

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Carrera de Ciencias Biológicas

> Cátedra de Biogeografía (FCEFyN) IMBIV (CONICET-UNC)

> > - Año 2016 -

"Caracterización de diferentes aspectos regenerativos de la especie exótica naturalizada *Acacia dealbata* Link"

Tribunal Examinador

Paula Tecco	Firma:
Juan Manuel Rodriguez	Firma:
Carolina Martini	Firma:
Calificación:	
Fecha:	

ÍNDICE	Pág.
Resumen	4
Introducción	5
Objetivo General	11
Objetivos Específicos	11
Metodología	11
La especie	11
Área de estudio	12
Experimento de imbibición	12
Experimento de temperatura y luz	13
Experimento calidad de luz	15
Exposición al fuego	16
Banco de semillas	16
Morfología de la plántula	17
Comparación con representantes nativos	17
Análisis de datos	18
Resultados	19
La semilla	19
Experimento de imbibición	19
Experimento de temperatura y luz	20
Calidad de luz	22
Exposición al fuego	23
Banco de semillas	24
Morfología de la plántula	24
Discusión	25
Consideraciones finales	32
Bibliografía	34
Anexo I	40
Agradecimientos	Δ1

RESUMEN

La invasión de nuevas áreas por especies vegetales exóticas es una de las principales problemáticas que afecta a los ecosistemas, por lo que, disponer de conocimiento sobre la ecología de las especies invasoras nos permite desarrollar estrategias de manejo y conservación de los sistemas nativos.

Actualmente, la mayoría de los estudios se enfocan en los mecanismos involucrados en la última etapa del proceso de invasión, el cual comprende: introducción, naturalización e invasión. Muchos de los filtros ambientales que debe sortear una especie introducida, operan sobre las primeras etapas del ciclo de vida de la planta. Los requerimientos para la germinación y las características de la plántula, aparecen como dos componentes principales en el nicho regenerativo y determinarían el éxito de las especies exóticas en un nuevo ambiente.

Acacia dealbata Link es una especie originaria de Australia cuya importancia ecológica radica en su gran potencial invasivo. Dentro del bosque Chaqueño Serrano (Córdoba), A. dealbata forma densos parches de bosque, por lo que, la especie se encuentra naturalizada en la región y estaría atravesando por un periodo de latencia. El objetivo general de este trabajo es, caracterizar diferentes aspectos del nicho regenerativo de A. dealbata para determinar qué rasgos le permitirían sortear con éxito la fase de latencia. Para ello, se tomaron muestras de semillas, se evaluó la presencia de dormición física, y se analizó la respuesta germinativa de la especie frente a distintos regímenes de temperatura y luz, exposición al fuego y calidad de luz. Por otro lado, se tomaron muestras de suelo para determinar la estrategia del banco de semillas y se realizó una caracterización morfo-funcional de la plántula. Además, se hizo una comparación de rasgos regenerativos con dos especies representantes de la comunidad nativa, Vachellia aroma y Vachellia caven y se discutió en el contexto de la "hipótesis de la naturalización". Las diferencias significativas se evaluaron mediante análisis de varianza y test no paramétricos. Los resultados evidenciaron que A. dealbata presenta dormición física impuesta por una cubierta seminal, tiene la capacidad de germinar en un amplio rango de temperaturas, es indiferente a la luz y las altas intensidades de fuego, causan la mortalidad total de las semillas. La especie presenta un banco de semillas denso y persistente y sus plántulas exhiben una morfología fanerocotiledonar-epigea-foliácea. Los rasgos regenerativos resultaron ser muy similares entre las especies nativas y la exótica en cuestión. En conclusión, A. dealbata posee requerimientos germinativos generalistas y se presenta como una fuerte competencia para las especies nativas. Estas características podrían proveerle la capacidad de superar la fase de latencia y ubicarse como posible candidata a la invasión del bosque Chaqueño Serrano.

Palabras clave: Invasión, semilla, plántula, caracteres regenerativos, *Acacia dealbata*, banco de semilla, germinación.

INTRODUCCIÓN.-

La invasión de nuevas áreas por especies vegetales exóticas es una de las principales problemáticas que afecta a los ecosistemas (Pysek & Richardson 2007; Richardson & Rejmánek 2011), generando pérdidas de biodiversidad y alterando su capacidad de proveer bienes y servicios (Vitousek 1990). Este fenómeno puede derivar en consecuencias socioeconómicas, por lo que disponer de conocimiento sobre la ecología de especies invasoras nos permite desarrollar estrategias de manejo y conservación de los sistemas nativos y/o erradicación de las especies exóticas invasoras (Ferreras et al. 2014).

En la actualidad, existen numerosos estudios que intentan comprender y profundizar en los mecanismos involucrados en el proceso de invasión haciendo foco en dos importantes aspectos: la invasividad, entendida como atributos propios de la especie que le confieren cierta habilidad competitiva (Daehler 2003; Richardson & Pyšek 2006) y la invasibilidad de la comunidad a la que arriban, es decir, características del ambiente, tanto bióticas como abióticas, que lo hacen susceptibles a ser invadidos por especies exóticas (Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007; Tecco et al. 2012). Sin embargo, la mayoría de estos estudios, se enfocan en los mecanismos involucrados en la última etapa del proceso de invasión, el cual comprende: introducción, naturalización e invasión (Figura 1; Richardson et al. 2000; Theoharides & Dukes 2007). La introducción ocurre cuando la planta (o el propágulo) atraviesa, accidentalmente o con ayuda del hombre, una barrera geográfica (ej., un océano) y alcanza una nueva región (Theoharides & Dukes 2007). En este nuevo sitio, los organismos deben sobrevivir a las condiciones ambientales (i. e., clima, tipo de suelo, intensidad y frecuencia de disturbio, etc.; Lorenzo et al. 2010) e interactuar con la biota local para alcanzar una tasa de crecimiento positivo y lograr un establecimiento exitoso (Theoharides & Dukes 2007). En esta instancia, toman particular importancia factores como la presión de propágulos (i. e., producción, supervivencia y dispersión de semillas), la disponibilidad de sitios seguros para colonizar (i. e., sitios favorables para la germinación y/o el establecimiento de plántulas) y la variabilidad genética dentro de la especie, que le permita adaptarse al nuevo entorno (Theoharides & Dukes 2007; Duncan et al. 2009). Cuando las condiciones ambientales ya no impiden la supervivencia y los individuos han superado los obstáculos reproductivos, se dice que la especie esta naturalizada (Richardson et al. 2000). Así, a escala regional, las poblaciones ya son lo

suficientemente grandes como para que la probabilidad de extinción debida a la estocasticidad ambiental, sea baja. Se considera que una especie alcanza la etapa de , invasión cuando el taxón produce descendencia fértil, generalmente en gran abundancia, en zonas alejadas de los sitios de introducción (Richardson et al. 2000). En general, antes que una planta naturalizada se convierta en invasora, atraviesa una fase conocida como "periodo de latencia" (Sakai et al. 2001), la cual se entiende como el tiempo que le lleva a una población establecida comenzar a expandirse a nuevas regiones incrementando exponencialmente su abundancia (Richardson et al. 2000; Theoharides & Dukes 2007; Lenda et al. 2012).

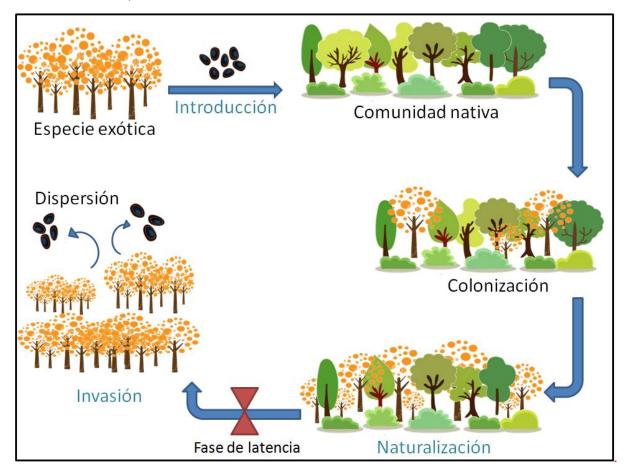


Figura 1: Diagrama de las distintas fases del proceso de invasión. Las palabras de color azul indican las tres fases del proceso: introducción, naturalización e invasión. (Adaptado de Theoharides & Dukes 2007).

Muchos de los filtros ambientales operan sobre las primeras etapas del ciclo de vida de la planta (Carrillo-Gavilán et al. 2012). Durante este periodo, las características del

micrositio (ej., disponibilidad de luz, humedad, entre otros) en donde caiga la semilla, influyen en la germinación de la misma y el subsiguiente crecimiento y establecimiento de la plántula (Baskin et al. 2000; Fenner & Thompson 2005), lo que a su vez, determina la distribución y abundancia de la especie (McAlpine & Jesson 2008). En este sentido, los requerimientos para la germinación, así como las características de la plántula, aparecen como dos de los componentes principales en el nicho regenerativo de los organismos vegetales (Grubb 1977) y determinarían, en gran medida, el éxito de las especies exóticas en un nuevo ambiente. Muchos estudios han comparado características asociadas con la germinación de la semilla y se ha demostrado que la habilidad de germinar en un amplio rango de temperaturas, el tipo de dormición y la capacidad de formar banco de semillas persistente, son rasgos que incrementan la invasividad (Pysek & Richardson 2007). Aquellas especies que forman banco de semillas tienen la particular ventaja de persistir a lo largo del tiempo y germinar solo cuando las condiciones son favorables (Thompson et al. 1997; Pysek & Richardson 2007). De acuerdo con Thompson et al. (1997), el banco de semillas que puede adoptar una especie puede ser clasificado en dos grandes grupos: (i) transitorio: cuando la semilla persiste en el suelo un año o menos y (ii) persistente: cuando semillas permanecen por más de un año. El conocimiento de la estrategia de banco de semillas que adopta una especie exótica invasora es de vital importancia a la hora de evaluar su posible erradicación. Si una especie presenta banco de semillas poco abundante y transitorio se incrementa el éxito de manejo. Por el contrario, la formación de un banco persistente le otorgaría a la especie la posibilidad de mantener sus poblaciones y/o aumentar su rango de distribución aún en años desfavorables (Williams et al. 2016).

