

**Universidad Nacional de Córdoba**  
**Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**

Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

**¿Difiere la fenología entre pastos exóticos C<sub>4</sub> y pastos  
nativos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en el Chaco Serrano de Córdoba?**

**Tesinista:** Martín Pereyra Almena

Firma:

**Directora:** Melisa A. Giorgis

Firma:

**Co-directora:** Ana E. Ferreras

Firma:

**Lugar de trabajo:** Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV)

**2023**

Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

**¿Difiere la fenología entre pastos exóticos C<sub>4</sub> y pastos nativos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en el Chaco Serrano de Córdoba?**

**Alumno/a:** Martín Pereyra Almena

**Director/a:** Melisa A. Giorgis

**Co-director/a:** Ana E. Ferreras

**Tribunal Examinador**

- **Nombre y Apellido:** Natalia Pérez Harguindeguy      Firma: .....
- **Nombre y Apellido:** Paula Andrea Tecco      Firma: .....
- **Nombre y Apellido:** Lucas Manuel Carbone      Firma: .....
- **Calificación:** .....
- **Fecha:** .....

## Agradecimientos

- A mis directoras Meli y Anita por acompañarme y enseñarme tantas cosas durante todo el proceso, por confiar en mí, pero sobre todo por transmitirme y contagiar la pasión con la que trabajan. Fue hermoso y muy disfrutable hacer esta tesina junto a ustedes. Las quiero y admiro.
- Al tribunal evaluador, Nati, Pau y Lucas, gracias por sus aportes, comentarios y consejos, fueron muy valiosos para enriquecer este trabajo.
- A mi familia, principalmente a mi mamá y papá, por siempre apoyarme, por darme todo para que pueda seguir mis sueños. Gracias por estar siempre y también por darme el espacio para poder volar. A mis hermanos, Juli, Uli, Mari y Cami, por estar siempre presentes y ayudarme incondicionalmente cada vez que lo necesité. A Euge, uno de mis motores más grandes, que siempre me saca sonrisas. Los amo.
- A jo, mi compañera incondicional durante gran parte de la carrera, gracias por todo lo compartido, por bancarme siempre y por todos las cursadas y exámenes que superamos juntos.
- A mis amigos de toda la vida, Pablo, Champli, Nahu, Javi, Car y Sofi, por estar siempre. Crecimos juntos y es hermoso y muy valioso compartir esta alegría con ustedes.
- A todas las amistades que me dio la carrera, Eddie, Sofi, Bruno, Fran, Ceci, Bel, Mateo, Juchi, Mojo, Enzo, Emi, y Jujuy. Gracias por elegirme para transitar esta carrera juntos, por bancarse y festejar mis chistes y sobre todo por la compañía. Sin ustedes no hubiera disfrutado tanto toda la cursada.
- A la Universidad Nacional de Córdoba, por ser libre y gratuita, y permitirme con orgullo formar parte de la primera generación de mi familia en tener un título universitario.

# Índice

	Páginas
Resumen.....	5
Abstract.....	6
Introducción.....	7-11
Objetivos.....	10
Materiales y Métodos.....	11-15
Resultados.....	15-21
Discusión.....	21-24
Conclusiones.....	25-26
Apéndice 1.....	27-28
Bibliografía.....	29-35

## Resumen

La fenología de las especies es importante para explicar las invasiones de plantas en climas estacionales ya que una fenología desacoplada a las nativas podría significar ventajas en la obtención de recursos o en el establecimiento de las interacciones. Los pastos cubren gran parte de la superficie terrestre y son invasores importantes en distintas regiones del mundo. Estas invasiones generan cambios en las dinámicas del ecosistema (ciclos de nutrientes y agua, regímenes de fuego, etc). Además, en pastos, el desacople fenológico observado en especies exóticas podría estar modulado por diferencias fisiológicas, particularmente entre las distintas vías metabólicas, asociado a un mayor rendimiento en periodos cálidos de especies con metabolismo  $C_4$  en relación a  $C_3$ . En Córdoba, Argentina, coexisten pastos nativos  $C_3$  y  $C_4$ , junto con una variedad de pastos exóticos  $C_4$ . El objetivo de este trabajo fue comparar la fenología vegetativa y reproductiva de pastos exóticos invasores  $C_4$  con la de los pastos nativos  $C_3$  y  $C_4$ . Durante un año, se midió el inicio y duración de la floración y fructificación, como también el tiempo en llegar al 50% de la parte aérea verde y cuanto permanecieron en este porcentaje. Los pastos nativos  $C_3$  tuvieron el 50% de su parte aérea verde antes que los exóticos y nativos  $C_4$ , y permanecieron con el 50% de su parte aérea verde durante más tiempo. Este desacople vegetativo estaría relacionado al metabolismo de los pastos estudiados. En consecuencia, si los ambientes estuvieran dominados por exóticos  $C_4$  podría implicar una escasez de forraje durante el periodo seco y cambios en la dinámica ecosistémica como alteraciones en el régimen de fuego por la acumulación de biomasa seca. En lo reproductivo, los pastos exóticos  $C_4$  iniciaron antes la floración y fructificación que los nativos  $C_4$ , teniendo también una floración más extensa. La floración en los exóticos  $C_4$  fue más extensa que en los nativos  $C_3$ , sin diferenciarse en su inicio. El desacople reproductivo entre pastos exóticos  $C_4$  y nativos  $C_4$ , podría representar una ventaja en el uso de los recursos. La mayor duración del periodo reproductivo de los exóticos  $C_4$  se debe fundamentalmente a *Melinis repens*, una especie de pasto con alta capacidad de invasión en distintas regiones del mundo. Su extensa fenología reproductiva, podría ser responsable de una alta presión de propágulos que facilitaría su expansión.

Palabras claves: biomasa, desacople fenológico, floración, fructificación, invasiones, pastizales, Poaceae.

## Abstract

Species phenology is important to explain plant invasions in seasonal climates because an uncoupled phenology from native species could confer advantages in obtaining resources or in establishing interactions. Grasses cover a large part of the land surface and are important invaders in different regions of the world. Their invasion might generate changes in ecosystem dynamics (nutrient and water cycles, fire regimes, etc.). In addition, in grasses, the phenological decoupling observed in exotic species could be modulated by the physiological differences existing within this group, particularly between the different metabolic pathways, associated with a higher yield in warm periods of species with C<sub>4</sub> metabolism in relation to C<sub>3</sub>. In Córdoba, Argentina, native C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses coexist, together with a variety of exotic invasive C<sub>4</sub> grasses. The aim of this work was to compare the vegetative and reproductive phenology of invasive C<sub>4</sub> grasses with that of native C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses. During a year, the onset and duration of flowering and fruiting were measured, as well as the time it took for the plants to reach 50% of the green aerial part and how long they remained at this percentage. Native C<sub>3</sub> grasses had 50% of their aerial part green earlier than exotic and native C<sub>4</sub> grasses, and remained with 50% of their aerial part green for a longer time. This vegetative decoupling would be related to the metabolism of the grasses studied. Consequently, if the environments were dominated by exotic C<sub>4</sub> it could conduct to a shortage of forage during the dry period and changes in ecosystem dynamics such as alterations in the fire regime due to the accumulation of dry biomass. Reproductively, the onset of flowering and fruiting of exotic C<sub>4</sub> grasses was earlier than native C<sub>4</sub> grasses, also having a more extensive flowering. Flowering in exotic C<sub>4</sub> was more extensive than in native C<sub>3</sub>, without differentiation in its onset. The reproductive decoupling between exotic C<sub>4</sub> and native C<sub>4</sub> grasses could represent an advantage in the use of resources. The longer reproductive period of exotic C<sub>4</sub> is mainly due to *Melinis repens*, a grass species with high invasiveness in different regions of the world. Its extensive reproductive phenology could be responsible for a high propagule pressure that would facilitate its expansion.

Key words: biomass, flowering, fruiting, invasions, grasslands, Poaceae.

## Introducción

Las invasiones biológicas son uno de los principales problemas ambientales del mundo, ya que pueden generar modificaciones en los ecosistemas, como cambios en el ciclado de nutrientes y agua, reducciones de la biodiversidad, etc. (Roy et al. 2023). La fenología de las plantas, entendida como el momento en que ocurren eventos periódicos, como la defoliación, floración y fructificación, es un atributo importante que puede condicionar el proceso de invasión de especies exóticas (Wolkovich & Cleland 2011). Esto se debe a que la fenología tiene implicancias directas en procesos ecológicos claves como la productividad primaria, herbivoría, dispersión o predación de semillas (Forrest & Miller-Rushing 2010). En general, se ha sugerido que una fenología desacoplada entre especies exóticas y nativas, facilitaría la introducción o expansión de las exóticas debido a una menor competencia por recursos con las especies nativas (Wolkovich & Cleland 2011; Ferreras et al. 2023). Dicho desacople puede estar explicado por dos de las hipótesis propuestas por Wolkovich & Cleland (2011). Por un lado, el desacople fenológico puede implicar cambios en el inicio o duración de alguno de los eventos fenológicos, por tanto, las especies exóticas podrían presentar eventos fenológicos de similar duración pero anteriores o posteriores que las especies nativas (hipótesis que se denominó de “Nicho Vacante<sup>1</sup>” Figura 1a) . Por otro lado, los eventos fenológicos pueden diferir sólo respecto al tiempo de duración, lo cual se explica mediante la hipótesis de “Amplitud de nicho” donde las especies exóticas presentan eventos fenológicos más extensos que las especies nativas (Figura 1b) Wolkovich & Cleland (2011).

---

<sup>1</sup> El nombre de la hipótesis fue dado por Wolkovich & Cleland en su artículo de 2011 y posteriormente utilizado por diversos autores (Xavier et. al 2019; Zettlemyer et. al 2019; 2022). El nombre de la hipótesis, no su definición, hace alusión a una concepción de nicho desde la perspectiva de las características del ambiente. Sin embargo, la definición de esta hipótesis implica una mirada del nicho como propiedad de las especies (Hutchinson 1957), que es la definición que seguiremos en esta tesina, considerando dicha hipótesis como posibilidad de las especies de obtener recursos bióticos y abióticos en un determinado momento. Decidimos mantener el nombre original de la hipótesis ya que en el área temática es común encontrarla de esta manera.

