábitat de rosa mosqueta.	60
Figura 12. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en la RNP Villavicencio.	62
Figura 13. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en el PP Cordón del Plata.	62
Figura 14. Detalle de las zonas con idoneidad de hábitat de baja a muy alta en el PP Cordón del Plata.....	63
Figura 15. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en el PP Tupungato.....	63
Figura 16. Detalle de las zonas con idoneidad de hábitat de baja a muy alta en el PP Tupungato....	64
Figura 17. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en la Reserva Manzano Portillo Piuquenes.	64
Figura 18. Detalle de las zonas con idoneidad de hábitat de baja a muy alta en la Reserva Manzano Portillo Piuquenes.	65
Figura 19. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en la RNyP El Manzano.	65

Índice de tablas

Tabla 1. Parámetros de los modelos usados para evaluar los efectos de los diferentes tratamientos en la variables “proporción de frutos”, “proporción de infrutescencias”, “peso de los frutos” y “proporción de semillas viables” en <i>Rosa canina</i> y <i>R. rubiginosa</i>	32
Tabla 2. Atributos seleccionados y su interpretación ecológica.....	43
Tabla 3. Medias de los valores de cobertura de las dos especies de rosa mosqueta (<i>Rosa canina</i> y <i>R. rubiginosa</i>) y los arbustos nativos coexistentes.....	46
Tabla 4. Correlación de las variables originales con los componentes principales	47
Tabla 5. Parámetros de los modelos usados para evaluar las diferencias entre los grupos de especies.	49
Tabla 6. Superficie en hectáreas para cada clase de idoneidad de hábitat en las reservas estudiadas.	66

RESUMEN

Las especies exóticas invasoras causan daños considerables a sistemas tanto naturales como manejados e incurren en grandes costos para la sociedad. En la provincia de Mendoza, Argentina, las especies de rosa mosqueta (*Rosa canina* y *R. rubiginosa*), un arbusto originario de Europa, representa una amenaza a la integridad de los ecosistemas ya que se encuentra invadiendo grandes extensiones de la precordillera. Esta tesis tiene como objetivo general analizar algunos factores que pueden contribuir a la invasión de este arbusto exótico en la provincia. En el capítulo II, se analiza el sistema reproductivo de ambas especies de rosa mosqueta. La hipótesis que se pone a prueba, utilizando diversos experimentos de polinización, es que ambas especies de estudio son capaces de producir frutos y semillas a través de autopolinización y apomixis. Sin embargo, considerando los posibles efectos de la depresión por endogamia, los frutos y semillas producidos de manera uniparental son de menor calidad y cantidad que los producidos a través de estrategias que involucran polinización cruzada. En el capítulo III se analiza la invasión en el contexto de la comunidad arbustiva nativa, a través de la comparación de los atributos funcionales entre las especies nativas y las exóticas. Se plantea la hipótesis de que las dos especies de rosa mosqueta se diferencian de las nativas en atributos funcionales que reflejan una mayor capacidad adquisitiva de los recursos disponibles y un rápido crecimiento (por ejemplo, mayor SLA, mayor altura, menor densidad de la madera). Finalmente, en el capítulo IV se analizó el hábitat potencial de la rosa mosqueta, ajustando un modelo de distribución de especies en la Reserva Natural Privada Villavicencio y proyectándolo a otras áreas protegidas de la provincia de Mendoza. Esto se realizó utilizando el software MaxEnt, en base variables topográficas y puntos de ocurrencia de las especies. Se observó que tanto *R. canina* como *R. rubiginosa* son capaces de producir frutos y semillas a través todas las estrategias aquí estudiadas, mostrando gran versatilidad en su sistema reproductivo. Si bien ambas especies produjeron menor cantidad de frutos por apomixis, los mismos fueron más pesados, sugiriendo mejor calidad. No se observaron diferencias en cuanto a cantidad y calidad de infrutescencias y frutos producidos entre tratamientos con y polinizadores, por lo que se concluyó que ambas especies de rosa mosqueta no dependen de polinizadores para una correcta reproducción. En el capítulo III, los resultados mostraron que las dos especies de rosa mosqueta se diferencian de las nativas en ciertos atributos funcionales. Ambas especies de rosa mosqueta presentaron una combinación de plantas más altas, hojas más grandes, con mayor índice de área foliar específica y más finas, lo que da cuenta de una estrategia adquisitiva. Esto les permitiría un aprovechamiento más eficiente de los recursos y superar en abundancia a las nativas

en los sitios donde estos recursos, tales como la humedad del suelo, sean más abundantes. Además se observó que ambas especies de rosa mosqueta se solapan en su floración con los arbustos nativos. Este solapamiento podría resultar en una competencia por servicios de polinización. Sin embargo, podría pensarse que las especies afectadas serían las nativas, ya que se ha observado en el capítulo II que las dos especies de rosa mosqueta pueden producir frutos y semillas sin necesidad de polinizadores. En el capítulo IV, se obtuvo la idoneidad de hábitat para la rosa mosqueta en varias áreas protegidas de Mendoza, en base a variables topográficas y puntos de ocurrencia. Los resultados arrojaron que existen zonas con idoneidad alta y muy alta en todas las áreas estudiadas. El modelo mostró que la variable que más afecta la idoneidad de hábitat para la rosa mosqueta es el índice topográfico de humedad. De esta manera, los sectores más vulnerables a la invasión serían quebradas, vegas y cursos de agua, los cuales representan ambientes de gran importancia para la conservación de la biodiversidad en la zona. Podría decirse entonces, que de realizarse acciones de monitoreo para evitar la expansión de estas especies, las mismas deberían enfocarse principalmente en los sectores indicados con idoneidad media, alta y muy alta, ya que son zonas que por tener una mayor concentración de humedad serían óptimas para que la rosa mosqueta, con su estrategia adquisitiva logre invadir; asimismo, la generación de propágulos sin polinización podría facilitar aún más su expansión hacia estas zonas. Se observa que esta invasión ocupa grandes sectores, genera manchones monoespecíficos que inhabilitan el uso recreativo de grandes áreas, y limitan el acceso a cursos de agua, y puede inferirse que estas especies exóticas desplazan a las especies nativas, afectando de esta manera la biodiversidad. Sin embargo, no se cuenta hasta la fecha con estudios que cuantifiquen los impactos causados. Dicho esto, y teniendo en cuenta la información generada en la presente tesis, sería de fundamental importancia comenzar con acciones tendientes al manejo de ambas especies de rosa mosqueta en el área de estudio.

Palabras claves: rosa mosqueta, Mendoza, invasiones biológicas, sistema reproductivo, atributos funcionales, modelos de nicho, MaxEnt

ABSTRACT

Exotic invasive species can cause considerable damage to natural and managed systems, generating a great cost to society. In Mendoza province, Argentina, two species of sweet briar (*Rosa canina* and *R. rubiginosa*), native to Europe, represent a threat to the integrity of natural ecosystems, as they are invading extensive areas in the valleys of the pre Andean mountains (precordillera). The general goal of this thesis is to analyze some of the factors that can contribute to the invasion of these exotic shrubs in Mendoza. Chapter I presents an introduction to the themes of the thesis and a description of the study area and both exotic species. In chapter II, I studied the reproductive system of both *Rosa* species. The hypothesis I tested, using pollination experiments, was that both study species are able to produce fruits and seeds through self-pollination and apomixis. However, considering the effects of inbreeding depression, I expected that fruits and seeds produced via uniparental strategies are produced in lower number and quality, than those produced by cross-pollination. In chapter III, I analyze the invasion in a community context, comparing functional traits between native and exotic shrubs. The hypothesis is that both *Rosa* species differentiate from natives in functional traits that reflect an acquisitive strategy of available resources, and a faster growth (e.g. higher SLA, lower height, lower wood density). Finally in chapter IV, I modeled the potentially suitable habitat of sweet briar in Mendoza. To this end I used MaxEnt software, combining topographic variables with occurrence data. Results showed that both *Rosa* species are able to produce seeds and fruits using all the reproductive strategies analyzed here, showing great versatility in their reproductive system. Both species produced less number of fruits by apomixis, but they were heavier, suggesting better quality. As there were no differences regarding number and quality of fruits produced by strategies with or without pollinators, I conclude that both *Rosa* species do not depend on pollinators to reproduce successfully. In chapter III, results showed that both *Rosa* species differed from the native shrubs in some functional traits. Both exotic species presented a combination of higher plants, thinner leaves and higher SLA, related to an acquisitive strategy, which supports my hypothesis. This could allow them to use the resources more efficiently and to outnumber native species in sites where resources, such as soil moisture, are not limited. I observed that both *Rosa* species overlap their flowering period with the native shrubs, which can result in competition for pollinators. However, based on the results of chapter II, I propose that in case of competition, native species would be affected, as both rose species can reproduce without pollination. In chapter IV, I obtained the suitable habitats for sweet briar in several protected areas of Mendoza. Results showed that there are sites with high and very

high habitat suitability in all the study areas. According to the model, the most important variable affecting habitat suitability is the topographic wetness index. In line with this result, the sites more vulnerable to the invasion are water courses, which represent environments of high conservation value in the area. Based on the results of this thesis, monitoring and control actions should focus mainly on sites with intermediate, high and very high habitat suitability. Also, propagule generation without pollination could facilitate further expansion of *Rosa* species to these sites. This invasion occupies large areas, generating monospecific thickets that preclude recreational use, and limit the access to streams and other water courses. These exotic shrubs may displace native species, affecting biodiversity. However, no studies have quantified the impacts of these exotic species. Considering the information generated in the present thesis, it is imperative to elaborate and conduct management actions for both exotic species in the study area.

Key-words: sweet briar, Mendoza, biological invasions, reproductive system, functional traits, niche models, MaxEnt

CAPÍTULO I

Introducción

MARCO GENERAL

Se entiende como plantas exóticas (introducidas, no-nativas, no-indígenas) a las especies que en determinada área deban su presencia a los seres humanos, directa o indirectamente, o que han llegado sin la ayuda del hombre, provenientes de otra zona en la que ya son exóticas (Richardson et al. 2000). Las especies pueden ser exóticas en cualquier área definible, por ejemplo continentes, islas, ecoregiones, o cualquier entidad política (países, provincias; Pyšek et al. 2004). Los taxa exóticos invasores representan una subdivisión de los taxa naturalizados. Esta distinción es importante porque no todos los taxa exóticos son invasores (Rejmánek 2000). Según Richardson et al. (2000), las plantas exóticas naturalizadas son aquellas que, provenientes de otro sitio, pueden reproducirse consistentemente y sostener poblaciones a lo largo de varios ciclos de vida sin intervención directa del hombre, a menudo reclutan sus descendientes cerca de la planta adulta y no necesariamente invaden ecosistemas naturales, seminaturales o antrópicos. Por otra parte, las plantas exóticas invasoras son plantas naturalizadas que producen descendencia en gran número a distancias importantes de las plantas parentales y por lo tanto, tienen el potencial de propagarse a través de un área considerable (Pyšek et al. 2004). Una invasión biológica se produce cuando una especie adquiere una ventaja competitiva seguida de la desaparición de los obstáculos naturales a su proliferación, lo que le permite dispersarse rápidamente y colonizar áreas nuevas dentro de ecosistemas receptores, en los cuales se vuelve la especie dominante (Válery et al. 2008).

Muchas de las hipótesis en ecología de las invasiones se superponen o comparten características similares. Para generar un marco que unifique las hipótesis en cuanto a la ecología de las invasiones, Catford et al. (2009) proponen que la invasión es esencialmente una función de la presión de propágulos (P), las características abióticas del ecosistema invadido (A) y las características de la comunidad receptora y de la especie invasora (características bióticas, B). En este marco, P incluye las limitaciones geográficas y de dispersión, A incorpora las limitaciones ambientales y de hábitat y B incluye la dinámica interna y las interacciones de la comunidad. Para que la invasión ocurra, los tres factores deben ser adecuados o favorables. El alcance y la intensidad de la invasión están determinados por la combinación de los tres factores, aunque es poco probable que su influencia sea igual, y es a menudo mediada por los seres humanos (por ejemplo, la

introducción y propagación de propágulos, la alteración de las condiciones ambientales y la abundancia y diversidad de especies nativas). Como P, A y B fluctúan y cambian en el tiempo y el espacio, la distribución y la tasa de invasión es dinámica. En consecuencia, la fase, el alcance y la gravedad de la invasión son determinados por la fuerza combinada de PAB, y por su posición en el tiempo y el espacio (Catford et al. 2009).

Las especies invasoras interactúan con otros elementos del cambio global y causan daños considerables a sistemas tanto naturales como manejados e incurren en grandes costos para la sociedad (Theoharides y Dukes 2007; Simberloff et al. 2012). Varios estudios han documentado cómo la invasión por una única especie puede alterar la biodiversidad (Powell et al. 2011; Doménech et al. 2006, Mazzolari et al. 2011), la hidrología (Le Maitre 2004), el ciclo de nutrientes (Ehrenfeld 2003), las propiedades del suelo (Ehrenfeld 2010) y los regímenes de disturbio (Brooks et al 2004). Estos efectos resaltan que las especies invasoras pueden cambiar la estructura de las comunidades y las propiedades de los ecosistemas, especialmente cuando tienen características muy diferentes a las especies de la comunidad receptora (Doménech et al. 2006). Además de sus efectos en ambientes naturales, las especies invasoras pueden generar grandes pérdidas económicas. En Estados Unidos Pimentel et al. (2005) calcularon un gasto anual de 120 mil millones de dólares en el control de especies invasoras.

En la Base de Datos Global de Especies Invasoras (*Global Invasive Species Database*; www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php, consultada el 6/11/2016) 22 de las 100 especies exóticas más invasoras (que son seleccionadas de acuerdo a su impacto en la biodiversidad y actividades humanas) son arbustos. A pesar de que los arbustos presentan serios impactos en las comunidades que invaden (Richardson y Rejmanek 2011) han sido menos considerados por las investigaciones científicas que cualquier otra forma de vida. Según el trabajo de Hulme et al. (2013), donde se analizó la representatividad de diferentes formas de vida en estudios realizados dentro de áreas protegidas, los estudios cuantitativos que abordan los impactos de las especies invasoras tienden a enfocarse hacia herbáceas perennes o anuales. Esto indica que los estudios realizados en áreas protegidas posiblemente no estén contemplando adecuadamente ciertas formas de vida que podrían tener impactos importantes en la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, como lo son los arbustos (Hulme et al. 2014).

Las áreas protegidas no escapan a este fenómeno directa o indirectamente relacionado con la actividad humana y puede decirse que se está generalizando como un problema de manejo prioritario (APN 2007). Cada vez son más las unidades de conservación que se encuentran amenazadas por procesos de degradación y las invasiones biológicas suelen acompañar dichos procesos de deterioro ambiental o incluso ser sus causantes, llegando a eliminar la capacidad de recuperación de los ecosistemas invadidos (MacDougall y Turkington 2005). Sin embargo, sólo

recientemente, los científicos y los administradores de áreas protegidas han empezado a trabajar en conjunto y a pensar en el manejo de las invasiones biológicas desde una perspectiva ecosistémica o de comunidad (APN 2007). Las investigaciones sobre especies invasoras muestran una menor tendencia a enfocarse en áreas protegidas que otro tipo de estudios en ecología. Esto puede estar reflejando que los impactos de las invasiones biológicas afectan tanto a ambientes naturales dentro y fuera de reservas (Hulme et al. 2014). Sin embargo, esto también puede estar indicando que, en comparación con otro tipo de presiones, se sabe relativamente poco sobre el efecto de las especies invasoras dentro de las áreas protegidas. Por lo tanto, existe una necesidad de mejorar el conocimiento base para el manejo de las especies invasoras en este tipo de áreas (Hulme et al 2014).

En la provincia de Mendoza la rosa mosqueta (*Rosa canina* y *R. rubiginosa*), un arbusto originario de Europa (Damascos y Bran 2006, Mack y Erneberg 2002), representa una amenaza a la integridad de los ecosistemas ya que se encuentra invadiendo grandes extensiones de la precordillera. Particularmente, ocupa grandes extensiones en las quebradas de la Reserva Natural Privada (RNP) Villavicencio, donde es considerada un grave problema de conservación. No existen registros que indiquen la fecha y el sitio exacto de introducción de esta especie en la provincia. En base a lo dicho anteriormente, esta tesis tiene como objetivo general analizar factores que pueden contribuir a la invasión del arbusto exótico rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa* y *R. canina*) en Mendoza (Fig. 1).

Para controlar a las especies invasoras se requiere entender los mecanismos subyacentes al proceso de invasión. Una aproximación multi-escala podría mejorar la eficiencia y efectividad del manejo a través de, por ejemplo, ayudar a identificar el proceso que contribuye al éxito del invasor (Pauchard y Shea 2006). Siguiendo con esta idea, en la presente tesis se aborda la invasión de rosa mosqueta en Mendoza a diferentes escalas, comenzando a nivel de población con el análisis de las estrategias reproductivas, a nivel de comunidad al analizar la relación con la comunidad arbustiva nativa, y finalmente a escala de paisaje al estudiar la distribución de su hábitat potencial.

En el primer capítulo, se analiza el sistema reproductivo de ambas especies. La hipótesis que se pone a prueba es que ambas especies de estudio son capaces de producir frutos y semillas a través de autopolinización y apomixis. Sin embargo, considerando los posibles efectos de la depresión por endogamia, los frutos y semillas producidos de manera uniparental son de menor calidad y cantidad que los producidos a través de estrategias que involucran polinización cruzada. En el segundo capítulo se analiza la invasión en el contexto de la comunidad arbustiva nativa, a través de la comparación de los atributos funcionales entre las especies nativas y las exóticas. Se plantea la hipótesis de que las dos especies de rosa mosqueta se diferencian de las nativas en atributos funcionales que reflejan una mayor capacidad adquisitiva de los recursos disponibles y un rápido crecimiento (por ejemplo, mayor SLA, mayor altura, menor densidad de la madera). Finalmente, en

el tercer capítulo se analizó el hábitat potencial de la rosa mosqueta, ajustando un modelo de distribución de especies en la RNP Villavicencio y proyectándolo a otras áreas protegidas de la provincia de Mendoza, donde se observó la presencia de esta especie pero no existen registros ni relevamientos formales sobre su distribución. La información generada podría ser de utilidad para identificar áreas más vulnerables a la invasión de esta especie, y ayudar así a generar medidas de prevención, monitoreo o control más eficientes en la provincia de Mendoza.

En relación al marco teórico mencionado anteriormente, en esta tesis se estudia la invasión de rosa mosqueta aportando a los componentes mencionados por Catford (2009; PAB). Específicamente, al estudiar las estrategias reproductivas se aporta conocimiento sobre la presión de propágulos (P) y sobre características bióticas de la especie invasora (B); al estudiar la relación con los arbustos nativos, se obtienen conocimientos sobre aspectos relacionados a la comunidad receptora (B); y al analizar el hábitat potencial, se pueden conocer los factores abióticos que podrían influenciar la invasión (A). Finalmente, se aporta información sobre invasiones en áreas protegidas y sobre arbustos invasores, dos tópicos en los que, como se mencionó con anterioridad, existe una necesidad de generar más conocimiento (Hulme et al. 2013a; Hulme et al. 2013b; Richardson y Rejmanek 2011).



Figura 1. Vista panorámica de la invasión de rosa mosqueta en la Reserva Natural Privada Villavicencio. Se observan manchones de estos arbustos creciendo en el fondo de las quebradas.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ROSA MOSQUETA

Rosa rubiginosa y *R. canina* son arbustos deciduos, de altura variable (hasta 3 m; Fig.2). Pertenecen a la familia Rosaceae, sección Caninae, comúnmente llamadas como rosa mosqueta. Dicha familia presenta al menos 82 taxa invasores (Richardson y Rejmanek 2011). Son nativas de Europa y Asia, y fueron introducidas en Argentina a comienzos del siglo veinte, probablemente con fines ornamentales y por las propiedades de sus frutos, que son comestibles y muy ricos en vitamina C, además de que sus semillas son ricas en aceites utilizados en la industria cosmética (Damascos y Bran 2006, Mack y Erneberg 2002). Los tallos presentan numerosas espinas curvas. Las hojas son de color verde brillante con 5-7 folíolos ovoides que miden entre 10-25 mm de longitud y 10-25 mm de ancho, con los márgenes aserrados. En *R. rubiginosa*, el dorso de las hojas usualmente presenta pelos simples mezclados con pelos glandulares, y el follaje tiene una fragancia a manzana como carácter distintivo. En contraste, *R. canina* no presenta pelos glandulares y carece de fragancia. Ambas especies presentan pequeños grupos de flores, rosadas en *R. rubiginosa* y blancas en *R. canina*. Ambas especies son polinizadas por insectos y pueden reproducirse asexualmente por apomixis (Wissemann y Hellwig 1997; Werlemark 2000). Por cada pistilo se produce una semilla. En ambas especies los escaramujos (infrutescencias) están compuestos de un receptáculo carnoso que rodea a los frutos (aquenios; Fig.3). Los escaramujos son de color anaranjado a rojo, ovoides a globosos de 15-20 mm de longitud, y contienen numerosos aquenios, donde la semilla está rodeada por un pericarpio duro (Damascos y Bran 2006; Aguirre et al. 2009, MacPhail y Kevan 2009). Para su germinación, el pericarpo de los aquenios debe ser debilitado, lo que usualmente ocurre luego del paso por el tracto digestivo de los dispersores, y solo puede ser logrado artificialmente con tratamientos de temperatura. La germinación en condiciones artificiales puede llevar hasta 6 meses (Werlemark et al. 1995).

Las especies de rosa mosqueta invaden ambientes naturales en varias zonas de Argentina. Sin embargo, no existen estudios previos sobre la invasión de estas especies en el área de estudio. La mayoría de los estudios sobre la invasión de rosa mosqueta presentes en la literatura son de la Patagonia. En esta región, específicamente *R. rubiginosa* se comporta como una especie intolerante a la sombra, colonizadora de áreas alteradas en un amplio rango de precipitaciones, en distintos tipos de vegetación con excepción de las áreas anegadas (mallines) o los bosques de altura (Damascos y Gallopín 1992). Forma extensos matorrales en los cuales se presenta una riqueza menor de especies nativas que en las comunidades no invadidas por esta especie. Sin embargo, existe evidencia de que también actúa como planta nodriza, ya que se ha observado que favorece la regeneración natural de algunas especies leñosas nativas y las protege de los efectos negativos del ganado, tales como el pisoteo y la herbivoría (De Pietri 1992; Svriz et al. 2013).

Existen reportes de ocurrencia de estas especies en San Luis (Aguirre et al. 2009), Córdoba (Zimmermann et al. 2010, Giorgis et al. 2011) y en la Patagonia (Damascos y Bran 2006, Damascos et al. 2005). En esta región, se sabe que estas especies son visitadas por polinizadores nativos (Morales y Aizen 2006), y que sus frutos son consumidos y dispersados por varias especies de vertebrados (Damascos et al. 2005). Las plantas de ambas especies florecen durante los meses de noviembre a diciembre y la maduración de sus infrutescencias carnosas (aquenios uniseminados) ocurre entre febrero y abril. Las especies de rosa mosqueta presentan periodos de floración y fructificación más largos y su producción de frutos es más abundante que en las especies nativas coexistentes (Cavallero y Raffaele 2010). En una estimación realizada para la provincia de Neuquén, se calculó que en los departamentos de Aluminé, Huiliches, Lacar y Los Lagos existe una disponibilidad potencial de aproximadamente 6.000 toneladas de frutos de rosa mosqueta (Bran et al. 2004). Las plantas de rosa mosqueta tienen floración y maduración de frutos simultánea, pero poseen un extenso período de diseminación de frutos. Los frutos se liberan gradualmente durante otoño-invierno y en noviembre, cuando se inicia la floración de la especie, aún permanece en la planta el 5% de los frutos producidos el verano previo (Damascos et al. 2005). Además, por su largo periodo de fructificación, estas especies comenzaron a ser un nuevo recurso para la fauna durante el invierno. Las infrutescencias carnosas de la rosa mosqueta son consumidas por diversos animales, tanto por ganado doméstico como por especies silvestres (ratones, aves, liebres y jabalíes), quienes facilitan la dispersión de sus semillas. Además, la rosa mosqueta presenta una vigorosa propagación vegetativa a partir de las raíces, carácter que la hace sumamente agresiva (Damascos et al. 2005).