Las características asociadas a la invasividad antes mencionadas, son comunes a muchas especies del género *Acacia* reportadas como invasoras en distintas partes del mundo (Fuentes-Ramirez et al. 2010; Lorenzo et al. 2012). Tal es el caso de *A. saligna*, introducida en la región cápense de Sudáfrica y *A. longifolia* en las costas de Portugal, las cuales se han expandido ampliamente desde el momento de su introducción formando en la actualidad, densas masas de bosque. Ambas especies comparten características como una alta producción de semillas, presencia de dormición física y la capacidad de formar banco de semillas persistente (Le Maitre et al. 2011). Otra variable que influye en el proceso de invasión es la habilidad de la especie de prosperar en sitios disturbados (Lake & Leishman

2004). Diversos estudios demostraron que el fuego favorece la germinación de muchas especies de *Acacia* (Brown et al. 2003), como *A. saligna* y *A. longifolia* e incluso *A. dealbata* (Lorenzo 2010; Le Maitre et al. 2011). Esto se debe a que el shock térmico causado por el fuego rompe la dormición física de la semilla escarificando la cubierta seminal y permitiendo la entrada de agua (Thanos & Georghiou 1988; Dennill & Donnelly 1991; Danthu et al. 2003). En Europa, y especialmente en España y Portugal, *A. dealbata* ocupa regiones templadas húmedas que han sido gravemente afectadas por varios incendios forestales en los últimos años (Martínez et al. 2009; Lorenzo et al. 2010).

Por otro lado, los rasgos funcionales de la plántula, determinan de qué manera son utilizados los recursos para su crecimiento y desarrollo inicial (Zanne et al. 2005). Garwood (1996) ha propuesto una clasificación morfo-funcional de importancia ecológica basada en tres características de los cotiledones: posición, textura y exposición. Así, se proponen cinco tipos de plántulas; en un extremo se ubican aquellas que poseen cotiledones expuestos, foliosos, de textura fina y de color verde (posiblemente fotosintetizantes) denominados de tipo fanerocotiledonar folioso y en el opuesto aparecen las plántulas con cotiledones ocultos dentro de las cubiertas seminales, globosos y reservantes denominadas de tipo criptocotiledonar reservante. Los cotiledones pueden ser epigeos o hipogeos según se presenten sobre el nivel del suelo o al ras del mismo, respectivamente. La distribución de las especies de árboles que difieren en la morfología de los cotiledones, sugieren que los diferentes tipos de plántulas pueden estar adaptadas a entornos particulares (Baraloto & Forget 2007). Por ejemplo, las especies cuyas plántulas poseen cotiledones fotosintetizantes-foliosos, en general, se encuentran en ambientes con gran disponibilidad de luz (ej., claros del bosque), presentan un crecimiento rápido y un tiempo de germinación corto; mientras que aquellas que poseen cotiledones reservantes, se desarrollan en ambientes con luz limitada, presentan un crecimiento más lento y mayor tiempo de germinación (Zanne et al. 2005; Baraloto & Forget 2007).

Acacia dealbata Link es una especie de la familia Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) originaria de Australia cuya importancia ecológica radica en su gran potencial invasivo (Wilson et al. 2011). La misma se ha reportado como invasora en varias partes del mundo como, América (Chile y California), África (Sudáfrica y Madagascar) y Europa, especialmente en Francia, España, Italia y Portugal (Figura 2; Lorenzo et al. 2010;

Richardson & Rejmanek 2011). En Chile, Fuentes-Ramirez et al. (2010; 2011) demostraron que la invasión de A. dealbata en la zona centro-sur del país disminuye la riqueza de especies y altera la composición florística de las comunidades nativas. En el noroeste de España, la especie se ha convertido en un grave problema debido a que ha llegado a invadir grandes extensiones de áreas protegidas de bosque nativo, causando una reducción en la riqueza de especies del banco de semillas del suelo y una disminución en la diversidad y composición de la vegetación establecida (González-Muñoz et al. 2012; Lorenzo et al. 2012). Lo mismo sucede en los fynbos africanos, donde la invasión de A. dealbata, además, aumenta la carga combustible incrementando la frecuencia e intensidad de los incendios. Esto promueve la erosión del suelo y dificulta la infiltración del agua, por lo que en definitiva, termina alterando la dinámica hídrica del lugar (Richardson & Kluge 2008). En Argentina, A. dealbata, fue introducida con fines ornamentales y forestales (Giorgis & Tecco 2014) y actualmente se encuentra entre el conjunto de leñosas invasoras presentes en la región Pampeana (Zalba & Villamil 2002). Dentro de la provincia de Buenos Aires, se ha señalado como una de las invasiones de mayor severidad, extendiéndose por todo el sistema montañoso de Ventania, cuyo pico más alto alcanza los 1.239 m s.n.m. (Zalba & Villamil 2002). Dentro de la provincia de Córdoba, se ha registrado la presencia de A. dealbata en algunas localidades, en general, en poblaciones dispersas (Giorgis & Tecco 2014), por lo que, localmente forman densos parches de bosques monoespecificos (obs. personal). Por tales motivos, se sugiere que A. dealbata se encuentra naturalizada en la región y podría estar atravesando por un periodo de latencia. Frente a esto, la caracterización de los aspectos regenerativos de esta especie exótica en particular, puede ser de suma importancia para definir qué rasgos funcionales le permitirían sortear con éxito la fase de latencia y qué condiciones podrían facilitar o promover este proceso.

Existen muchos estudios que han intentado comprender qué rasgos en las especies o características del hábitat predicen la invasividad (Stohlgren et al. 1999; Rejmànek & Richardson 1996; Booth et al. 2003; Levine et al. 2003; van Ruijven et al. 2003). Algunos autores proponen que enfocarse en los rasgos coincidentes entre la especie invasora y la comunidad invadida es clave para la comprensión del proceso de invasión (Ricciardi & Atkinson 2004; Strauss et al. 2006). En este contexto, varios trabajos argumentan que la similaridad fenotípica entre la comunidad nativa y la especie introducida reduce el éxito de

invasión (Mack 2003; Callaway et al. 2004; Vivanco et al. 2004). En consecuencia, si se realiza una comparación entre especies exóticas y representantes nativas de la comunidad invadida (Strauss et al. 2006, Tecco et al. 2012), estas últimas nos proporcionarían una base para comprender las características autoecológicas que promueven la expansión de especies exóticas durante el proceso de invasión, como así también el desarrollo de estrategias para el manejo local (Ferreras & Galetto 2010). Existen hipótesis como por ejemplo, la 'hipótesis de la naturalización' de Darwin que propone que, aquellas especies exóticas estrechamente relacionadas con las especies de la comunidad nativa, pueden tener menor éxito de invasión debido a que comparten un conjunto de rasgos que generarían un solapamiento en el uso de recursos y, por tanto, potencial competencia (Darwin 1859; Duncan & Williams 2002; Strauss et al. 2006). En el contexto de este trabajo, el análisis de las diferencias y similitudes de caracteres regenerativos entre *Vachellia caven*, *Vachellia aroma y Acacia dealbata*, contribuye al conocimiento de la invasividad potencial y permite inferir en el éxito de invasión de la especie exótica en cuestión.

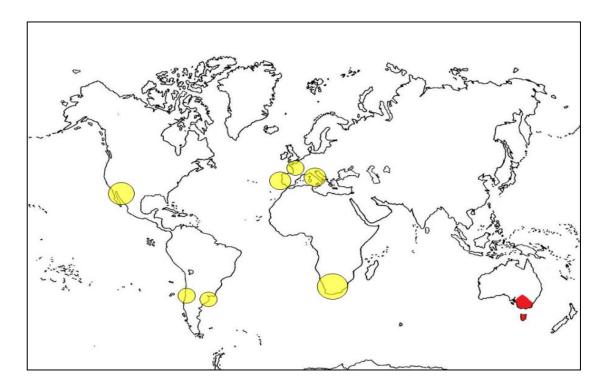


Figura 2: Mapa de distribución mundial de *Acacia dealbata*. El área roja indica la distribución nativa de *A. dealbata* que incluye Tasmania, Victoria y Nueva Gales del Sur. Los círculos amarillos muestran las nuevas regiones en las que se distribuye la especie (el tamaño de los círculos no da ninguna información).

Objetivo general:

Caracterizar diferentes aspectos del nicho regenerativo de la especie exótica naturalizada *Acacia dealbata* Link que involucran la germinación y características de la plántula por su importancia como potencial invasora.

Objetivos específicos:

- 1) Evaluar si las semillas de *A. dealbata* presentan dormición física y estudiar su respuesta a diferentes regímenes de temperatura.
- 2) Analizar el efecto del fuego y la calidad de luz sobre el proceso de germinación.
- 3) Determinar si la especie presenta banco de semillas y clasificarlo según su estrategia.
- 4) Generar una caracterización morfo-funcional de la plántula.
- 5) Comparar y discutir diferentes aspectos del nicho regenerativo de *A. dealbata* mencionados en los objetivos 1, 2, 3 y 4 con dos representantes de la comunidad nativa, *Vachellia caven* (ex *Acacia caven*) y *Vachellia aroma* (ex *Acacia aroma*).

METODOLOGÍA.-

La especie.-

Acacia dealbata Link ocurre naturalmente en las mesetas y laderas de Nueva Gales del Sur (Australia) entre los 350 y 1000 m s.n.m y también está muy extendida en Victoria y Tasmania oriental (Lorenzo et al. 2010). Dentro de su rango geográfico natural A. dealbata se desarrolla en una amplia gama de comunidades vegetales tales como, bosques secos y húmedos, pastizales boscosos, pastizales abiertos y ecosistemas de ribera (Le Maitre et al. 2011). Crece bajo un clima de tipo oceánico con una precipitación de aproximadamente 500 mm anuales (Lorenzo et al. 2010). Y una temperatura media mínima y máxima de 12°C y 25°C, respectivamente (Climate-data 2016). Es un árbol perenne que alcanza entre 4 y 20 m de altura (fig. 3f), posee hojas compuestas bipinnadas de entre 10 y 20 cm de longitud y flores amarillas dispuestas en panículas (fig. 3e). El fruto es una legumbre seca de entre 4 y 10 cm de longitud, plano, ligeramente curvado y dehiscente (Fig. 3d; Fuentes-Ramírez et al.

2011). La dispersión de la especie se produce tanto por semillas como así también por medio de rizomas (Lorenzo et al. 2010) y tiene una gran capacidad de rebrote luego de ser cortada (o dañada), quemada o helada (Sheppard et al. 2006). Dentro de su rango de distribución original, la floración ocurre durante la temporada invernal (julio a noviembre; Harden 1991), mientras que la fructificación ocurre en época estival (noviembre a enero; Maslin 2001). En Córdoba (Argentina), *A. dealbata* evidencia el mismo patrón fenológico (obs. personal).