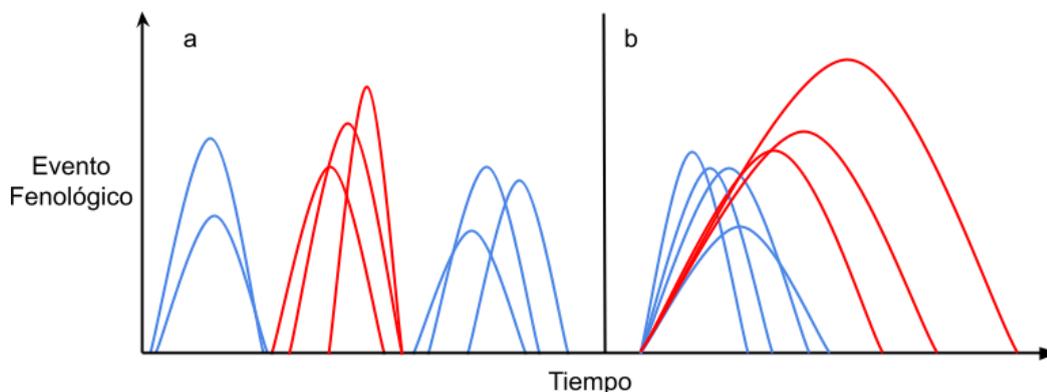


Figura 1. Evento fenológico en función del tiempo. a: Hipótesis de nicho vacante. b: Hipótesis de amplitud de nicho. Líneas azules especies nativas, líneas rojas especies exóticas.

En los ecosistemas sujetos a climas monzónicos la fenología de las especies cobra especial interés debido a la presencia de un marcado período de estrés hídrico que restringe la disponibilidad de recursos. Esto genera que el crecimiento vegetativo y la reproducción se concentren principalmente en la época de mayor disponibilidad de agua, que les permite a las especies poder acceder a los recursos disponibles en el suelo (Obeso 2002; Ramírez 2002; Karlsson & Méndez 2005; Viets 1967). En esta época, podría existir una gran competencia entre especies por recursos como agua y nutrientes. En consecuencia, si las especies exóticas comienzan su etapa vegetativa o reproductiva (floración/fructificación) antes que las especies nativas, podrían enfrentar una menor competencia interespecífica. Especies exóticas que inicien el crecimiento vegetativo más temprano podrían acceder a recursos antes que las nativas, y si presentan un periodo vegetativo más largo tendrían más tiempo para almacenar dichos recursos. Por otro lado, si la floración se encuentra desacoplada, por diferencias en el inicio o duración, podría disminuir la acumulación de polen heteroespecífico, lo que aumentaría la probabilidad de producción de semillas viables (Ramos et al. 2014). Además, especies exóticas con un período de fructificación más extenso que las nativas tendrían más tiempo para dispersar sus semillas, aumentando las chances de germinar en momentos óptimos dentro de la temporada de crecimiento (Capon & O'Connor 1990). En contraposición, la fructificación acoplada entre especies nativas y exóticas puede ser una ventaja, ya que debido al aumento en la oferta de frutos, podría producirse un efecto de saciedad de los predadores y/o diluir las probabilidades de predación de cada especie (Monasterio & Sarmiento 1976).

La familia Poaceae, comúnmente llamados pastos, representa entre el 31 y el 43% de cobertura de la superficie terrestre, siendo además, una de las más numerosas en

términos de especies dentro de las angiospermas (Gibson 2009). Este grupo de especies presenta dos vías fotosintéticas de asimilación de dióxido de carbono, denominadas  $C_3$  y  $C_4$ , que implican diferencias ecológicas, anatómicas y fisiológicas (Gibson 2009). Los pastos  $C_4$  poseen un mecanismo para disminuir la fotorrespiración, aumentando el rendimiento de la fijación de carbono a temperaturas elevadas, mientras que los pastos  $C_3$  carecen de este mecanismo, por lo cual disminuye su rendimiento al aumentar la temperatura (Monson et al. 1984; Still et al. 2003). Estas diferencias, posiblemente expliquen el patrón de distribución que presentan ambas vías en el mundo. Las especies  $C_4$  son dominantes en climas cálidos, como los de las regiones tropicales (Edwards & Still 2008), mientras que las  $C_3$  dominan en climas fríos, siendo los climas subtropicales zonas donde la dominancia de una u otra vía fotosintética depende de factores locales como la altitud (Cabido et al. 1997; Epstein et al. 2002).

En América, hay muchas especies de pastos  $C_4$  africanos que se introducen de manera intencional debido a que se las considera más palatables para el ganado y/o más tolerantes al pastoreo y al fuego que las especies nativas (Parsons 1972; D'Antonio & Vitousek 1992). Muchas de estas especies se han transformado en invasoras generando diversos impactos (Parsons 1972; Klink 1996). Por ejemplo, en el Cerrado brasileiro se han registrado cambios importantes en la dinámica de ecosistemas, donde el pasto exótico *Melinis minutiflora* disminuye la supervivencia de plántulas de árboles nativos, aumenta la concentración de Ca, Mg y Zn del suelo y altera la estructura vegetal, reduciendo la cobertura de todos los grupos funcionales nativos (Hoffmann & Haridasan 2008; Damasceno et al. 2018).

Estudios previos, en distintas formas de vida incluyendo pastos, han encontrado en general un desacople fenológico entre especies exóticas y nativas (Xavier et al. 2019; Zettlemyer et al. 2019; Ferreras et al. 2023). Además, relacionado al rendimiento diferencial de los tipos metabólicos de pastos frente a cambios térmicos, se encontró, a nivel global, que especies con metabolismo  $C_3$  acumulan biomasa vegetal antes que las especies  $C_4$  (Ode et al. 1980; Shoko et al. 2016). Asimismo, diversos autores observaron que la fenología reproductiva de los pastos  $C_3$  es anterior a la de los  $C_4$  (Kalapos 1991; Craine et al. 2012; Chicahuala et al. 2018). Además, Chicahuala et al. (2018) encontró un ciclo reproductivo significativamente más corto en pastos  $C_3$  que en  $C_4$ .

Las sierras de Córdoba son el principal reservorio de biodiversidad en el centro de Argentina (Giorgis et al. 2021a). Las mismas están caracterizadas por un mosaico complejo de diferentes fisonomías (bosques, matorrales, pastizales) (Cingolani et al. 2022),

donde los pastos nativos están presentes en todas las comunidades constituyendo una de las tres familias más importantes del sistema (Giorgis et al. 2021a). En estas montañas se han registrado numerosas especies exóticas de pastos (Giorgis et al. 2021a). En particular, durante los últimos años, se observó una expansión de exóticas C<sub>4</sub> en la parte baja. Estas fueron introducidas como forraje (por ej. *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees) u ornamentales (por ej. *Cenchrus setaceus* (Forssk.) Morrone), pero también hay algunas malezas (por ej. *Setaria viridis* (L.) P. Beauv.) (Carbone et al. 2022). Sin embargo, en Argentina son muy escasos los estudios que abordan aspectos básicos de la ecología de pastos exóticos (Franzese et al. 2022; Rojas et al. 2023) a pesar de la gran diversidad de usos que tienen a lo largo de todo el país, para fines ornamentales (Carbone et al. 2022), alimenticios (Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca s.f.) y ganaderos (Avila et al. 2014).

El objetivo general del presente trabajo fue comparar la fenología vegetativa y reproductiva de pastos exóticos C<sub>4</sub> con pastos nativos del chaco serrano C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. Para esto, se seleccionaron tres especies de pastos exóticos invasores C<sub>4</sub> abundantes en la región, *Melinis repens* (Willd.) Zizka, *Eragrostis curvula* y *Sorghum halepense* (L.) Pers., y como representantes de pastos nativos se seleccionaron tres especies con metabolismo C<sub>4</sub>, *Eustachys distichophylla* (Lag.) Nees, *Bothriochloa saccharoides* (Sw.) Rydb. var. *saccharoides* y *Bothriochloa alta* (Hitchc.) Henrard junto con dos especies C<sub>3</sub>, *Jarava pseudoichu* (Caro) F. Rojas y *Nassella tenuissima* (Trin.) Barkworth.

Los objetivos específicos fueron:

1. Comparar el tiempo que transcurrió hasta que los individuos tuvieron un 50% de su parte aérea verde y cuánto duraron en esa condición (fenología vegetativa) entre pastos exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.
2. Comparar el inicio y duración de la floración y fructificación (fenología reproductiva) entre pastos exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.

Debido a que las especies exóticas usualmente presentan desacoples fenológicos respecto a las nativas, y considerando la influencia del metabolismo sobre la fenología, se planteó como hipótesis que las especies de Poaceae exóticas presentarán un desacople en su fenología tanto vegetativa como reproductiva, con respecto a las especies nativas, sean estas C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub>. En particular, esperamos que los pastos nativos C<sub>3</sub> presenten una fenología

más temprana y/o más corta que los pastos exóticos C<sub>4</sub>, y que las especies nativas C<sub>4</sub> tengan una duración más corta en la fenología de los eventos reproductivos y vegetativos respecto a los pastos exóticos C<sub>4</sub>.

## Materiales y Métodos

### Área de estudio

El trabajo se realizó en el centro-oeste de la provincia de Córdoba en la localidad de San Antonio Arredondo. La vegetación de esta zona comprende un mosaico de diversas fisonomías desde pastizal, matorral con emergentes, y bosques nativos y exóticos entremezclados con la matriz urbana (Cingolani et al. 2022). En particular, el área de estudio (31°28'53''S 64°31'37''O; 680 m snm) corresponde a un predio de aproximadamente 48.000 m<sup>2</sup> sin urbanizar y sin ganadería perteneciente a la orden franciscana de hermanos menores (Figura 2). La vegetación corresponde en su mayoría a matorrales abiertos y pastizales con emergentes leñosos nativos y exóticos sumados a pequeños parches de bosques exóticos. En el matorral abierto son abundantes los pastos exóticos como *Eragrostis curvula* y nativos como *Nassella tenuissima*, junto con distintos parches cubiertos por especies leñosas nativas como *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger, *Schinus* spp. y exóticas como *Pyracantha* spp. También se encuentran algunos parches dominados por pastizales, y bosques exóticos donde predominan especies como *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton y *Gleditsia triacanthos* L. El clima de la región es subtropical húmedo con estación seca, la precipitación media anual del área es de 689 mm, donde las lluvias están concentradas en la estación cálida, aproximadamente entre los meses de octubre y abril, coincidiendo con el período de crecimiento y reproducción de la mayoría de las especies (Giorgis et al. 2010, 2015; Torres & Galetto 2011). La temperatura media anual es de 16,5 °C, alcanzando una máxima media mensual de 25,5 °C durante el verano y mínima media mensual de 7 °C durante el invierno. En particular el período estudiado comprendió desde julio 2022 a julio 2023, en el cual, la temperatura media anual fue de 17,5°C y el total de las precipitaciones caídas de 509 mm (Rolando Renison, datos no publicados tomados desde 1999 a 2023 en la localidad de Cuesta Blanca localizada a 5

km del área de estudio). El período de estudio se caracterizó por escasas precipitaciones durante el verano, las cuales sólo superaron el promedio histórico en agosto y septiembre de 2022 y un inusual pico en mayo del 2023. Además, la temporada de lluvia comenzó a mediados de noviembre, casi dos meses después del promedio histórico, mostrando caídas poco habituales en febrero y abril. Las temperaturas medias fueron en general más elevadas que el promedio histórico, siendo especialmente altas en marzo y mayo con más de 22,5 y 14 °C, respectivamente (Figura 3).