Además de invadir ambientes naturales, las especies de rosa mosqueta invaden áreas de potencial agropecuario, disminuyendo su productividad pastoril. En ocasiones, la densidad de mosqueta es tan alta que los campos quedan inutilizados para la producción de forraje, limitando la presencia de ganado a estrechas sendas de paso que incluso dañan a los animales (INTA 2016).

La erradicación o control de estas especies es difícil, y se han citado varios métodos. El control mecánico consiste en el triturado o arrancado de arbustos. Debido a que las plantas deben ser extraídas de raíz, se recomienda su remoción en etapas tempranas de su establecimiento. Para este tipo de estrategia de control se ha estimado un costo operativo de U\$S 299/Ha (INTA 2016). El control químico requiere la aplicación localizada (planta por planta) de agroquímicos, con mochila y con un operador capacitado. Otra alternativa que está siendo ensayada es a través del corte mecánico y tratamiento del rebrote en cobertura. De los productos disponibles hoy en el mercado para el control químico, el más usado es una formulación de picloram y Ácido Triclopir. El Glifosato granulado disuelto en agua también ha demostrado ser eficaz en el control de este arbusto (Lloyd 2014). Por otro lado, se ha sugerido que la combinación de tratamientos de herbivoría por cabras y la aplicación de herbicidas podría ser efectiva para el control de la rosa mosqueta (Sage et

al. 2009). El manejo con fuego no es recomendable, ya que la rosa mosqueta tiene la capacidad de rebrotar rápidamente luego de este tipo de disturbio (Cavallero y Raffaele 2010).



Figura 2. Arbusto de rosa mosqueta en la Reserva Natural Privada Villavicencio.



Figura 3. Infrutescencias de rosa mosqueta (escaramujos). En la esquina superior izquierda se muestra el detalle de los frutos (aquenios) que se encuentran en su interior.

ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Natural Privada (RNP) Villavicencio se encuentra en el Departamento Las Heras, provincia de Mendoza. Dista de la ciudad de Mendoza 30 km hacia el noroeste. Se ubica entre aproximadamente los 68° 50' y los 69° 10' Lat. O y los 32° 25' y 32° 35' Lat. S, y altitudinalmente entre los 700 y los 3000 m s.n.m., en la Sierra de Uspallata. Presenta una extensión de 62000 hectáreas (Fig. 4). La Reserva fue creada en el año 2000, y se encuentra actualmente encuadrada en la categorización de áreas protegidas del sistema de la provincia de Mendoza como “Reserva Natural Voluntaria de Uso Múltiple”. Dentro de la clasificación de la Unión Internacional para Conservación de la Naturaleza (UICN), la categoría V “Protected Landscape” es la que más se aproxima a las características y requerimientos de la RNP Villavicencio, considerando la actividad extractiva de agua mineral y la actividad turística controlada (Puig et al. 2008).

La RNP Villavicencio es la única unidad de conservación, hasta el presente, que protege los recursos en un sector importante y representativo de la Precordillera dentro de la provincia de Mendoza. En especial, la Reserva permite la protección de ambientes de Puna y Cardonal, que no se encuentran representados en las restantes unidades de conservación de Mendoza. El área protegida posee un importante valor biogeográfico, ya que en ella concurren tres provincias fitogeográficas: Monte, Cardonal y Puna. En sentido E-O, el Monte se extiende por el Piedemonte de la Precordillera hasta los 1500-1600 m s.n.m., el Cardonal que sigue, principalmente, las laderas de solana hasta aproximadamente los 2700 m s.m., y finalmente la Puna entre 2700-3000 m s.m. (Roig

y Contreras 1975; Ambrosetti et al. 1986; Roig y Martínez Carretero 1998; Martínez Carretero 2000). El marcado gradiente altitudinal que se presenta en Villavicencio, con diferencias en las condiciones climáticas, la disponibilidad de alimento y refugios, hace que esta Reserva albergue una diversidad faunística asociada a las distintas unidades ambientales. Constituye por tanto una valiosa unidad de conservación, tomando en cuenta el mencionado gradiente altitudinal, la diversidad de especies de la fauna silvestre, entre las que se encuentran especies vulnerables y endemismos (Dalmaso et al. 1999; Puig et al. 2008).

La reserva comprende en toda su extensión la Precordillera, interpuesta entre la depresión del Valle de Uspallata y las planicies pedemontanas orientales. La Precordillera se comporta como asimétrica, con pendiente occidental y oriental distintas, siendo más abrupta hacia el este (Harrington 1971). En general la zona considerada posee una red de drenaje que está integrada principalmente por quebradas de rumbo este-oeste, que siguen líneas de diaclasas de tracción; y otras norte-sur a lo largo de planos (Harrington 1971).

El clima dentro de la Reserva es de marcada aridez. Las lluvias se concentran en la época estival, y la gran heliofanía y la frecuencia de los vientos cálidos y secos (Zonda) determinan que haya un déficit de agua permanente. Las precipitaciones son esporádicas, discontinuas y localizadas. Las lluvias ocurren en dos períodos: uno de octubre a marzo (con el 72% del agua precipitada) y otro de abril a septiembre (con el 28%). Las temperaturas medias presentan una gran variabilidad debido a las grandes diferencias de altitud, a las distintas exposiciones a la radiación solar y a la baja humedad relativa. Según De Fina (1992) para Villavicencio a 1780 m s.n.m., la temperatura media del mes más cálido (enero) es de 17 °C, y la del más frío (julio) 5 °C (Puig et al. 2008).

Según su plan de manejo (Puig et al. 2008), en la RNP Villavicencio se han detectado unas 40 especies vegetales exóticas. La mayoría de ellas fueron introducidas con fines ornamentales. Entre los arbustos, destacan por su magnitud la rosa mosqueta (*Rosa canina* y *R. rubiginosa*) y la retama (*Spartium junceum*), evidenciada principalmente en las quebradas húmedas y cauces. Otras especies exóticas leñosas presentes son *Schinus molle*, *Crataegus monogyna*, *C. crategus* y algunas especies de *Pinus* (Mazzolari, obs. pers.).

Como antecedente de actividad productiva dentro de la reserva, el uso ganadero es uno de los usos históricos de la Estancia Canota hasta julio de 1995 en que disminuyó a una muy baja presión ganadera en toda el área (menos de 300 cabezas de ganado bovino). La práctica ganadera se realizó en general con escaso manejo, con sectores con una alta presión por sobrepastoreo. También hay observaciones de presencia de ganado caprino en el área (Puig et al. 2008). La práctica de incendiar el monte para favorecer la emisión de brotes tiernos en las gramíneas ha contribuido a la disminución del número de especies y facilitado la supervivencia y expansión de especies vegetales exóticas e invasoras. La única actividad industrial actual se restringe a la explotación del agua

mineral. Dentro de la Reserva se encuentran los manantiales, de donde se extrae el agua mineral comercializada, sin lugar a dudas el recurso natural más importante del área, la que es transportada mediante ductos para su ingreso a la planta envasadora (Puig et al. 2008).



Figura 4. Límites y ubicación de la Reserva Natural Privada Villavicencio.

LITERATURA CITADA

- Administración de Parques Nacionales (2007). Lineamientos estratégicos para el manejo de especies exóticas en la APN. Resultados del primer Taller de Manejo de Especies Exóticas en la Administración de Parques Nacionales.
- Aguirre G, Ciuffo G, Ciuffo L (2009) Genetic differentiation of *Rosa rubiginosa* L. in two different Argentinean ecoregions. *Plant Syst Evol* 183–192.
- Ambrosetti J, Del Vitto J y Roig F (1986) La vegetación del paso de Uspallata, Mendoza, Argentina. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* 91: 141-180.
- Bran D, Damascos M, López C, Ayesa J, Umaña F, Moraga H (2004) Distribución, abundancia y disponibilidad de frutos de rosa mosqueta en la provincia de Neuquén. *Patagon For* 10:6–8.
- Brooks ML, D’Antonio CM, Richardson DM, et al (2004) Effects of invasive alien plants on fire regimes. *Bioscience* 54:12.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* 15:22–40.

- Cavallero L, Raffaele E (2010) Fire enhances the “competition-free” space of an invader shrub: *Rosa rubiginosa* in northwestern Patagonia. *Biol Invasions* 12:3395–3404.
- Dalmaso A., E. Martínez Carretero, F. Videla, S. Puig y R. Candia. 1999. Reserva Natural Villavicencio, Mendoza, Argentina. Plan de Manejo. *Multequina* 8: 11-50. Mendoza.
- Damascos MA, Bran D (2006) *Rosa canina* (Rosaceae) nueva cita para la flora de Argentina. *Hickenia* 3 2006:285–288.
- Damascos MA, Gallopin G (1992) Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L = *Rosa eglanteria* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. *Rev Chil Hist Nat* 65:395–407.
- Damascos MA, Ladio AH, Rovere AE, Ghermandi L (2005) Semillas de rosa mosqueta: dispersión y germinación en diferentes bosques andino-patagónicos. *Patagon For* 11:2–6.
- De Pietri DE (1992) Alien shrubs in a national park: can they help in the recovery of natural degraded forest *Biol Conserv* 62:127–130.
- Domènech R, Vilà M, Gesti J, Serrasolses I (2006) Neighbourhood association of *Cortaderia selloana* invasion, soil properties and plant community structure in Mediterranean coastal grasslands. *Acta Oecologica* 29:171–177.
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6:503–523.
- Ehrenfeld JG (2010) Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:59–80.
- Giorgis MA, Tecco PA, Cingolani AM, et al (2011) Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biol Invasions* 1423–1434.
- Harrington, J.H. 1971. Descripción geológica de la Hoja 22c, "Ramblón", provincias de Mendoza y San Juan. Dirección Nacional de Geología y Minería, Buenos Aires. Boletín 114, 87 pp.
- Hulme PE, Pyšek P, Jarošík V, et al (2013) Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends Ecol Evol* 28:212–8.
- Hulme PE, Pyšek P, Pergl J, et al (2014) Greater focus needed on alien plant impacts in protected areas. *Conserv Lett* 7:459–466.
- INTA. Instituto nacional de Tecnología Agropecuaria (2016) Control mecánico de rosa mosqueta en un establecimiento ganadero del paraje Mallín Ahogado, El Bolsón (Río Negro). Agencia de extensión rural El Bolsón. Comunicación Técnica N° 83, Área Desarrollo Rural ISSN 1667-4014
- Lloyd C. (2014) Avances en el control de rosa mosqueta. *Medio Ambiente*. Vol. 23: 103-106.
- MacDougall AS, Turkington R (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems. *Ecology* 86:42–55.

- Mack RN, Erneberg M (2002) The United States naturalized flora: Largely the product of deliberate introductions. *Ann Missouri Bot Gard* 89:176–189.
- Macphail VJ, Kevan PG (2009) Review of the breeding systems of wild roses (*Rosa* spp.). *Floricult Ornament Biotechnol* 3:1–13.
- Maitre DC LE (2004) Predicting Invasive Species Impacts on Hydrological Processes: The Consequences of Plant Physiology for Landscape Processes 1. *Weed Technol* 18:1408–1410.
- Martínez Carretero E (2000) La vegetación de los Altos Andes Centrales de Argentina. Carta de vegetación del Valle de Uspallata, Mendoza. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 31: 27-40
- Mazzolari AC, Comparatore VM, Bedmar F (2011) Control of elmleaf blackberry invasion in a natural reserve in Argentina. *J Nat Conserv* 19:185–191.
- Morales CL, Aizen MA (2006) Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *J Ecol* 94:171–180.
- Pauchard A, Shea K (2006) Integrating the Study of Non-native Plant Invasions across Spatial Scales. *Biol Invasions* 8:399–413.
- Powell KI, Chase JM, Knight TM (2011) A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *Am J Bot* 98:539–548.
- Puig S., F. Videla, E. Martínez Carretero, A. Dalmasso, V. Durán, V. Cortegoso, G. Lucero, A. Carminati y D. Moreno. 2008. Plan de Manejo para la Reserva Villavicencio. Período 2009-2013. IADIZA-CONICET, Gobierno de Mendoza. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, et al (2004) Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53:131–143.
- Rejmánek M (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecol* 25:497–506.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmanek M, et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93–107.
- Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* 17:788–809.
- Roig VG y Contreras JR (1975) Aportes ecológicos para la biogeografía de la provincia de Mendoza. *Ecosur* 2: 185-217.
- Roig F y Martínez Carretero E (1998) La vegetación puneña en la provincia de Mendoza, Argentina. *Phytocoenologia* 28: 565-608.
- Sage DJM, Norton DA, Espie PR (2009) Effect of grazing exclusion on the woody weed *Rosa rubiginosa* in high country short tussock grasslands. *New Zeal J Agric Res* 52:123–128.
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, et al (2012) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 1–9.
- Svriz M, Damascos MA, Zimmermann H, Hensen I (2013) The exotic shrub *Rosa rubiginosa* as a

- nurse plant. Implications for the restoration of disturbed temperate forests in Patagonia, Argentina. *Ecol Manage* 289:234–242.
- Theoharides KA, Dukes JS (2007) Plant invasion across space and time: Factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol.* 176:256–273.
- Valéry L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasions* 10:1345–1351.
- Werlemark G (2000) Evidence of apomixis in hemisexual dogroses, *Rosa* section *Caninae*. *Sex Plant Reprod* 12:353–359.
- Werlemark G, Carlson-Nilsson U, Ugglå M, Nybom H (1995) Effects of Temperature Treatments on Seedling Emergence in Dogroses, *Rosa* Sect. *Caninae* (L). *Acta Agric Scand Sect B — Soil Plant Sci* 45:278–282.
- Wissemann V, Hellwig FH (1997) Reproduction and Hybridisation in the Genus *Rosa*, Section *Caninae* (Ser.) Rehd. *Bot Acta* 110:251–256.
- Zimmermann H, Ritz CM, Hirsch H, et al (2010) Highly reduced genetic diversity of *Rosa rubiginosa* L. Populations in the Invasive Range. *Int J Plant Sci* 171:435–446.

CAPÍTULO II

Estrategias reproductivas de dos especies de rosa mosqueta invasoras: contribución potencial al proceso de invasión¹

INTRODUCCIÓN

Las especies exóticas solo pueden volverse invasoras si logran reproducirse exitosamente (Richardson et al. 2000; Blackburn et al. 2011). Las plantas presentan una enorme diversidad de modos de reproducción, siendo el sistema reproductivo un atributo especialmente importante. Para el caso particular de las especies invasoras, comprender su sistema reproductivo es primordial, ya que es crucial para el establecimiento y mantenimiento de las poblaciones, y por lo tanto para el proceso de invasión (Barrett 2010; Torres et al. 2013; Correia et al. 2014, Moodley et al. 2016). Los sistemas reproductivos tienen el potencial de influenciar la dinámica poblacional de las especies de plantas invasoras a través del control del suministro de propágulos en términos de cantidad y calidad de las semillas. Por lo tanto, obtener información sobre el sistema reproductivo de las plantas invasoras es crucial para comprender a las invasiones biológicas (Ward et al. 2012). Sin embargo, hay poca información disponible sobre el sistema reproductivo y los requerimientos de polinización para la mayoría de las especies de plantas exóticas, incluso para las más invasoras (Parker 1997; Traveset y Richardson 2014).

La reproducción sexual, y más específicamente la polinización, juegan un rol importante en el proceso de invasión de muchas plantas. En las plantas introducidas que requieren polinizadores, su éxito reproductivo dependerá de su habilidad de atraer los servicios de los polinizadores residentes en el nuevo rango de distribución, que puedan proveer una transferencia de polen adecuada. Varias de las plantas consideradas dentro de las más invasoras del mundo son polinizadas por animales (Traveset y Richardson 2014). Varias especies invasoras leñosas son alógamas obligadas. Esto podría verse favorecido por la longevidad característica de las especies leñosas, la que reduciría el riesgo de un fracaso reproductivo si la pareja llegara más tarde en el proceso de invasión (Barrett 2010). Es común en leñosas invasoras que se reproduzcan mayormente por fecundación cruzada y que dependan fuertemente de polinizadores mutualistas (Parker 1997). Sin embargo, existen algunos casos en los que las relaciones mutualistas de polinización pueden no ser la clave para el

¹ Publicado como: Mazzolari AC, Marrero HJ, Vázquez DP (2017) Potential contribution to the invasion process of different reproductive strategies of two invasive roses. *Biol Invasions* 19: 615-623

éxito en el establecimiento de poblaciones de especies invasoras en el área introducida (Montero-Castaño et al. 2014). Comprender cómo las plantas son exitosas a pesar de estar desacopladas de sus polinizadores nativos es crítico si se quiere, entender y predecir las invasiones biológicas (Harmon-Threatt et al. 2009).

A pesar de que la reproducción sexual puede tener beneficios genéticos, muchas angiospermas han evolucionado hacia estrategias reproductivas predominantemente autógamias, lo que las libera de la necesidad de encontrar pareja reproductiva, permitiendo así la rápida colonización de espacios libres. Sin embargo, la autogamia está asociada con diversos costos, como la depresión por endogamia, la limitación polínica y la uniformidad genética de las poblaciones (Barrett 2002). Por lo tanto, una dicotomía fundamental radica en si la descendencia se produce por reproducción uni o biparental. Esta distinción es particularmente importante para las especies invasoras, ya que las parejas o los polinizadores pueden ser limitantes durante el establecimiento y los episodios de colonización subsecuentes, lo que podría generar una ventaja de la reproducción uniparental sobre la biparental (Barrett 2010).

Baker (1955) postuló que las especies que poseen una reproducción uniparental podrían tener más probabilidades de establecerse luego de un episodio de dispersión a larga distancia que las especies que dependen de parejas o polinizadores adecuados. Esta hipótesis, conocida como “Regla” o “Ley” de Baker, se puede aplicar tanto en el establecimiento inicial de las especies invasoras luego de un evento de dispersión a larga distancia, como en la subsecuente expansión dentro del nuevo rango (Pannell et al. 2015). Al extender la “Regla” de Baker a las especies invasoras, es razonable esperar que la reproducción uniparental alivie la posible escasez de parejas experimentada por las plantas introducidas en nuevos hábitats, cuando individuos de la misma especie son escasos o están ausentes (Hao et al. 2011; Ward et al. 2012; Torres et al. 2013).

Aunque la reproducción cruzada podría ser beneficiosa en la evolución de las plantas invasoras, la habilidad de producir semillas de manera autónoma puede ser importante en varias etapas del proceso de invasión. Por ejemplo, la producción autónoma de semillas puede permitir la expansión más lejana de plantas naturalizadas a través del incremento en la presión de propágulos, facilitando así la invasión (Van Kleunen y Johnson 2007). Sin embargo, cuando las poblaciones crecen, y las parejas o los polinizadores dejan de ser escasos, la reproducción cruzada debería ser beneficiosa, promoviendo la recombinación y la evolución adaptativa. En base a esto, surge la importancia de analizar si las especies invasoras presentan sistemas reproductivos flexibles y si los patrones de apareamiento dependen del contexto (Barrett 2015).

Un mecanismo para la producción de semillas de forma autónoma es la apomixis, que consiste en la producción asexual, clonal de semillas que ayuda a evitar el proceso de meiosis y fertilización. Este tipo de reproducción ha sido documentado en más de 300 especies, pertenecientes a más de 30

familias de angiospermas (Kandemir y Saygili 2015), y combina las ventajas de la propagación por semillas (alta tasa de multiplicación, dispersión a larga distancia) con las de la propagación clonal (mantiene la estructura genética, permitiendo fijar los genotipos superiores y alivia la escasez de pareja reproductiva; van Dijk y Vijverberg 2005; Dellinger et al. 2015; Kandemir y Saygili 2015). Los atributos relacionados a la propagación clonal son típicos en las especies invasoras (Kolar y Lodge 2001). Más específicamente, la apomixis ha sido reportada en varias especies de plantas invasoras (Rambuda y Jhonson 2004). Sin embargo, existe poca información sobre la contribución de la reproducción asexual al proceso de invasión (Budde et al. 2010).

En este trabajo se estudió el sistema reproductivo de dos especies exóticas invasoras, *Rosa rubiginosa* y *R. canina*, en la Reserva Natural Privada Villavicencio. Aunque estas especies han sido citadas como invasoras problemáticas en varias partes de Argentina (Aguirre et al. 2009; Cavallero y Raffaele 2010; Giorgis et al. 2011; Zimmermann et al. 2012) y el mundo (Hunter 1983; Hatton 1989), existe poca información sobre su sistema reproductivo en el área invadida. Las rosas son un importante cultivo, por lo que han recibido bastante atención por parte de los productores, pero se sabe relativamente poco sobre la biología reproductiva de las rosas silvestres (MacPhail y Kevan 2009). Además, la polinización en especies del género *Rosa* no ha sido estudiada experimentalmente (MacPhail y Kevan 2007).

El tipo de sistema de reproducción sexual más común entre las especies de *Rosa* silvestres es la polinización cruzada (Wissemann y Hellwig 1997; MacPhail y Kevan 2009). Estas especies portan flores con características entomófilas, tales como aroma y pétalos de colores brillantes, lo que sugiere que la polinización y la reproducción sexual podrían jugar un rol en la producción de frutos. Sin embargo, las dos especies estudiadas aquí podrían ser capaces de reproducirse sin polinización, ya que varias especies de este género han sido citadas como apomícticas, incluyendo a *R. canina* y *R. rubiginosa* (Wissemann y Hellwig 1997; Werlemark 2000; van Dijk y Vijverberg 2005; MacPhail y Kevan 2009). Estudios previos han encontrado una baja diversidad genética en poblaciones invasoras de *R. rubiginosa* en Argentina, y se sugiere que esto podría ser resultado de la reproducción asexual (Zimmermann et al. 2010). Además, en visitas previas al sitio de estudio se han observado pocos o nulos visitantes florales en ambas especies a pesar de la gran producción de frutos (B. Padron; H. J. Marrero y A. C. Mazzolari, obs. pers.), lo que estaría sugiriendo la presencia de reproducción uniparental.

Dado que la reproducción impone una importante barrera para las especies exóticas durante el proceso de invasión (Barrett 2010; Torres et al. 2013; Correia et al. 2014; Moodley et al. 2016), el objetivo de este trabajo es evaluar las estrategias reproductivas de dos especies de rosa mosqueta invasoras, *R. rubiginosa* y *R. canina*. Específicamente, la pregunta que se intenta responder es cómo los diferentes modos de reproducción de estas especies afectan la cantidad y calidad de los frutos y

semillas producidas. En base a la evidencia existente que afirma que muchas de las especies invasoras exitosas presentan reproducción uniparental (Petanidou et al. 2012), se espera que ambas especies de estudio sean capaces de producir frutos y semillas a través de autopolinización y apomixis. Sin embargo, considerando los posibles efectos de la depresión por endogamia, se espera que los frutos y semillas producidos de manera uniparental sean de menor calidad y cantidad que las estrategias que involucren polinización cruzada. Se asume que los frutos y semillas más pesados son de mayor calidad debido a que las semillas más grandes, mejor aprovisionadas, podrían tener ventajas en situaciones con acceso limitado al agua o a la luz, en las que las plántulas dependen de las reservas almacenadas (Leishman 2001; Moles y Westoby 2006). Comprender el sistema reproductivo de las especies invasoras puede contribuir a predecir su invasividad, lo que representa uno de los objetivos a largo plazo de la biología de las invasiones. Este entendimiento no podrá ser alcanzado con un único estudio, sino que puede generarse a partir de todos los casos de estudio que examinen las estrategias de reproducción en las especies invasoras (Ward et al. 2012).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente trabajo fue realizado en la Reserva Natural Privada Villavencio, localizada a 30km al noroeste de la ciudad de Mendoza, en el departamento de Las Heras, Argentina. Para información más detallada sobre el área de estudio, ver el capítulo introductorio de esta tesis.