Área de estudio.-

Para el presente trabajo se colectó material de una población de A. dealbata (31°21'16.2"S 64°39'40.8"O) ubicada a unos 11 km de la localidad de Tanti, departamento Punilla, provincia de Córdoba (Fig. 4). Dicha población se encuentra entre 1300 y 1400 m s.n.m aproximadamente, formando parte del borde superior del primer cinturón altitudinal de vegetación, conocido como Bosque Serrano en contacto con el matorral serrano o Romerillar (Luti et al. 1979). El lugar se caracteriza por tener una temperatura media de 23°C y precipitaciones principalmente estivales que oscilan entre los 500 mm y 800 mm (Cabrera 1979). La población de la especie bajo estudio se encuentra fragmentada en pequeños parches separados fundamentalmente por afloramientos rocosos muy próximos unos a otros. Por tal motivo y a los fines de este trabajo, se consideró a todos los parches como una unidad. Las semillas se recolectaron de cinco individuos de cuatro parches (5 individuos x 4 parches = 20 individuos de la población) entre los meses de diciembre y enero. Se separó un número aproximadamente igual de semillas de cada individuo y se hizo un pool. Las mismas se almacenaron en bolsas de papel, se mantuvieron a temperatura ambiente y en oscuridad durante 8-20 días hasta el comienzo de los experimentos. Con el fin de obtener el peso, se pesaron 100 semillas utilizando una balanza de precisión (0,1 mg).

Experimento de imbibición.-

Con el fin de estudiar si *A. dealbata* presenta una cubierta seminal impermeable al agua se realizó un experimento de imbibición de semillas escarificadas (utilizando papel de lija) y

no escarificadas (control). Se tuvieron en cuenta cuatro réplicas de 25 semillas por tratamiento (es decir, 100 semillas x 2 tratamientos = 200 en total). Las semillas se colocaron en cápsulas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro, se humedecieron con agua destilada y se pusieron a incubar en cámaras a 25/15 °C con un fotoperiodo de 12/12 hrs (luz/oscuridad). Se tomó el peso de las mismas con una balanza de precisión (0,1 mg) a las 0, 1, 4, 8 y 24 horas de iniciado el experimento y luego se retornaron a las cápsulas de Petri. La incorporación de agua por parte de las semillas se determinó mediante el porcentaje en el incremento de peso (ver Baskin et al. 2004; Funes & Venier 2006).

Experimento de temperatura y luz.-

Para este experimento, se tuvieron en cuenta los resultados obtenidos en el experimento de imbibición. Si las semillas poseían dormición física se escarificaron al inicio del presente, de lo contrario, no sufrieron escarificación (ver resultados). Se obtuvieron cuatro réplicas de 25 semillas por tratamiento. Las semillas se dispusieron en cápsulas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro, se regaron con agua destilada y luego se colocaron en una cámara de germinación bajo condiciones de temperatura y luz controladas. Se establecieron 4 regímenes (12/12 horas) de temperatura (10/5 °C, 20/10 °C, 25/15 °C y 35/20 °C) para simular los rangos de temperatura común a cada estación del año en el área de estudio (Capitanelli 1979) y dos condiciones de luz: un fotoperiodo de 12/12 horas (luz/oscuridad) y oscuridad permanente para lo cual, las cápsulas se cubrieron con papel de aluminio a fin de impedir la entrada de luz. Todos los tratamientos tuvieron una duración de 30 días. Las germinaciones se controlaron cada dos días, con la excepción de las cápsulas de Petri cubiertas con papel de aluminio, las cuales se controlaron al final de cada experimento. El criterio para considerar a la semilla como germinada fue la emergencia en 2 mm de la radícula (ISTA 1996). Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje de germinación y el Índice de Velocidad de Germinación (IVG, solo para las cápsulas bajo fotoperíodo; Maguire 1962) por tratamiento. La fórmula para el cálculo del IVG es:

$$IVG = (G_1/N_1) + (G_2/N_2) + \dots + (G_i/N_i) + \dots + (G_n/N_n) = \sum_{i=1}^n (Gi/Ni)$$

donde N1, N2,...,Nn: representan número de días desde la iniciación del ensayo de

germinación y G1, G2,..., Gn: representan número semillas germinadas en el día i-ésimo. En este trabajo, el máximo valor que puede tomar el IVG es de 12.5, lo que significa que todas las semillas germinaron durante los dos primeros días de incubación. Para evaluar los requerimientos de luz por parte de la semilla se calculó el índice de Germinación Relativa a la Luz (GRL; Milberg et al. 2000), por medio de la siguiente fórmula:

$$GRL = GL / (GO + GL)$$

donde GL= % germinación a la luz, y GO= % germinación en oscuridad permanente. El índice asume valores entre 0 (germinación sólo en oscuridad) y 1 (germinación sólo a la luz). Si la especie presenta un índice GRL superior a 0,75 se dice que son dependientes de la luz (fotoblástica positiva), mientras que un índice menor a 0,25, como repelentes de la luz (fotoblástica negativa). Las especies con valores entre 0,25 y 0,75 se consideran indiferentes a la luz (D`Agostino et al. 2012).

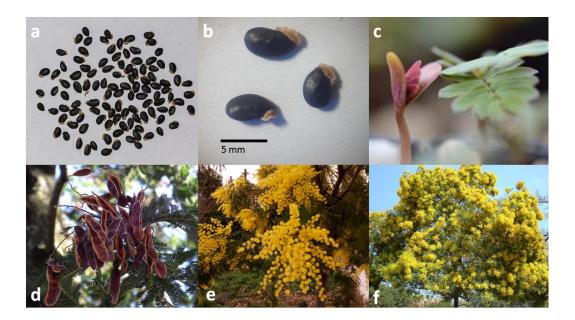


Figura 3: Acacia dealbata. (a) Semillas, (b) detalle de las semillas, (c) plántula, (d) frutos, (e) inflorescencias y (f) árbol adulto.

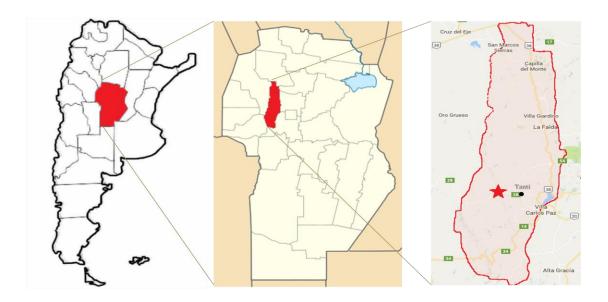


Figura 4: Ubicación del sitio de estudio. La estrella indica la población de *A. dealbata* donde se tomaron las semillas y muestras de suelo, ubicada en el departamento de Punilla, Provincia de Córdoba, Argentina.

Experimento de calidad de luz.-

Para evaluar la respuesta a diferentes condiciones de calidad de la luz, las semillas se expusieron a diferentes relaciones R: RL. Para ello se colocaron las cajas de Petri que contenían las semillas en un recipiente de plástico (35 cm x 25 cm x 10 cm) cubierto con un filtro rojo (Lee N° 106). Por lo tanto, las semillas recibieron luz roja entre 600-730 nm de energía con un R: RL = 4,47; lo que equivale a valores registrados en sitios abiertos. Otra bandeja se cubrió, con un filtro rojo más un filtro azul (Lee N° 183). Estas semillas recibieron luz de rojo lejano entre 600-940 nm de energía con un R: FR= 0,15. Esta relación R: RL equivale a valores registrados en sitios cerrados. (Zalazar et al. 2009). Una tercera bandeja desprovista de filtros se incubó bajo luz blanca como tratamiento de control. Cada bandeja, contuvo cuatro cajas de Petri (réplicas) de 9 cm de diámetro con 25 semillas cada una, las cuales fueron humedecidas con agua destilada. Las mismas se pusieron en cámaras de incubación provistas de tubos fluorescentes de luz blanca fría de 20W a 25/15°C bajo un fotoperiodo de 12/12 horas (luz/oscuridad) durante 30 días y se controlaron las germinaciones cada dos días, considerando la emergencia en 2 mm de la

radícula, como semilla germinada. Con los datos obtenidos se calcularon los porcentajes de germinación y el Índice de Velocidad de Germinación (IVG) por tratamiento.

Exposición al fuego.-

Para esto, se tuvieron en cuenta dos temperaturas (90°C y 190°C) y dos tiempos de exposición (1 y 5 minutos), además de un tratamiento control (sin exposición al calor y, vale aclarar, sin escarificación de ningún tipo). Las combinaciones de tiempo y temperatura fueron seleccionadas en base a los registros disponibles de la temperatura y duración de los incendios simulados en un ecosistema similar a la de la zona de estudio, y de acuerdo con datos de la literatura (Hanley & Lamont 2000; Jaureguiberry & Díaz 2015). Las semillas se colocaron en bandejas de aluminio y se introdujeron en una estufa de circulación forzada para el tratamiento de 90°C y una mufla para el de 190°C. Luego de la exposición al pulso de calor, se colocaron en cajas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro humedecido con agua destilada. Se obtuvieron cuatro réplicas de 25 semillas por tratamiento que luego de la exposición al calor, se pusieron en cámaras de incubación a 25/15°C bajo un fotoperiodo de 12/12 horas (luz/oscuridad) durante 30 días. Las germinaciones se controlaron cada dos días, considerando la emergencia en 2 mm de la radícula, como semilla germinada. Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje de germinación y el Índice de Velocidad de Germinación (IVG) por tratamiento.

Banco de semillas.-

Luego del periodo de dispersión de las semillas se colectaron 27 muestras de suelo de 5 cm de profundidad y 10 cm de diámetro distribuidos en 4 de los parches mencionados anteriormente. Cada muestra se colocó en bandejas plásticas (25 x 18 x 5 cm) sobre un soporte de 1 cm de arena y se llevaron a un invernadero con una temperatura entre 25 y 30°C, se mantuvieron a capacidad de campo y luz natural. Las plántulas emergentes de *A. dealbata* se registraron y removieron cada dos días, durante dos meses. Pasado este tiempo, se procedió a separar las posibles semillas de la especie que hubieran permanecido en el suelo sin germinar con la ayuda de un tamiz de 1mm de lado. De esta manera el suelo pasa a través del tamiz y las semillas quedan atrapadas en la malla. Las semillas separadas se

expusieron a un pre-tratamiento que surgió a partir del resultado del experimento de imbibición (ej. Escarificación; ver resultados) y se colocaron en cajas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro humedecido con agua destilada. Las cajas se pusieron en cámaras de germinación a 25/15°C bajo un fotoperiodo de 12/12 horas (luz/oscuridad). Nuevamente, las semillas germinadas fueron registradas y removidas cada dos días, durante un mes. El criterio para considerar a la semilla como germinada fue la emergencia en 2 mm de la radícula. De acuerdo a los resultados, el banco de semillas se clasificó en dos categorías: *transitorio*, si sus semillas germinaron en invernadero; o *persistente*, semillas que no germinaron en invernadero pero que están viables y germinaron en las cámaras de germinación una vez efectuado algún pre-tratamiento (modificado de Astegiano et al. 2010).