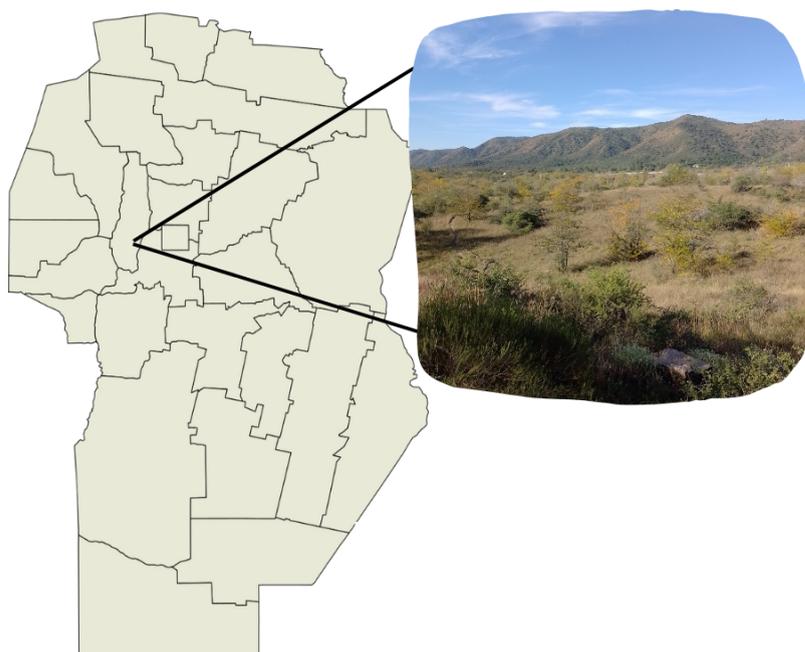


Figura 2. Ubicación del sitio de estudio en la provincia de Córdoba e imagen ilustrando la fisonomía del mismo.

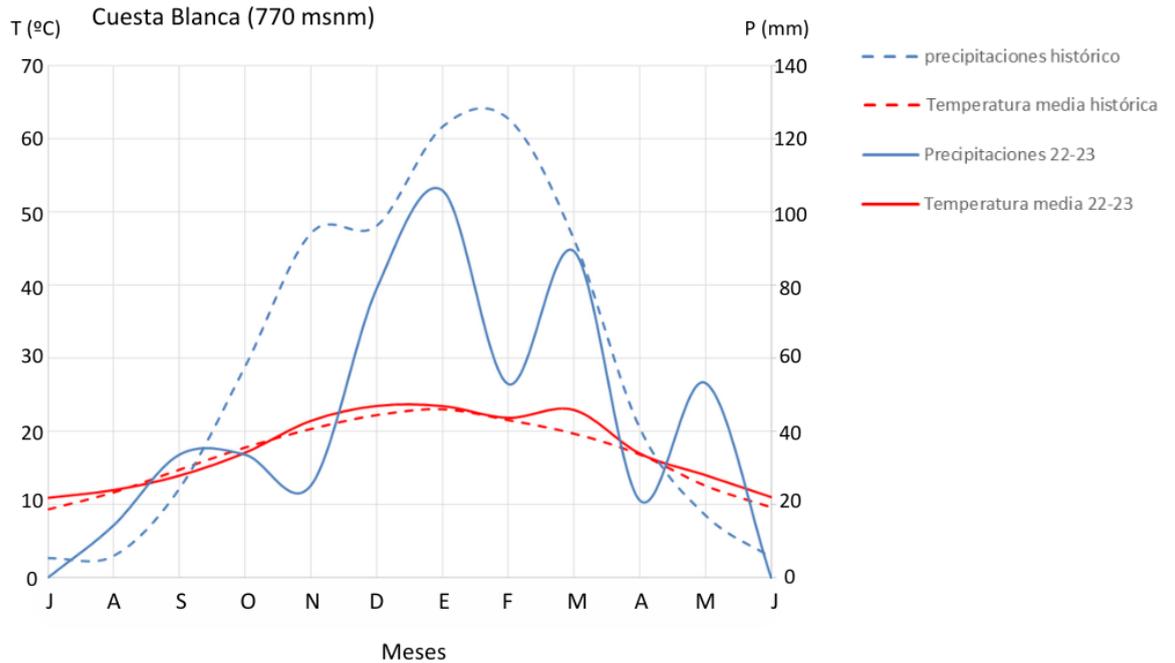


Figura 3. Climograma. Datos históricos (1999-2023; líneas de puntos) y datos del periodo de estudio (2022-2023; líneas continuas). Datos no publicados provistos por R. Renison, medidos en la localidad de Cuesta Blanca, ubicada a 5 km del sitio de estudio.

### Diseño experimental

De cada una de las especies seleccionadas, *Jarava pseudoichu*, *Nassella tenuissima*, *Eustachys distichophylla*, *Melinis repens*, *Eragrostis curvula* y *Sorghum halepense* se marcaron 12 individuos (tabla 1). En el género *Bothriochloa* debido a que inicialmente hubo problemas en la identificación, se marcaron seis individuos de *Bothriochloa saccharoides* y seis de *Bothriochloa alta*. Los ejemplares marcados de la misma especie se seleccionaron respetando una distancia mínima de cinco metros. Es importante destacar, que en *S. halepense* no se pudo determinar con precisión la dimensión del individuo, por lo cual, solo para esta especie, los distintos parámetros se estimaron en un cuadrado de 20 x 20 cm con una distancia mínima de cinco metros entre cuadrantes. Durante un año, se realizaron muestreos mensuales durante la época seca (mayo-septiembre) y quincenales durante la época húmeda (octubre-abril). En cada muestreo se observó y registró para cada individuo, el porcentaje con hojas verdes, en una escala continua desde 0% (sin ninguna hoja verde) a 100% (todas las hojas verdes), como así también el estadio reproductivo (flor o fruto), considerando en flor cuando las

espiguillas estaban en antesis, y en fruto cuando pierden las anteras y la espiguilla sigue en el raquis. Con estos parámetros se calculó, para la fenología vegetativa, el tiempo hasta que el individuo llegó al 50% de su parte aérea verde y cuánto duró con más del 50% de la parte aérea verde y para la fenología reproductiva, el inicio y duración de la floración y fructificación, considerando el inicio cuando al menos una espiguilla del individuo esté visiblemente con flores o frutos, y el final cuando ninguna espiguilla del individuo presente flores o frutos respectivamente. El muestreo comenzó en julio de 2022, siendo el primer muestreo el día uno a partir del cual se registraron los distintos momentos de inicio de las etapas reproductivas y vegetativas.

Tabla 1. Características de las especies de Poaceae consideradas en el estudio

Especies	Origen	Vía metabólica	Sub familia	Hábito	ciclo de vida
<i>Jarava pseudoichu</i>	Nativo	C <sub>3</sub>	Pooideae	cespitosa	perenne
<i>Nassella tenuissima</i>	Nativo	C <sub>3</sub>	Pooideae	cespitosa	perenne
<i>Eustachys distichophylla</i>	Nativo	C <sub>4</sub>	Chloridoideae	rizomatosa	perenne
<i>Bothriochloa saccharoides</i>	Nativo	C <sub>4</sub>	Panicoideae	cespitosa	perenne
<i>Bothriochloa alta</i>	Nativo	C <sub>4</sub>	Panicoideae	cespitosa	perenne
<i>Melinis repens</i>	Exótico	C <sub>4</sub>	Panicoideae	cespitosa	anual o plurianual
<i>Eragrostis curvula</i>	Exótico	C <sub>4</sub>	Chloridoideae	cespitosa	perenne
<i>Sorghum halepense</i>	Exótico	C <sub>4</sub>	Panicoideae	estolonifera	perenne

## Análisis de datos

Las variables respuestas “tiempo hasta que el individuo llegó al 50% de la parte aérea verde”, “tiempo con más del 50% de la parte aérea verde”, “número de días hasta el inicio de floración/fructificación” y “duración de floración/fructificación” se analizaron mediante modelos lineales generalizados (MLG, función glm del paquete lme4), considerando el estatus (nativo/exótico) y la especie anidada dentro del estatus como factores fijos. Se utilizó la distribución gamma con la función de enlace “log”. Esta distribución se ajusta bien a variables respuestas vinculadas al tiempo que transcurre hasta que ocurre un evento, por lo cual sólo puede usarse con valores mayores a cero (Zuur et al. 2009). Se realizaron dos grupos de análisis independientes, uno para comparar los pastos nativos C<sub>4</sub> con los pastos exóticos C<sub>4</sub>, y otro comparando pastos nativos C<sub>3</sub> y pastos exóticos C<sub>4</sub>. Los análisis estadísticos se realizaron en R versión 4.2.1.

## Resultados

### Fenología vegetativa

Durante el invierno y comienzo de la primavera (i.e., primeros 150 días desde el inicio del muestreo), los pastos nativos C<sub>3</sub> mostraron una mayor proporción de parte aérea verde en relación con las especies C<sub>4</sub>, tanto nativas como exóticas (Figura 4). Los pastos C<sub>4</sub> nativos y exóticos presentaron las máximas proporciones de parte aérea verde entre los 180 y 210 días después de iniciado el muestreo, durante la temporada cálida y húmeda, correspondiente a los meses de enero y febrero de 2023 (Figura 4).

Los pastos nativos C<sub>3</sub> llegaron a tener el 50% de la parte aérea verde en promedio 95 días antes que los exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 27,5, p<0,0001). En octubre, ambas especies de pastos C<sub>3</sub> presentaban el 50% de sus plantas verdes, mientras que las tres especies de exóticos C<sub>4</sub> llegaron a este valor recién en febrero (Figura 4). Sin embargo, sólo se observaron diferencias significativas entre *J. pseudoichu*, y los pastos exóticos C<sub>4</sub> (Figura 5a). Además, los nativos C<sub>3</sub> estuvieron durante más tiempo con el 50% de la parte aérea verde (Chisq= 5,38, p= 0,02), en promedio 44 días más, que los exóticos C<sub>4</sub>. Además,

existieron diferencias entre las especies (Chisq= 14,9, p= 0,0019) que indican que *J. pseudoichu* permaneció en promedio 124 días más con el 50% de la parte aérea verde que el exótico C<sub>4</sub> *S. halepense*, pero no señalan diferencias entre *N. tenuissima* y todos los exóticos C<sub>4</sub> (Figura 5c). No se encontraron diferencias significativas en el tiempo que tardan en llegar al 50% de la parte aérea verde entre pastos nativos C<sub>4</sub> y exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 0,65, p= 0,42), como tampoco entre las especies (Chisq= 4,24, p= 0,37)(Figura 5b). Respecto al tiempo de duración con el 50% de la parte aérea verde no hubo diferencias significativas comparando pastos nativos C<sub>4</sub> y exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 0,3, p= 0,58), pero si entre las especies (Chisq= 28, p<0,0001) (Figura 5d). El nativo *E. distichophylla* tuvo una duración promedio de 187 días, significativamente mayor a los demás nativos C<sub>4</sub>, sin presentar diferencias significativas con los exóticos. Los pastos nativos C<sub>4</sub> *B. sacharoides* y *B. alta* tampoco se diferenciaron de los exóticos C<sub>4</sub>.