Especies exóticas

Las flores en *R. canina* son blancas, y en *R. rubiginosa* son rosadas. Ambas especies presentan las flores en pequeños grupos y producen una semilla por cada pistilo. En ambas especies los escaramujos (infrutescencias) están compuestos de un receptáculo carnoso que rodea a los verdaderos frutos (aquenios). Los escaramujos son de color anaranjado-rojo, ovoides a globosos, de entre 15-20 mm de longitud y contienen numerosos aquenios, en los que la semilla está recubierta por un pericarpio duro (Damascos y Bran 2006; Aguirre et al. 2009, MacPhail y Kevan 2009).

Descripción del sistema reproductivo

Para estudiar el sistema reproductivo de ambas especies de rosa mosqueta se realizaron experimentos de polinización en 10 sitios, separados 200 m entre sí, localizados a lo largo de una quebrada de la reserva (Quebrada de Hornillos; 32°30'33.71"S, 69° 1'4.08"W). En cada sitio se seleccionaron aleatoriamente pimpollos florales en al menos 10 arbustos diferentes de cada especie. En cada flor se aplicó uno de los siguientes 6 tratamientos: (a) emasculación ($n = 48$ y 50 flores para *R. canina* y *R. rubiginosa*, respectivamente): se cortaron las anteras a los pimpollos florales y

se cubrieron con bolsas de fiselina, con el fin de excluir tanto el polen transportado por el viento como los visitantes florales, para estudiar la formación de semillas por apomixis; (b) autopolinización manual ($n = 45$ y 36): se embolsaron pimpollos como se explicó anteriormente, cuando las flores abrieron se polinizaron manualmente con polen proveniente de flores del mismo arbusto y se volvieron a cubrir. El efecto de la autopolinización se estudió mediante el establecimiento de; (c) control embolsado ($n = 79$ y 45): se embolsaron las flores y se dejaron sin manipular, con el objetivo de estimar un posible efecto de las bolsas en la producción de los frutos; (d) exclusión de los polinizadores ($n = 33$ y 35): se cubrieron los pimpollos con bolsas de un material con poros más grandes, permitiendo el paso del polen transportado por el viento, pero no de los visitantes florales, para poder evaluar el rol de los polinizadores; (e) polinización cruzada manual ($n = 48$ y 45): se polinizaron manualmente flores sin embolsar con polen proveniente de arbustos separados al menos 400m ; (f) polinización natural ($n = 65$ y 73): se dejaron las flores sin manipular.

Se registró el número de flores marcadas que desarrollaron una infrutescencia. Una vez que las mismas maduraron, fueron colectadas y se contabilizó el número de frutos formados y abortados dentro de ellas. Para evaluar la calidad de los frutos, en cada tratamiento se seleccionaron aleatoriamente 3 frutos de cada infrutescencia y se obtuvo el peso fresco. Vale aclarar que debido a la estructura que presentan los frutos (aquenio uniseminado imposible de separar de la semilla), se consideró el peso de los frutos intactos como indicador de calidad, en vez del de las semillas propiamente dichas. Para evaluar la calidad de las semillas, se mezclaron las semillas de cada tratamiento, se seleccionaron aleatoriamente 20 de cada uno y se les realizó el ensayo de viabilidad con Tetrazolio (Miller 2004).

Análisis de datos

Para cada tratamiento se estimaron las siguientes variables: (a) proporción de frutos formados por infrutescencia (N° de frutos formados/ N° de frutos abortados + N° de frutos formados]), (b) proporción de infrutescencias formadas (proporción de flores marcadas que desarrollaron una infrutescencia), (c) peso de los frutos y (d) proporción de semillas viables. Para la variable “proporción de infrutescencias formadas” se decidió no incluir los datos del tratamiento “polinización natural”, ya que varias flores marcadas se perdieron durante el transcurso del experimento, y no fue posible establecer si la flor desarrolló una infrutescencia que posteriormente fue removida (por el viento o por animales), o si directamente no llegó a desarrollar ninguna. Para estimar la proporción de los frutos formados por infrutescencia, peso de los frutos y proporción de semillas viables para el tratamiento “polinización natural”, se colectaron infrutescencias al azar en el área de estudio para obtener sus frutos y semillas.

El efecto de cada tratamiento en la cantidad (es decir, en la proporción de frutos e infrutescencias formados) y calidad (es decir, en el peso de los frutos y viabilidad de las semillas) de los frutos, infrutescencias y semillas producidos fue analizada utilizando modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs) utilizando el paquete lme4 (Bates et al. 2015) en el software estadístico, R versión 3.2.0 (R Core Team 2015), considerando a los sitios como factor aleatorio. Se evaluaron las diferencias entre tratamientos a través de la prueba de Tukey, utilizando el paquete multcomp (Hothorn et al. 2008) de R. Se consideró que las diferencias entre tratamientos fueron estadísticamente significativas cuando el valor de p fue menor a 0.05. Se evaluó la significancia de los coeficientes de los modelos usando la función Anova del paquete de R car (Fox y Weisberg 2011).

RESULTADOS

Para ambas especies de *Rosa*, la proporción de frutos formados por infrutescencia fue significativamente menor cuando las flores fueron emasculadas (Fig. 5; Tabla 1). Con respecto a la proporción de infrutescencias formadas, en *R. canina*, las flores emasculadas formaron menor cantidad que en el resto de los tratamientos. Solo el 6.5% de flores emasculadas formaron infrutescencias, mientras que el 76% lo hizo en el control embolsado y 100% en el resto de los tratamientos (Fig. 6; Tabla 1). En *R. rubiginosa* no hubo diferencias entre los tratamientos en cuanto a la proporción de infrutescencias formadas (Fig. 6; Tabla 1).

Los frutos de *R. canina* obtenidos por autopolinización fueron significativamente más pequeños que en el resto de los tratamientos (Fig. 7; Tabla 1). En *R. rubiginosa* esto fue observado para los frutos obtenidos por autopolinización y control, mientras que los frutos producidos a partir de flores emasculadas fueron los más pesados (Fig. 7; Tabla 1). La viabilidad de las semillas fue alta para ambas especies, y no hubo diferencias significativas entre tratamientos (Fig. 8; Tabla 1). El porcentaje de semillas viables en *R. canina* fue del 70 y 85% en flores emasculadas y autopolinizadas, respectivamente, mientras que en el resto de los tratamientos fue del 95%. *Rosa rubiginosa* produjo más del 90% de semillas viables en todos los tratamientos, alcanzando el 100% en “exclusión de polinizadores” y “polinización cruzada”.

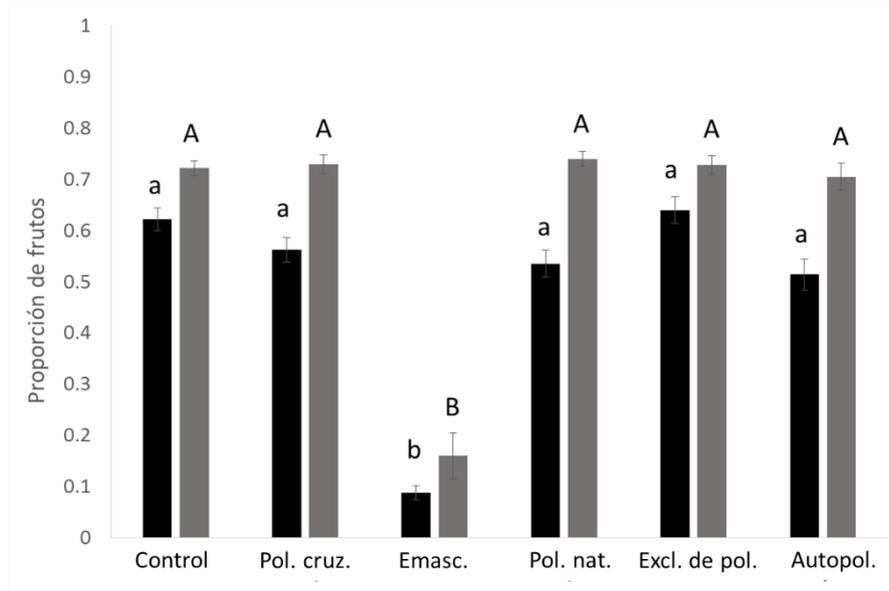


Figura 5. Promedio (\pm EE) de la proporción de frutos formados por infrutescencia en *Rosa canina* (negro) y *Rosa rubiginosa* (gris). Las letras minúsculas en *R. canina* y mayúsculas en *R. rubiginosa* muestran las diferencias entre tratamientos (MLGM, prueba de Tukey $p < 0.05$).

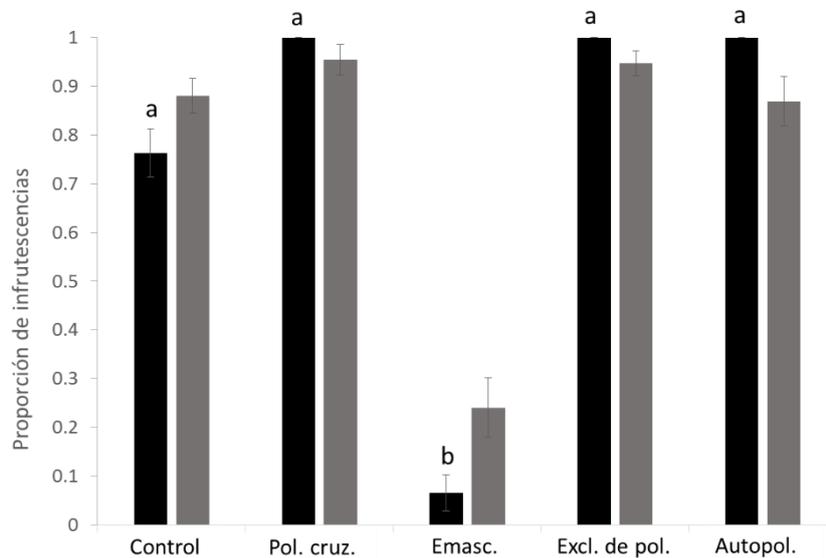


Figura 6. Promedio (\pm EE) de la proporción de infrutescencias formadas en *Rosa canina* (negro) y *Rosa rubiginosa* (gris). Las letras muestran las diferencias entre tratamientos en *R. canina*. En *Rosa rubiginosa* no hubo diferencias entre tratamientos (MLGM, prueba de Tukey $p < 0.05$). No se incluyeron los datos del tratamiento “polinización natural” debido a problemas metodológicos (ver Materiales y Métodos).

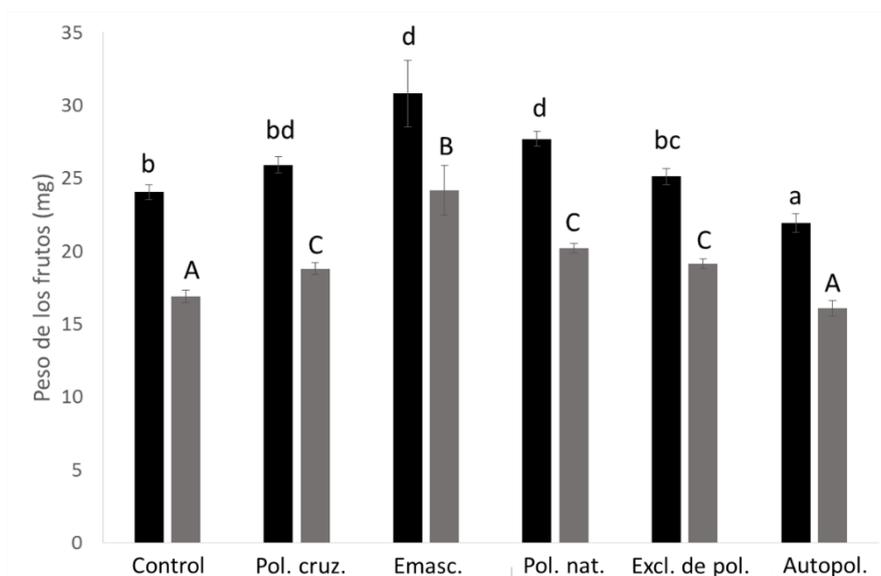


Figura 7. Promedio (\pm EE) del peso de los frutos en *Rosa canina* (negro) y *Rosa rubiginosa* (gris). Las letras minúsculas en *R. canina* y mayúsculas en *R. rubiginosa* muestran las diferencias entre tratamientos (MLGM, prueba de Tukey $p < 0.05$).

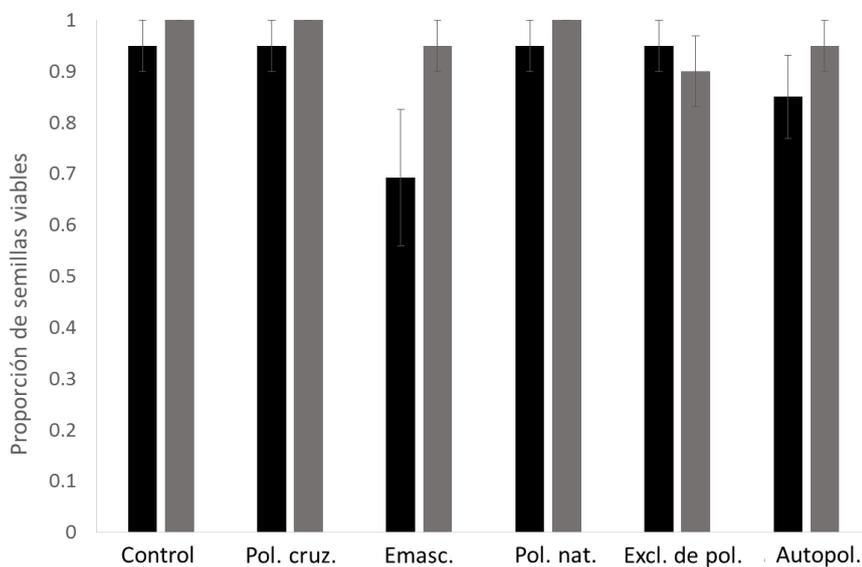


Figura 8. Promedio (\pm EE) de la proporción de semillas viables en *Rosa canina* (negro) y *Rosa rubiginosa* (gris). No hubo diferencias entre tratamientos (MLGM, prueba de Tukey $p < 0.05$).

Tabla 1. Parámetros de los modelos usados para evaluar los efectos de los diferentes tratamientos en la variables “proporción de frutos”, “proporción de infrutescencias”, “peso de los frutos” y “proporción de semillas viables” en *Rosa canina* y *R. rubiginosa*.

	Modelo	Probabilidad Chi cuadrado	Grados de libertad	P valor
<i>Rosa canina</i>	Prop. frutos~ (1 sitio) + tratamiento	55.684	6	<< 0.001
	Prop. infrutescencias~ (1 sitio) + tratamiento	17.448	4	0.00015
	Peso de los frutos~ (1 sitio) + tratamiento	80.027	6	<< 0.001
	Semillas viables~ (1 sitio) + tratamiento	0.5285	5	0.991
<i>Rosa rubiginosa</i>	Prop. frutos~ (1 sitio) + tratamiento	123.25	5	<< 0.001
	Prop. infrutescencias~ (1 site) + tratamiento	6.0753	4	0.1936
	Peso de los frutos~ (1 sitio) + tratamiento	92.643	5	<< 0.001
	Semillas viables~ (1 sitio) + tratamiento	0.0858	5	0.9999

DISCUSIÓN

Este es el primer estudio que analiza los efectos de la apomixis, autopolinización y polinización cruzada en la producción de frutos y semillas de *R. canina* y *R. rubiginosa* en Argentina. En primer lugar, cabe resaltar que ambas especies son capaces de utilizar todas las estrategias estudiadas aquí para reproducirse, lo que les otorga una gran versatilidad. Este resultado pone en evidencia la importancia de considerar a ambas especies como problemas de conservación en el área de estudio, ya que al presentar tal abanico de estrategias reproductivas, sus chances de tener éxito en la colonización y expansión a nuevas áreas se incrementa.

Al analizar cada estrategia en particular, se encontró que ambas especies son capaces de reproducirse por apomixis en el área invadida. Sin embargo, también se observó que las dos especies producen menor cantidad de frutos y semillas a través de esta estrategia. Esto ocurre porque no se forman las infrutescencias, o cuando lo hacen, se forman pocos frutos dentro de ellas. Estos resultados están de acuerdo con estudios previos donde se muestra que tanto *R. canina* como *R. rubiginosa* son capaces de reproducirse por apomixis (Wisseman y Hellwig 1997, Werlemark 2000, van Dijk y Vijverberg 2005, MacPhail y Kevan 2009). Sin embargo, Weissmann y Hellwig (1997) reportaron un menor porcentaje de semillas viables producidas por apomixis en ambas especies de *Rosa*, mientras que en este trabajo no se observaron diferencias en cuanto a la viabilidad de las semillas entre las diferentes estrategias. Además, en el presente trabajo los frutos producidos por apomixis fueron más pesados, sugiriendo una mejor calidad (Leishman 2001; Moles y Westoby 2006; Pérez-Harguindeguy et al. 2013) y las semillas fueron igual de viables que en las demás estrategias analizadas. Esto está en línea con la idea de un compromiso entre el tamaño y cantidad de los propágulos. Vale aclarar que en ambas especies, debido al tipo de fruto (aquenio uniseminado), los propágulos consisten tanto en el fruto como en la semilla, ya que sus estructuras son inseparables. Como los recursos son finitos, las plantas deben escoger destinar dichos recursos

a producir pocos propágulos grandes versus muchos pequeños (Leishman 2001). Se ha visto que propágulos de mayor tamaño son más capaces de resistir a las amenazas del ambiente durante su establecimiento (Leishman 2001; Moles y Westoby 2006). El hecho de que ambas especies exóticas produzcan menor cantidad de frutos, pero de mayor tamaño, sumado a que ambas especies son invasoras exitosas en el área de estudio sugiere que la apomixis podría tener un rol en el proceso de invasión que merece seguir siendo estudiado. Aunque la proporción de frutos e infrutescencias formados es más bien baja, dada la alta densidad de plantas y la gran cantidad de flores producidas por las poblaciones de *Rosa* spp., las semillas producidas por apomixis podrían representar una importante fuente de propágulos. Varios estudios han mostrado que la producción autónoma de semillas está asociada con varias especies de plantas naturalizadas e invasoras (Rambuda y Johnson 2004; Van Kleunen y Johnson 2007). Esta asociación resalta la importancia de considerar la apomixis como un atributo importante que merece futuras investigaciones, utilizando aproximaciones que permitan evaluar la ocurrencia de la apomixis de manera espontánea en las poblaciones, tales como el análisis de los cromosomas en el endosperma de las semillas.

En este trabajo se esperaba encontrar una mayor cantidad de frutos por infrutescencia en el tratamiento de polinización cruzada, que con el resto de las estrategias. En lugar de eso, se encontraron diferencias en el número de frutos e infrutescencias producidas solamente con el tratamiento de flores emasculadas. Este resultado sugiere que ambas especies pueden reproducirse con el mismo éxito tanto por autopolinización como por polinización cruzada. La proporción de frutos e infrutescencias formadas a partir de polinización natural fue similar a autopolinización, sugiriendo un sistema reproductivo mixto con una tasa relativamente alta de autogamia. Los resultados de estudios previos respecto a los efectos de la polinización cruzada y la autopolinización son variables. MacPhail y Kevan (2009) reportaron similitudes en la producción de semillas al comparar ambas estrategias para *R. canina*, pero no para *R. rubiginosa*. Por otro lado, Ueda y Akimoto (2001) reportaron un mayor porcentaje de producción de semillas bajo autopolinización para *R. rubiginosa*. Esto difiere de lo hallado por Wissemann y Hellwig (1997), quienes concluyeron que la principal forma de reproducción tanto en *R. canina* como en *R. rubiginosa* es polinización cruzada, debido a que encontraron una menor producción de semillas por autopolinización al compararla con polinización cruzada.

En el presente estudio no se realizaron ensayos de germinación o alguna otra técnica que permita evaluar el desarrollo y desempeño de la progenie, pero debido a que no se hallaron diferencias en cuanto a calidad y cantidad de los frutos entre polinización cruzada y autopolinización, puede concluirse que no hay efectos evidentes de depresión por endogamia en las poblaciones estudiadas, al menos en lo que respecta a los estadios de desarrollo de frutos y semillas. Considerando que ambas especies son invasoras exitosas en el área de estudio, los resultados aquí

mostrados están en línea con lo postulado por la “Regla” de Baker, la cual postula que las plantas autocompatibles, particularmente aquellas capaces de la producción autónoma de semillas, tienen mayor probabilidad de invadir (Baker 1955; Harmon-Threatt et al. 2009; Barrett 2010).

No se encontraron diferencias en el número de infrutescencias y frutos producidos entre los tratamientos de exclusión de los polinizadores y polinización cruzada. Este resultado indica que, para estas especies, la polinización biótica no representa una barrera para la invasión. Varios autores han encontrado en estudios previos que la polinización es un proceso importante para las especies leñosas invasoras y que las plantas introducidas pueden atraer exitosamente a polinizadores nativos generalistas (Richardson et al. 2000; Brown et al. 2002; Memmott y Waser 2002; Morales y Aizen 2006; Olesen et al. 2008). El hecho de que *R. canina* y *R. rubiginosa* no dependan de la polinización biótica es de particular importancia ya que la falta de pareja o de polinizadores no va a limitar el establecimiento y subsecuente colonización. Esto está de acuerdo con los resultados obtenidos por Montero Castaño et al. (2014), quienes encontraron que la relación mutualista de polinización podría no ser la clave en el éxito del establecimiento de plantas introducidas en una nueva área.

El hecho de que ambas especies estudiadas sean capaces de reproducirse exitosamente de manera uniparental, podría conducir a una baja variabilidad genética. Esto concuerda con los resultados obtenidos en estudios previos, en los que poblaciones invasoras de *R. rubiginosa* mostraron una variabilidad genética muy baja (Zimmermann et al. 2010). A pesar de esto, ambas especies logran invadir exitosamente, lo que apoya la idea de que la diversidad genética no siempre es un factor importante para el proceso de invasión. No obstante, se ha demostrado que la diversidad genética está correlacionada positivamente con el éxito de invasión (Crawford y Whitney 2010), además de que se cree que es importante para la habilidad de las especies invasoras de adaptarse a nuevos ambientes y a variaciones ambientales (Barrett y Schluter 2008). Por estas razones, las invasiones biológicas de especies asexuales son un fenómeno desconcertante. Dichas invasiones a menudo consisten en pocos genotipos o clones, sugiriendo una limitada contribución de la selección natural al éxito de invasión en los rangos invadidos (Clark et al. 2012). Muchas poblaciones introducidas con una variabilidad genética muy baja se vuelven invasoras exitosas (Ren et al. 2005; Zimmermann et al. 2010) y presentan la habilidad de adaptarse a sus nuevos ambientes (Roman y Darling 2007; Rollins et al. 2013). En el caso de las especies de rosa mosqueta aquí estudiadas podría ocurrir que la combinación de estrategias sexuales y asexuales resulte favorable para el proceso de invasión. De esta manera, podrían expandir su rango de distribución de manera rápida utilizando las estrategias de apomixis y reproducción vegetativa, pero manteniendo algo de variabilidad genética que les permita afrontar cambios en el ambiente.