Morfología de la plántula.-

Se pusieron a germinar 15 semillas en invernadero con una temperatura entre 25 y 30°C y luz natural. Los recipientes se mantuvieron a capacidad de campo. Se esperó a que las plántulas cuenten con su primer folíolo fotosintéticos para realizar la caracterización morfofuncional, la cual se realizó siguiendo la clasificación propuesta por Garwood (1996) quien se basó en tres características del cotiledón: (i) Exposición: fanerocotilar/criptocotilar; (ii) Posición: Epigea/hipogea; (iii) Textura: foliácea/almacenamiento de reserva. Además, para dar idea de sus dimensiones se midió el largo, ancho y espesor del cotiledón con un calibre digital. Esta última medida, se relaciona directamente con el grado de diferenciación fotosintética (Kitajima 1996); es decir, los cotiledones cuyo espesor es inferior a 1 mm tienen una alta tasa fotosintética neta, mientras que en aquellos cuyo espesor es superior a 1 mm, la tasa fotosintética es suficiente para balancear la tasa de respiración (Fenner 2000).

Comparación entre A. dealbata y representantes nativos.-

Vachelia aroma y V. caven son especies leñosas que habitan regiones áridas y semiáridas entre 0 y 1.500 m s.n.m (Zuloaga & Morrone 1999). En Córdoba, forman parte del elenco de leñosas de los bosques xerofíticos subtropicales (provincia fitogeográfica Chaqueña;

Cabrera 1979) y son características de áreas abiertas y disturbadas (Funes & Venier 2006; Venier et al. 2012, en prensa). Para responder el objetivo número cinco se realizó una comparación de distintos aspectos del nicho regenerativo entre *A. dealbata*, y datos tomados de la literatura de *V. aroma* y *V. caven* (Funes & Venier 2006; Ferreras & Galetto 2010; Venier et al. 2012, en prensa) y se discutió en el contexto de la "hipótesis de la naturalización" de Darwin. Entre los puntos que se compararon se encuentran: la presencia de dormición física, el régimen de temperatura óptimo para la germinación, la respuesta germinativa frente a la exposición al fuego y calidad de luz y la estrategia que presenta el banco de semillas.

Análisis de datos.-

En el experimento de imbibición, para ver las diferencias en el (%) incremento de peso de las semillas, se utilizó un test no paramétrico de Kruskal Wallis (factor: escarificación), ya que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Lo mismo sucedió en el experimento de temperatura y luz, por lo que el "porcentaje de germinación" se transformó a "potencia cuadrada" y se le realizó un análisis de varianza (ANOVA) a dos factores (luz y temperatura) con interacción, mientras que el "índice de velocidad de germinación (IVG)" se analizó con un test no paramétrico de Kruskal Wallis (factor: temperatura). Con este último test también se analizó el porcentaje de germinación y el IVG de la exposición al fuego (factor: temperatura/tiempo de exposición). En el experimento de calidad de luz, las variables se analizaron con un ANOVA a un factor (calidad de luz) y para la densidad de semillas en el banco de semilla, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) con distribución de Poisson utilizando la variable "estrategia" como efecto fijo. En todos los casos, los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se evaluaron mediante el test de Shapiro Wilks (modificado) y test de Levene, respectivamente. Las comparaciones entre tratamientos se realizaron mediante el test de Tukey y LSD Fisher. Se consideró un nivel de significancia de $P \le 0.05$. Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2013).

RESULTADOS.-

La semilla.-

Las semillas de *Acacia dealbata* presentan una forma elíptica con un extremo levemente ahusado, su coloración va de marrón oscuro a negro y presentan un arilo de color claro en uno de sus ápices (Fig. 3a y b). En la Tabla 1 se presentan algunas medidas promedio para dar idea de sus dimensiones.

Tabla 1: Dimensiones y peso promedio (± EE) de las semillas de *A. dealbata*.

Largo (mm)	4.946 ± 0.004
Ancho (mm)	2.950 ± 0.002
Espesor (mm)	1.451 ± 0.002
Peso (mg)	13.26 ± 0.03

Experimento de imbibición.-

El peso de las semillas aumentó con el tiempo en ambos tratamientos, pero fue significativamente mayor (P = 0.002; H = 9.51) en las semillas escarificadas (117.4 ± 15.6 %) que en las no escarificadas (15.1 ± 2.4 %) (Fig. 5). El peso alcanzado al cabo de 24 hs, en promedio, fue de 840 mg y 400 mg, respectivamente, evidenciando que las semillas de *A. dealbata* presentan una cubierta impermeable al agua que se rompe con la escarificación mecánica. Debido a este resultado, los experimentos posteriores, se realizaron con semillas escarificadas.

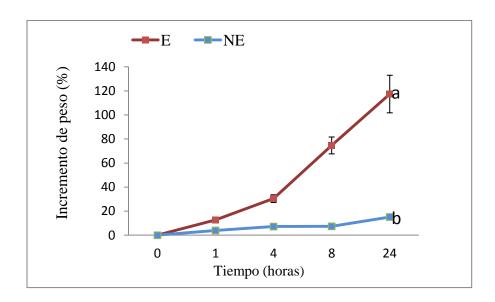


Figura 5: Porcentaje de incremento de peso de las semillas de *A. dealbata* después de 1, 4, 8 y 24 horas de imbibición (media \pm EE). [Semillas escarificadas (E): cuadrados rojos; semillas no escarificadas (NE) cuadrados azules]. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($P \le 0.05$).

Experimento de temperatura y luz.-

El porcentaje de germinación de las semillas de *A. dealbata* fue afectado significativamente por la temperatura (P < 0,0001; F = 56,48) y la luz (P = 0,0024; F=11,49) y se observaron interacciones entre los tratamientos (P = 0,0177; F = 4,09), siendo la temperatura el factor más importante en el control de la germinación. El porcentaje de germinación fue nulo bajo el régimen de temperatura de 35/20°C, tanto en luz como en oscuridad permanente, mientras que en 25/15°C, 20/10°C y 10/5°C y en condiciones de luz, las germinaciones fueron superiores al 68%, siendo 20/10°C el rango óptimo de temperatura para la germinación (superior a 84%) (Fig. 6a). Vale aclarar que todas las semillas de los tratamientos bajo 35/20°C fueron infectadas por hongos y murieron poco tiempo después del comienzo de la incubación. El índice de Velocidad de germinación (IVG) cambió significativamente entre los diferentes regímenes de temperaturas (P = 0,0025; H=14,12). Los valores más altos de IVG se dieron bajo el régimen de 20/10°C y los más bajos se dieron bajo 10/5°C (Fig. 6b). Finalmente, el índice de Germinación Relativa a la Luz (GRL) presentó, en todos los tratamientos de temperatura (a excepción de 35/20°C),

valores entre 0,25 y 0,75 por lo que se considera que las semillas de *A. dealbata* son indiferentes a la luz (Tabla 2).

Tabla 2: Índice de Germinación Relativa a la Luz (GRL) para A. dealbata bajo diferentes regímenes de temperatura.

	35/20	25/15	20/10	10/5
GRL	-	0,62	0,51	0,54

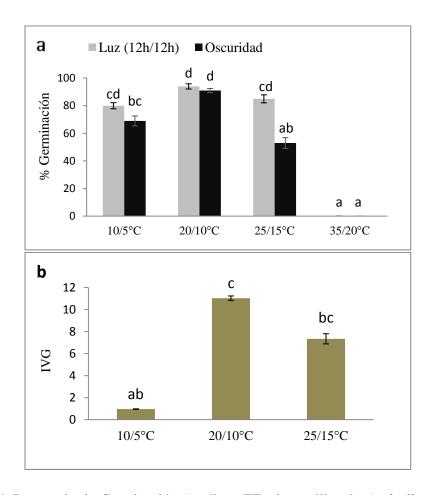


Figura 6: (a) Porcentaje de Germinación (media \pm EE) de semillas de *A. dealbata* incubadas a 35/20°C, 25/15°C, 20/10°C y 10/5°C, bajo 12/12 hs de luz (barras grises) y oscuridad total (barras negras). (b) Índice de Velocidad de Germinación (media \pm EE) de cada tratamiento. No existen valores de IVG para el régimen de 35/20°C. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($P \le 0.05$).

Calidad de luz.-

No se detectaron diferencias significativas en los porcentajes de germinación de A. dealbata entre los distintos tratamientos de luz (P = 0.3086; F = 1.34) (Fig. 7a). Se registró un alto porcentaje de semillas germinadas tanto en R/RL=0,15 ($92 \pm 2\%$) y R/RL=4,47 ($93.0 \pm 2.5\%$), como así también en el tratamiento control ($84.0 \pm 6.7\%$).

De manera contraria, los valores del IVG resultaron ser significativamente diferentes entre tratamientos (P = 0.0023; F = 12.79). El control se distinguió de los dos tratamientos de luz (Fig. 7b), en los que se obtuvieron mayores valores de velocidad de germinación.

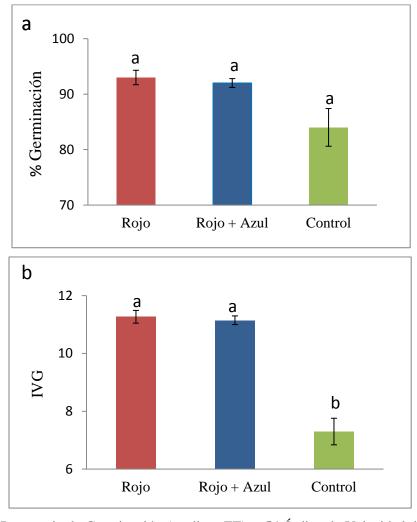


Figura 7: (a) Porcentaje de Germinación (media \pm EE) y (b) Índice de Velocidad de Germinación (media \pm EE) de semillas de *A. dealbata* bajo diferentes calidades de luz [R/RL=4,47 (barra roja); R/RL=0,15 (barra azul); y control (barra verde)]. Letras distintas entre las columnas indican diferencias significativas ($P \le 0,05$).