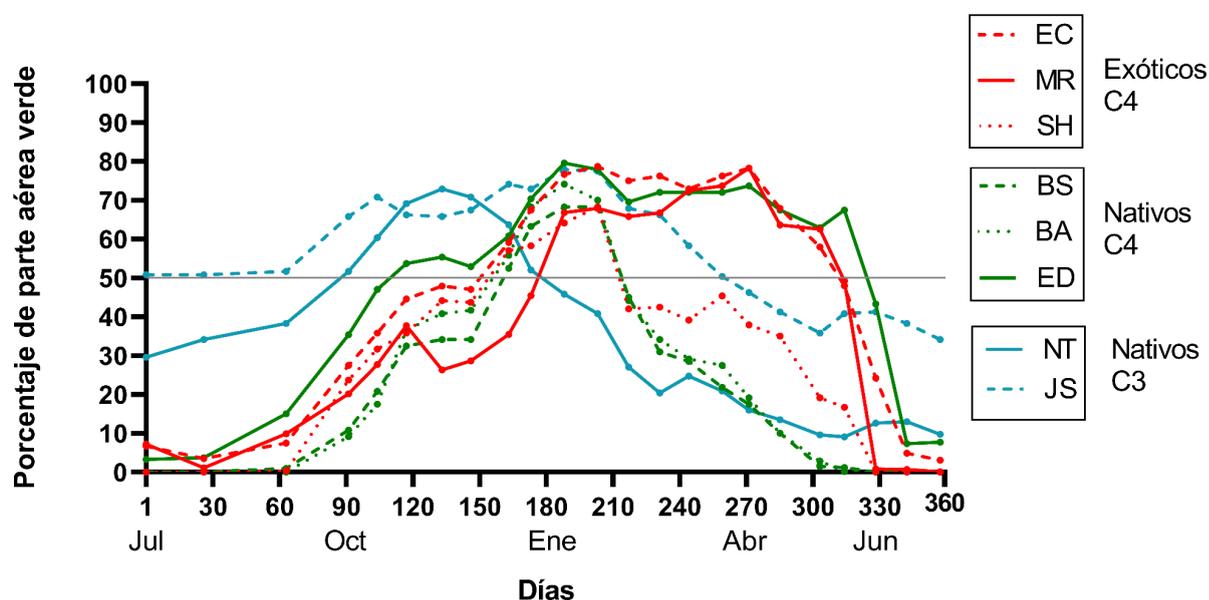


Figura 4. Porcentaje de la parte aérea verde desde el inicio del muestreo en julio del 2022. EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; BS: *Bothriochloa saccharoides*; BA: *Bothriochloa alta*; ED: *Eustachys distichophylla*; NT: *Nassella tenuissima*; JS: *Jarava pseudoichu*.

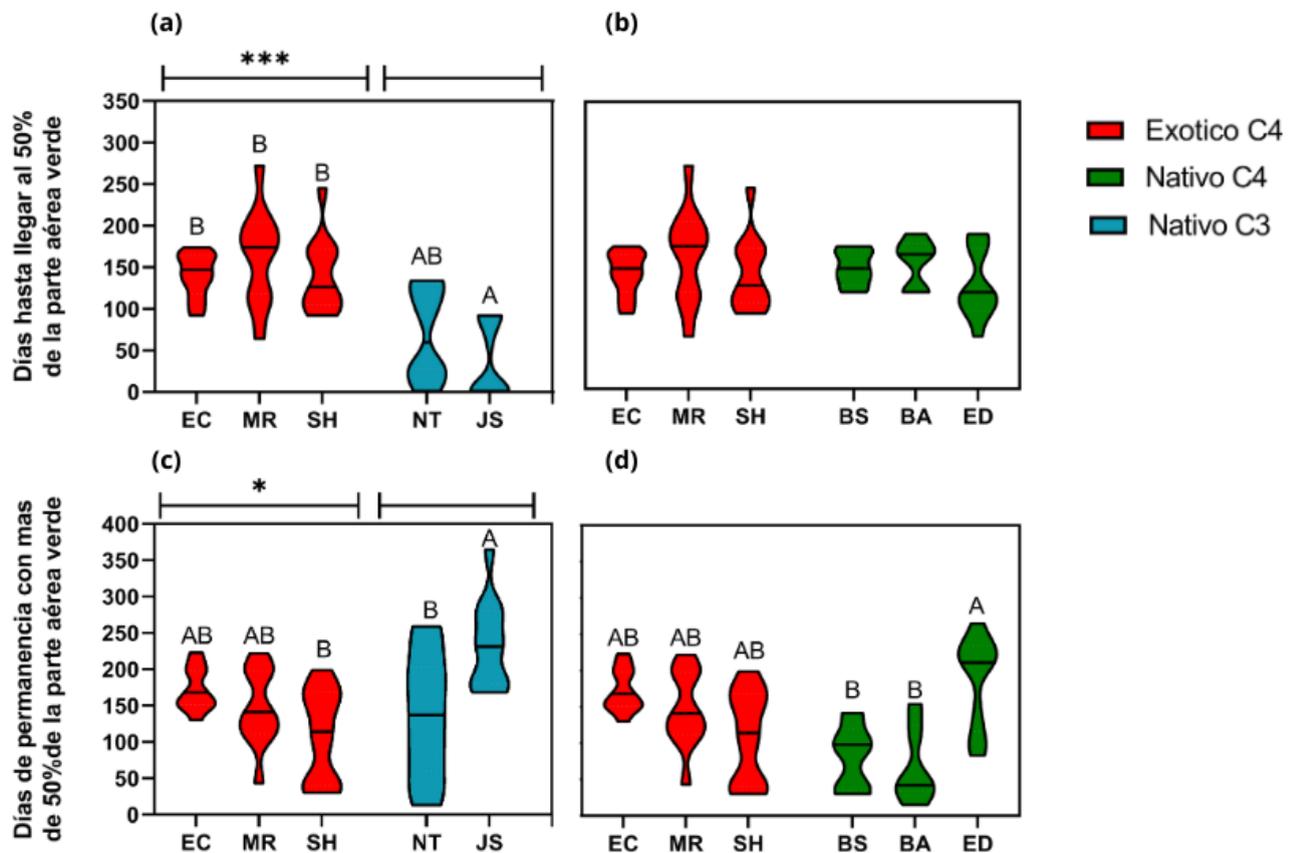


Figura 5. Tiempo que tardan en llegar al 50% de parte aérea verde (a y b) y duración en este estadio (c y d) de pastos exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>3</sub> (a y c), exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>4</sub> (b y d). El ancho de la silueta indica la distribución de los datos, la línea negra dentro de cada silueta representa la media. Distintas letras indican diferencias significativas entre especies ( $p > 0,05$ ). Los asteriscos indican diferencias entre pastos exóticos y nativos (\*\*\*  $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ ). EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; BS: *Bothriochloa saccharoides*; BA: *Bothriochloa alta*; ED: *Eustachys distichophylla*; NT: *Nassella tenuissima*; JS: *Jarava pseudoichu*.

## Fenología reproductiva

### Floración

El inicio de la floración no fue significativamente diferente entre los pastos nativos C<sub>3</sub> y los pastos exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 0,37,  $p = 0,54$ ). Sin embargo, sí existieron diferencias significativas entre las especies (Chisq= 63,007,  $p < 0,0001$ ; Apéndice 1). En el pasto nativo

C<sub>3</sub> *N. tenuissima* y en los exóticos *E. curvula* y *M. repens* la floración comenzó a mediados de diciembre. Mientras que el pasto nativo *J. pseudoichu* y el exótico *S. halepense* iniciaron su floración 72 días más tarde, sin encontrarse diferencias significativas entre ellos (Figura 6a). Los pastos exóticos C<sub>4</sub> presentaron una duración de la floración más extensa que los nativos C<sub>3</sub> (Chisq= 5,2, p= 0,022). También existieron diferencias en la duración de la floración entre las especies (Chisq= 88,45, p<0,0001). La floración del pasto exótico *M. repens* fue la más extensa de todas las especies con un promedio de 157 días de duración. El pasto nativo C<sub>3</sub> *N. tenuissima*, mostró una duración de 81 días, sin diferenciarse del exótico *S. halepense* y en promedio 42 días más extensa que el exótico *E. curvula* y que el nativo C<sub>3</sub> *J. pseudoichu* (Figura 6c).

Los pastos nativos C<sub>4</sub> iniciaron la floración después que los pastos exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 13,51, p<0,0001). Además, se encontraron diferencias en el inicio de la floración entre las especies (Chisq= 33,58, p<0,0001; Apéndice 1). Los pastos exóticos C<sub>4</sub> *E. curvula* y *M. repens* comenzaron su floración 71 días antes que los nativos *B. saccharoides* y *B. alta*. No se encontraron diferencias significativas en el inicio de la floración entre *S. halepense* y todos pastos nativos C<sub>4</sub> (Figura 6b). Los pastos exóticos C<sub>4</sub> presentaron una duración en la floración más extensa que los nativos C<sub>4</sub> (Chisq= 8,6, p= 0,003). Además, se encontraron diferencias significativas en la duración de la floración entre las especies (Chisq= 41,63, p<0,0001). Nuevamente *M. repens* presentó la duración más extensa de todos los pastos, mientras que la nativa *B. alta* presentó la duración más corta de todas las especies (Figura 6d).