Las investigaciones sobre especies invasoras se han incrementado exponencialmente a lo largo

del siglo pasado (Richardson y Pyšek 2008). Sin embargo, la biología y ecología de la mayoría de las especies invasoras aún no se comprende del todo, lo que limita la capacidad de generar decisiones y protocolos de manejo basados en conocimientos acabados (Simberloff 2003; Esler et al. 2010). En base a esto, el conocimiento de la biología del organismo que se quiere manejar se vuelve esencial (Hoffmann 2014). Conocer el sistema reproductivo de las especies es crucial para el entendimiento de su demografía y genética y para predecir cómo las especies invasoras podrían responder a futuros desafíos ambientales, y por lo tanto establecer estrategias de manejo viables (Barrett 2010; Hao et al. 2011). Además de las estrategias reproductivas reportadas en el presente trabajo, ambas especies exóticas tienen la capacidad de reproducirse clonalmente a través de estolones, y la contribución relativa de cada estrategia reproductiva a su expansión aún necesita ser evaluada. Otro tópico relevante a considerar en futuros estudios es la probable hibridación entre ambas especies de *Rosa*, lo que ha sido sugerido por Wissemann y Hellwig (1997). Dado el gran abanico de estrategias reproductivas que presentan ambas especies analizadas en este trabajo, puede pensarse que son capaces de colonizar nuevas áreas a través de vectores de dispersión, como aves o mamíferos. Por esta razón, el manejo de estas especies requiere, además de la reducción del número de plantas en el área invadida, un monitoreo intenso de áreas adyacentes para prevenir nuevos focos de invasión.

LITERATURA CITADA

- Aguirre G, Ciuffo G, Ciuffo L (2009) Genetic differentiation of *Rosa rubiginosa* L. in two different Argentinean ecoregions. *Plant Syst Evol* 183–192. doi: 10.1007/s00606-009-0200-x
- Baker H (1955) Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution* 9:347–349. doi: 10.2307/2405656
- Barrett SCH (2015) Foundations of invasion genetics: The Baker and Stebbins legacy. *Mol Ecol* 24:1927–1941. doi: 10.1111/mec.13014
- Barrett RDH, Schluter D (2008) Adaptation from standing genetic variation. *Trends Ecol Evol* 23:38–44. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.008
- Barrett SCH (2010) Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. In: Richardson DM (ed) *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Blackwell Publishing, Oxford, pp 195–210
- Barrett SCH (2002) Evolution of plant sexual diversity. *Nat Rev Genet* 3:274–284. doi: 10.1038/nrg776
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J Stat Soft* 67:1–48.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al. (2011) A proposed unified framework for biological

- invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–9. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.023
- Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA. (2002) Competition for pollination between an invasive species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology* 83:2328–2336. doi: 10.1890/0012-658(2002)083[2328:CFPBAI]2.0.CO;2
- Budde KB, Gallo L, Marchelli P, et al. (2010) Wide spread invasion without sexual reproduction? A case study on European willows in Patagonia, Argentina. *Biol Invasions* 13:45–54. doi: 10.1007/s10530-010-9785-9
- Cavallero L, Raffaele E (2010) Fire enhances the “competition-free” space of an invader shrub: *Rosa rubiginosa* in northwestern Patagonia. *Biol Invasions* 12: 3395–3404. doi: 10.1007/s10530-010-9738-3
- Clark L V., Evans KJ, Jasieniuk M (2012) Origins and distribution of invasive *Rubus fruticosus* L. agg. (Rosaceae) clones in the Western United States. *Biol Invasions* 15:1331–1342. doi: 10.1007/s10530-012-0369-8
- Correia M, Castro S, Ferrero V, et al (2014) Reproductive biology and success of invasive Australian acacias in Portugal. *Bot J Linn Soc* 174:574–588. doi: 10.1111/boj.12155
- Crawford KM, Whitney KD (2010) Population genetic diversity influences colonization success. *Mol Ecol* 19:1253–63. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04550.x
- Dalmasso A, Martinez Carretero, et al (1999) Reserva Natural Villavicencio (Mendoza, Argentina). Plan de Manejo. *Multequina* 8:11–50.
- Damascos MA, Bran D (2006) *Rosa canina* (rosacea). Nueva cita para la flora de Argentina. *Hickenia* 3:285–288.
- Dellinger AS, Essl F, Hojsgaard D, et al (2015) Niche dynamics of alien species do not differ among sexual and apomictic flowering plants. *New Phytol.* 209:1313-1323 doi: 10.1111/nph.13694
- Esler KJ, Prozesky H, Sharma GP, McGeoch M (2010) How wide is the “knowing-doing” gap in invasion biology? *Biol Invasions* 12:4065–4075. doi: 10.1007/s10530-010-9812-x
- Fox J, Weisberg S (2011) *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks, CA
- Giorgis MA, Tecco PA, Cingolani AM, et al (2011) Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biol Invasions* 1423–1434. doi: 10.1007/s10530-010-9900-y
- Hao JH, Qiang S, Chrobock T, et al (2011) A test of baker’s law: Breeding systems of invasive species of Asteraceae in China. *Biol Invasions* 13:571–580. doi: 10.1007/s10530-010-9850-4
- Harmon-Threatt AN, Burns JH, Shemyakina LA, Knight TM (2009) Breeding system and pollination ecology of introduced plants compared to their native relatives. *Am J Bot* 96:1544–1550. doi: 10.3732/ajb.0800369

- Hatton TJ (1989) Spatial patterning of sweet briar (*Rosa rubiginosa*) by two vertebrate species. *Aust J Ecol* 14:199–205.
- Hoffmann BD (2014) Integrating biology into invasive species management is a key principle for eradication success: the case of yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes* in northern Australia. *Bull Entomol Res* 1–11. doi: 10.1017/S0007485314000662
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biom J* 50:346–63. doi: 10.1002/bimj.200810425
- Hunter GG (1983) An assessment of the distribution of sweet briar (*Rosa rubiginosa*) in New Zealand. *New Zeal J Exp Agric* 11:181–188.
- Kandemir N, Saygili I (2015) Apomixis: new horizons in plant breeding. *Turkish J Agric For* 39:1–8. doi: 10.3906/tar-1409-74
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 15:199–204. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02277-7
- Leishman MR (2001) Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93:294–302. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.930212.x
- MacPhail VJ, Kevan PG (2007) Reproductive success and insect visitation in wild roses (*Rosa* spp.) - Preliminary results from 2004. *Acta Horticulturae* 75:381–388
- Macphail VJ, Kevan PG (2009) Review of the breeding systems of wild roses (*Rosa* spp.). *Florica Ornament Biotechnol* 3:1–13.
- Memmott J, Waser NM (2002) Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proc Biol Sci* 269:2395–2399. doi: 10.1098/rspb.2002.2174
- Miller AL (2004) Tetrazolium Testing for Flower Seeds. pp. 299–310. In M.B. McDonald and F.Y. Kwong (eds) *Flower Seeds: Biology and Technology*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Moles AT, Westoby M (2006) Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113:91–105. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x
- Montero-Castaño A, Vilá M, Ortiz-Sánchez FJ (2014) Pollination ecology of a plant in its native and introduced areas. *Acta Oecologica* 56:1–9. doi: 10.1016/j.actao.2014.01.001
- Moodley D, Geerts S, Richardson DM, Wilson JR (2015) The importance of pollinators and autonomous self-fertilisation in the early stages of plant invasions: *Banksia* and *Hakea* (Proteaceae) as case studies. *Plant Biol* 18:124–131. doi: 10.1111/plb.12334
- Morales CL, Aizen MA (2006) Invasive mutualisms and the structure of plant–pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *J Ecol* 94:171–180. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01069.x
- Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P (2008) Temporal Dynamics in a Pollination

- Network. Ecology 89:1573–1582. doi: 10.1890/07-0451.1
- Pannell JR, Auld JR, Brandvain Y, et al (2015) The scope of Baker ' s law. New Phytol 208:656–667. doi: 10.1111/nph.13539
- Parker IM (1997) Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. Ecology 78:1457–1470. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[1457:PLOCSS]2.0.CO;2
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot 61:167–234. doi: 10.1071/BT12225
- Petanidou T, Godfree RC, Song DS, et al (2012) Self-compatibility and plant invasiveness: Comparing species in native and invasive ranges. Perspect Plant Ecol Evol Syst 14:3–12. doi: 10.1016/j.ppees.2011.08.003
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL HYPERLINK "<http://www.R-project.org/>" .
- Rambuda TD, Johnson SD (2004) Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? Divers Distrib 10:409–416. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00100.x
- Ren MX, Zhang QG, Zhang DY (2005) Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China. Weed Res 45:236–244. doi: 10.1111/j.1365-3180.2005.00445.x
- Richardson DM, Pyšek P (2008) Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. Divers Distrib 14:161–168. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00464.x
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmanek M, et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers Distrib 6:93–107. doi: 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x
- Rollins LA, Moles AT, Lam S, et al (2013) High genetic diversity is not essential for successful introduction. Ecol Evol 3:4501–4517. doi: 10.1002/ece3.824
- Roman J, Darling J (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. Trends Ecol Evol 22:454–464. doi: 10.1016/j.tree.2007.07.002
- Simberloff D (2003) How Much Information on Population Biology Is Needed to Manage Introduced Species? Conserv Biol 17:83–92. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.02028.x
- Torres C, Mimosa M, Ferreira MF, Galetto L (2013) Reproductive strategies of *Datura ferox*, an abundant invasive weed in agro-ecosystems from central Argentina. Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants 208:253–258. doi: 10.1016/j.flora.2013.03.008
- Traveset A, Richardson D (2014) Mutualistic interactions and biological invasions. Annu Rev Ecol Evol Syst 45:89–113. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091857
- Ueda Y, Akimoto S (2001) Cross-and self-compatibility in various species of the genus *Rosa*. J Hortic Sci Biotechnol 76:392–395. doi: 10.1080/14620316.2001.11511382

- van Dijk P, Vijverberg K (2005) The significance of apomixis in the evolution of the angiosperms: a reappraisal. In: Bakker F (ed) *Plant Species-level Systematics. New perspectives on pattern and process*. A.R.G. Gantner Verlag, Ruchel, Liechtenstein, pp 1010-116
- Van Kleunen M, Johnson SD (2007) Effects of self-compatibility on the distribution range of invasive European plants in North America. *Conserv Biol* 21:1537–1544. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00765.x
- Ward M, Johnson SD, Zalucki MP (2012) Modes of reproduction in three invasive milkweeds are consistent with Baker's Rule. *Biol Invasions* 14:1237–1250. doi: 10.1007/s10530-011-0152-2
- Werlemark G (2000) Evidence of apomixis in hemisexual dogroses, *Rosa* section *Caninae*. *Sex Plant Reprod* 12:353–359. doi: 10.1007/s004970000028
- Wissemann V, Hellwig FH (1997) Reproduction and Hybridisation in the Genus *Rosa*, Section *Caninae* (Ser.) Rehd. *Bot Acta* 110:251–256.
- Zimmermann H, Ritz C, Hirsch H (2010) Highly reduced genetic diversity of *Rosa rubiginosa* L. populations in the invasive range. *Int J* 171:435–446. doi: 10.1086/651244
- Zimmermann H, Wehrden H von, Renison D, et al (2012) Shrub management is the principal driver of differing population sizes between native and invasive populations of *Rosa rubiginosa* L. *Biol Invasions* 14:2141–2157. doi: 10.1007/s10530-012-0220-2

CAPÍTULO III

Comparación de atributos funcionales de dos especies invasoras de rosa mosqueta y los arbustos nativos coexistentes

INTRODUCCIÓN

Debido a los impactos producidos por las invasiones de plantas, existe un gran interés y un creciente número de investigaciones se orientan en poder predecir cuando la introducción de una especie exótica resultará en una invasión (Richardson et al. 2011; Richardson y Rejmanek 2011; McGregor et al. 2012). Varias aproximaciones han sido utilizadas para cumplir con este objetivo, incluyendo la identificación de atributos que sean típicos de las especies invasoras (Baker 1965; Williamson y Fitter 1996; van Kleunen et al. 2010; Pearson et al. 2011), como también la identificación de ecosistemas más vulnerables a las invasiones (Lonsdale 1999; Sax 2001; Levine 2000). También se ha mostrado que las interacciones entre las especies invasoras y los ecosistemas receptores pueden influenciar fuertemente el éxito de una invasión (Levine et al. 2004; Moles et al. 2012).

Las evidencias sugieren que no existe un conjunto universal de atributos que haga que una especie o grupo de especies sea exitosa (Pyšek y Richardson 2007), debido a que la relevancia de atributos particulares para invadir dependen fuertemente del sistema (Tecco et al. 2013). Estas evidencias han generado un creciente interés en analizar el proceso de invasión comparando el desempeño de las exóticas con el de las nativas (Strauss et al. 2006). Este tipo de comparaciones es importante ya que las especies nativas proporcionan una línea de base para comprender aquellos atributos que permiten la expansión de las exóticas durante el proceso de invasión (Hawkes 2007), otorgándoles una ventaja frente a las nativas e incrementando así su potencial de superarlas en abundancia (Daehler 2003; Hamilton et al. 2005; Van Kleunen et al. 2010).

En relación a lo anterior, la pregunta sobre si las especies introducidas difieren de las nativas ha formado la piedra angular de la biología de las invasiones durante décadas. Como resultado existen cerca de 30 hipótesis que intentan determinar cuándo las especies introducidas tendrán mayor abundancia que las nativas (Catford et al. 2009). Algunas de estas hipótesis, como la de naturalización de Darwin (Darwin, 1859), apuntan a que las especies exóticas serán exitosas dependiendo de cuánto se parecen ciertos atributos a los de las especies nativas de la comunidad invadida (Strauss et al. 2006). Otras hipótesis plantean que la diferencia de nicho entre las exóticas

y las nativas es el principal factor de éxito de la invasión (Thuiller et al. 2010; MacDougall et al. 2009; Pearson et al. 2011). Mitchell et al. (2006) revisaron el rol que podría tener la similitud en el éxito de invasión y concluyeron que un alto grado de relación filogenética entre la especie nueva y las residentes podría tanto facilitar como impedir el establecimiento de la primera, dependiendo de las circunstancias. Específicamente, estos autores notaron que los obstáculos asociados a un alto grado de relación podrían incluir incremento en la competencia, predadores y patógenos comunes. Por otro lado, advierten que una alta similitud puede conferir beneficios como mutualismos en común o un incremento en las probabilidades de tolerar las condiciones físicas del ambiente.

Las comparaciones nativas-exóticas exploran si los atributos de las nativas en un área determinada difieren de los de las exóticas que invaden dicha área. Este tipo de comparaciones plantea la pregunta: ¿qué atributos de las especies exóticas invasoras permiten incrementar su abundancia por sobre aquella de las especies nativas (Hamilton et al. 2005)? Al interpretar los resultados de este tipo de comparaciones hay que tener en cuenta cuáles invasoras y cuáles nativas se están comparando. No todas las exóticas se expanden, y algunas nativas expanden sus rangos hacia hábitats humanos, o incrementan su abundancia luego de algún cambio en el paisaje inducido por el hombre (Pyšek et al. 2004; Alpert et al. 2000). Los estudios que realizan comparaciones entre especies nativas y exóticas frecuentemente asumen implícitamente que estas últimas se desempeñan mejor que todas las especies nativas coexistentes (Van Kleunen et al. 2010); sin embargo, puede ocurrir que las especies nativas sean también exitosas (Pyšek y Richardson 2007).

La diferenciación en una escala local de las especies nativas en comunes y raras, según su abundancia, es una categorización importante que pocas veces se hace cuando se las compara con especies exóticas (van Kleunen y Richardson 2007; Leishman et al. 2010). Los estudios que realizan estas comparaciones sin considerar esto, podrían encontrar que las especies invasoras difieren en promedio de las nativas. Sin embargo, las comparaciones entre exóticas con especies nativas abundantes podrían no mostrar diferencias, debido a que los atributos y procesos ecológicos y evolutivos que determinan el éxito de los dos tipos de especies podrían ser los mismos (van Kleunen y Richardson 2007; Leishman et al. 2010, van Kleunen et al. 2010).

El éxito de las especies exóticas invasoras es a menudo asociado con la habilidad superior de capturar y retener recursos y con una mayor eficiencia en el uso de éstos (Montti et al. 2014, Leishman et al. 2007, Tecco et al. 2010, Tecco et al. 2013), lo que se refleja en altas tasas de crecimiento que les permite superar y desplazar a las nativas (Tecco et al. 2013). Este tipo de habilidades forman parte de una estrategia de rápida adquisición de los recursos y altas tasas de crecimiento. Según Díaz et al. (2004) esto puede definirse como un síndrome adquisitivo, que generalmente se expresa a través de hojas blandas, delgadas y ricas en nutrientes, una alta área foliar específica (SLA) y una baja densidad de la madera.

En este capítulo se estudia la invasión de dos especies de rosa mosqueta, *Rosa canina* y *R. rubiginosa*, en la Reserva Natural Privada Villavicencio, Mendoza (para información detallada sobre las especies invasoras y el área de estudio ver el capítulo introductorio de la presente tesis). En esta reserva, ambas especies de rosa mosqueta se encuentran invadiendo los mismos sitios y muestran comportamientos similares en cuanto a su crecimiento y fenología. Una particularidad de esta invasión es que se desarrolla en las quebradas, que son sitios donde existe mayor acumulación de humedad y de nutrientes, y no avanza hacia las laderas montañosas, más rocosas y expuestas a la insolación y sequía. Relacionando esto con lo expuesto anteriormente, se plantea la hipótesis de que las dos especies de rosa mosqueta se diferencian de las nativas en atributos funcionales que reflejan una mayor capacidad adquisitiva de los recursos disponibles y un rápido crecimiento (por ejemplo, mayor SLA, mayor altura, menor densidad de la madera). Además, para realizar la comparación entre exóticas y nativas se dividió a estas últimas en exitosas (más abundantes) y raras (menos abundantes). Se espera que las diferencias entre exóticas y nativas sean menores cuando la comparación se establece con las especies nativas más exitosas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de la vegetación

Con el fin de determinar la vegetación nativa que coexiste con las especies de rosa mosqueta, entre las quebradas invadidas dentro de la RNP Villavicencio, se seleccionó la Quebrada de Hornillos (32°30'33.71"S, 69° 1'4.08"O). Si bien la cobertura de rosa mosqueta aquí es elevada, aún quedan senderos por donde se puede acceder, a diferencia de otras quebradas invadidas donde los arbustos de rosa mosqueta inhabilitan el paso. Según Dalmasso et al. (1999), en esta quebrada la unidad fitogeográfica dominante es el Cardonal. Para el muestreo de la vegetación durante el período primavera 2013-verano 2014 se estudió el área invadida, estableciendo un total de 20 transectas de 30 m x 2 m ubicadas sistemáticamente y separadas 200 m entre sí, identificando las especies de arbustos presentes en las mismas (Tabla 3) y estimando sus coberturas de manera cuantitativa, registrándose el área ocupada por cada especie en cada transecta.

Atributos funcionales

La selección de los atributos funcionales se basó en los desafíos ambientales que una planta enfrenta y sus soluciones. Las plantas necesitan reproducirse, establecerse y persistir, lo cual está relacionado a la tolerancia a los rangos de condiciones bióticas y abióticas del sitio. Esto incluye la tolerancia a estrés por recursos escasos, competencia, herbivoría, entre otros. Además, la lista de atributos debe ser pragmática; es decir, que deben ser atributos factibles de medir. Atributos que son altamente deseables, tales como habilidad competitiva, tasa de crecimiento relativo, palatabilidad,

etc., a menudo no son medidos debido a su costo y al tiempo que requieren (Weiher et al. 1999). En base a estos criterios, se listan los atributos funcionales que se tuvieron en cuenta y su interpretación ecológica en la Tabla 2.

Para la medición de área foliar, área foliar específica, altura, contenido de materia seca de la hoja, densidad del tallo, grosor de la hoja y peso de semillas se seleccionaron aleatoriamente al menos 10 individuos de cada especie y se siguió el protocolo indicado en Pérez-Harguindeguy et al. (2013; ver Apéndice A para la descripción de los métodos utilizados). Para medir la fenología floral de las especies presentes se establecieron 10 transectas fijas de 30 m x 2 m, las cuales fueron visitadas semanalmente desde octubre de 2014 hasta abril de 2015. En cada visita se registró el número total de flores o inflorescencias (según la especie) observadas para cada especie en cada transecta.

Tabla 2. Atributos seleccionados y su interpretación ecológica.

Atributo	Interpretación ecológica
Área foliar	La variación interespecífica en el área foliar ha sido frecuentemente relacionada a las condiciones ambientales, donde el estrés por elevadas o bajas temperaturas, sequía, falta de nutrientes y radiación tienden a seleccionar hojas más pequeñas (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Área foliar específica (Specific Leaf Area, SLA)	El establecimiento de las plántulas está limitado por la tasa de crecimiento relativa (RGR). Además un rápido crecimiento es un requisito para una alta habilidad competitiva. Un análogo fácil de medir de RGR, y que es frecuentemente utilizado en análisis de crecimiento es SLA, ya que ambos atributos están correlacionados positivamente. Especies con alta SLA tienen altos valores de RGR. (Weiher et al. 1999, Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Altura	La altura máxima de la planta está asociada al vigor competitivo (Weiher et al. 1999, Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Contenido de materia seca de la hoja (MSH)	Las hojas con alto MSH tienden a ser relativamente duras, y por lo tanto se supone que son más resistentes a daños físicos (como por ejemplo por herbivoría) que las hojas con bajo MSH (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Densidad del tallo	Este atributo es importante para la estabilidad, defensas, arquitectura, hidráulica, ganancia de C y crecimiento potencial en las plantas. Una densidad de madera baja (con grandes vasos) lleva a un crecimiento rápido, debido a una construcción de mucho volumen a bajo costo y a una gran capacidad hidráulica, mientras que una densidad alta deriva en mayor supervivencia, debido a una resistencia biomecánica y a los patógenos, herbívoros o daños físicos (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Grosor de la hoja	Juega un rol clave en determinar la fuerza física de las hojas. Hojas más fuertes físicamente están mejor protegidas contra daños mecánicos tanto abióticos (ej. viento, granizo) como bióticos (ej. herbivoría). El grosor de las hojas es mayor en hábitats soleados, secos y poco fértiles, como así también en hojas de vida más larga. El factor principal de la variación de este atributo es el número y grosor de las capas de mesófilo. Como consecuencia, el grosor es un fuerte indicador del contenido de nitrógeno de la hoja (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Peso de las semillas	Los recursos almacenados en semillas más grandes tienden a favorecer a las plántulas a sobrevivir y establecerse en condiciones ambientales desfavorables. Por otro lado, las semillas pequeñas pueden ser producidas en mayor número con el mismo esfuerzo reproductivo. Además, las semillas pequeñas tienden a ser enterradas a mayor profundidad en el suelo, lo que permite una mayor persistencia en el banco de semillas (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Fenología floral	Períodos florales más largos pueden llevar a una mayor presión de propágulos a través de la producción de más semillas en períodos más extensos. Una estación reproductiva más larga podría incrementar las tasas de producción de semillas ya que aumenta la probabilidad de visitas por polinizadores y ayuda a estabilizar frente a eventos estocásticos (como heladas o calor extremo) que podrían afectar negativamente el éxito reproductivo (Chrobock et al. 2013). Períodos de floración extensos han sido vinculados tanto a aumentos en la producción total de semillas (Mason et al. 2008), como a un mayor éxito de invasión en especies introducidas en Europa (Chrobock et al. 2013) y Australia (Lake y Leishman 2004).