Exposición al fuego.-

Los porcentajes de germinación evidenciaron diferencias significativas para los distintos tratamientos de temperatura/tiempo de exposición (P = 0,0013; H = 16,69). Sin embargo, ningún tratamiento se diferenció significativamente del control. A 90°C las semillas germinadas superaron, en promedio, el 60% ($60,0 \pm 1,2$ % para un minuto y 66 ± 2 % para 5 minutos, específicamente), mientras que a 190°C la germinación fue directamente nula tanto en 1 minuto como en 5 minutos de exposición (Fig. 8a). Los valores de IVG presentaron diferencias significativas (P = 0,0043; H = 14,24) entre el control y el tratamiento de 90°C con respecto al tratamiento de 190°C, ya que dentro de esta última temperatura (para ambos tiempos de exposición) los valores son nulos como consecuencia de que no hubo germinaciones (Fig. 8b). En términos generales, los valores promedio de IVG son bajos, por lo que se deduce que requirieron más días para germinar.

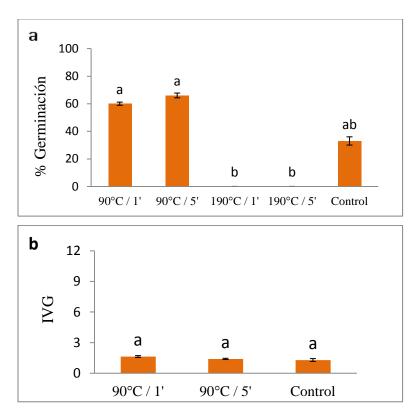


Figura 8: (a) Porcentaje de Germinación (media \pm EE) de semillas de *A. dealbata* expuestas a temperaturas simuladas de fuego (90°C y 190°C) con sus respectivos tiempos de exposición (1 y 5 minutos) y el tratamiento control. (b) Índice de Velocidad de Germinación (media \pm EE) de cada tratamiento. No existen valores de IVG para 190°C (1 y 5 minutos). Letras distintas entre las columnas indican diferencias significativas ($P \le 0.05$).

Banco de semillas.-

Acacia dealbata tiene el potencial de formar banco de semilla tanto transitorio como persistente, según la clasificación propuesta por Thompson et al. (1997). Sin embargo, como se puede observar en la figura 9, la cantidad de semillas que germinaron en las cámaras de germinación (104.2 ± 5.8 semillas/m²; porción persistente del banco) fue significativamente mayor (P < 0.0001) que las que germinaron durante el periodo de invernadero (33.1 ± 1.5 semillas/m²; porción transitoria del banco).

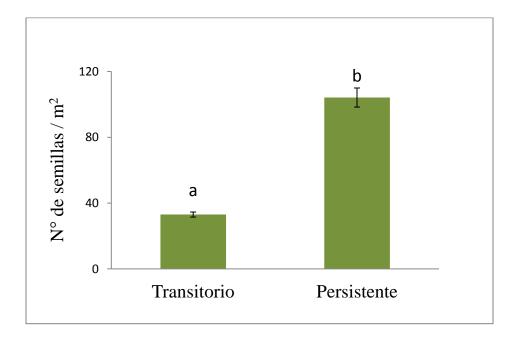


Figura 9: Estrategia del banco de semilla de *A. dealbata*. Valor medio (\pm EE) del número de semillas viables/ m². Letras distintas entre las columnas indican diferencias significativas (P \leq 0,05).

Morfología de la plántula.-

Las plántulas de *A. dealbata* exhiben una estrategia de tipo fanerocotiledonar de posición epigea y textura foliácea, según la clasificación propuesta por Garwood (1996). Sus cotiledones de color verde son fotosintéticamente activos y aparecen al cabo de 5 días aproximadamente (fig. 3c). Sus dimensiones promedio son, $5,85 \pm 0,07$ mm de largo; $2,84 \pm 0,03$ mm de ancho y $0,50 \pm 0,02$ mm de espesor.

DISCUSION

Imbibición.- Según los resultados obtenidos, es evidente que las semillas de A. dealbata presentan una cubierta seminal impermeable al agua que se rompe (o debilita) con la escarificación mecánica, la cual facilita la entrada de agua y subsecuente imbibición de la semilla, reflejándose en un mayor incremento de peso con respecto a las semillas no escarificadas. Por lo tanto, la dormición física es un rasgo claramente presente en esta especie, común a otros miembros de la familia Fabaceae (Baskin et al. 2000; Baskin 2003; Van Assche et al. 2003; Venier et al. 2012) El hecho que sólo germinan unas pocas semillas no escarificadas resalta la importancia de los procesos de escarificación en esta especie. La presencia de una cubierta seminal impermeable no solo ofrece protección frente a las fluctuaciones de humedad y temperatura que podrían dañar el embrión (Mohamed-Yasseen et al. 1994) sino que además, su principal función es controlar la germinación para maximizar el éxito del establecimiento y supervivencia de la plántula (Bell et al. 1995; Allen & Mayer 1998; Fenner & Thompson 2005; Venier et al. 2012). Sería interesante, para complementar estos hallazgos, realizar estudios que determinen los factores bióticos y abióticos que podrían romper la dormición de las semillas, como por ejemplo, el paso por el tracto digestivo de los dispersores, agentes patógenos del suelo, etc. (Baskin & Baskin 1998, 2014)

Temperatura y luz.- La especie exhibió altos porcentajes de germinación bajo los regímenes de 25/15°C, 20/10°C y 10/5°C, tanto en luz como en oscuridad, aunque la temperatura resultó ser el factor de mayor influencia sobre el proceso germinativo. En consecuencia, se puede afirmar que A. dealbata tiene la ventajosa capacidad de germinar bajo un amplio rango de temperaturas. Es así que, en condiciones naturales, podría explotar una gran ventana temporal comprendida entre el inicio del otoño (mes de marzo) y el final de la primavera (mes de diciembre) aproximadamente, de acuerdo al régimen de temperaturas del bosque Chaqueño Serrano (Capitanelli 1979). Además, según Baskin & Baskin (1998) y Baskin et al. (2000, 2004) germinar en un amplio rango de temperaturas es una característica común a las semillas que poseen dormición física una vez que éstas son escarificadas natural o artificialmente (Funes & Venier 2006; Funes et al. 2009). Por otro lado, la nula germinación bajo el régimen de temperatura más alto (35/20°C) podría indicar

cierta "memoria" en el patrón de germinación. Esta especie proviene de ambientes áridos de Australia y es una común invasora de sistemas de clima mediterráneo, como la región del Bío Bío en Chile (Fuentes-Ramirez et al. 2010, 2011) o los Fynbos Africanos (Lorenzo 2010; Le Maitre et al. 2011; Aguilera et al. 2015). Si las semillas que dieron origen a las poblaciones bajo estudio provinieran de alguna de las fuentes mencionadas es probable que éstas todavía conserven el comportamiento de la población madre. La presencia de una memoria epigenética se ha observado en otros caracteres en plantas (Whittle et al. 2009). Aún así, esto es muy especulativo y futuros experimentos deberían realizarse para corroborar esta hipótesis.

La velocidad de germinación, también se vio afectada bajo las distintas temperaturas. En este caso, el mayor valor promedio del IVG se dio bajo el régimen de 20/10°C, temperatura en la cual se observó el mayor porcentaje de germinación. Según Grey et al. (2011), en la mayoría de los casos, la velocidad de germinación tiende a incrementarse a medida que aumenta la temperatura, aunque temperaturas muy altas también tienden a disminuirla, dentro de ese rango es posible encontrar la temperatura óptima de germinación. Si bien en este trabajo se puede observar este patrón, los límites entre temperaturas no están bien definidos ya que se trabajó con regímenes y no valores constantes. Sin embargo, es posible considerar a 20/10°C como el régimen de temperatura óptimo para la germinación de *A. dealbata*.

Por otro lado, considerando que la especie germina satisfactoriamente a bajas temperaturas (aunque más lentamente), no sería desatinado esperar que su expansión se produzca hacia altitudes mayores, donde la temperatura va en descenso. De esta manera, la especie se adentraría en el segundo cinturón altitudinal de vegetación, conocido como 'romerillar' (Luti et al. 1979). Si bien corresponden estudios específicos para apoyar esta idea, las observaciones a campo indican que la expansión de *A. dealbata* se dirige hacia las regiones más bajas del gradiente altitudinal que corresponden al Bosque Serrano.

Con respecto a los requerimientos de luz para la germinación, según los valores de GRL, las semillas de *A. dealbata* resultaron ser indiferentes a la luz bajo todos los regímenes de temperatura estudiados. Vale destacar que, si bien se evidenciaron diferencias significativas entre los tratamientos de luz y oscuridad bajo el régimen de 25/5°C, en todas las temperaturas las germinaciones en oscuridad total, superaron el 50%. Por lo que, en

definitiva la luz no sería un requisito indispensable para la germinación (Ver 'Calidad de luz').

Calidad de luz.- Teniendo en cuenta que las semillas de A. dealbata germinaron satisfactoriamente bajo diferentes calidades de luz (R:RL) y no mostraron diferencias con el tratamiento control, se reafirma que la luz no se presenta como un factor limitante y, por lo tanto, el comportamiento germinativo de las semillas estudiadas es independiente de la misma. En este contexto, y en relación a los valores del GRL antes mencionados, se deduce que las semillas de A. dealbata podrían germinar sin dificultades tanto en parches abiertos o "gaps" (alta proporción R:RL) como en sitios cerrados, donde la canopia de la vegetación genera condiciones más sombreadas (baja proporción R:RL). Para apoyar esto último, las observaciones a campo evidenciaron que la especie puede germinar bajo su propio dosel y formar parches de bosques monoespecíficos. Del mismo modo, y considerando que el sitio del que se tomaron las muestras de semillas presenta afloramientos rocosos, se podría esperar que las semillas germinen dentro de las grietas donde la llegada de luz es prácticamente nula.

Fuego.- El fuego es un factor ampliamente reconocido como promotor de la germinación en muchas especies de Acacias Australianas (Auld & O' Connell 1991), incluso para A. dealbata (Lorenzo et al. 2010; Le Maitre et al. 2011). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo no apoyan los antecedentes de la especie en relación a dicho factor.