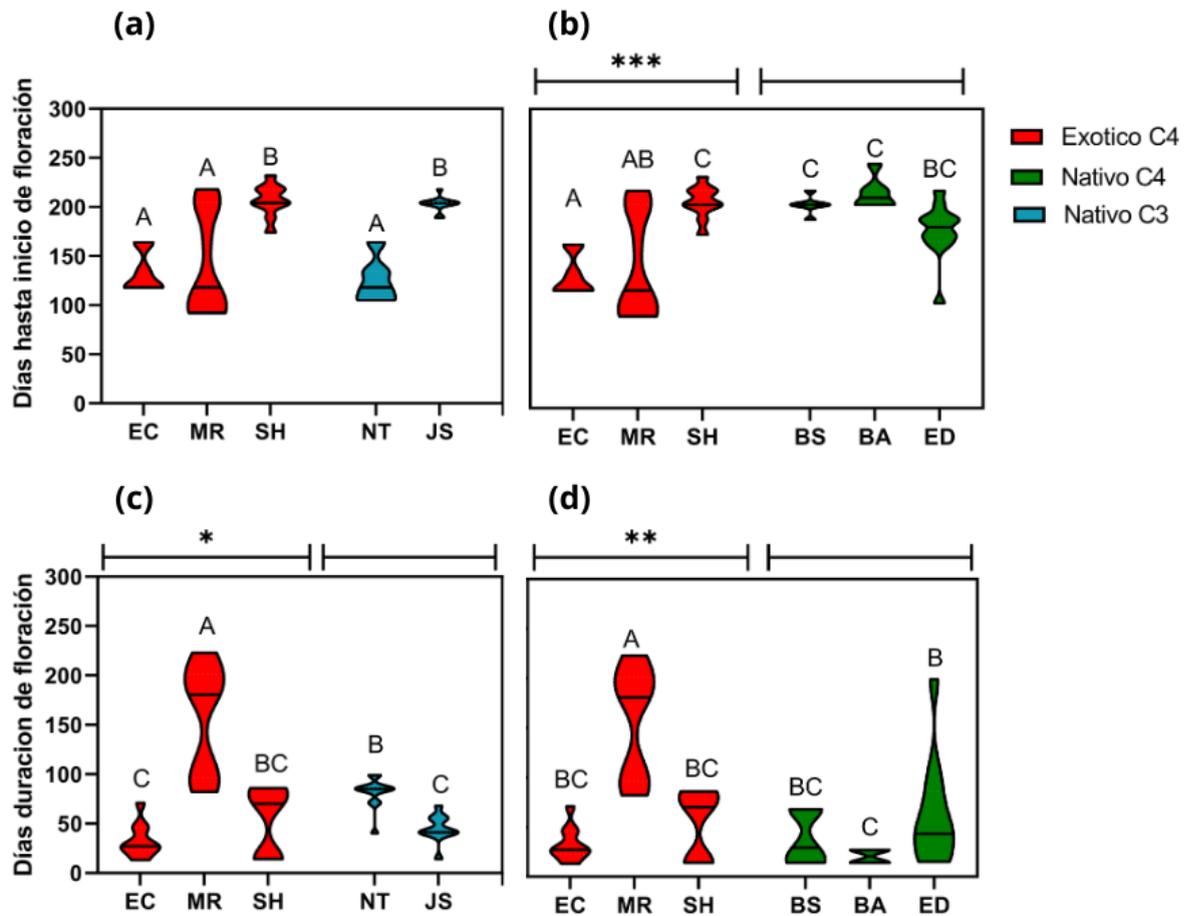


Figura 6. Inicio de la floración (a y b) y duración de floración (c y d) en pastos exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>3</sub> (a y c) y exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>4</sub> (b y d). El ancho de la silueta indica la distribución de los datos, la línea negra dentro de cada silueta representa la media. En cada figura distintas letras indican diferencias significativas entre especies ( $p < 0,05$ ). Los asteriscos indican diferencias entre orígenes de pastos exóticos y nativos (\*\*\*)  $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ ). EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; NT: *Nassella tenuissima*; JS: *Jarava pseudoichu*; BS: *Bothriochloa saccharoides*; BA: *Bothriochloa alta*; ED: *Eustachys distichophylla*.

### Fructificación

El inicio de la fructificación entre pastos nativos C<sub>3</sub> y exóticos C<sub>4</sub> siguió el mismo patrón que el inicio de la floración, es decir no se encontraron diferencias significativas entre dichos grupos ( $\text{Chisq} = 0,29$ ,  $p = 0,58$ ). Además, las especies reprodujeron en su inicio de fructificación el mismo patrón que en la floración ( $\text{Chisq} = 87,78$ ,  $p < 0,0001$ ; Apéndice 1). Los pastos exóticos *M. repens* y *E. curvula* junto con el nativo C<sub>3</sub> *N. tenuissima* comenzaron a fructificar a mediados de diciembre, en promedio 71 días antes que el nativo

C<sub>3</sub> *J. pseudoichu* y el exótico C<sub>4</sub> *S. halepense*, quienes no difirieron significativamente entre sí (Figura 7a). Tampoco hubo diferencias significativas en la duración en la fructificación entre pastos nativos C<sub>3</sub> y exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 0,011, p= 0,92). Sin embargo, sí existieron diferencias entre las especies (Chisq= 84,2, p<0,0001). El pasto nativo C<sub>3</sub> *N. tenuissima* junto con el exótico *M. repens* permanecieron en fruto en promedio 151 días, mientras que el nativo C<sub>3</sub> *J. pseudoichu* y los exóticos C<sub>4</sub> *S. halepense* y *E. curvula* tuvieron una permanencia promedio de 66 días (Figura 7c).

Al igual que en la floración, los pastos nativos C<sub>4</sub> iniciaron la fructificación significativamente después que los pastos exóticos C<sub>4</sub> (Chisq= 13,2, p= 0,0002). Las especies también difirieron significativamente entre sí (Chisq= 44,5, p<0,0001; Apéndice 1). El pasto exótico *M. repens* comenzó a fructificar en promedio 68 días antes que todos los pastos nativos C<sub>4</sub> que iniciaron a fines de febrero. El exótico *E. curvula* inició a fines de diciembre, en promedio 71 días antes que los nativos C<sub>4</sub> *B. sacharoides* y *B. alta*. Por su parte, *S. halepense* fue la única especie exótica que inició la fructificación similar a todas las especies nativas (Figura 7b). Los pastos exóticos C<sub>4</sub> tuvieron una duración de la fructificación significativamente mayor que los nativos C<sub>4</sub> (Chisq= 7,72, p= 0,006). También hubo diferencias significativas entre las especies (Chisq= 37,9, p<0,0001), siendo *M. repens* el pasto con fructificación más extensa, con 178 días, diferenciándose de todos las demás especies de pastos C<sub>4</sub>.

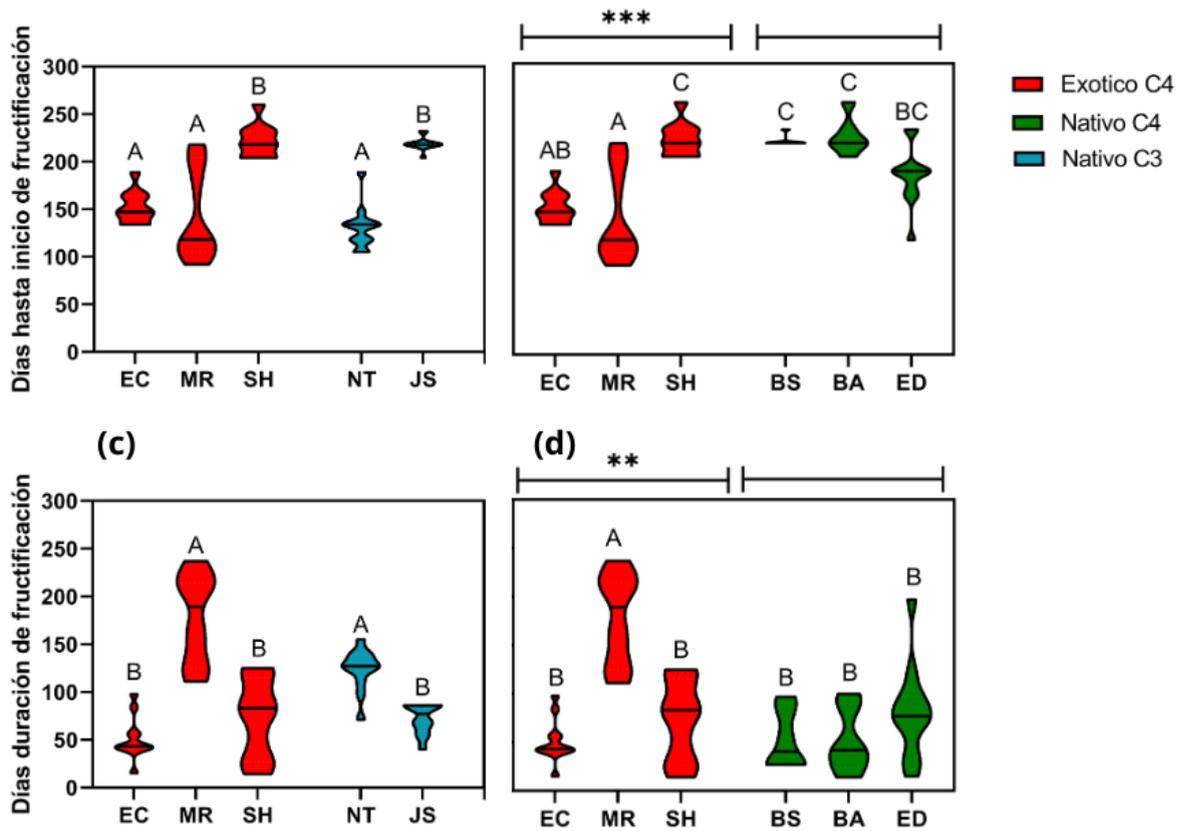


Figura 7. Inicio de fructificación (a y b) y duración de fructificación (c y d) en pastos exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>3</sub> (a y c) y exóticos C<sub>4</sub> y nativos C<sub>4</sub> (b y d). El ancho de la silueta indica la distribución de los datos, la línea negra dentro de cada silueta representa la media. En cada figura distintas letras indican diferencias significativas entre especies ( $p < 0,05$ ). Los asteriscos indican diferencias entre orígenes de pastos exóticos y nativos (\*\*\*  $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ) EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; NT: *Nassella tenuissima*; JS: *Jarava pseudoichu*; BS: *Bothriochloa saccharoides*; BA: *Bothriochloa alta*; ED: *Eustachys distichophylla*.

## Discusión

A nivel global se ha estudiado cómo el avance de especies de pastos exóticos invasores han modificado procesos ecosistémicos como, la frecuencia e intensidad de incendios (D'Antonio & Vitousek 1992; Rossi et al. 2014), productividad, y ciclado de nutrientes (Hoffmann & Haridasan 2008). Hasta donde se tiene conocimiento, este trabajo es el primero en comparar si la fenología vegetativa y reproductiva de pastos exóticos invasores C<sub>4</sub> está acoplada o desacoplada a la de pastos nativos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en un sistema subtropical con una marcada estación seca. A nivel vegetativo, no existió un desacople

fenológico completo, ya que hubo una superposición fenológica de los exóticos C<sub>4</sub> con los nativos C<sub>4</sub>. Por tanto, la fenología vegetativa estaría en concordancia con la mayor eficiencia a temperaturas más bajas de los pastos C<sub>3</sub>. Contrario a lo esperado, los pastos exóticos C<sub>4</sub> presentaron una fenología reproductiva cuyo inicio fue similar a los nativos C<sub>3</sub>. Sin embargo, los pastos exóticos C<sub>4</sub> comenzaron a florecer y fructificar antes que los nativos C<sub>4</sub>. Frente a ambos grupos nativos, los pastos exóticos C<sub>4</sub> tuvieron una tendencia a una mayor duración de su fenología reproductiva.