Análisis de datos

Para analizar las posibles diferencias entre todas las especies se realizó un análisis multivariado, utilizando análisis de componentes principales (ACP). Las variables que se incluyeron en este análisis fueron área foliar, área foliar específica, altura, contenido de materia seca de la hoja, densidad del tallo, grosor de la hoja y peso de semillas. Para evaluar las diferencias entre las especies sobre los tres primeros componentes, se compararon los respectivos puntajes a través de ANOVAs y pruebas de Tukey. Para este análisis se utilizó el software Infostat, versión 2015 (Di Rienzo et al. 2015).

En base a los datos de cobertura relativa de cada especie (Tabla 3, sección Resultados), las nativas fueron clasificadas en abundantes cuando superaron el 10% de cobertura y en raras cuando su cobertura fue menor. Las diferencias entre exóticas, nativas exitosas (más abundantes) y raras (menos abundantes) se analizaron a través de modelos lineales generalizados utilizando el software R, versión 3.3.1 (R Core Team 2016). Las diferencias entre los tres grupos fueron puestas a prueba con un test de Tukey, utilizando el paquete multcomp (Hothorn et al. 2008). Las diferencias se consideraron significativas cuando el valor p fue menor a 0.05. Se evaluó la significancia de los coeficientes de los modelos con la función “Anova”, del paquete “car” (Fox and Weisberg 2011).

La fenología floral fue abordada de manera diferente, debido a la estructura de los datos obtenidos. En primer lugar, se calculó el solapamiento fenológico S (Pleasants 1990) entre cada par de especies de la siguiente manera:

$$S_{ij} = \sum_t \min(p_{it}, p_{jt})$$

Es decir, el solapamiento fenológico está definido como la sumatoria de cada valor mínimo entre p_{it} y p_{jt} , que representan las proporciones de flores (sobre el total de flores producidas en la temporada) de las especies i y j ocurriendo en el momento t . Este índice varía entre cero, cuando no existe

ningún solapamiento entre las especies, y 1, cuando el solapamiento es total. Se obtuvo una matriz con el valor de solapamiento promedio entre cada par de especies, la cual se comparó utilizando la prueba de Mantel con una matriz hipotética, en la que los valores de solapamiento de especies nativas con especies nativas, y de especies exóticas con exóticas son de uno (solapamiento máximo), y los valores de solapamiento entre nativas y exóticas son de cero (no existe solapamiento). Estos análisis se realizaron con el paquete Vegan (Oksanen et al. 2016) del software R versión 3.3.1 (R Core Team 2016).

RESULTADOS

Comunidad arbustiva

En la Tabla 3 se muestran las especies de arbustos nativos que coexisten con *R. canina* y *R. rubiginosa* y sus respectivas coberturas relativas, incluyendo las de ambas exóticas, en el área de estudio. En base a los datos de cobertura relativa de cada especie, las nativas fueron clasificadas en abundantes (cuando superaron el 10% de cobertura) y raras. Entre las primeras se encuentran *Baccharis sp.*, *Diostea scoparia*, *Eupatorium buniifolium* y *Schinus fasciculata*. El resto fueron consideradas raras.

Atributos funcionales

Los 3 primeros componentes del ACP capturaron el 76% de la variabilidad (CP1 = 33%, CP2 = 26% y CP3 = 18%). La figura 9 muestra que ambas especies exóticas se diferenciaron de las nativas a lo largo del CP 1, ubicándose en el extremo derecho de este eje. Esta diferenciación observada gráficamente se confirmó con el ANOVA, donde los puntajes correspondientes al CP1 para las dos especies de rosa se diferenciaron del resto de las nativas y fueron similares entre sí ($F = 90.50$, $p < 0.0001$). Para CP2 y CP3 no se observaron diferencias significativas. En la tabla 4 se reportan las correlaciones de cada uno de los atributos funcionales con los componentes principales. Cabe destacar que los atributos que más se correlacionaron con el CP1, es decir, los que más influyen en las diferencias observadas entre nativas y exóticas, son: área foliar, área foliar específica y altura, con una correlación positiva, y grosor de la hoja, que se correlacionó negativamente.

Los resultados del análisis de las diferencias entre nativas abundantes, raras y exóticas (Fig. 10, Tabla 5) coincidieron con el ACP en cuanto al área foliar, área foliar específica y altura máxima, donde se observó que ambos grupos de nativas se diferenciaron de las exóticas. Para el caso del contenido de materia seca de la hoja y de peso de las semillas, se observó que las exóticas se parecen a las nativas raras.

Con respecto al solapamiento de la fenología floral, la prueba de Mantel no mostró una correlación entre la matriz de los valores de solapamiento de cada par de especies con la matriz

hipotética (r de Mantel: -0.2202, $p = 0.94$). Por lo tanto, puede decirse que las fenologías florales entre nativas y exóticas no se diferencian y se solapan entre sí.

Tabla 3. Medias de los valores de cobertura de las dos especies de rosa mosqueta (*Rosa canina* y *R. rubiginosa*) y los arbustos nativos coexistentes. También se muestra la clasificación utilizada, en base a su cobertura.

Especie	Cobertura (%)	Clasificación
<i>Adesmia trijuga</i>	0.3	Nativa rara
<i>Baccharis sp.</i>	10.29	Nativa abundante
<i>Berberis grevilleana</i>	1.74	Nativa rara
<i>Colliguaya integerrima</i>	1.42	Nativa rara
<i>Diostea scoparia</i>	12.16	Nativa abundante
<i>Diphyrena glaberrima</i>	0.10	Nativa rara
<i>Eupatorium buniifolium</i>	17.19	Nativa abundante
<i>Lycium chilensis</i>	0.57	Nativa rara
<i>Proustia cuneifolia</i>	0.01	Nativa rara
<i>Rosa canina</i>	13.37	Exótica
<i>R. rubiginosa</i>	22.88	Exótica
<i>Schinus fasciculata</i>	8.92	Nativa rara
<i>Tetraglochin alatum</i>	3.47	Nativa rara

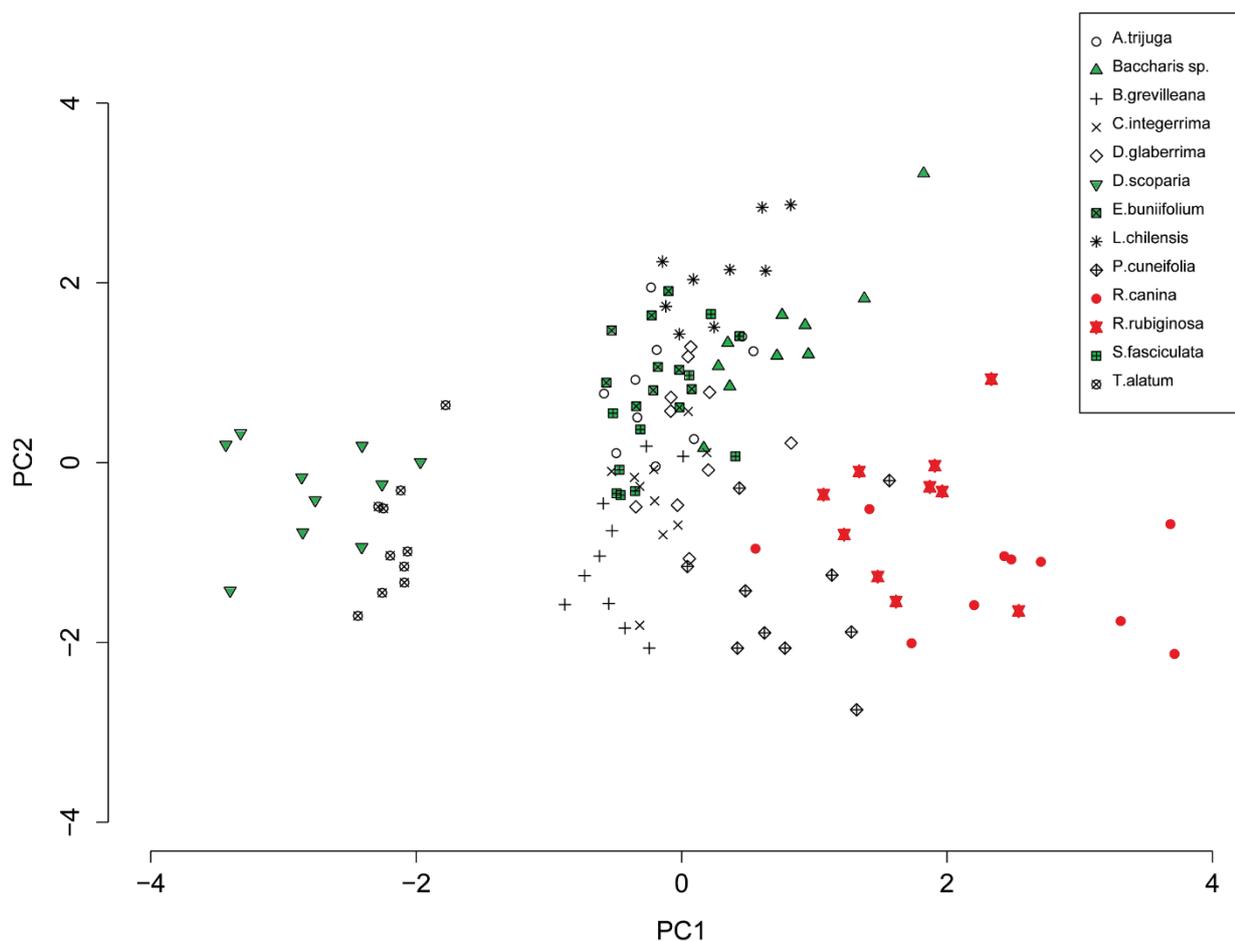


Figura 9. Gráfico biplot, representando los valores del primer vs. el segundo componente del análisis de componentes principales. En color rojo se destacan ambas especies de rosa mosqueta invasoras, en verde las nativas abundantes y en negro las nativas raras.

Tabla 4. Correlación de las variables originales con los componentes principales

Variables	CP1	CP2	CP3
Área foliar	0.70	0.45	-0.22
Área foliar específica	0.76	-0.46	0.35
Contenido mat. seca de la hoja	-0.09	0.68	-0.41
Grosor de la hoja	-0.50	0.10	-0.09
Densidad del tallo	-0.19	0.52	0.59
Altura	0.59	0.50	-0.15
Peso de semillas	-0.02	0.52	0.61

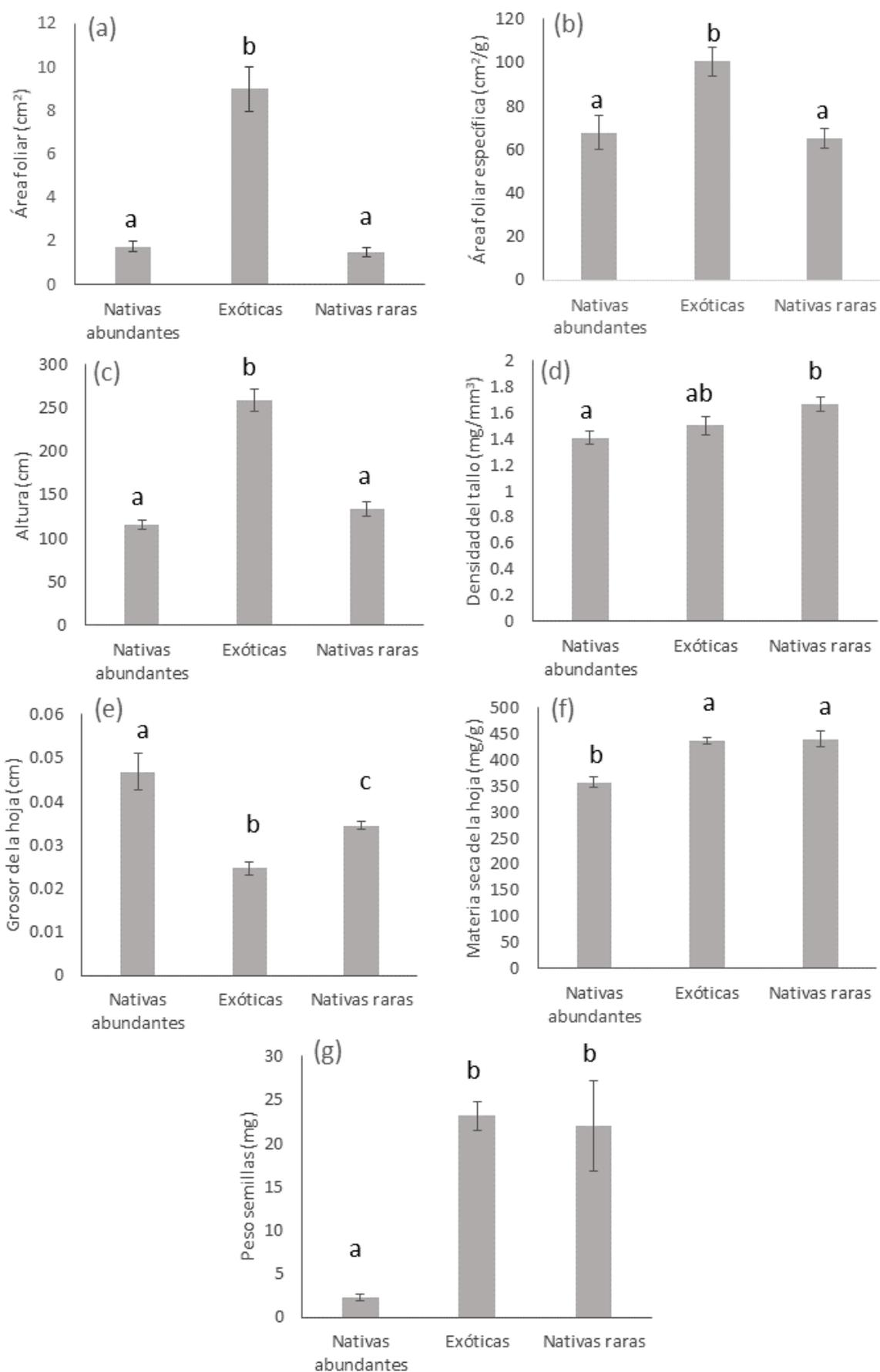


Figura 10. Promedio de los valores de los atributos funcionales para los grupos de especies: exóticas, nativas raras y nativas abundantes. Las letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas (test de Tukey, $p < 0.05$).

Tabla 5. Parámetros de los modelos usados para evaluar las diferencias entre los grupos de especies. La variable “grupos” se refiere a la división realizada en nativas raras, nativas abundantes y exóticas.

Modelo	Probabilidad Chi cuadrado	Grados de libertad	P valor
Área foliar ~ grupos	169.49	2	<< 0.001
Área foliar específica~ grupos	12.02	2	0.02
Materia seca de la hoja~ grupos	20.01	2	<< 0.001
Grosor de la hoja~ grupos	28.15	2	<< 0.001
Densidad del tallo~ grupos	10.18	2	0.0052
Altura ~ grupos	85.13	2	<< 0.001
Peso de semillas ~ grupos	10.52	2	0.0052

DISCUSIÓN

Si una especie exótica presenta tasas de adquisición de recursos y crecimiento más altas que las de las nativas residentes en una comunidad, luego la exótica puede invadir esa comunidad (Chesson 2000, MacDougall et al. 2009, HilleRisLambers et al. 2012). En línea con esta idea, en el presente trabajo se evaluó la hipótesis que dos especies de rosa mosqueta invasoras se diferencian de las nativas en atributos funcionales que reflejan una mayor capacidad adquisitiva de los recursos disponibles y tasa de crecimiento. Los resultados observados en el análisis multivariado apoyaron esta hipótesis, observándose una diferenciación de ambas exóticas del resto de las nativas.

En el PCA se observó que tanto *R. canina* como *R. rubiginosa* se diferenciaron específicamente sobre el CP1, separándose de las nativas y ubicándose en el extremo superior de dicho eje. Considerando las variables con mayor correlación y sus respectivos signos, puede concluirse que ambas especies de rosa mosqueta presentan una combinación de plantas más altas, hojas más grandes, con mayor índice de área foliar específica y más finas. Todos estos atributos en conjunto dan cuenta de una estrategia adquisitiva (Díaz et al. 2004, Tecco et al. 2010). Los resultados obtenidos aquí concuerdan con los reportados por Tecco et al. 2010, en donde las leñosas exóticas mostraron estrategias adquisitivas, relacionadas a altos valores de área foliar específica y hojas finas, blandas y ricas en nutrientes, particularmente en ambientes con menor estrés ambiental.

Los atributos mencionados anteriormente, que en conjunto le otorgarían a las rosas la estrategia adquisitiva, ya han sido relacionados a la capacidad invasora en estudios previos. Daheler (2003) encontró una tendencia de las especies invasoras a presentar mayores áreas foliares, lo que combinado con tejidos con menores costos de construcción (como podría ser el caso de hojas más finas) les otorgaría a las invasoras una ventaja de crecimiento. Gallagher et al. (2015) observaron que las especies invasoras tenían mayores valores de área foliar específica, en comparación a las nativas, lo que estaría reflejando una estrategia de toma rápida de los recursos y una elevada tasa de crecimiento, construyendo tejidos relativamente poco costosos en términos de carbono, lo cual se

observa también en el caso de las dos especies de rosa mosqueta analizadas en este trabajo. La altura también fue correlacionada con el éxito de invasión (Lloret et al. 2005), ya que la elevación que una planta puede alcanzar en el canopeo es un indicador clave de la estrategia de captura de luz y de su habilidad competitiva (Lloret et al. 2005).

El conjunto de atributos que indican una estrategia adquisitiva tiende a ser asociado con el éxito de las invasoras particularmente en ambientes ricos en recursos (Leishman et al. 2007, Pyšek y Richardson 2007). Los sitios con disponibilidad de recursos alta soportarán invasiones de especies con atributos asociados con la capacidad de crecimiento rápido, mientras que las condiciones de crecimiento que se dan en ambientes con baja disponibilidad de recursos son las que comúnmente favorecen el crecimiento de las nativas sobre las exóticas (Leishman et al. 2010). Esta idea, que ha sido mencionada varias veces con anterioridad (Moles et al. 2008; Leishman et al. 2009), ha sido puesta a prueba por Tecco et al. (2010), quienes encontraron que las especies leñosas exóticas mostraron atributos más adquisitivos que las nativas, particularmente en los sitios con menor estrés ambiental. Si se relaciona esto con la observación de que la invasión de rosa mosqueta se desarrolla en las quebradas, que son sitios donde existe mayor acumulación de humedad y de nutrientes, podría pensarse que la estrategia adquisitiva permite que las exóticas superen en abundancia a las nativas en los sitios donde recursos, tales como la humedad del suelo, sean más abundantes.

Para realizar las comparaciones entre nativas y exóticas en este trabajo se propuso clasificar a las primeras en exitosas (más abundantes) y raras (menos abundantes), asumiendo que la abundancia es un indicador del éxito de las especies en este ambiente. En trabajos previos, esta caracterización se consideró importante para poder analizar de forma más fina el tipo de diferencias existentes, ya que podrían existir en el área de estudio especies nativas que sean igualmente exitosas (van Kleunen & Richardson 2007; Leishman et al. 2010). Se esperaba encontrar que las diferencias entre las exóticas y las nativas exitosas fueran menores que entre exóticas y nativas raras, ya que en el primer caso ambos grupos podían presentar estrategias similares. Sin embargo, este patrón no fue observado ya que las nativas se comportaron como un grupo homogéneo. Particularmente, para los atributos área foliar, área foliar específica y altura, ambos grupos de nativas (abundantes y raras) se diferenciaron de las exóticas, presentando valores promedio menores, en concordancia con lo observado en el análisis multivariado. Esto apoya la idea de la estrategia adquisitiva mencionada anteriormente.

En los atributos materia seca de la hoja y peso de las semillas, las exóticas se mostraron más similares a las nativas raras, algo contrario a lo que se esperaba en un principio. De esta observación se desprende que las exóticas, al igual que las nativas raras, presentan hojas con mayor contenido de materia seca y por lo tanto mayor dureza, lo que les confiere mayor resistencia a daños físicos (como por ejemplo por herbivoría; Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Con respecto a sus semillas, en las nativas raras y las exóticas son de mayor peso, lo que podría

favorecer el establecimiento de las plántulas, debido a la mayor disponibilidad de recursos almacenados (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Para desarrollar más esta idea sería conveniente realizar muestreos en sitios donde las especies de rosa mosqueta no sean tan abundantes, donde las condiciones ambientales sean más extremas, como por ejemplo en laderas con mayores pendientes y más expuestas a la desecación y a la insolación, y en sitios no invadidos donde las condiciones ambientales sean favorables para las especies exóticas. Tal vez en estos sectores podría observarse un cambio en la abundancia, y por ende en el éxito, de las nativas, lo que podría permitir profundizar más en este patrón.

En cuanto a la fenología floral, se observó que las especies exóticas solapan su período de floración con las nativas en el área de estudio. Esto puede resultar en una competencia por servicios de polinización, y en una reducción del éxito reproductivo de las especies nativas (Lediuk et al 2014). En un trabajo previo sobre *R. rubiginosa* realizado en Patagonia, Cavallero y Rafaele (2010) encontraron resultados opuestos a los del presente trabajo. Dichos autores reportaron que la especie exótica no mostró solapamiento en sus fases de floración y fructificación con las especies nativas. En base a esto, los autores concluyen que *R. rubiginosa* no compite por los polinizadores con las nativas. También postulan que esta especie posee un espacio “libre de competencia” desde una perspectiva fenológica, lo que le otorga una ventaja competitiva frente a las nativas, que le permitiría invadir la comunidad. La situación de encontrar a la misma especie invadiendo sitios diferentes y obtener resultados opuestos, apoya la idea de que el proceso de invasión es contexto-dependiente (Lambrinos 2002, Shea et al. 2005), y resalta la necesidad y el valor de realizar estudios a nivel comunitario (Ferrerías y Galetto 2010, Tecco et al. 2013, Moles et al. 2008).

Existen trabajos previos, realizados en otras zonas de Argentina donde se postulan diferentes factores que podrían estar influyendo en el éxito de la rosa mosqueta como especie invasora. Aguirre et al. (2009), proponen que el éxito de *R. rubiginosa* como especie invasora podría ser explicado por la hipótesis de nicho "vacío", sin embargo, los autores no profundizan en esta hipótesis. Por su parte, Damascos y Gallopin (1992) afirman que *R. rubiginosa* en Patagonia se ve favorecida por el disturbio humano, siendo en una primera etapa oportunista, aprovechando los recursos liberados. En línea con esto, Zimmermann et al. (2011) compararon poblaciones nativas y exóticas de *R. rubiginosa* en su ambiente nativo y en sitios donde es invasora. Estos autores concluyeron que no existen evidencias de que en el ambiente invadido *R. rubiginosa* presente un genotipo superior o condiciones ambientales más favorables que le permitan invadir, por lo que la diferencia en el manejo de estos arbustos entre el ambiente nativo y el introducido podría explicar la invasión.

A diferencia de los trabajos anteriormente citados, este es el primero que analiza la invasión de dos especies de rosa mosqueta teniendo en cuenta el contexto de la comunidad nativa. En base a lo

observado, puede postularse que el éxito de ambas especies de rosa mosqueta se debe a que presentan atributos funcionales relacionados a una estrategia adquisitiva, lo que les permite un aprovechamiento más eficiente de los recursos en comparación con los arbustos nativos coexistentes.

El manejo de las poblaciones de especies invasoras es una política pendiente para los gobiernos y agentes de conservación (Ferrerías y Galetto 2010). Para apoyar estas políticas, es necesario contar con estudios que brinden información sobre estas poblaciones. La evidencia sugiere que no es posible encontrar atributos funcionales que caractericen a todas las especies de plantas invasoras (Pyšek y Richardson 2007). Por lo tanto, se hace cada vez más necesario contar con estudios a nivel de comunidad (Moles et al. 2008; Pearson et al. 2011), como el realizado en el presente trabajo, que tengan en cuenta a la especie invasora en el contexto de la comunidad invadida.