Por un lado, se observó que la temperatura más alta (190°C) por sí misma, produce la muerte de las semillas en su totalidad, lo que indicaría que un evento de fuego de alta intensidad generaría un impacto sumamente negativo para las semillas de *A. dealbata* que forman parte del banco de semillas. Por otro lado, la exposición a 90°C (para ambos tiempos), generó porcentajes de germinación relativamente altos, aunque este resultado no se puede atribuir al shock de calor provocado por la exposición al fuego, ya que no fue estadísticamente diferente al porcentaje germinativo del tratamiento control. El hecho de que haya germinado una buena proporción de semillas a 90°C, podría deberse a que éstas han permanecido almacenadas en seco durante aproximadamente seis meses, lo que pudo haber contribuido a romper la dormición de las semillas y promover la germinación. Aún

así, esto queda sujeto a estudios posteriores. En definitiva, la temperatura más baja no tuvo efecto sobre la germinación y la más alta produjo una mortalidad total, por lo que sería interesante para futuras investigaciones, determinar la respuesta germinativa de *A. dealbata* frente a intensidades de fuego intermedias (entre 90°C y 190°C). Esto podría ser una contribución significativa para diagramar estrategias de manejo de especies exóticas invasoras, teniendo en cuenta que el fuego es un disturbio frecuente en el bosque Chaqueño Serrano y, en general, se ve magnificado por causas antrópicas (Zak & Cabido 2002).

Banco de semilla.- Los resultados evidenciaron que A. dealbata tiene la capacidad de formar banco de semillas tanto transitorio como persistente. Esto le permitiría a la especie mantener un número de propágulos año a año (porción transitoria) y, además, persistir en años de baja producción de semillas (porción persistente) (Baskin & Baskin 1998, 2014). En el mismo sentido, un banco de semillas persistente significa una ventaja en aquellos hábitats que experimentan disturbios frecuentes, donde las oportunidades para el establecimiento son impredecibles en el tiempo (Fenner & Thompson 2005; Richardson & Kluge 2008). Esta condición ambiental, muchas veces, favorece la rápida colonización de las especies exóticas invasoras (Hobbs & Huenneke 1992; Rejmánek 1995; McAlpine & Jesson 2008). Además, la formación de banco de semillas persistente se ve favorecido por la presencia de dormición física (Baskin & Baskin 1998, 2014) aunque esta condición, en muchos casos, no es ni necesaria ni suficiente (ver Thompson et al. 2003; Fenner & Thompson 2005).

La capacidad de formar bancos de semillas es una estrategia para la dispersión de propágulos en el tiempo y, como se mencionó anteriormente, es una característica a tener muy presente a la hora de generar estrategias de manejo. Es decir, los programas de erradicación de especies exóticas invasoras deben prolongarse tanto como la vida del banco de semillas para dar resultados satisfactorios (Panetta 2004; McAlpine & Jesson 2008). Estudios sobre la longevidad de Acacias Australianas invasoras (*A. cyclops* y *A. saligna*) sostienen que sus semillas pueden llegar a persistir 50 años o más (Holmes 1989; Richardson & Kluge 2008).

Morfología de la plántula.- Las plántulas de A. dealbata poseen cotiledones fotosintéticamente activos, por lo que ésta especie utiliza la luz como fuente de energía para su crecimiento y desarrollo inicial. Debido a que los cotiledones no superan el milímetro de espesor, las plántulas de esta especie poseen una alta tasa fotosintética neta, según la clasificación de Kitajima (1996). Las plantas con alta capacidad fotosintética también exhiben, altas tasas de acumulación de biomasa y crecimiento (Lambers & Poorter 1992) y, por tanto, pueden superar a las especies de crecimiento más lento y colonizar rápidamente un área (Grime & Hunt 1975).

En general, existe una fuerte correlación entre el tamaño de la semilla y la morfología funcional del cotiledón (Zanne et al. 2005). Así, las plántulas de *A. dealbata* se desarrollarían mejor en ambientes con alta disponibilidad de luz, donde el rápido crecimiento autótrofo compensaría el tamaño reducido de la semilla (Garwood 1996). En este contexto, se puede decir que la especie no presenta estrictos requerimientos de luz para la germinación; pero éste sí podría ser un factor limitante para el crecimiento y desarrollo de la plántula. En consecuecia, las poblaciones de *A. dealbata* tenderían a expandirse en parches abiertos o sitios de vegetación baja como pastizales o matorrales. No obstante, estudios realizados en ecosistemas Mediterráneos de Chile, demostraron que la especie tiene la capacidad de crecer bajo intensidades de luz realmente bajas, por lo que presenta una gran tolerancia a la sombra. Esto se debe a que *A. dealbata* puede optimizar su rendimiento fotosintético bajo condiciones de luz escasa, lo que indudablemente ha contribuido a su potencial invasor en este sistema (Aguilera et al. 2015). Aún así, sería necesario, estudiar el comportamiento de la plántula frente a distintas intensidades de luz, en un sistema como el bosque Chaqueño.

Análisis comparativo entre Vachellia aroma, Vachellia caven y Acacia dealbata (anexo I).Para empezar, la presencia de dormición física impuesta por una cubierta seminal impermeable es un rasgo común a las tres especies en cuestión, ya que la imbibición de las semillas se ve facilitada cuando éstas son escarificadas manualmente (Funes & Venier 2006; Venier et al. 2012).

Con respecto al banco de semillas, *A. dealbata* es la única especie de las tres, que forma un banco de semillas persistente. Según lo reportado en el trabajo de Ferreras y

Galetto (2010), *V. aroma* tiene la capacidad de formar banco de semillas (aún no existen registros en la literatura sobre el banco de semillas de *V. caven*). Sin embargo, la densidad de semillas del mismo es realmente insignificante en comparación con la densidad del banco de *A. dealbata*. Esta diferencia es un rasgo clave para esta última, por un lado, porque tiene la ventaja fundamental de mantener sus poblaciones año tras año, aún en periodos de baja producción de semillas; atributo ausente en *V. aroma*. Y por otro lado, porque una mayor densidad de propágulos aumentan considerablemente las chances de expandir sus poblaciones, establecerse y alcanzar el éxito de invasión (Lorenzo et al. 2010).

Por otro lado, la longevidad de las semillas está relacionada con la forma y el tamaño de las mismas. Las semillas persistentes son más pequeñas, livianas y compactas, lo que les permite penetrar el suelo con más facilidad (Baskin and Baskin 1998, Fenner & Thompson 2005). *Acacia dealbata* presenta semillas más pequeñas que *V. aroma y V. caven*, lo que significa una ventaja a la hora de enterrarse, alcanzar una mayor profundidad, y a su vez, contribuir a su longevidad en el banco de semillas. En el mismo sentido, según lo reportado por varios autores, las especies invasoras poseen semillas más pequeñas que aquellas no invasivas, lo que en general, se relaciona con la rápida colonización de sitios disturbados (Rejmànek & Richardson 1996; Hamilton et al. 2005; Tecco et al. 2012).

En cuanto a los requerimientos de temperatura se desprende que las tres especies tienen la capacidad de germinar bajo un amplio rango de temperaturas. Sin embargo, las especies nativas poseen su óptimo de germinación bajo el régimen de 25/15°C y tienden a germinar mejor hacia temperaturas más altas, típicas de la época estival, momento del año en el que se concentran las precipitaciones en el Bosque Chaqueño (Funes et al. 2009). *Acacia dealbata*, por el contrario, tiene su óptimo de germinación bajo el régimen de 20/10°C (único rango en que *A. dealbata* germina significativamente más rápido que *V. caven y V. aroma*) y tiende a germinar mayormente bajo regímenes de temperaturas más bajos. Por lo que, en definitiva, las tres especies parecen tener las mismas posibilidades de germinar y este proceso se desencadenaría en diferentes periodos del año.

Por otro lado, las tres especies muestran respuestas similares frente a los requerimientos de luz, ya que germinan de la misma manera tanto en luz como en oscuridad, como así también, alcanzan un alto porcentaje de germinación (entre el 84% y el 100% de las semillas) frente a las distintas calidades de luz. Esto indicaría que la luz no es

un factor indispensable para el proceso germinativo y tanto las especies nativas como *A. dealbata*, podrían prosperar sin dificultades en sitios abiertos y/o cerrados. Sin embargo, *A. dealbata* germina notablemente más rápido bajo la luz del rojo y del rojo lejano, lo que le confiere una ventaja competitiva dentro de sitios cerrados, donde podría colonizar más rápidamente. Probablemente, la disponibilidad de luz tome otra relevancia durante el establecimiento de las plántulas, aunque esta hipótesis requiere de estudios específicos.

El efecto de la simulación de fuego sobre la germinación es similar para las tres especies. En el caso de las especies nativas, ni la temperatura (90°C y 190°C) ni el tiempo de exposición (1 y 5 minutos) generan un efecto sobre los porcentajes de germinación. A pesar de ello, vale destacar que ningún tratamiento produce la mortalidad de las semillas como sucede con A. dealbata bajo la exposición a 190°C (Venier et al. en prensa). Le Maitre et al. (2011) han documentado cómo el fuego (y otros disturbios) afecta el proceso de invasión de dos especies exóticas invasoras del mismo género Acacia saligna en Sudáfrica y Acacia longifolia en Portugal. Observaron, por ejemplo, que en los fynbos africanos, el fuego estimula la germinación de las semillas, tanto de las especies nativas como de A. saligna, mientras que en las dunas costeras de Portugal, el paso del fuego favorece mayormente a la germinación de A. longifolia más que a las semillas de representantes nativos. En otros casos, sucede que el fuego no promueve la germinación de las especies exóticas, pero disminuye la densidad del banco de semillas de la comunidad nativa, por lo que a largo plazo estaría impactando directamente sobre ésta última y facilitando, a su vez, la expansión de exóticas (Fenner & Thompson 2005). Para las especies aquí comparadas, el fuego no representa un estimulo suficiente para asegurar la eliminación (o daño) de la cubierta seminal y promover la germinación. Sin embargo, un hecho concreto es que las altas temperaturas (alrededor de 190°C) generan la destrucción total de las semillas de A. dealbata. Por lo que en definitiva, en un sistema como el bosque Chaqueño Serrano donde el fuego es un disturbio frecuente, un evento de tal intensidad podría significar una desventaja para esta especie, a la hora de sortear la fase de latencia.