Estos resultados sugieren que la disponibilidad de materia verde está condicionada por el tipo de vía metabólica, y por tanto, si existiera un aumento en la proporción de pastos C<sub>4</sub> que lograra desplazar a los C<sub>3</sub>, las especies exóticas invasoras podrían tener impactos en la disponibilidad de materia verde y los procesos ecosistémicos asociados. Por lo contrario, los eventos reproductivos sí difirieron en cuanto al origen entre pastos con igual vía metabólica, lo cual sugiere que las especies exóticas invasoras C<sub>4</sub> podrían tener ventajas asociadas al desacople fenológico con las nativas C<sub>4</sub>.

### Fenología vegetativa

Los pastos nativos C<sub>3</sub> presentaron una fenología vegetativa anterior y más extensa que los pastos C<sub>4</sub>, tanto nativos como exóticos. Este patrón ya fue descrito en trabajos previos comparando pastos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Ode et al. 1980; Shoko et al. 2016). Este desacople redundaría en una menor competencia interespecífica y una ventaja temporal en la adquisición de recursos a favor de los pastos nativos C<sub>3</sub>, los cuales generan una importante cantidad de materia verde al inicio de la primavera (septiembre y octubre), cuando la región atraviesa el momento de mayor déficit hídrico ya que no hay precipitaciones y comienza a incrementarse la temperatura.

Además, es importante destacar que nuestros resultados indican que no hay diferencias en la fenología vegetativa entre pastos exóticos y nativos C<sub>4</sub>, siendo que algunos exóticos fueron introducidos intencionalmente como forrajeros (Avila et al. 2014). Asimismo, de todos los pastos C<sub>4</sub> contemplados, los nativos presentan una calidad forrajera entre media y alta, mientras que los exóticos están catalogados como forrajes de calidad media a baja (Garg et al. 1992; González-García et al. 2016; Jewsbury et al. 2016). En consecuencia, aún si los pastos exóticos tuvieran una alta abundancia, estos no estarían disponibles en el periodo más crítico del año, ni tendrían una calidad forraje notablemente

mejor que los nativos, por lo cual parecerían no ser a priori una clara opción en beneficio del ganado doméstico. Por tanto, resulta importante incrementar el conocimiento fenológico y forrajero de la flora nativa y realizar evaluaciones detalladas previo a la introducción de nuevas especies (Ziller & Zalba 2007).

### Fenología reproductiva

#### *Floración*

Los pastos exóticos  $C_4$  florecieron más temprano que los pastos nativos  $C_4$ , coincidiendo con lo registrado por Xavier et al. (2019) en el Cerrado Brasileiro. Esto podría aumentar la probabilidad de producir semillas viables, al disminuir la posibilidad de acumular polen heteroespecífico, al menos con respecto a especies nativas de la misma vía fotosintética (Arceo-gomez & Ashman 2011, Monasterio & Sarmiento 1976). Por otra parte, a diferencia de trabajos previos, los pastos exóticos  $C_4$  presentaron su floración solapada con los nativos  $C_3$  (Kalapos 1991; Craine et al. 2012; Chichahuala et al. 2018). Esto es llamativo, dado que al tener las especies de pastos  $C_3$  un mayor porcentaje de parte aérea verde antes que las exóticas  $C_4$ , era esperable también un desfase en la fenología reproductiva. Sin embargo, estas no difieren en los tiempos que inician su fenología reproductiva, sugiriendo que los pastos exóticos  $C_4$  presentan una rápida asimilación de recursos para reproducirse, mecanismo frecuentemente asociado a especies invasoras (Gurvich et al. 2005; Pyšek & Richardson 2007).

En concordancia con nuestras predicciones se encontró una mayor duración de la floración de los pastos exóticos  $C_4$  en comparación tanto con los nativos tanto  $C_3$  como  $C_4$ . Sin embargo, las diferencias encontradas entre estos grupos están generadas exclusivamente por el pasto exótico *M. repens*, el cual presenta una floración muy prolongada, coincidente con lo encontrado por Xavier et al. (2019). La mayor duración en la exposición de las flores favorecería la polinización por viento y por tanto la producción de semillas.

## Fructificación

Los pastos exóticos C<sub>4</sub> comenzaron a fructificar antes que los nativos C<sub>4</sub>, sin embargo, los exóticos no se diferenciaron en su inicio de los nativos C<sub>3</sub>. Esto, generaría que las semillas de los exóticos C<sub>4</sub> puedan estar disponibles en el ambiente antes que aquellas de los nativos C<sub>4</sub>, aumentando las chances de suprimir competitivamente a las especies nativas con similar metabolismo en el estadio de plántulas, el cuál es un estadio de alta mortalidad y determinante del éxito de establecimiento de nuevos individuos (Fenner & Thompson 2005). Al igual que en la floración, las diferencias encontradas en la duración de la fructificación se deben fundamentalmente al exótico *M. repens*, que presentó un periodo prolongado de fructificación, lo cual garantizaría una alta presión de propágulos que facilitaría su expansión, desplazando competitivamente a otras especies (David & Menges 2011).

Dentro de los pastos exóticos, *S. halepense* fue el único que no se diferenció significativamente de los pastos nativos C<sub>4</sub> en cuanto al inicio de la floración y fructificación (Figuras 1 y 2). En particular, el patrón observado en *S. halepense* fue muy similar al encontrado en las dos especies de *Bothriochloa*. Este resultado podría estar explicado en parte por la estructura similar de las tres especies cuyas inflorescencias se desarrollan en el ápice de una caña vegetativa plurinodal. Así, estas especies, pierden durante el invierno y la estación seca toda la biomasa verde y por lo tanto, antes de reproducirse necesitan invertir tiempo y recursos en el desarrollo de la porción vegetativa (Sarmiento 1992). Por otro lado, las especies que presentan un crecimiento de tipo cespitoso, como la exótica *E. curvula* y las nativas *J. pseudoichu* y *N. tenuissima*, las cañas reproductivas se desarrollan desde yemas basales, por lo tanto, pueden entrar en la fase reproductiva con menor desarrollo vegetativo (Sarmiento 1992). Finalmente, *M. repens* es una especie que también tiene las estructuras reproductivas en el extremo del ápice, sin embargo esta especie es anual o perenne de ciclo corto (Zuloaga & Belgrano 2015), de manera que probablemente tiene tasas de acumulación de biomasa mucho más altas que las anteriores, lo que facilitaría la rápida emergencia de la caña reproductiva. En consecuencia, considerando nuestros resultados, el patrón encontrado en la fenología reproductiva, estaría influenciado por la estructura de las especies -i.e., desde donde se desarrolla la caña reproductiva- y por la duración de su ciclo de vida. Sin embargo, a futuro sería necesario un diseño que incluya de manera equitativa las distintas estructuras de las especies y su origen para entender este aspecto.

## Conclusiones

Si bien los pastos exóticos  $C_4$  presentaron una fenología vegetativa desfasada con respecto a los  $C_3$ , no se diferenciaron con los pastos nativos  $C_4$ , por lo tanto no existiría estrictamente un “nicho vacante” (Wolkovich & Cleland 2011). Esto sugiere que las diferencias en la fenología vegetativa están asociadas a las distintas vías metabólicas más que a su origen o estatus. Si bien no son abundantes en esta área de estudio, sería interesante a futuro incluir en este tipo de análisis pastos exóticos  $C_3$  para concluir con más certeza sobre la influencia del origen y el metabolismo sobre la fenología.

Como era esperado, encontramos un desacople en la fenología reproductiva de pastos exóticos  $C_4$  y nativos  $C_4$ , dado que los exóticos iniciaron su floración y fructificación antes los nativos  $C_4$ . Sin embargo, no estarían haciendo uso de un “nicho vacante” estrictamente, debido a que los exóticos  $C_4$  presentaron una fenología reproductiva solapada en su inicio con los pastos nativos  $C_3$ . Si podemos asociar la fenología reproductiva con la hipótesis de “amplitud de nicho” (Wolkovich & Cleland 2011), ya que los exóticos  $C_4$  permanecieron más tiempo en flor y fruto en comparación tanto de los nativos  $C_4$  como de los nativos  $C_3$ , siendo este resultado muy influenciado por *M. repens*.

Dado que las tres especies exóticas analizadas son invasoras y están modificando la composición de las comunidades nativas en otras regiones del mundo (Follak & Essl 2013; Roberts et al. 2021; Lopes et al. 2023), es esperable que se produzca un recambio de especies de pastos nativos  $C_4$  por exóticos  $C_4$  en las partes bajas de las sierras. Esta invasión podría también generar una exclusión de las especies  $C_3$  que actualmente pueden coexistir en esa altitud con un consecuente aumento en la disponibilidad de biomasa seca altamente inflamable durante la época de menos precipitaciones. Esto podría modificar los regímenes de incendio y afectar la dinámica de nutrientes (Kowaljow et al. 2018, Giorgis et al. 2021b). A pesar de esto, los pastos exóticos estudiados podrían tener dificultades en establecerse y reproducirse a medida que aumenta la altitud debido a que son sensibles a las heladas (Jewsbury et al. 2016). Sin embargo, el impacto de grandes extensiones de *M. repens* han sido estudiadas a 750 m s.n.m. por Kowaljow et al. (2018) y *E. curvula* ha sido registrado hasta los 1707 m snm (Giorgis et al. 2021a) aunque observaciones personales indican que estas especies pueden establecerse hasta los 1300 y 2200 m snm.,

respectivamente. A partir de los 1000 m snm, el paisaje de las sierras de Córdoba comienza a estar dominado por gramíneas en mata C<sub>3</sub> (Cabido et al. 1997), por lo tanto, estudiar la fenología y el éxito reproductivo de gramíneas exóticas C<sub>4</sub> a lo largo del gradiente altitudinal es fundamental para conocer las implicancias que podría tener el avance de las mismas sobre la dinámica de los ecosistemas de las sierras.

Apéndice 1. De la tesina de Grado titulada “¿Difiere la fenología entre pastos exóticos C<sub>4</sub> y pastos nativos C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en el Chaco Serrano de Córdoba?”

A continuación se grafican el número promedio de cañas con flores y frutos de las especies medidas desde julio de 2022 a junio de 2023.