LITERATURA CITADA

- Aguirre G, Ciuffo G, Ciuffo L (2009) Genetic differentiation of *Rosa rubiginosa* L. in two different Argentinean ecoregions. *Plant Syst Evol* 183–192.
- Alpert P, Bone E, Holzappel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 3:52–66.
- Baker HG (1965) Characteristics and modes of origin of weeds. *Genet Colon species* 147–168.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* 15:22–40.
- Cavallero L, Raffaele E (2010) Fire enhances the “competition-free” space of an invader shrub: *Rosa rubiginosa* in northwestern Patagonia. *Biol Invasions* 12:3395–3404.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 31:343–366
- Chrobock T, Weiner CN, Werner M, et al (2013) Effects of native pollinator specialization, self-compatibility and flowering duration of European plant species on their invasiveness elsewhere. *J Ecol* 101:916–923.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335.
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:183–211.
- Dalmasso A, Martínez-Carretero E, Videla F, Puig S, Candia R (1999) Reserva natural Villavicencio. Plan de manejo. *Multequina* 8:11-50.
- Damascos MA, Gallopin G (1992) Ecología de un arbusto introducido, *Rosa rubiginosa* L.= *Rosa eglanteria* L.: riesgo de invasión y efectos en las comunidades vegetales de la región andino-

- patagónica de Argentina. *Rev Chil Hist Nat* 65:395–405
- Darwin C (1859) On the origins of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray, London
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, et al (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* 15:295.
- Ferreras AE, Galetto L (2010) From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica* 36:211–218.
- Fox J, Weisberg S (2011) *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks, CA
- Gallagher R V., Randall RP, Leishman MR (2015) Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. *Conserv Biol* 29:360–369.
- Hamilton MA, Murray BR, Cadotte MW, et al (2005) Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecol Lett* 8:1066–1074.
- Hawkes CV (2007) Are invaders moving targets? The generality and persistence of advantages in size, reproduction, and enemy release in invasive plant species with time since introduction. *Am Nat* 170:832–843.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43:227–248.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biom J* 50:346–63. doi: 10.1002/bimj.200810425
- Lake JC, Leishman MR (2004) Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biol Conserv* 117:215–226.
- Lambrinos JG (2002) The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology* 83: 518–529.
- Lediuk KD, Damascos MA, Puntieri JG, Svriz M (2014) Differences in phenology and fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species invasiveness. *Plant Ecol* 215:1455–1467.
- Leishman MR, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z (2007) Leaf trait relationships of native and invasive plants: Community- and global-scale comparisons. *New Phytol* 176:635–643.
- Leishman MR, Thomson VP, Cooke J (2010) Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *J Ecol* 98:28–42.

- Levine JM, Naeem S, Thompson LJ, et al (2000) Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288:852–4.
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol Lett* 7:975–989.
- Lloret F, Medail F, Brundu G, et al (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J Ecol* 93:512–520.
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecol* 80:1522–1536.
- MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. *J Ecol* 97:609–615.
- Mason RAB, Cooke J, Moles AT, Leishman MR (2008) Reproductive output of invasive versus native plants. *Glob Ecol Biogeogr* 17:633–640.
- Mcgregor KF, Watt MS, Hulme PE, Duncan RP (2012) What determines pine naturalization: Species traits, climate suitability or forestry use? *Divers Distrib* 18:1013–1023.
- Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, et al (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecol. Lett.* 9:726–740.
- Moles AT, Gruber MAM, Bonser SP (2008) A new framework for predicting invasive plant species. *J Ecol* 96:13–17.
- Moles AT, Flores-Moreno H, Bonser SP, et al (2012) Invasions: The trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *J Ecol* 100:116–127.
- Montti L, Villagra M, Campanello PI, Gatti M, Goldstein G (2014) Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 54:36–44.
- Oksanen J, Guillaume Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara R, Gavin Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2016). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pearson DE, Ortega YK, Sears SJ (2011) Darwin's naturalization hypothesis up-close: Intermountain grassland invaders differ morphologically and phenologically from native community dominants. *Biol Invasions* 14:901–913.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61:167–234.
- Pleasants JM (1990) Null model tests for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. *Ecology* 71: 1078-1084.
- Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, et al (2004) Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53:131–143.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we

- stand? In: Nentwig, W. (ed.), *Biological Invasions*, pp. 97-125. Springer, Berlin.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* 17:788–809.
- Richardson DM, Carruthers J, Hui C, et al (2011) Human-mediated introductions of Australian acacias - a global experiment in biogeography. *Divers. Distrib.* 17:771–787.
- Sax DF (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: Implications for biogeography. *J Biogeogr* 28:139–150.
- Shea K, Kelly D, Sheppard AW, Woodburn TL (2005) Context-dependent biological control of an invasive thistle. *Ecology* 86:3174–3181.
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:5841–5.
- Tecco PA, Díaz S, Cabido M, Urcelay C (2010) Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: Do aliens join the locals or try harder than them? *J Ecol* 98:17–27.
- Tecco PA, Urcelay C, Díaz S, Cabido M, Pérez-Harguindeguy N (2013) Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecol* 38:443–451.
- Thuiller W, Gallien L, Boulangéat I, Bello Fd, Munkemüller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. *Divers Distrib* 16:461–475
- van Kleunen M, Dawson W, Schlaepfer D, Jeschke JM, Fischer M (2010) Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecol Lett* 13:947–58.
- van Kleunen M, Richardson DM (2007) Invasion biology and conservation biology: time to join forces to explore the links between species traits and extinction risk and invasiveness. *Prog Phys Geogr* 31:447–450.
- Weiher E, van der Werf A, Thompson K, et al (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J Veg Sci* 10:609–620.
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661–1666.
- Zimmermann H, Wehrden H von, Renison D, et al (2012) Shrub management is the principal driver of differing population sizes between native and invasive populations of *Rosa rubiginosa* L. *Biol Invasions* 14:2141–2157.

CAPÍTULO IV

Análisis de la idoneidad del hábitat de rosa mosqueta en 5 áreas protegidas de Mendoza

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son consideradas un componente importante del cambio global, amenazando la conservación de la biodiversidad y los recursos naturales (Simberloff et al. 2012). Dado esto, debe ponerse especial atención en el estudio de las especies invasoras en las áreas protegidas, ya que las invasiones biológicas han sido consideradas como una de las causas más destacadas de pérdida de biodiversidad (Lawler et al. 2006). Particularmente, es de vital importancia identificar aquellas regiones que presentan mayores riesgos de invasión (Hulme et al. 2014).

La presencia de plantas invasoras en hábitats silvestres protegidos es siempre un tema de preocupación, y debe ser controlada en sus etapas más tempranas. De esta manera se aumentan las chances de control o erradicación y se puede llegar evitar la necesidad de un manejo a largo plazo (Masters and Sheley, 2001). Por lo tanto, la identificación de áreas actuales y probables para la expansión de plantas invasoras sería de gran ayuda para que las autoridades y los que toman las decisiones de manejo puedan contener y resolver el problema (Choudhury et al. 2016, Gallien et al. 2010, Collete y Pither 2015). Predecir la distribución de una especie invasora antes de que haya ocupado todos sus hábitats potenciales en el rango invadido es difícil. Para combatir estos desafíos deben utilizarse todas las herramientas disponibles que incluyan conocimiento detallado de la biología y ecología de las especies invasoras, variables ambientales claves en sus rangos históricos, influencia de los disturbios y características de las comunidades receptoras (Jarnevich y Reynolds 2010, Guisan y Thuiller 2005).

Una de estas herramientas son los modelos de distribución de especies (MDE; también llamados “modelos de nicho de especies”, “modelos ecológicos de nicho”, “modelos de teoría de nicho”, “modelos de nicho climático”). Los MDE son modelos empíricos que relacionan observaciones de campo de presencias, ausencias o abundancias de la especie en cuestión con variables predictivas ambientales, basados en superficies de respuesta teóricas o estadísticas derivadas (Guisan y Zimmermann 2000), cuyo objetivo es identificar sitios clave de condiciones ambientales dentro de las cuales la especie está presente, basándose en datos de ocurrencia de la especie y en variables

ambientales (Jimenez-Valverde et al. 2011). Los datos de las especies pueden ser simples presencias, presencias-ausencias u observaciones de abundancia, basadas en muestreos al azar o estratificados, o adquiridas de manera oportunista, como las obtenidas de colecciones de museos (Graham et al. 2004). Las variables ambientales pueden ser mapas digitales representando los factores que determinan la calidad del hábitat, o que estén correlacionados a la misma. Generalmente están derivados de sensores remotos, de modelos espaciales de procesos ambientales o de alguna otra fuente, y almacenados en un SIG.

Los MDE se han convertido en una herramienta de gran importancia en el campo de la biología de la conservación (Kumar y Stohlgren 2009; Bromberg et al. 2011; Adhikari et al. 2012; Yang et al. 2013). Los mapas de distribuciones actuales o potenciales son requeridos en muchos aspectos de investigación ambiental, manejo de recursos y planificación para la conservación. Estas aplicaciones incluyen diseño de reservas, manejo de hábitat y restauración, planes de conservación de especies y hábitats, análisis de viabilidad poblacional, evaluación de riesgo ambiental, manejo de especies invasoras, modelado de comunidades y ecosistemas y la predicción del efecto del cambio ambiental global en las especies y ecosistemas (Franklin 2009).

En el caso de las especies invasoras, el conocimiento sobre los sitios de distribución potencial colabora en la elaboración de planes de manejo más efectivos (Gallien et al. 2010; Choudhury et al 2016; Motloung et al. 2014). El modelamiento de la idoneidad de hábitat provee a los investigadores y gestores herramientas para entender el grado potencial de dispersión de las especies invasoras (Jarnevich y Reynolds 2010). Predecir y cuantificar la distribución actual y potencial de especies invasoras establecidas es un paso crítico en la evaluación de opciones de manejo. Por ejemplo, los esfuerzos de control y erradicación deben enfocarse en zonas de distribución actual, la contención debe enfocarse en la interfase entre zonas actuales y potenciales, mientras que el monitoreo y la prevención debe realizarse en zonas de distribución potencial (Gormley et al. 2011). Aunque estas técnicas enfrentan ciertos desafíos metodológicos (Jimenez-Valverde et al. 2011), pueden proveer una guía inicial muy útil sobre regiones potencialmente vulnerables a invasiones biológicas, que podrían requerir mayor atención para un manejo temprano (Collete y Pither 2015).

En el presente capítulo se analizó el hábitat potencial de la rosa mosqueta en la Reserva Natural Privada (RNP) Villavicencio utilizando MDE. Una vez ajustado el modelo en esta reserva, se realizaron proyecciones a otras áreas protegidas de la provincia, donde se observó la presencia de esta especie pero donde no existen registros ni relevamientos formales sobre su distribución. La información generada podría ser de mucha utilidad para identificar áreas más vulnerables a la invasión de esta especie, y ayudar así a generar medidas de prevención, monitoreo o control más eficientes en la provincia de Mendoza.

MATERIALES Y METODOS

Para obtener el hábitat potencial de la rosa mosqueta se ajustó un modelo de máxima entropía utilizando el programa MaxEnt versión 3.3.3e (Philips et al. 2006). En primer lugar, se ajustó dicho modelo para la RNP Villavicencio, y luego se proyectaron los resultados a las siguientes áreas protegidas de la provincia de Mendoza: Reserva Natural y Paisajística (RNyP) Manzano Histórico, Parque Provincial (PP) Tupungato, Reserva Manzano Portillo de Piuquenes y PP Cordón del Plata (Fig. 1). Cabe aclarar que en la RNP Villavicencio se encuentran dos especies de rosa mosqueta, *Rosa canina* y *R. rubiginosa*. Debido a que ambas especies se encuentran coexistiendo, en el presente trabajo se considera que la idoneidad de hábitat obtenida se puede aplicar a ambas especies.

Entre los MDE, MaxEnt es ampliamente utilizado debido a su estricta definición matemática, resultados probabilísticos con valores continuos, procedimiento jackknife, ajuste con un bajo tamaño de muestra y una interpretación de los resultados simple (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). Este programa estima la idoneidad de hábitat relativa, entre 0 y 1, donde los valores cercanos a 0 sugieren baja idoneidad, y los cercanos a 1 alta idoneidad. A diferencia de métodos para modelar la distribución de especies tradicionales, que requieren datos de presencia y ausencia, MaxEnt solo requiere datos de presencia. En lugar de ausencias, MaxEnt se basa en datos de pseudoausencia (o datos “background”) a través del área de estudio para hacer las predicciones de idoneidad de hábitat (Phillips et al. 2006). Esta característica de MaxEnt es ventajosa, particularmente en este caso, donde se pretende proyectar los resultados a zonas donde no se sabe si la especie está presente.

Para ajustar el modelo se utilizaron 48 registros de presencia de rosa mosqueta distribuidos en 3 quebradas diferentes dentro de la RNP Villavicencio. Para obtener estos registros con GPS en el terreno, se realizó un recorrido por las zonas de la reserva. En el caso de quebradas inaccesibles por encontrarse totalmente invadidas, los registros fueron adquiridos a través del Google Earth. Debido a que en el campo se observa a la rosa mosqueta creciendo en el fondo de las quebradas, y sobre las laderas con menor exposición solar, se decidió utilizar las siguientes variables relacionadas con la topografía del terreno: altura, orientación, pendiente, calentamiento diurno anisotrópico (que representa una medida continua de la energía proveniente de la radiación solar en un punto, la cual depende de la orientación y pendiente de ese punto; Juergens et al. 2013) y el índice topográfico de humedad (Topographic Wetness Index – TWI; Beven & Kirkby, 1979). El índice topográfico de humedad es una estimación de la acumulación de humedad en una determinada unidad espacial y relaciona el área de acumulación (medida del agua que fluye hacia un cierto punto) con la pendiente local. Esta función determina que las áreas con valores más altos de TWI se saturarán durante una lluvia con mayor probabilidad. El índice captura características esenciales del terreno en relación al

flujo de agua, de un modo más simple y eficiente que usando modelos de simulación de dinámica hidrológica (Sorensen et al. 2006). Debido a la estrecha relación entre la topografía y la distribución de la vegetación, este índice ha sido útil en la predicción de la distribución espacial de plantas vasculares (Zinko et al. 2005). Dichas variables fueron calculadas con una resolución espacial de 45 m a partir del modelo digital de elevación MDE-Ar, producido por la Dirección de Geodesia, del Instituto Geográfico Nacional (<http://www.ign.gob.ar>), utilizando el software SAGA GIS (Conrad et al. 2015).

Se corrió MaxEnt utilizando umbral de convergencia de 0,00001, un máximo de iteraciones de 500, número máximo de pseudoausencias 10000, prevalencia 0,5 y multiplicador de regularización de 1. Además, se obtuvo un análisis del porcentaje de contribución que cada variable tuvo en el proceso de construcción del modelo. En cada caso se seleccionó aleatoriamente el 75% de los datos para construir el modelo y el 25% restante para evaluar su precisión. A partir de esto, se obtuvo el valor del área bajo la “receiver operating characteristic curve” o curva ROC, comúnmente conocidos como valores AUC (*Area Under the Curve*; Elith 2000). La curva ROC es un gráfico de sensibilidad vs especificidad. El valor de AUC se calcula sumando el área bajo la curva ROC y puede variar entre 0.5 y 1, donde el valor de 0.5 indica una predicción completamente aleatoria, y valores mayores a 0.5 predicciones mejores que al azar. Este valor determina cuán bien el modelo discrimina entre los puntos de presencia y otros puntos de interés, en el caso de MaxEnt, de pseudoausencias (Philips et al. 2009). Valores de AUC entre 0.7 y 0.9 indican una discriminación razonable para propósitos de manejo (Jarnevich y Reynolds 2010). Debido a que se dividieron los datos, dejando un 75% para la construcción del modelo y un 25% para su evaluación, MaxEnt calculó dos valores de AUC. Uno de ellos indica el ajuste del modelo a los datos utilizados en la construcción del mismo. El otro valor indica el ajuste del modelo a los datos utilizados en la evaluación e indica el verdadero poder predictivo del modelo.

Además se implementó el análisis “multivariate environmental similarity surface” (MESS). Este análisis permite establecer la similitud entre un set de puntos de referencia (en este caso en la RNP Villavicencio) y un punto donde se proyecta el modelo (en el resto de las áreas protegidas), con respecto a las variables predictivas. De esta manera se pueden establecer zonas en donde al menos una variable tiene un valor que se encuentra fuera del rango ambiental de las variables de referencia. Las predicciones realizadas en dichas áreas deben ser tomadas con precaución.

Una vez obtenidos los mapas de idoneidad de hábitat, tanto para la RNP Villavicencio como las proyecciones al resto de áreas protegidas, se procedió a reclasificar los valores de idoneidad en 5 clases: muy baja (valores de idoneidad de 0 a 0,2), baja (0,2 a 0,4), media (0,4 a 0,6), alta (0,6 a 0,8) y muy alta (0,8 a 1). Esto se realizó con el fin de facilitar la interpretación y para poder obtener la superficie de cada clase. En base al mapa de idoneidad de hábitat reclasificado para la RNP

Villavicencio, se obtuvieron los valores máximo, mínimo y promedio de las variables que más peso tuvieron en el modelo, con el fin de poder obtener mayor información sobre las condiciones ambientales favorables para la rosa mosqueta. Para la RNyP Manzano Histórico se contó con 9 puntos de ocurrencia de rosa mosqueta, tomados con GPS en el terreno. Dichos puntos fueron superpuestos en el mapa obtenido a partir de MaxEnt para esta reserva y se consultó el valor de idoneidad para cada uno. De esta manera, se puede saber si los valores de idoneidad de hábitat arrojados por el modelo coinciden con las ocurrencias de rosa mosqueta. Todos los análisis sobre los mapas de idoneidad de hábitat obtenidos a partir de MaxEnt fueron realizados con el software QGIS (QGIS Development Team 2016).



Figura 11. Ubicación de las áreas protegidas donde se analizó la idoneidad de hábitat de rosa mosqueta. 1: Reserva Natural Privada Villavicencio; 2: Parque Provincial Cordón del Plata; 3: Parque Provincial Tupungato; 4: Reserva Manzano Portillo Piuquenes; 5: Reserva Natural y Paisajística Manzano Histórico.

RESULTADOS

La distribución del hábitat potencial para la rosa mosqueta en cada una de las áreas protegidas se muestra en las Figuras 11 a 16. En las mismas pueden observarse las diferentes clases de idoneidad de hábitat, de muy baja a muy alta.

Se utilizaron 36 puntos para construir el modelo y 12 para evaluarlo, dando valores de AUC de 0,934 (AUC de la construcción del modelo) y de 0,859 (evaluación), lo que indica un alto poder predictivo de este modelo. Las dos variables con mayor contribución fueron el índice de humedad

topográfica, con un 51,8% y la altura, con un 42,1%. Las variables pendiente, calentamiento diurno anisotrópico y orientación tuvieron una contribución mucho más baja: de 5,4%, 0,4% y 0,3% respectivamente.

La superficie ocupada por cada una de las clases de idoneidad de hábitat se muestra en la Tabla 6. Allí puede observarse que en todas las áreas protegidas existen sitios con idoneidad de hábitat muy alta. Particularmente, la Reserva Manzano Portillo de Piuquenes es la que mayor superficie de dicha categoría presenta: 447 ha. Si se suma la superficie de hábitat con idoneidad de media a muy alta se obtiene que en el total del área estudiada existen 1700 ha vulnerables a la invasión por esta especie, siendo la Reserva Manzano Portillo de Piuquenes la que mayor superficie presenta (900 ha), seguida por la RNP Villavicencio (486 ha). De los 9 puntos de ocurrencia de rosa mosqueta ubicados en la RNyP Manzano Histórico, todos coincidieron con valores de idoneidad mayores a 0,7, es decir idoneidad alta.

Los valores del índice de humedad topográfico (la variable con mayor contribución al modelo) en el área de estudio varían entre 21,6 y 3,8. Se observa que los valores de idoneidad de hábitat muy alta coinciden con valores elevados de este índice (entre 18,43 y 13,44), y a medida que los valores del índice disminuyen, también lo hace la idoneidad de hábitat. En base a esto, puede decirse que el hábitat idóneo de la rosa mosqueta se asocia con valores de humedad elevados. Con respecto a la segunda variable con mayor contribución, es decir la altura, se observa que los mayores valores de idoneidad están entre los 1480 y 1650 m s.n.m., observándose valores de idoneidad media hasta los 1430 y 1980 m s.n.m.

El análisis MESS mostró sectores donde las variables de la proyección presentan valores por fuera del rango de las variables de la zona utilizada para construir el modelo. Sin embargo, estas zonas se encuentran en alturas mayores a 4000 m s.n.m., donde la idoneidad de hábitat fue predicha como muy baja.

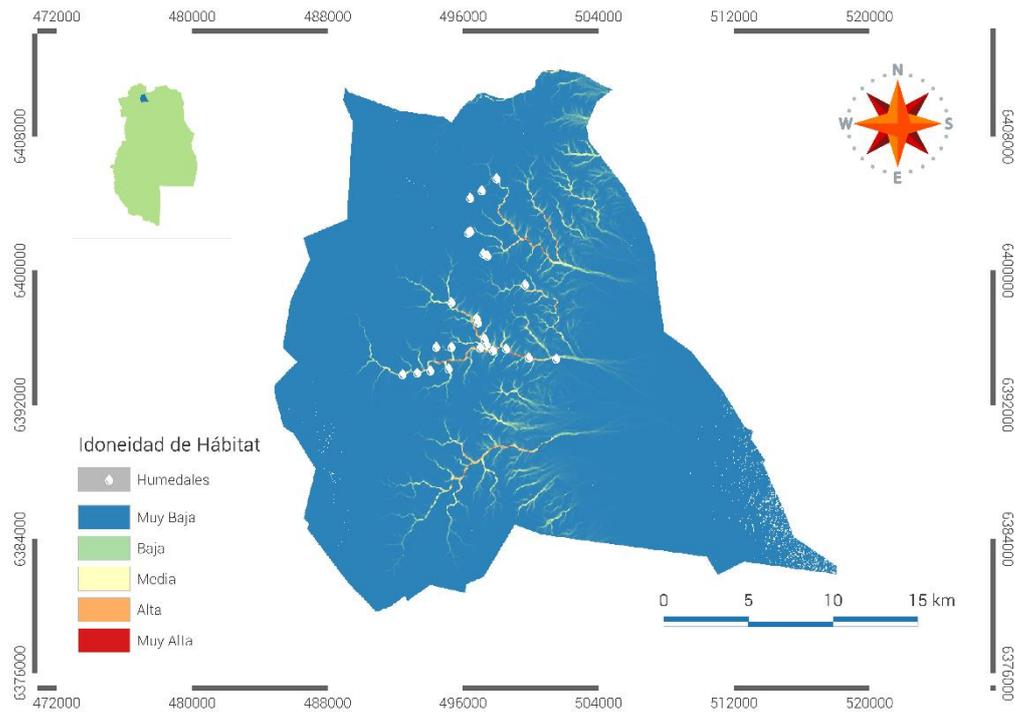


Figura 12. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en la RNP Villaviciencio. Además se muestra la ubicación de los humedales relevados (ver Caja 1).