En resumen, *Vachellia aroma*, *V. caven* y *Acacia dealbata* comparten más similitudes que diferencias en términos de caracteres regenerativos. Esto podría deberse a que son especies que comparten una historia evolutiva, por lo que, en el contexto de la hipótesis de la naturalización, *A. dealbata* se presenta como una fuerte competencia para las

especies nativas, lo que impactaría de manera negativa sobre su éxito de invasión. No obstante, no es correcto afirmar que A. dealbata no tendría éxito como especie invasora en el bosque Chaqueño Serrano, al menos por dos motivos: en primer lugar, los datos obtenidos en este trabajo y la información disponible para las especies relacionadas, no son evidencia suficiente; en el presente se estudiaron solo algunos rasgos del nicho regenerativo. Sería interesante seguir profundizando en los factores que afectan el proceso germinativo, como así también, los rasgos vegetativos en el estadio adulto que le permiten a la especie competir, crecer y sobrevivir exitosamente (Tecco et al. 2012). Del mismo modo, reconocer los agentes que promueven o limitan la expansión de A. dealbata como, la presión de propágulos, su interacción con la biota local, entre otros (Giorgis et al. 2011, 2016) aportaría información sumamente útil para la comprensión de este proceso. En segundo lugar, existen hipótesis alternativas que sostienen lo contrario a la hipótesis propuesta por Darwin, es decir, que el hecho de que las especies exóticas compartan rasgos con las especies nativas les permitiría prosperar mejor en un nuevo entorno (Duncan & William 2002; Strauss 2006). Es por esto que, la inferencia en el éxito o fracaso de una especie durante el proceso de invasión depende, en gran medida, del punto de vista desde el que se analice y no es apropiado creer en la existencia de un solo factor o una sola hipótesis que controla el este complicado proceso.

Consideraciones finales.-

Los atributos regenerativos tienen una clara influencia sobre la tasa de expansión de las especies exóticas en un nuevo sistema. Es por esto que el estudio de las respuestas germinativas de *A. dealbata* frente a distintos factores conduce a una mejor comprensión de su autoecología y aporta conocimientos para el desarrollo de estrategias de manejo.

Los resultados obtenidos en este trabajo, permiten argumentar que *A. dealbata* posee requerimientos germinativos generalistas. Así como también, que características como la presencia de dormición física, un banco de semillas denso y persistente y, probablemente, un rápido crecimiento en el estadio de plántula la posicionan, indudablemente, como una buena candidata a la invasión en el sistema de Bosque Serrano. En el mismo sentido, sus caracteres regenerativos coinciden en gran medida con los

representantes de la comunidad nativa aquí analizados, por lo que *A. dealbata* podría considerarse una competidora real y fuerte.

Debido a que casi no existen registros en la literatura que evalúen el potencial invasor de *A. dealbata* en los ecosistemas argentinos, mucho menos en la provincia de Córdoba, este trabajo pretende ser una base sobre la que se construyan nuevos conocimientos tanto de los rasgos de *A. dealbata* que le confieren invasividad, como las características del entorno natural que lo disponen a la invasión.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilera, N., Sanhueza, C., Guedes, L.M., Becerra, J., Carrasco, S. & Hernandez, V. (2015). Does *Acacia dealbata* express shade tolerance in Mediterranean forest ecosystems of South America? *Ecology and Evolution* 215, 54 59.
- Allen, P.S. & Mayer, S.E. (1998). Ecological aspects of seed dormancy loss. Seed Science. 8, 183–191.
- Astegiano, J., Funes, G. & Galetto, L. (2010). Comparative studies on plant range size: linking reproductive and regenerative traits in two Ipomoea species. *Acta Oecologica*, 36, 454-462.
- Auld T. D. & O'Connell M. A. (1991). Predicting patterns of postfire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Australian Journal of Ecology* 16, 53–70.
- Baraloto, C.H.B. & Forget, P. M. (2007). Seed size, seedling morphology and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 94(6): 901–911.
- Baskin, C.C. (2003). Breaking physical dormancy in seeds focussing on the lens. *New Phytologist* 158, 229–232.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998), Seed. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego, USA: Academic Press.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2014), Seed. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination 2nd Edition. San Diego, USA: Academic Press.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. & Li, X. (2000). Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* 15,139–152.
- Baskin, J.M., Davis, B., Baskin, C. C.; Gleason, S. & Cordell, S. (2004). Physical dormancy in seeds of *Dodonea viscosa* (*Sapindales*, Sapindaceae) from Hawaii. *Seed Science Research* 14, 81-90.
- Bell, D.T., Rokich, D.P., McChesney, C.J. & Plummer, J.A. (1995). Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. *Journal of Vegetation Science* 6, 797–806.
- Booth, M. S., Caldwell, M. M. & Stark, J. M. (2003) Variation in the establishment of a non native anual grass influences competitive interactions with Mojave Desert perennials. *Journal Ecology* 91, 36-48.
- Brown, J., Enright, N.J. & Miller, B.P. (2003). Seed production and germination in two rare and three common co occurring *Acacia* species from south east Australia. *Austral Ecology*, 28(3), 271–280.
- Cabrera, A. (1979). *Regiones fitogeográfias argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, (2da edición). Buenos Aires, Argentina: Acme.
- Callaway, R. M., Thelen, G. C., Rodriguez, A. & Holben, W. E. (2004). Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427, 731-733.
- Capitanelli R.G. (1979) Clima. En. In: Vazquez J., Miatello R. & Roqué M. (eds). *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Buenos Aires, Argentina, Boldt.
- Carrillo-Gavilán, A., Espelta, J.M. & Vilá, M. (2012). Establishment constraints of an alien and a native conifer in different habitats. *Biological Invasions* 14(6), 1279–1289.
- Climate-data (2016). Datos climaticos mundiales. Disponible en: http://es.climate-data.org (15 de diciembre de 2016).

- Daehler, C.C. (2003). Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 183–211.
- D'Agostino, A. B., Gurvich, D. E., Ferrero, M. C., Zeballos, S. R. & Funes, G. (2012) Requerimientos germinativos de enredaderas características del Chaco Serrano de Córdoba, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 60 (4), 1513-1523.
- Danthu, P., Ndongo, M., Diaou, M, Thiam, O., Sarr, A. Dedhiou, B. & Ould Mohamed Vall, A. (2003). Impact of bush fire on germination of some West African *acacias*. *Forest Ecology and Management* 173(1-3), 1–10.
- Darwin, C. (1859) 'The origin of species by means of natural selection'. London, UK: Murray.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., & Tablada, M. (2013). InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. http://www.infostat.com.ar.
- Dennill, G.B. & Donnelly, D. (1991). Biological control of Acacia longifolia and related weed species (Fabaceae) in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37(1-3), 115–135.
- Duncan, R.P. & Williams, P.A. (2002) Darwin's naturalization hypothesis challenged. Nature 417, 608.
- Duncan, R.P., Diez, J.M., Sullivan, J.J., Wangen, S. & Miller, A. (2009). Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90(8), 2129–2138.
- Ferreras, A.E. & Galetto, L. (2010). From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica*, 36(2): 211–218.
- Ferreras, A.E., Funes, G. & Galetto, L. (2014). Evaluación interanual de las estrategias regenerativas de la especie exótica invasora *Gleditsia triacanthos* en relación a la nativa *Acacia aroma* en el bosque chaqueño serrano de Córdoba (Argentina). *Bosque (Valdivia)* 35(2), 155–162.
- Fenner, M. (2000) Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities 2da ed. Wallingford, England: CABI publishing.
- Fenner, M. & Thompson, K. (2005). The ecology of seeds. Camdbridge, UK: Cambridge University Press.
- Funes, G & Venier, P. (2006). Dormancy and germination in three *Acacia* (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Science Research* 16,77-82.
- Funes, G., Díaz, S. & Venier, MP. (2009). La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología Austral* 19, 129 138.
- Fuentes-Ramirez, A., Pauchard, A., Marticorena, A. & Sánchez, P. (2010). Relación entre la invasión de *Acacia dealbata* Link (Fabaceae: Mimosoideae) y la riqueza de especies vegetales en el centro-sur de Chile. *Goyana Botanica* 67(2), 188–197.
- Fuentes-Ramírez, A., Pauchard, A., Cavieres, L.A. & García, R.A. (2011). Survival and growth of *Acacia dealbata* vs. native trees across an invasion front in south-central Chile. *Forest Ecology and Management* 261(6), 1003–1009.
- Garwood, N. C. (1996). Functional morphology of tropical tree seedling pp. 59–129. In M. D. Swaine [ed.], The ecology of tropical forest tree seedlings, Paris, France: UNESCO/Parthenon.

- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Tecco, P. A., Cabido, M., Poca, M., & von Wehrden, H. (2016) Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biological Invasions*, 1-12.
- Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cingolani, A. M., Renison, D., Marcora, P., & Paiaro, V. (2011). Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions*, 13(6), 1423-1434.
- Giorgis, M. & Tecco, P. (2014). Árboles y arbustos invasores de la provincia de Córdoba (Argentina): una contribución a la sistematización de bases de datos globales. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49 (4): 581-603.
- González-Muñoz, N., Costa-Tenorio, M. & Espigares, T. (2012). Invasion of alien *Acacia dealbata* on Spanish *Quercus robur* forests: Impact on soils and vegetation. *Forest Ecology and Management* 269, 214–221.
- Grey, T.L., Beasley, J.P., Webster, T.M., Chen, C.Y. (2011). Peanut seed vigor evaluation using a thermal gradient. *International Journal of Agronomy* 2011, 1-7.
- Grime J. P. & Hunt R. (1975) Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal Ecology* 63, 393–422.
- Grubb, P.J., (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, 107–145.
- Hamilton, M.A., Murray, B.R., Cadotte, M.W., Hose, G.C., Baker, A.C., Harris, C.J., Licari, D. (2005) Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters* 8, 1066–1074
- Hanley, M.E., Lamont, B.B. (2000). Heat pre-treatment and the germination of soil- and canopy-stored seeds of south-western Australian species. *Acta Oecología* 21, 315–32.
- Harden, G.J. (ed.) (1991) Flora of New South Wales, Vol. 2. Sydney, Australia: University Of New South Wales Press.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.K. (1992). Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6, 324–338.
- Holmes, P. M. (1989). Decay rates in buried alien Acacia seed populations of different density. *South African Journal of Botany* 55(3), 299-303.
- International Seed Testing Association. (1996). *International Rules for Seed Testing*. Rules Zürich, Switzerland. Pp. 335.
- Jaureguiberry P. & Díaz S. (2015) Post-burning regeneration of the Chaco seasonally dry forest: germination response of dominant species to experimental heat shock. *Acta Oecologia* 177, 689–699.
- Kitajima, K. (1996) Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedling, pp. 193 208. In: Swaine, M.D. (Ed.): The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. New York, USA: The Parthenon.
- Lake, J.C. & Leishman, M.R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117(2), 215–226.
- Lambers H. & Poorter H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23, 188–261.
- Lenda, M., Skórka, P., Knops, J.M.H., Moron, D., Tworek, S. & Woyciechowski, M. (2012). Plant