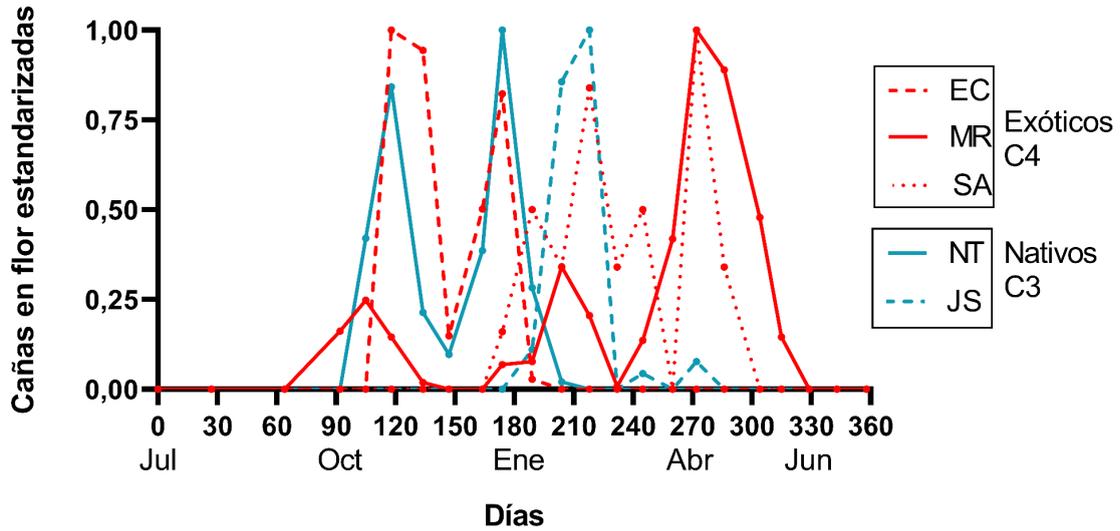


Figura 1. Número promedio de cañas en flor estandarizadas (i.e., en cada especie se dividió por el número total de cañas producidas por esa especie) desde el inicio del muestreo en julio del 2022. EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; NT: *Nassella tenuissima*; JS: *Jarava pseudoichu*.

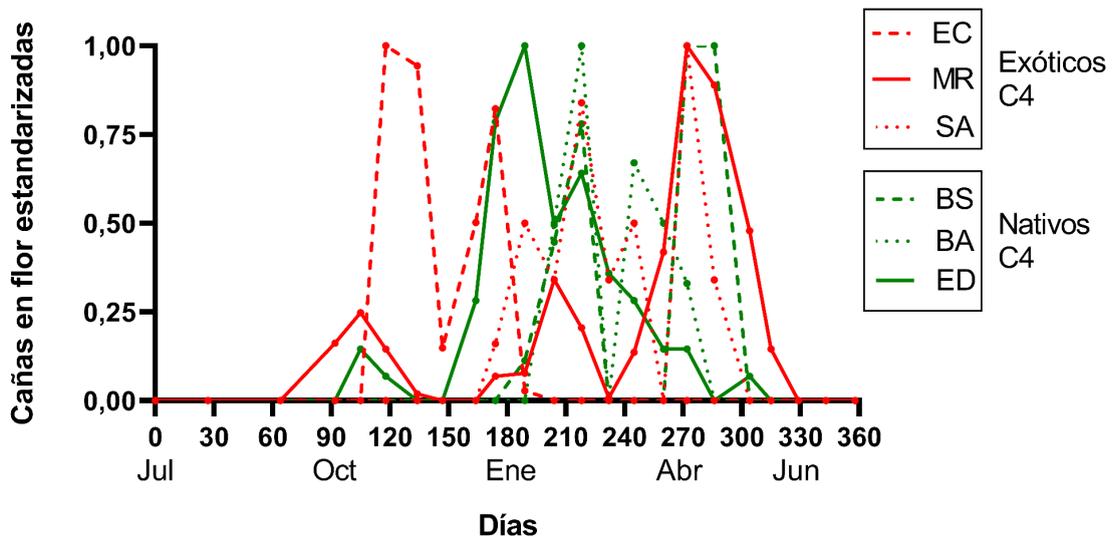


Figura 2. Número promedio de cañas en flor estandarizadas (i.e., en cada especie se dividió por el número total de cañas producidas por esa especie) desde el inicio del muestreo en julio del 2022. EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; BS: *Bothriochloa saccharoides*; BA: *Bothriochloa alta*; ED: *Eustachys distichophylla*

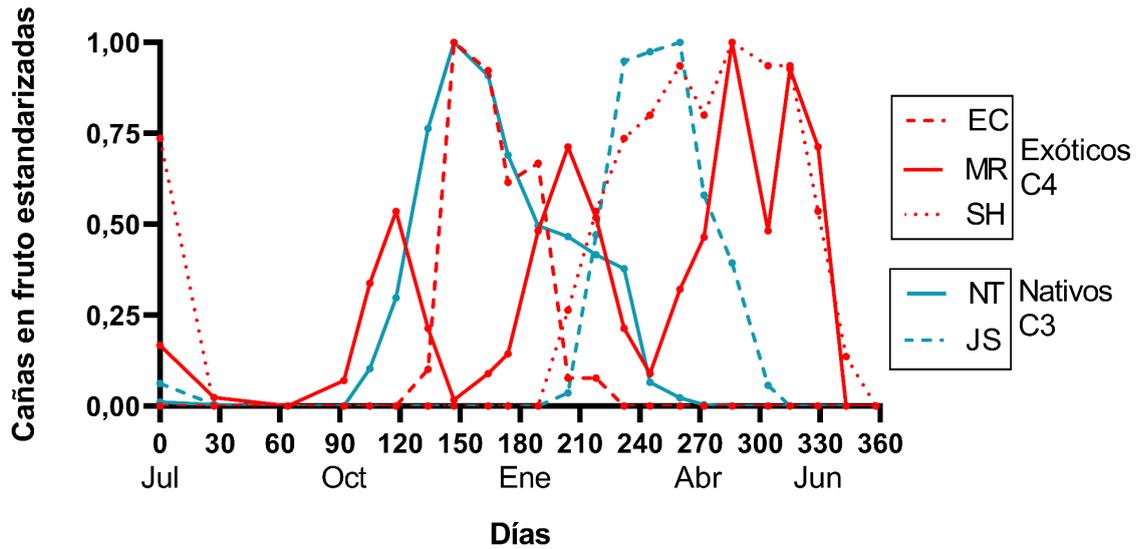


Figura 3. Número promedio de cañas en fruto estandarizadas (i.e., en cada especie se dividió por el número total de cañas producidas por esa especie) desde el inicio del muestreo en julio del 2022. EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; NT: *Nassella tenuissima*; JS: *Jarava pseudoichu*.

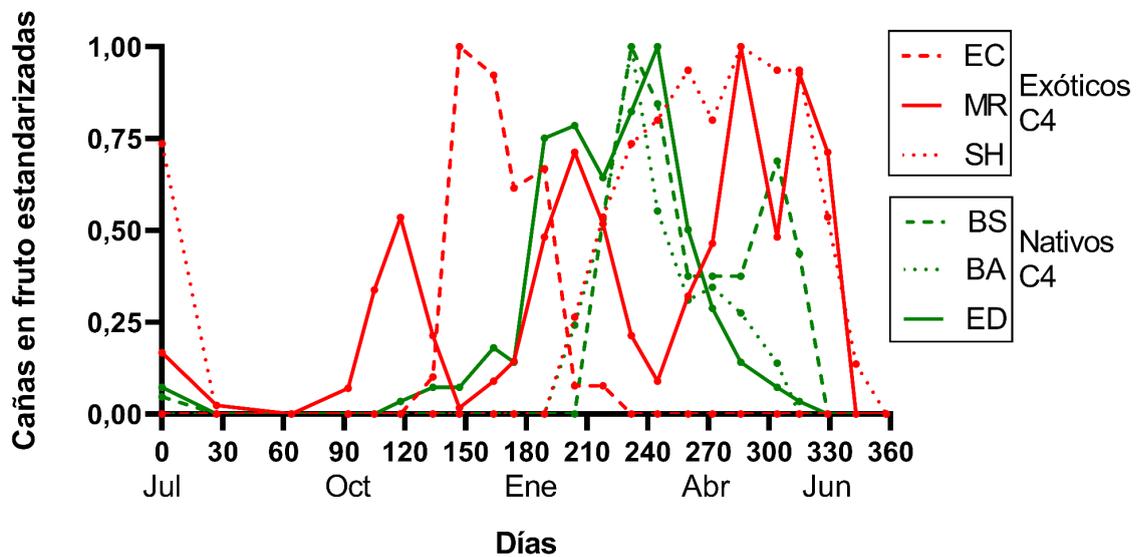


Figura 4. Número promedio de cañas en fruto estandarizadas (i.e., en cada especie se dividió por el número total de cañas producidas por esa especie) desde el inicio del muestreo en julio del 2022. EC: *Eragrostis curvula*; MR: *Melinis repens*; SH: *Sorghum halepense*; BS: *Bothriochloa saccharoides*; BA: *Bothriochloa alta*; ED: *Eustachys distichophylla*

## Bibliografía

- Arceo-Gómez G., T. Ashman (2011) Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences? *New Phytol* 192, 738–746 <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03831.x>
- Avila, R., P. Barbera, L. Blanco, V. Burghi, J. P. De Battista, C. Frasinelli, K. Frigerio, L. Gándara, M. C. Goldfarb, et al., (2014). Gramíneas forrajeras para el subtrópico y el semiárido central de la Argentina. INTA ISBN-978-987-521-551-1.
- Cabido, M., N. Ateca, M. Astegiano & A. Anton (1997). Distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *Journal of Biogeography*, 24, 197-204. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1997.00085.x>
- Capon, M. H. & T. G. O'Connor (1990). The predation of perennial grass seeds in Transvaal grasslands. *South African Journal of Botany* 56: 11-15. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(16\)31105-X](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(16)31105-X)
- Carbone, L. M., A. L. Chiapero, H. F. Gutiérrez & J. O. Chiapella (2022). Cenchrus (Poaceae) ornamentales en Argentina: ¿De cultivados a invasores?. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57, 271-286. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.37107>
- Chicahuala, M. S., D. F. Steinaker & M. R. Demaría (2018). Respuestas fenológicas de gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> a variaciones interanuales de precipitación y temperatura. *Ecología austral*, 28, 455-466. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.2.0.658>
- Cingolani, A. M., M. A. Giorgis, L. E. Hoyos, & M. Cabido (2022). La vegetación de las montañas de Córdoba (Argentina) a comienzos del siglo XXI: un mapa base PARA EL ORDENAMIENTO TERRITORIAL. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 57, 51-60. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34924>
- Craine, J. M., E. M. Wolkovich, E. Gene Towne & S. W. Kembel (2012). Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, 193, 673-682. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03953.x>
- Damasceno, G., L. Souza, V. R. Pivello, E. Gorgone-Barbosa, P. Z. Giroldo, & A. Fidelis (2018). Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions*, 20, 3621-3629. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1800-6>