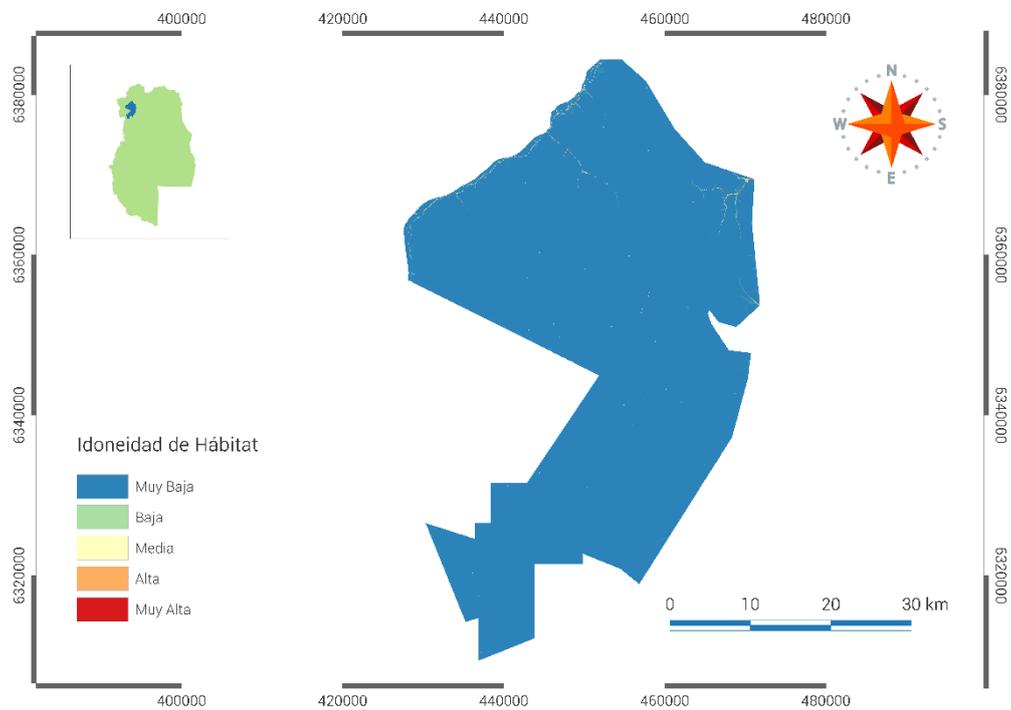


Figura 13. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en el PP Cordon del Plata.

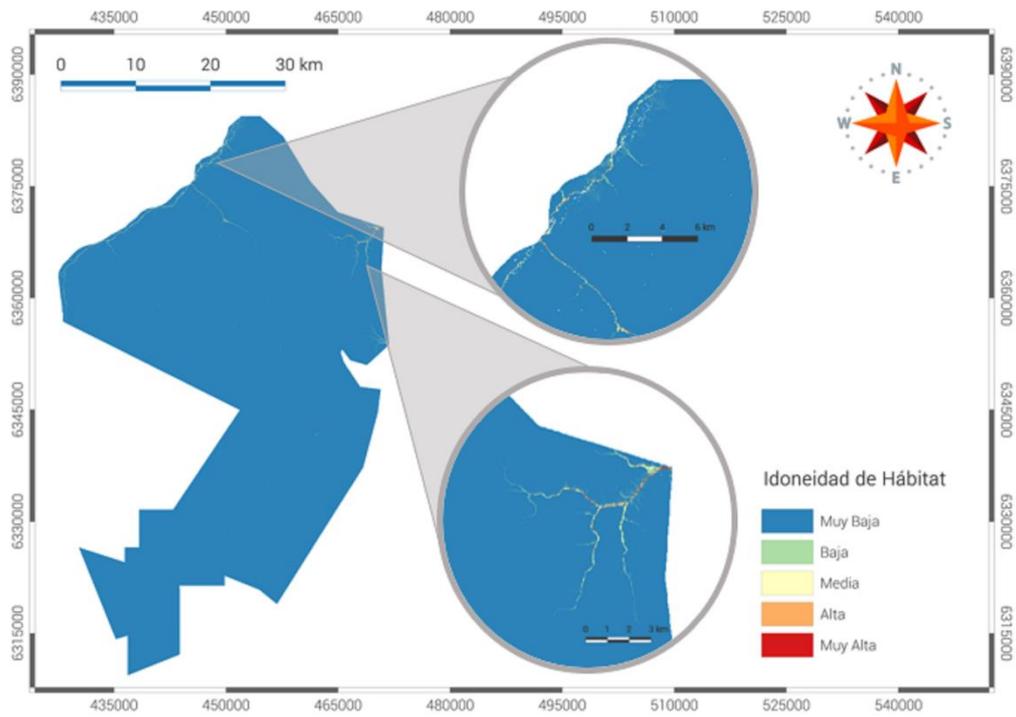


Figura 14. Detalle de las zonas con idoneidad de hábitat de baja a muy alta en el PP Cordon del Plata.

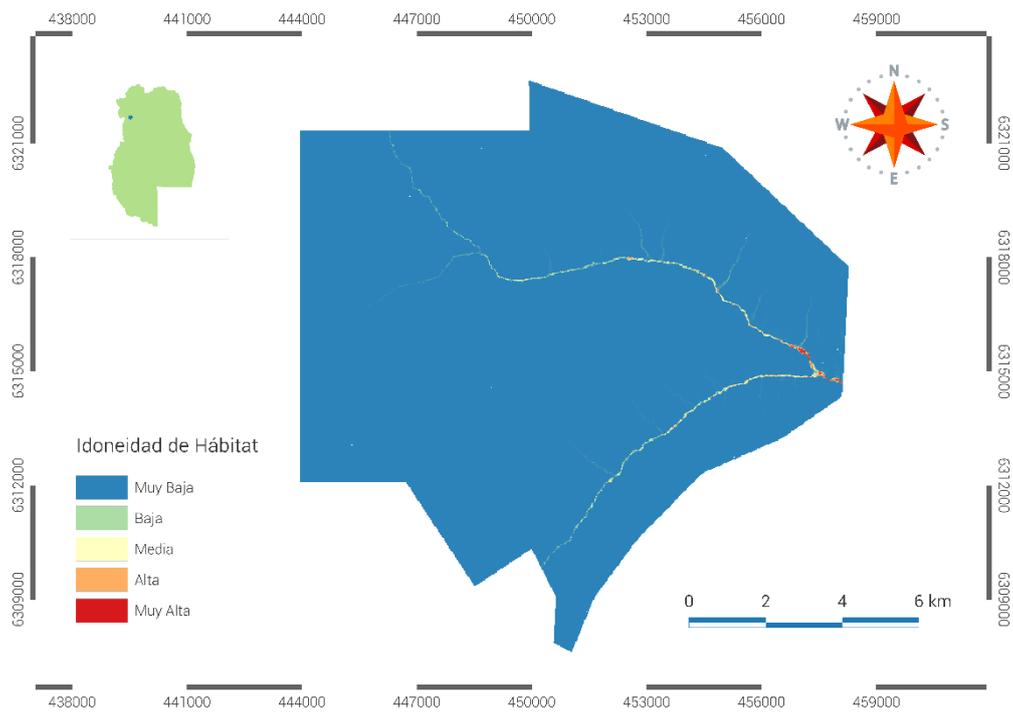


Figura 15. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en el PP Tupungato.

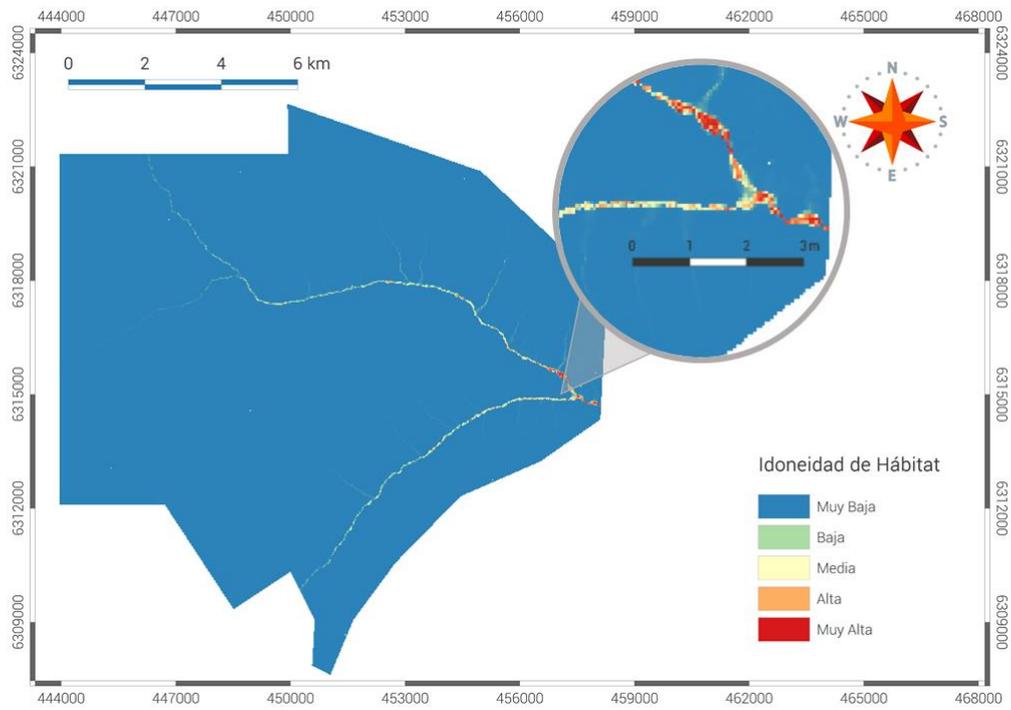


Figura 16. Detalle de las zonas con idoneidad de hábitat de baja a muy alta en el PP Tupungato.



Figura 17. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en la Reserva Manzano Portillo Piuquenes.

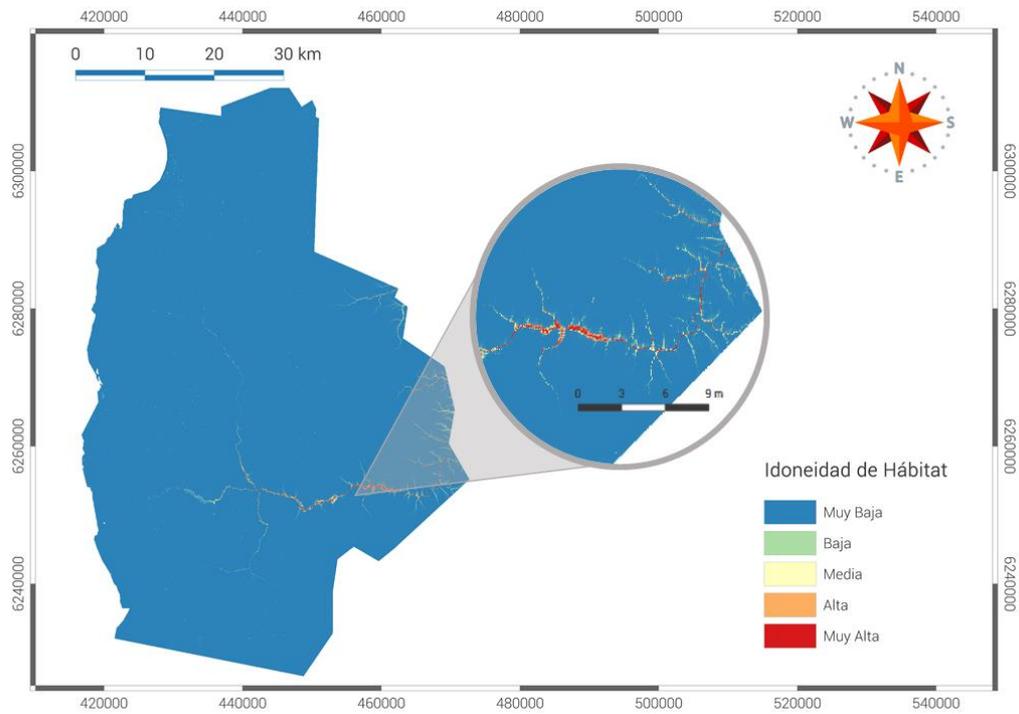


Figura 18. Detalle de las zonas con idoneidad de hábitat de baja a muy alta en la Reserva Manzano Portillo Piuquenes.

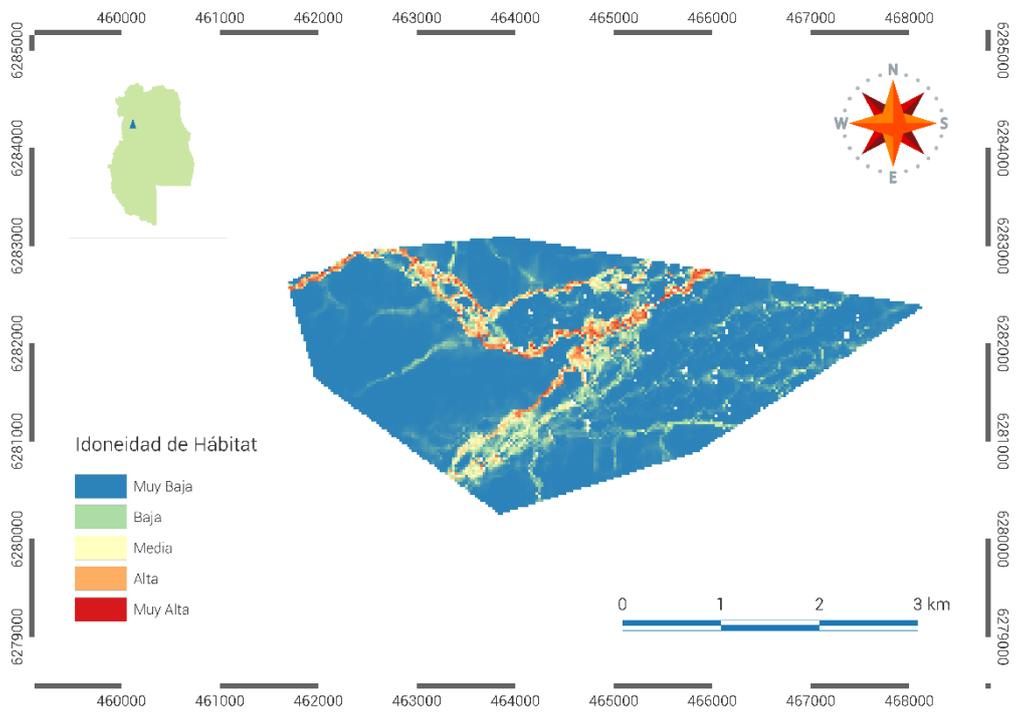


Figura 19. Idoneidad de hábitat de la rosa mosqueta en la RNP El Manzano.

Tabla 6. Superficie en hectáreas para cada clase de idoneidad de hábitat en las reservas estudiadas (RNP: reserva natural privada; PP: parque provincial; RNyP: reserva natural y paisajística). Entre paréntesis se muestra el porcentaje de la superficie total de la reserva que ocupa cada clase.

Idoneidad de hábitat	Superficie (Ha)				
	RNP Villavicencio	PP Cordón del plata	RNyP Manzano Histórico	Manzano Portillo de Piuquenes	PP Tupungato
Muy baja	61123,30 (98%)	175473,79 (99%)	949,36 (87%)	310106,99 (99%)	13746,07 (99%)
Baja	559,83 (0,9%)	130,46 (0,07%)	49,46 (4,5%)	428,45 (0,13%)	27,20 (0,19%)
Media	259,33 (0,4%)	89,17 (0,05%)	32,60 (3%)	245,70 (0,08%)	20,15 (0,4%)
Alta	180,21 (0,2%)	63,81 (0,03%)	31,22 (2,8%)	214,36 (0,07%)	11,39 (0,08%)
Muy alta	46,81 (0,07%)	30,16 (0,01%)	18,77 (1,7%)	447,48 (0,14%)	8,10 (0,05%)

DISCUSIÓN

En este capítulo se presentó la predicción de la idoneidad de hábitat para la rosa mosqueta en diferentes áreas protegidas de Mendoza, basada en el algoritmo MaxEnt y utilizando variables topográficas y puntos de ocurrencia. El modelo fue capaz de predecir áreas de hábitat idóneo en sitios donde, si bien no existen registros de ocurrencias registrados formalmente, se sabe que la rosa mosqueta se encuentra invadiendo. Además se detectó la presencia de sitios de idoneidad alta y muy

alta en todas las áreas protegidas estudiadas. Este es el primer trabajo de este tipo para la región, donde la rosa mosqueta se presenta como un grave problema, pero que sin embargo no existen estudios que brinden herramientas para su manejo.

La herramienta de mapeo presentada provee información espacial de grandes áreas con relativamente poco esfuerzo de muestreo en el terreno, generando información valiosa sin necesidad de grandes recursos (ver Caja 1). En este trabajo se utilizaron 48 puntos de ocurrencia de rosa mosqueta, y se logró cubrir un área total de 564294 ha, dentro de las cuales existirían 1700 has de hábitat con idoneidad media, alta y muy alta. Esto quiere decir que un 0,3% del total del área estudiada podría ser vulnerable a la invasión de rosa mosqueta. Si bien este porcentaje puede parecer pequeño, hay que considerar que la variable que

mayor peso tuvo en la construcción del modelo fue el índice de humedad topográfico. Esto redundó en que las principales zonas afectadas correspondan a quebradas, vegas y cursos de agua, los cuales representan ambientes de gran importancia para la conservación de la biodiversidad en la zona (Sosa 2012).

Los valores de AUC del modelo fueron de 0,934 (AUC de la construcción del modelo) y de 0,859 (evaluación), por lo que los resultados pueden considerarse como buenas predicciones. Valores de AUC mayores a 0.9 indican que el modelo presenta una buena habilidad para discriminar entre áreas con presencias y ausencias de la especie (Thuiller et al. 2006; Pearson et al. 2006). Sin embargo, en este trabajo uno de los valores de AUC (el de evaluación) fue menor a dicho umbral. Por lo tanto, no se considera prudente interpretar a las áreas de mayor idoneidad de hábitat como sitios de presencia de rosa mosqueta. El foco de este tipo de modelos debe estar puesto más bien en generar una representación geográfica de la distribución potencial de las especies invasoras (Jimenez-Valverde et al. 2011). Para estimar la precisión del modelo el uso de datos de ocurrencias

Caja 1. Ejemplo de Aplicación de los resultados obtenidos

A pesar de que las unidades ambientales que caracterizan a la provincia de Mendoza tienen que ver más con sistemas áridos y secos, las aguas de los ríos y arroyos se introducen en cada uno de estos biomas formando una gran diversidad de humedales: desde las vegas y espejos helados de altura hasta los bañados y lagunas salinas en las llanuras del monte. Muchos de estos ambientes suelen ser usados por el hombre, para el desarrollo de actividades agropecuarias (ganadería y agricultura) y turísticas como la náutica la pesca y el turismo aventura (Sosa 1999) y son muy relevantes desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad (Sosa 2012). Respecto a la importancia de los humedales en la provincia de Mendoza, desde el año 1990 se viene trabajando desde distintos organismos en el conocimiento de estos ambientes con el fin de implementar políticas para su conservación y manejo. Una de las acciones más significativas fue la adhesión a la Convención de Ramsar (Sosa 2012).

Con el objeto de analizar las posibilidades técnicas de incorporar a la Reserva Privada de Villavicencio en la Lista de Humedales de Importancia Internacional de la Convención de Ramsar, se identificaron los principales humedales de la misma (Sosa 2012). Para la determinación de los humedales se tuvo en cuenta el tipo de humedal y otras variables como superficie, altura, emplazamiento geomórfico, unidad hidrográfica, régimen hídrico, fuente de agua, conectividad, vegetación y fauna silvestre; también se analizaron las funciones, atributos y servicios de cada uno de estos ambientes (Sosa 2012).

Continúa en la siguiente página

independientes, que documenten presencias predichas correctamente podría resultar más potente

Debido a que en los resultados de este capítulo se observó que el hábitat potencial de la rosa mosqueta está muy influenciado por la humedad topográfica, en esta sección se propone evaluar el riesgo de invasión por rosa mosqueta a los humedales identificados según Sosa 2012. Para esto se superpuso el mapa de los humedales relevados con el mapa obtenido a partir de MaxEnt, y a través de la herramienta “point sampling”, del software QGis (QGIS Development Team 2016), se consultó el valor de idoneidad de hábitat para cada humedal.

La ubicación de los humedales en el mapa de idoneidad de hábitat puede observarse en la Figura 11. El análisis arrojó que de los 24 humedales, 2 se encuentran en sitios con idoneidad de hábitat alta, y 6 en sitios con idoneidad de hábitat media. Los resultados obtenidos en esta sección pueden ser de gran utilidad para planificar acciones de control y monitoreo de la rosa mosqueta, tendientes a conservar los humedales de importancia para la RNP Villavicencio. Esto puede servir como herramienta para priorizar los humedales con mayor riesgo de invasión, y generar así medidas de manejo más eficientes en su relación costo/beneficio.



que cualquier otro tipo de información (Jimenez-Valverde et al. 2011). En relación a esto, en este trabajo se contó con 9 puntos de presencia de rosa mosqueta, ubicados en la RNyP El Manzano. Los mismos coincidieron con valores de idoneidad alta, lo que le da mayor robustez a las predicciones del modelo. De todas maneras, sería recomendable poder contar con mayor cantidad de puntos distribuidos en el resto de las áreas protegidas.

La extrapolación de los resultados más allá de los límites ambientales de las variables con las que se construye el modelo podría arrojar predicciones poco confiables. Por lo tanto se recomienda que en las áreas donde esto ocurre, las predicciones sean tomadas con precaución (Fitzpatrick y Hargrove 2009; Elith et al. 2010; Jimenez-Valverde et al. 2011). En base a esto, en el presente trabajo se llevó a cabo el análisis de similitud ambiental MESS (Elith et al. 2010). Este análisis permitió detectar zonas disímiles entre las áreas donde se proyectó el modelo con respecto al área donde se ajustó el mismo, es decir, entre Villavicencio y el resto de las áreas protegidas. Sin embargo, estas zonas disímiles se encontraron en alturas mayores a los 4000 m s.n.m., donde la

idoneidad siempre fue muy baja. Por lo tanto, la robustez del modelo presentado aquí no se vería afectada.

El manejo y control de especies invasoras siempre requiere esfuerzo, tiempo y recursos económicos (DiTomaso et al. 2010). Específicamente, el control de la rosa mosqueta ha demostrado ser muy difícil. Los métodos citados para su control o manejo pueden llegar a ser complejos, o incluso imposibles de utilizar en áreas protegidas, como es el caso del uso de agroquímicos o el control por herbívoros, como las cabras (Lloyd 2014, Sage et al. 2009). Esto se complica aún más al ser una especie que crece muy cerca de cursos de agua y se ve favorecida por la humedad, tal como

lo expresan los modelos aquí utilizados. Otro de los métodos citados para el control de esta especie es el arrancado manual, que se considera efectivo (INTA 2016) pero requiere de muchas horas/hombre, un trabajo muy localizado, y suele ser eficaz en sitios donde el establecimiento de esta especie está en una etapa temprana. Además tiene un costo muy elevado, de unos U\$S 299/Ha (INTA 2016).

En base a lo mencionado anteriormente, surge que poder identificar los sitios de invasiones actuales y potenciales podría ser de gran utilidad para planificar estrategias de manejo (Choudhury et al. 2016). La aplicación de los modelos de distribución de especies, como el utilizado en este trabajo, puede ser usado como una herramienta para la detección temprana de la especie invasora (ver Caja 1; Peknickova et al. 2016). Los resultados obtenidos pueden ser usados para guiar a los gestores de las áreas protegidas en la selección de sitios dónde realizar los monitoreos (Peknickova et al. 2016). Una inspección continua en las zonas de idoneidad alta y muy alta debería ser implementada para localizar nuevos focos de invasión y poder actuar de manera rápida y efectiva (Choudhury et al. 2016).