- establishment and invasions: an increase in a seed disperser combined with land abandonment causes an invasion of the non-native walnut in Europe. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 279(1733), 1491–1497.
- Levine, J. M., Vila, M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K. & Lavorel, S. (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London* 270, 775–781.
- Lorenzo, P., González, L. & J.Reigosa, M. (2010). The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia* dealbata Link in Europe. *Annuals Forest Science* 67, 101-111.
- Lorenzo, P., Pazos-Malvido, E., Rubido-Bará, M. & Reigosa, M.J. (2012). Invasion by the leguminous tree *Acacia dealbata* (Mimosaceae) reduces the native understorey plant species in different communities. *Australian Journal of Botany* 60(8), 669–675.
- Luti, R., Solís, M., Galera, M., Müller, N., & Berzal, M. (1979). Vegetación. 297-368 en: Vázquez, J., Miatello, R. & Roque, M. (eds), *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Buenos Aires, Argentina: Boldt.
- Le Maitre, D.C., Gaertner, M., Marchante, E., Ens, E.J., Holmes, P.M., Pauchard, A., O'Farrell, P.J., Rogers, A.M., Blanchard, R. Blignaut, J. & Richardson, D.M. (2011). Impacts of invasive Australian acacias: Implications for management and restoration. *Diversity and Distributions* 17(5), 1015–1029.
- Mack, R.N. (2003) Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasion. *International Journal of Plant Science* 164, 185-196.
- Maguire, J.D. (1962). Speeds of germination-aid selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2,176-7.
- Martínez J., Vega-Garcia, C., and Chuvieco, E. (2009). Human-caused wildfire risk rating for prevention planning in Spain. J. *Environmental Management* 90,1241–1252.
- Maslin,B. (2001). Introduction to *acacia*. In: A.E. Orchard & A.J.G. Wilson (eds.), Flora de Australia, Vol. HA, Mimosaceae, *Acacia park* 1; 3-13. Canberra, Australia: ABRS/ Melbourne, Australia: CSIRO Publishing.
- McAlpine, K.G. & Jesson, L.K. (2008). Linking seed dispersal, germination and seedling recruitment in the invasive species Berberis darwinii (Darwin's barberry). *Plant Ecology* 197(1), 119–129.
- McAlpine, K.G., Jesson, L.K., Kubien, D.S. (2008). Photosynthesis and water-use efficiency: a comparison between invasive (exotic) and non-invasive (native) species. *Austral Ecology* 33, 10–19.
- Milberg, P; Andersson, L.; & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* 10, 99-104.
- Mohamed-Yasseen, Y., Barringer, S.A., Splittstoesser, W.E., Constanza, S. (1994) The role of seed coats in seed viability. *Botanical Review* 60, 426–439.
- Panetta, F.D. (2004) Seed banks: the bane of the weed eradicator. *Fourteenth Australian Weeds Conference* 523–526.
- Pysek, P. & Richardson, D.M. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? 7.1 History of the Search for Traits and Shifts in Research Focus. *Biological Studies* 193, 97–125.

- Rejmánek, M. (1995) What makes a species invasive? pp 3–13. In: Pysek P, Prach K, Rejmanek M, Wade M (eds) Plant invasions: general aspects and special problems. Amsterdam, Paises bajos: SPB Academic Publishing.
- Rejmànek, M. & Richardson, D.M. (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77, 1655–1661.
- Richardson, D. M., & Kluge, R. L. (2008). Seed banks of invasive Australian Acacia species in South Africa: role in invasiveness and options for management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10(3), 161-177.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30(3), 409–431.
- Richardson, D.M. & Rejmanek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species a global review. *Diversity and Distributions* 17(5), 788–809.
- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.K. (2000). Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions. *Diversity and Distributions* 6(2), 93–107.
- Ricciardi, A. & Atkinson, S. K. (2004) Distinctiveness magnifies the impacts of biological invaders in aquatic ecosystem. *Ecology letters* 7, 781–784.
- Sakai, A.K. Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review Ecology Systematics* 32, 305–32.
- Sheppard A.W., Shaw R.H., & Sforza R. (2006). Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* 46, 93–117.
- Stohlgren, T. J., Binkley, D., Chong, G. W., Kalkhan, M. A., Schell, L. D., Bull, K. A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M. & Son, Y. (1999). Exotic plant species invade hot spots of ntive plant diversity. *Ecological Monographs* 69, 25-46.
- Strauss, S.Y., Webb, C.O. & Salamin, N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(15), 5841–5.
- Tecco, P.A., Ferreras, A.E., Gurvich, D.E. & Funes, G. (2012). Similarities in recruitment but differences in persistence in two related native and invasive trees: Relevance of regenerative and vegetative attributes. *Australian Journal of Botany* 60(4), 368–377.
- Thanos, C.A. & Georghiou, K. (1988) Ecophysiology of fire-stimulated seed germination in *Cistus incanus* ssp. creticus (L.) Hey Wood and *C. salvifolius* L. *Plant, Cell Environ*. 11:841–849.
- Theoharides, K.A. & Dukes, J.S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stage of invasion. *New Phytologist* 176(2), 256–273.
- Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. (1997) Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Thompson, K., Ceriani, R.M., Bakker, J.P., & Bekker, R.M. (2003). Are seed dormancy and persistence in soil related? *Seed Science Research* 13(2), 97–100.

- Van Assche, J.A., Debucquoy, K.L.A., Rommens, W.A.F. (2003) Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). *New Phytologist* 158, 315–323.
- Van Ruijven, J., De Deyn, G. B. & Berendse, F. (2003) Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the rol of plant species. *Ecology letters* 6, 910-918.
- Venier, P., Carrizo García, C., Cabido, M., Funes, G. (2012) Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *South African Journal of Botany* 79, 19 24.
- Venier, P., Cabido, M., Funes, G. (En prensa). Germination characteristics of five coexisting neotropical species of *Acacia* in seasonally dry Chaco forests in Argentina *Plant Species Biology*.
- Vitousek, P.M. (1990). Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57(1), 7–13.
- Vivanco, J. M., Bais, H. P., Stermitz, F. R., Thelen, G. C. & Callaway, R. M. (2004). Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology letters* 7, 285-292.
- Whittle, C. A., Otto, S. P., Johnston, M. O., & Krochko, J. E. (2009). Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in Arabidopsis thaliana This paper is one of a selection of papers published in a Special Issue from the National Research Council of Canada-Plant Biotechnology Institute. *Botany* 87(6), 650-657.
- Wilson, J.R.U., Gairifo, C., Gibson, M.R., Arianoutsou, M., Bakar, B.B., Baret, S., CelestiGrapow, L., DiTomaso, J.M., Dufour-Dror, J.M., Kueffer, C., Kull, C.A., Hoffmann, J.H., Impson, F.A.C., Loope, L.L., Marchante, E., Marchante, H., Moore, J.L., Murphy, D.J., Tassin, J., Witt, A., Zenni, R.D., Richardson, D.M. (2011). Risk assessment, eradication, and biological control: global efforts to limit Australian *Acacia* invasions. *Diversity and Distributions* 17,1030–1046.
- Williams, L. K., Kristiansen, P., Sindel, B. M., Wilson, S. C. & Shaw, J. D. (2016) Quantifying the seed bank of an invasive grass in the sub-Antarctic: seed density, depth, persistence and viability. *Biological Invasión* 18, 2093–2106.
- Zak M. & Cabido M. (2002) Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science* 5, 213–226.
- Zalba, S.M. & Villamil, C. B. (2002). Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4, 55–72.
- Zalazar, M., G. Funes & M.P. Venier. (2009). Factores que afectan la germinación de *Justicia squarrosa* Griseb, forrajera nativa de la región chaqueña de la Argentina. *Agriscientia* 26(1), 1-6.
- Zanne, A. E., Chapman, C.A. & Kitajima, K. (2005). Evolutionary and Ecological Correlates of Early Seedling Morphology in East African trees and shrubs. *American Journal of Botany* 92(6), 972–978.
- Zuloaga, F.O. & Morrone, O. (1999) Catálogo de plantas vasculares de la República Argentina. II. Dicotyledoneae. Monographs in systematics botany. Vol 74. St. Louis, Missouri, Missouri: Botanical Garden Press.

ANEXO I

Tabla comparativa de rasgos regenerativos entre especies nativas (*V. caven, V. aroma*) y *A. dealbata*. Ver detalles en 'Discusión'.

	Acacia dealbata	Vachellia caven	Vachellia aroma
Dormición física	Presente	Presente	Presente
Temperatura óptima de germinación	20/10°C	25/15°C	25/15°C
Respuesta a calidad de luz	Indiferente	Indiferente	Indiferente
Respuesta a exposición al fuego	Mortalidad total a 190°C	Indiferente	Indiferente
Estrategia del banco de semillas	Transitorio y persistente. Muy denso	Sin Datos	Transitorio. Poco denso

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Córdoba, pública y gratuita, por brindar oportunidades a quienes van en busca de su vocación.-

A mi director, Guillermo Funes, por su dedicación, su constante presencia y la inspiradora pasión que transmite por la biología.-

A todos los que integran la Cátedra de Biogeografía y el Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), que de alguna u otra forma contribuyeron a mi crecimiento como futura bióloga desde las mejores intenciones, siempre.-

A los amigos de siempre y a los que encontré en el camino, ellos son los que me enseñan a crecer todos los días.-

A mi mamá, Susana y a mi papá, Jorge, por el amor con que me sostienen y su enorme comprensión en todos estos años lejos de casa.-

A mi hermano, Juan, mi razón de ser.-

A Flor, una hermana que me regaló la vida.-

A mi novio y amigo, Emiliano, que me aguanta el corazón.-

A mi amada facultad.-

A todas las personas que me dejó este viaje. Quienes son parte de mi, de quien soy hoy. -

Infinitas gracias.-

Y ahora lo único que sé Es que aquel día fue Para lo que nací Y soñé.