- D'Antonio, C. M. & P. M. Vitousek (1992). Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 63–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>
- David, A.S. & E. S. Menges (2011) Microhabitat preference constrains invasive spread of non-native natal grass (*Melinis repens*). *Biol Invasions* 13, 2309–2322. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0044-5>
- Edwards, E. J., & C. J. Still (2008). Climate, phylogeny and the ecological distribution of C<sub>4</sub> grasses. *Ecology letters*, 11, 266-276. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01144.x>
- Epstein, H. E., R. A. Gill, J. M. Paruelo, W. K. Lauenroth, G. J. Jia & I. C. Burke (2002). The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change. *Journal of Biogeography*, 29, 875-888. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00701.x>
- Fenner, M., & K. Thompson (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge university press.
- Ferreras, A.E., L. Ashworth & M. A. Giorgis (2023) Uncoupled flowering and fruiting phenology as the strategy of non-native invasive woody species in seasonally dry ecosystems. *Biol Invasions* 25, 365–377 . <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02920-5>
- Follak, S., & F. Essl (2013). Spread dynamics and agricultural impact of *Sorghum halepense*, an emerging invasive species in Central Europe. *Weed Research*, 53, 53-60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00952.x>
- Forrest, J., & A. J. Miller-Rushing (2010). Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3101-3112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0145>
- Franzese, J., A. di Virgilio, G. Pirk, M. N. Lescano, & K. L. Speziale (2022). Low biotic resistance to cheatgrass invasion in Patagonia: evidence from competition experiments. *Biological Invasions*, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02633-1>
- Garg, A. K., M. Y. Khan & D. C. Joshi (1992). Nutritional Evaluation of Johnson Grass (*Sorghum halepense*) in Sheee. *Indian Journal of Animal Nutrition*, 9, 242-243.

- Gibson D.J. (2009). *Grasses and Grassland Ecology*. New York: Oxford Univ. Press. 305 pp
- Giorgis, M. A., A. M. Cingolani, I. Teich, D. Renison, & I. Hensen (2010). Do *Polylepis australis* trees tolerate herbivory? Seasonal patterns of shoot growth and its consumption by livestock. *Plant Ecology*, 207, 307-319. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9674-4>
- Giorgis, M. A., A. M. Cingolani, & D. E. Gurvich (2015). Flowering phenology, fruit set and seed mass and number of five coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Córdoba mountain, Argentina. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 142, 220-230. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00017.1>
- Giorgis, M. A., M. V. Palchetti, R. Morera, M. Cabido, J. O. Chiapella & A. M. Cingolani (2021a). Flora vascular de las montañas de Córdoba (Argentina): características y distribución de las especies a través del gradiente altitudinal. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 56, 327-345. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n3.30355>
- Giorgis, M. A., S. R. Zeballos, L. Carbone, H. Zimmermann, H. von Wehrden, R. Aguilar, A. E. Ferreras, P. A. Tecco, E. Kowaljow, F. Barri, D. E. Gurvich, P. Villagra & Jaureguiberry, P. (2021b). A review of fire effects across South American ecosystems: the role of climate and time since fire. *Fire Ecology*, 17, 1-20. <https://doi.org/10.1186/s42408-021-00100-9>
- González-García, H., A. Sánchez-Maldonado, A. J. Sánchez-Muñoz, A. Orozco-Erives, Y. Castillo-Castillo, R. Martínez-De la Rosa & J. A. González-Morita (2016). Valor nutritivo del zacate rosado (*Melinis repens*) y del zacate africano (*Eragrostis lehmanniana*) en Chihuahua. *Ciencia en la Frontera*, 14, 7-14.
- Gurvich, D. E., P. A. Tecco & S. Díaz (2005). Plant invasions in undisturbed ecosystems: the triggering attribute approach. *Journal of Vegetation Science*, 16, 723-728.
- Hoffmann, W. A., & M. Haridasan (2008). The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, 33, 29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.

- Jewsbury, G., M. J. Loyola, L. M. Carbone, M. E. Carreras, S. M. Pons, J. E. Martinat, M. A. Castillo Moine & E. Fuentes (2016) PASTOS posfuego de las sierras de Córdoba. *Ecoval*
- Kalapos, T. (1991). C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses of Hungary: environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstracta Botanica*, 83-88.
- Karlsson, P. S., & M. Méndez (2005). The resource economy of plant reproduction. In *Reproductive allocation in plants*, 1-49. Academic Press.  
<https://doi.org/10.1016/B978-012088386-8/50001-6>
- Klink, C. A. (1996). Germination and seedling establishment of two native and one invading African grass species in the Brazilian cerrado. *Journal of tropical Ecology*, 12, 139-147. <https://doi.org/10.1017/S0266467400009354>
- Kowaljow, E., M. S. Morales, J. I. Whitworth-Hulse, S. R. Zeballos, M. A. Giorgis, M. Rodríguez Catón & D. E. Gurvich (2018). A 55-year-old natural experiment gives evidence of the effects of changes in fire frequency on ecosystem properties in a seasonal subtropical dry forest. *Land degradation & development*, 30, 266-277.  
<https://doi.org/10.1002/ldr.3219>
- Lopes, A., L. O. Demarchi, M. T. F. Piedade, J. Schöngart, F. Wittmann, C. B. R. Munhoz, C. S. Ferreira & A. C. Franco (2023). Predicting the range expansion of invasive alien grasses under climate change in the Neotropics. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21, 128-135.  
<https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.02.005>
- Monasterio, M., & G. Sarmiento (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 325-355. <https://doi.org/10.2307/3037976>
- Monson, R. K., G. E. Edwards & M. S. Ku (1984). C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate photosynthesis in plants. *Bioscience*, 34, 563-574. <https://doi.org/10.2307/1309599>
- Ode, D. J., L. L. Tieszen, & J. C. Lerman (1980). The Seasonal Contribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plant Species to Primary Production in a Mixed Prairie. *Ecology*, 61, 1304-1311. <https://doi.org/10.2307/1939038>
- Obeso, J.R. (2002), The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155: 321-348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>
- Parsons, J. (1972). Spread of African pasture grasses to the American Tropics. *J. Range Manage.* 25:12-7

- Pyšek, P., & D. M. Richardson (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. *Biological invasions*, 97-125. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2>
- Ramírez, N. (2002), Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Am. J. Bot.*, 89: 836-842. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.5.836>
- Ramos, D. M., P. Diniz, & J. F. Valls (2014). Habitat filtering and interspecific competition influence phenological diversity in an assemblage of Neotropical savanna grasses. *Brazilian journal of botany*, 37, 29-36. <https://doi.org/10.1007/s40415-013-0044-z>
- Roberts, J., S. Florentine, E. van Etten, & C. Turville (2021). Germination biology, distribution and control of the invasive species *Eragrostis curvula* [Schard. Nees](African lovegrass): A global synthesis of current and future management challenges. *Weed Research*, 61, 154-163. <https://doi.org/10.1111/wre.12474>
- Rojas, J. L., H. A. Keller & R. Ramirez. (2023). Impacto de *Melinis minutiflora* (Poaceae) en la diversidad de plantas vasculares de pastizales de las areniscas de Misiones (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58, 121-136 <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n1.38517>
- Rossi, R. D., C. R. Martins, P. L. Viana, E. L. Rodrigues & J. E. C. Figueira (2014). Impact of invasion by molasses grass (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) on native species and on fires in areas of campo-cerrado in Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28, 631-637.
- Roy, H. E., A. Pauchard, P. Stoett, T. Renard Truong, T. Lipinskaya, & J. R. Vicente (2023). IPBES Invasive Alien Species Assessment: Chapter 1. Introducing biological invasions and the IPBES thematic assessment of invasive alien species and their control. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10056589>
- Sarmiento, G. (1992). Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science*, 3, 325-336. <https://doi.org/10.2307/3235757>
- Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. (s.f). Alimentos Argentinos. [https://alimentosargentinos.magyp.gob.ar/HomeAlimentos/documentos/CAT\\_Alimentos\\_Argentinos.pdf](https://alimentosargentinos.magyp.gob.ar/HomeAlimentos/documentos/CAT_Alimentos_Argentinos.pdf)
- Shoko, C., O. Mutanga, & T. Dube (2016). Progress in the remote sensing of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grass species aboveground biomass over time and space. *ISPRS Journal of*

<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2016.08.001>

- Still, C. J., J. A. Berry, G. J. Collatz & R. S. DeFries (2003). Global distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> vegetation: carbon cycle implications. *Global biogeochemical cycles*, 17, 6-1. <https://doi.org/10.1029/2001GB001807>
- Torres, C., & L. Galetto (2011). Flowering phenology of co-occurring Asteraceae: a matter of climate, ecological interactions, plant attributes or of evolutionary relationships among species?. *Organisms Diversity & Evolution*, 11, 9-19. <https://doi.org/10.1007/s13127-011-0038-2>
- Viets Jr, F. G. (1967). Nutrient availability in relation to soil water. *Irrigation of agricultural lands*, 11, 458-471. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr11.c25>
- Wolkovich, E. M., & E. E. Cleland (2011). The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 287-294. <https://doi.org/10.1890/100033>
- Xavier, R. D. O., M. B. Leite, & D. M. da Silva Matos (2019). Phenological and reproductive traits and their response to environmental variation differ among native and invasive grasses in a Neotropical savanna. *Biological Invasions*, 21, 2761-2779. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02013-w>
- Zettlemoyer, M. A., E. H. Schultheis & J. A. Lau (2019). Phenology in a warming world: differences between native and non-native plant species. *Ecology letters*, 22, 1253-1263. <https://doi.org/10.1111/ele.13290>
- Zettlemoyer M.A. , S. L. Ellis, C. W. Hale, E. C. Horne, R. D. Thoen & M. L. DeMarche (2022). Limited evidence for phenological differences between non-native and native species. *Front. Ecol. Evol.* 10, 983172. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.983172>
- Ziller, S. R. & S. M. Zalba (2007). Proposals to prevent and control exotic invasive species. *Fundação o Boticário de Proteção á Natureza; Natureza e Conservação*, 5, 78-85
- Zuloaga, F. O., & M. J. Belgrano (2015). The catalogue of vascular plants of the Southern Cone and the Flora of Argentina: their contribution to the World Flora. *Rodriguésia*, 66, 989-1024. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201566405>
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, & G. M. Smith (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574, p. 574). New York: springer.