LITERATURA CITADA

- Adhikari D, Barik SK, Upadhaya K (2012) Habitat distribution modelling for reintroduction of *Ilex khasiana* Purk., a critically endangered tree species of northeastern India. *Ecol Eng* 40:37–43. doi: 10.1016/j.ecoleng.2011.12.004
- Beven KJ y Kirkby MJ (1979) A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrological Sciences-Bulletin-des Sciences Hydrologiques* 24: 1-3
- Bromberg JE, Kumar S, Brown CS, Stohlgren TJ (2011) Distributional Changes and Range Predictions of Downy Brome (*Bromus tectorum*) in Rocky Mountain National Park. *Invasive Plant Sci Manag* 4:173–182. doi: 10.1614/IPSM-D-10-00022.1
- Choudhury MR, Deb P, Singha H, et al (2016) Predicting the probable distribution and threat of invasive *Mimosa diplotricha* Suavalle and *Mikania micrantha* Kunth in a protected tropical grassland. *Ecol Eng* 97:23–31. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.07.018
- Collette LKD, Pither J (2015) Modeling the potential North American distribution of Russian olive, an invader of riparian ecosystems. *Plant Ecol* 216:1371–1383. doi: 10.1007/s11258-015-0514-4
- Conrad O, Bechtel B, Bock M, Dietrich H, et al. (2015): System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4, *Geosci. Model Dev.*, 8, 1991-2007, doi:10.5194/gmd-8-1991-2015.
- DiTomaso JM, Masters RA, Peterson VF (2010) Rangeland Invasive Plant Management. *Soc Range Manag* 32:43–47. doi: 10.2111/RANGELANDS-D-09-00007.1
- Elith J, Kearney M, Phillips S (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol Evol* 1:330–342. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x

- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, et al (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib* 17:43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Fitzpatrick MC, Hargrove WW (2009) The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodivers Conserv* 18:2255–2261. doi: 10.1007/s10531-009-9584-8
- Franklin, J. 2009. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gallien L, Münkemüller T, Albert CH, et al (2010) Predicting potential distributions of invasive species: Where to go from here? *Divers. Distrib.* 16:331–342.
- Gormley AM, Forsyth DM, Griffioen P, et al (2011) Using presence-only and presence-absence data to estimate the current and potential distributions of established invasive species. *J Appl Ecol* 48:25–34. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01911.x
- Graham CH, Ferrier S, Huettman F, et al (2004) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol.* 19:497–503.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8:993–1009.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Modell* 135:147–186. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Hulme PE, Pyšek P, Pergl J, et al (2014) Greater focus needed on alien plant impacts in protected areas. *Conserv Lett* 7:459–466. doi: 10.1111/conl.12061
- INTA. Instituto nacional de Tecnología Agropecuaria (2016) Control mecánico de rosa mosqueta en un establecimiento ganadero del paraje Mallín Ahogado, El Bolsón (Río Negro). Agencia de extensión rural El Bolsón. Comunicación Técnica N° 83, Área Desarrollo Rural ISSN 1667-4014
- Jarnevich CS, Reynolds L V. (2010) Challenges of predicting the potential distribution of a slow-spreading invader: A habitat suitability map for an invasive riparian tree. *Biol Invasions* 13:153–163. doi: 10.1007/s10530-010-9798-4
- Jiménez-Valverde A, Peterson AT, Soberón J, et al (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biol Invasions* 13:2785–2797. doi: 10.1007/s10530-011-9963-4
- Juergens N, Oldeland J, Hachfeld B, et al (2013) Ecology and spatial patterns of large-scale vegetation units within the central Namib Desert. *J Arid Environ* 93:59–79. doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.09.009
- Kumar S, Stohlgren TJ (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *J Ecol Nat Sci* Vol 1(4) 1:094–098. doi: 10.3390/d1020118

- Lawler JJ, Aukema JE, Grant JB, et al (2006) Conservation science: A 20-year report card. *Front. Ecol. Environ.* 4:473–480.
- Lloyd C. (2014) Avances en el control de rosa mosqueta. *Medio Ambiente*. Vol. 23: 103-106.
- Masters RA, Sheley RL (2001) Principles and Practices for Managing Rangeland Invasive Plants. *Source J Range Manag* 54:502–517. doi: 10.2307/4003579
- Motloun R, Robertson M, Rouget M, Wilson J (2014) Forestry trial data can be used to evaluate climate-based species distribution models in predicting tree invasions. *NeoBiota* 20:31–48. doi: 10.3897/neobiota.20.5778
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend Peterson A (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *J Biogeogr* 34:102–117. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Pěkníková J, Berchová-Bímová K (2016) Application of species distribution models for protected areas threatened by invasive plants. *J Nat Conserv* 34:1–7. doi: 10.1016/j.jnc.2016.08.004
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell* 190:231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips SJ, Dudík M, Elith J, et al (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecol Appl* 19:181–197. doi: 10.1890/07-2153.1
- QGIS Development Team 2016. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>
- Sage DJM, Norton DA, Espie PR (2009) Effect of grazing exclusion on the woody weed *Rosa rubiginosa* in high country short tussock grasslands. *New Zeal J Agric Res* 52:123–128.
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28:58–66.
- Sørensen R, Zinko U, Seibert J (2006) On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations. *Hydrol Earth Syst Sci* 10:101–112. doi: 10.5194/hess-10-101-2006
- Sosa H (1999) Inventario de los Humedales de Mendoza. *Revista Territorio Científico* Año 4, N° 6/15-20. Mendoza.
- Sosa H (2012) Relevamiento y determinación de los humedales de la Reserva Privada Villavicencio, Mendoza, Argentina. Informe técnico. Reserva Natural Privada Villavicencio.
- Thuiller W, Lavorel S, Sykes MT, Araújo MB (2006) Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Divers Distrib* 12:49–60. doi: 10.1111/j.1366-9516.2006.00216.x

Yang XQ, Kushwaha SPS, Saran S, et al (2013) Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecol Eng* 51:83–87. doi: 10.1016/j.ecoleng.2012.12.004

Zinko U, Seibert J, Dynesius M, Nilsson C (2005) Plant species numbers predicted by a topography based groundwater-flow index. *Ecosystems* 8: 430–441.

CAPÍTULO V

Síntesis y consideraciones finales

Los arbustos introducidos han invadido muchos ecosistemas, causando múltiples impactos (Richardson y Rejmanek 2011). Los estudios realizados en plantas leñosas han contribuido a comprender algunos aspectos cruciales en la ecología de las invasiones de plantas. Sin embargo, aún quedan muchas especies leñosas de las que se conoce poco de su ecología como invasora (Richardson y Rejmanek 2011). Sumado a esto, específicamente en Sudamérica las tendencias en investigación sugieren que las especies exóticas no son un principal tópico de interés, observándose menor investigación que en otros países del mundo (Speziale et al. 2012). Por lo tanto, la información obtenida en esta tesis aporta para que esta tendencia pueda revertirse, ya que se estudiaron diversos aspectos y a diferentes escalas de la invasión de la rosa mosqueta, un arbusto exótico que no había sido estudiado hasta el momento en la provincia de Mendoza.

En esta tesis se estudiaron diferentes aspectos de la invasión de rosa mosqueta en Mendoza. En el capítulo II se analizaron las diferentes estrategias reproductivas de ambas especies. Se observó que tanto *R. canina* como *R. rubiginosa* son capaces de reproducirse por apomixis en el área de estudio. Si bien ambas especies produjeron menor cantidad de frutos por esta estrategia, los mismos fueron más pesados, sugiriendo mejor calidad. Esto sumado a que las semillas producidas por apomixis fueron igualmente viables que las producidas por el resto de las estrategias analizadas, podría estar indicando que la apomixis es importante en el proceso de invasión que merece seguir siendo estudiado en mayor profundidad, como por ejemplo analizando la ocurrencia de apomixis de forma espontánea en las poblaciones de estas especies. Otro resultado para destacar de este capítulo es que, debido a que no hubo diferencias en cuanto a cantidad y calidad de infrutescencias y frutos producidos entre los tratamientos de exclusión de los polinizadores y polinización cruzada, se concluyó que ambas especies de rosa mosqueta no dependen de polinizadores para una correcta reproducción. Esto es de particular importancia ya que la falta de pareja o de polinizadores no sería un factor limitante en el establecimiento y subsecuente colonización de estas especies.

Además de las estrategias reproductivas reportadas aquí, ambas especies exóticas tienen la capacidad de reproducirse clonalmente a través de estolones, por lo que sería recomendable en futuros estudios analizar la contribución relativa de cada estrategia reproductiva a su expansión. Otro tópico relevante a considerar es la probable hibridación entre ambas especies de rosa

mosqueta. Esto ha sido sugerido por Wissemann y Hellwig (1997), pero no se han reportado estudios sobre este proceso en estas especies en el área invadida. Sería interesante realizar experimentos que pongan a prueba la hibridación (por ejemplo, cruzando el polen de ambas especies) y analizar la viabilidad de la progenie resultante.

Si bien en esta tesis se postula que no existen efectos de depresión por endogamia debido a las estrategias de reproducción uniparentales observadas, en general, las especies con baja variabilidad genética podrían no tener éxito al enfrentar cambios en el ambiente, ya que poseen menores posibilidades de evolución adaptativa (Barrett 2015). Sin embargo, se ha sugerido que la plasticidad fenotípica podría ser importante para estas especies (Zimmermann et al. 2010). De esto surge que un futuro estudio que analice la plasticidad fenotípica de las especies de rosa mosqueta en el área de estudio puede aportar al entendimiento de los mecanismos subyacentes a esta invasión.

En el capítulo III, los resultados mostraron que las dos especies de rosa mosqueta se diferencian de las nativas en atributos funcionales que reflejan una mayor capacidad adquisitiva de los recursos disponibles y tasa de crecimiento. Ambas especies de rosa mosqueta presentaron una combinación de plantas más altas, hojas más grandes, con mayor índice de área foliar específica y más finas, lo que da cuenta de una estrategia adquisitiva (Díaz et al. 2004, Tecco et al. 2010). Esto les permitiría un aprovechamiento más eficiente de los recursos en comparación con los arbustos nativos coexistentes. El conjunto de atributos que indican una estrategia adquisitiva tiende a ser asociado con el éxito de las invasoras particularmente en ambientes ricos en recursos (Leishman et al. 2007, Pyšek y Richardson 2007). Esto, sumado a que la invasión se desarrolla en sitios donde existe mayor acumulación de humedad y de nutrientes (por ejemplo, en las quebradas), sugiere que esta estrategia adquisitiva permitiría a las rosas superar en abundancia a las nativas en los sitios donde recursos, tales como la humedad del suelo, sean más abundantes. Para corroborar esta idea, sería importante realizar este tipo de estudio en sectores con menor disponibilidad de recursos (como en las laderas con mayor pendiente y más expuestas a la insolación y desecación), donde la rosa mosqueta es mucho menos abundante, y analizar cuáles son las especies nativas más exitosas en esas zonas y si se mantiene o no la misma diferenciación.

Además, en el capítulo III se observó que ambas especies de rosa mosqueta se solapan en su floración con los arbustos nativos. Este solapamiento podría resultar en una competencia por servicios de polinización (Lediuk et al. 2014). Sin embargo, si se relacionan estos resultados con los obtenidos en el capítulo II, si llegase a existir algún tipo de competencia por polinizadores, podría pensarse que las especies afectadas serían las nativas, ya que se ha observado que las dos especies de rosa mosqueta pueden producir frutos y semillas sin necesidad de polinizadores.

En el capítulo IV, se obtuvo la idoneidad de hábitat para la rosa mosqueta en varias áreas protegidas de Mendoza, en base a variables topográficas y puntos de ocurrencia, utilizando como

herramienta el software MaxEnt. Los resultados arrojaron que existen zonas con idoneidad alta y muy alta en todas las áreas estudiadas. Estos resultados son importantes, ya que si bien se sabe informalmente que existen algunas zonas con presencia de rosa mosqueta, no existen datos formales que sustenten tales observaciones, por lo que estos resultados podrían servir de guía para priorizar los sectores en donde comenzar con los relevamientos para detectar nuevos focos de invasión. En este capítulo, el modelo mostró que la variable que más estaría afectando la idoneidad de hábitat para la rosa mosqueta es el índice topográfico de humedad. De esta manera, los sectores más vulnerables a la invasión serían quebradas, vegas y cursos de agua, los cuales representan ambientes de gran importancia para la conservación de la biodiversidad en la zona (Sosa 2012). Si bien el modelo planteado mostró un buen ajuste (AUC 0,934), se ha postulado que para estimar la precisión del modelo, el uso de datos de ocurrencias independientes que documenten presencias predichas correctamente podría resultar más potente que cualquier otro tipo de información (Jimenez-Valverde et al. 2011). En base a esto, sería recomendable incorporar datos de presencia en las áreas protegidas analizadas, y evaluar si dichas presencias coinciden con las zonas de idoneidad media a muy alta predichas por el modelo. De esta manera, se podría mejorar la evaluación y el ajuste del modelo planteado en este capítulo.

Relacionando los resultados de los capítulos III y IV, sería interesante realizar estudios futuros en sitios diagnosticados con alta idoneidad de hábitat, pero que aún no hayan sido invadidos. Estos sitios pueden servir como controles para analizar la composición de la comunidad arbustiva, ver qué especies son dominantes, medir sus atributos funcionales y de esta manera analizar en mayor profundidad los cambios comunitarios producidos por la invasión. Otra relación entre los resultados de los capítulos III y IV que puede destacarse es la estrategia adquisitiva de la rosa mosqueta que la vincula a ambientes con alto grado de disponibilidad de recursos, en este caso humedad, tal como lo sugieren los modelos obtenidos en el capítulo IV. Ahora que se evidenció la importancia del factor humedad para estas especies, sería recomendable profundizar en este resultado, midiendo atributos funcionales vinculados al uso del agua, tales como el área foliar efectiva, el área foliar total por área de conducción, el contenido saturado de agua en el leño y el potencial hídrico. Considerando la importancia que representa la humedad para estas especies invasoras, resulta paradójico que resulte un problema en una zona árida, como lo es la provincia de Mendoza. Como puede observarse en el capítulo IV, el porcentaje de zonas potencialmente aptas para que la invasión ocurra es muy bajo. Sin embargo, estos sitios son de una gran importancia en la zona, ya que representan zonas con una alta concentración de biodiversidad y pueden resultar importantes para el desarrollo turístico de la región, limitando actividades como el senderismo, la pesca deportiva y el acceso a sitios de recreación en general. Además, son zonas en las cuales se ha observado la presencia de ganado vacuno y caprino, lo cual podría estar incrementando la invasión de rosa mosqueta ya que estos

herbívoros podrían actuar como sus dispersores, agudizando la problemática en las zonas estudiadas.

Para incrementar el entendimiento de los mecanismos de las invasiones de plantas exóticas, los científicos deben considerar aproximaciones que integren el estudio de la invasión a diferentes escalas. Esto podría ayudar a comprender la dinámica de la invasión y sus implicancias en los procesos ecológicos (Pauchard y Shea 2006). En relación a esto, los factores analizados en esta tesis fueron abordados en diferentes escalas. Los mismos se relacionan entre sí y permiten una mirada más completa del proceso de invasión por las dos especies de rosa mosqueta en la zona de estudio. En el capítulo II se destacó la habilidad de ambas especies exóticas de producir semillas sin polinización, y la recomendación que surgió de esto es el monitoreo de zonas adyacentes para evitar nuevos focos de invasión. Por otro lado, en el capítulo III se dio cuenta de que ambas especies presentan una estrategia adquisitiva, por lo que las zonas con mayor disponibilidad de recursos podrían ser las más vulnerables a la invasión. Esto concuerda con lo encontrado en el capítulo IV, donde se observó que la variable relacionada a la disponibilidad de humedad es la que más afecta la idoneidad de hábitat para estas especies exóticas. Podría decirse entonces, que el monitoreo debería enfocarse principalmente en los sectores indicados con idoneidad media, alta y muy alta, ya que son zonas que por tener una mayor concentración de humedad serían óptimas para que la rosa mosqueta, con su estrategia adquisitiva logre invadir; asimismo, la generación de propágulos sin polinización podría facilitar aún más su expansión hacia estas zonas.

A pesar de los inmensos problemas de conservación que resultan de la introducción de especies exóticas, solo una minoría de estas plantas introducidas en las áreas protegidas tienen probabilidad de generar una amenaza a la biodiversidad (Byers et al. 2002; Hulme et al. 2014). Muchas de estas áreas presentan más especies exóticas de las se pueden manejar, por lo tanto se necesita establecer prioridades para las acciones de control, manejo o prevención (Byers et al. 2002). En el área de estudio, específicamente en Villavicencio, ya se ha reportado la presencia de varias especies exóticas, como por ejemplo la retama (*Cystiis scoparius*) o el espino blanco (*Crataegus monogyna*). Poder distinguir cuáles de estas especies podrían causar daños significativos permitiría a los gestores de las áreas protegidas dirigir la atención y los recursos hacia las preocupaciones más importantes, maximizando de esta manera la protección de los ecosistemas nativos (Byers et al. 2002; Hulme et al. 2014). La información generada en esta tesis podría ser utilizada en ese sentido.

Al relacionar lo anterior con la invasión de rosa mosqueta, surge la necesidad de contar con información sobre los impactos generados por estas especies. Se observa que esta invasión ocupa grandes sectores, genera manchones monoespecíficos que inhabilitan el uso recreativo de grandes áreas, y limitan el acceso a cursos de agua, y puede inferirse que estas especies exóticas desplazan a las especies nativas, afectando de esta manera la biodiversidad. Sin embargo, no se cuenta hasta la

fecha con estudios que cuantifiquen los impactos causados. De todas formas, el manejo de especies exóticas deberá basarse en el principio de precaución: una especie exótica será considerada como potencialmente perjudicial a menos que existan antecedentes o información científica confiable que acrediten lo contrario. La falta de certidumbre científica acerca de las diversas consecuencias de una invasión no deberá utilizarse para aplazar o evitar tomar medidas adecuadas (APN 2007; Simberloff et al. 2012). Además, la República Argentina ratificó mediante la ley 24.375 el Convenio sobre Diversidad Biológica (Naciones Unidas 1992) que, en su Art. 8 “Conservación in situ”, indica que las partes firmantes impedirán que se introduzcan y controlarán o erradicarán las especies exóticas que amenacen a ecosistemas, hábitat o especies nativas y establecerán las normativas que fueren necesarias para la protección de los recursos. Dicho convenio indica que el manejo de especies exóticas requiere una aproximación integral que abarque la prevención, la erradicación, el control y la mitigación. Dicho esto, y teniendo en cuenta la información generada en la presente tesis, sería de fundamental importancia comenzar con acciones tendientes al manejo de ambas especies de rosa mosqueta en el área de estudio.

LITERATURA CITADA

- Administración de Parques Nacionales (2007). Lineamientos estratégicos para el manejo de especies exóticas en la APN. Resultados del primer Taller de Manejo de Especies Exóticas en la Administración de Parques Nacionales.
- Barrett SCH (2015) Foundations of invasion genetics: The Baker and Stebbins legacy. *Mol Ecol* 24:1927–1941.
- Byers JE, Reichard S, Randall JM, et al (2002) Directing research to reduce the impact of nonindigenous species. *Conserv Biol* 16:630–640.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, et al (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* 15:295.
- Hulme PE, Pyšek P, Pergl J, et al (2014) Greater focus needed on alien plant impacts in protected areas. *Conserv Lett* 7:459–466.
- Jiménez-Valverde A, Peterson AT, Soberón J, et al (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biol Invasions* 13:2785–2797.
- Lediuk KD, Damascos M a., Puntieri JG, Svriz M (2014) Differences in phenology and fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species invasiveness. *Plant Ecol* 215:1455–1467.
- Leishman MR, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z (2007) Leaf trait relationships of native and invasive plants: Community- and global-scale comparisons. *New Phytol* 176:635–643.

- Pauchard A, Shea K (2006) Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biol Invasions* 8:399–413.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig, W. (ed.), *Biological Invasions*, pp. 97-125. Springer, Berlin.
- Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* 17:788–809.
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, et al (2012) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward? *Trends Ecol Evol* 1–9.
- Sosa H (2012) Relevamiento y determinación de los humedales de la Reserva Privada Villavicencio, Mendoza, Argentina. Informe técnico. Reserva Natural Privada Villavicencio.
- Speziale KL, Lambertucci S a., Carrete M, Tella JL (2012) Dealing with non-native species: what makes the difference in South America? *Biol Invasions* 14:1609–1621. doi: 10.1007/s10530-011-0162-0
- Tecco PA, Díaz S, Cabido M, Urcelay C (2010) Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *J Ecol* 98:17–27.
- Zimmermann H, Ritz CM, Hirsch H, et al (2010) Highly reduced genetic diversity of *Rosa rubiginosa* L. Populations in the Invasive Range. *Int J Plant Sci* 171:435–446.

APÉNDICE A

Descripción de la metodología utilizada para la medición de los diferentes atributos funcionales del Capítulo III: Comparación de atributos funcionales de dos especies invasoras de rosa mosqueta y los arbustos nativos coexistentes (extraído de Pérez- Harguindeguy et al. 2013).

- Selección de los individuos dentro de una especie

Para comparaciones robustas entre especies, los atributos fueron medidos en individuos aparentemente saludables y maduros reproductivamente. Además, se seleccionaron individuos creciendo en sitios sin sombra.

- Área foliar específica (Specific Leaf Area, SLA)

Es el área de una cara de una hoja fresca, dividida por su masa seca. Se seleccionaron hojas jóvenes, totalmente expandidas de plantas adultas. Se evitaron hojas con síntomas de patógenos o ataques de herbívoros. Debido a que SLA se ve afectado por la intensidad de la luz, se coleccionaron siempre hojas pertenecientes a los sectores externos del canopeo (hojas de sol). Se cortaron las ramas portadoras de las hojas, manteniéndose adheridas hasta el momento de realizar las mediciones en el laboratorio. Para evitar la desecación se colocaron inmediatamente en bolsas herméticas en las que se añadió CO₂ y humedad respirando dentro de la bolsa, para minimizar los efectos de la pérdida de agua por transpiración. En el campo, las bolsas fueron almacenadas en una conservadora hasta el momento de su procesamiento en el laboratorio.

Cada hoja fue extraída de la rama y colocada debajo de una placa de Petri para aplanarla.

Posteriormente se le tomó una foto a cada una, poniendo una regla a su lado como referencia.

Luego, cada foto fue procesada con el software Image J (Schneider et al. 2012) y se obtuvo el valor del área foliar. Una vez tomada la foto de la hoja, las mismas se colocaron a secar en una estufa a 70°C por 72hs, para finalmente pesarlas.

- Área foliar

Es el área de una cara de una hoja, expresada en mm² (ver sección anterior).

- Contenido de materia seca de la hoja

Es la masa (mg) de una hoja, dividida por su peso húmedo, expresada en mg g^{-1} .

- Grosor de la hoja

Se obtuvo una aproximación rápida del promedio del grosor de la hoja dividiendo el peso húmedo de la misma por su área foliar.

- Altura de la planta

Es la distancia más corta entre el límite superior de los tejidos fotosintéticos (excluyendo flores o inflorescencias) y el nivel del suelo, expresado en metros. Para medirla, se seleccionaron individuos sanos que se encontraban completamente expuestos al sol.

- Densidad del tallo

Es la masa seca (a 70°C por 72hs) de una sección (de entre 10 y 40cm de longitud) del tallo principal dividida por su volumen, cuando aún está fresco. Para obtener el volumen del tallo, antes de secarlo en la estufa se midió la longitud y el diámetro de la sección y se utilizó la fórmula del volumen de un cilindro:

$$V = h \pi r^2$$

- Peso de las semillas

Es el peso seco de las semillas de una especie. Las semillas se secaron en una estufa a 80°C por 48hs y se pesaron. En el caso de semillas muy pequeñas, se pesaron 10 juntas y se dividió el valor del peso total.

LITERATURA CITADA

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61:167–234.

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9: 671-675.