



HAL
open science

Ecophysiology of *Berberis darwinii* Hook. in its native range

Maya Svriz

► **To cite this version:**

Maya Svriz. Ecophysiology of *Berberis darwinii* Hook. in its native range. Systematics, Phylogenetics and taxonomy. Universidad Nacional del Comahue, 2015. English. NNT: . tel-03144007

HAL Id: tel-03144007

<https://hal.inrae.fr/tel-03144007>

Submitted on 17 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche



**Ecofisiología de *Berberis darwinii* Hook. en su área nativa de
distribución**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Alumna: Lic. Maya Svriz

Directora: Dra. María Angélica Damascos

Co-director: Dr. Daniel Barthélémy

2015

RESUMEN

Berberis darwinii es un arbusto nativo de Argentina y Chile, invasor en Nueva Zelanda. Diversas hipótesis permiten explicar cómo una especie exótica puede convertirse en invasora fuera de su área de origen; comparar los atributos de estas especies entre las áreas nativa (AN) y de invasión (AI) aporta información a la hora de analizar dichas hipótesis con un enfoque biogeográfico y contribuye al entendimiento de las invasiones. Un aspecto importante a establecer es si las propiedades que determinan el éxito de las plantas exóticas invasoras son inherentes a la especie ya presentes en AN o son atributos nuevos desarrollados en AI. El objetivo de esta tesis fue estudiar las características ecológicas, ecofisiológicas y los patrones de crecimiento de las plantas de *B. darwinii* presentes bajo diferentes condiciones lumínicas en bosques templados del Parque Nacional Nahuel Huapi en la región andino-patagónica de Argentina y comparar dichas características con los datos publicados sobre las poblaciones de AI. En AN la abundancia de *B. darwinii* se estudió en 39 parcelas (100x100m) en tres tipos de bosques y se comparó con un conjunto de variables ambientales. Por otro lado, se analizó la abundancia de la especie en claros, bordes y debajo del dosel del bosque de *Nothofagus dombeyi* en cuatro sitios. Para las plantas de cada ambiente lumínico se estudió la fenología de flores y frutos y el éxito reproductivo, la viabilidad de semillas, su permanencia en el banco de semillas del suelo, la germinación, la supervivencia de plántulas, su crecimiento y la asignación de biomasa, determinándose el LAR (área total de hojas frescas/masa total de la plántula), LMR (masa de hojas/masa total), RMR (masa de raíz/masa de tallo +hojas) y el área foliar específica (SLA, cm²/g). Se analizó el efecto del gradiente luz sobre el crecimiento de plantas adultas y se determinó la fotosíntesis neta en función de la radiación fotosintéticamente activa, la tasa de fotosíntesis máxima bajo luz saturante (Fmax), la fotosíntesis en base a masa foliar (Fmasa), la conductancia estomática (gs), y la eficiencia en el uso del agua (EUA). Se estudiaron los patrones de ramificación de plantas adultas en función de la luz. Los resultados indican que *B. darwinii* se adapta mejor a condiciones altas e intermedias de luz y es más abundante, sólo florece en el claro y en el borde del bosque mostrando similares tiempos en la fenología reproductiva. Las plantas producen similar cantidad de frutos maduros por rama, a pesar que en el claro las plantas producen más racimos por rama pero menor número de

flores abiertas y frutos maduros por racimo y menor proporción de flores que pasan a fruto maduro que las plantas del borde. La viabilidad de las semillas es alta y éstas germinaron en igual proporción en los tres ambientes lumínicos. La sobrevivencia inicial de las plántulas fue similar en los tres ambientes de luz pero resultó afectada por la herbivoría y la excesiva radiación. Bajo el dosel las plántulas produjeron tallos más largos y exhibieron mayor SLA y LAR, menor RMR y mientras que el LMR fue similar. Las plantas adultas presentes en sombra produjeron los brotes más largos y menos brotes y biomasa foliar por brote. El SLA fue menor en las plantas del claro y el borde. El número de hojas y la biomasa de tallos fueron independientes de la luz. Las plantas del claro mostraron los valores más altos de F_{max} , F_{masa} y g_s pero menor EUA que las del borde. *Berberis darwinii* produce macroblastos y braquiblastos. Los macroblastos originados diferidamente a partir de un braquiblasto, producen ramificaciones simultáneas, los braquiblastos se producen en forma simultánea o diferida. La arquitectura del arbusto resultó influenciada por la disponibilidad de luz. Comparando las poblaciones de AN y AI se observó un adelanto en la fenología reproductiva en AI con respecto a AN pero la producción de frutos fue similar. La viabilidad de las semillas (alta en ambas áreas) y su germinación serían similares entre AN y AI, mientras que la supervivencia de plántulas a campo en AN estaría condicionada por la herbivoría o la excesiva desecación. Las plántulas alcanzarían tamaños mayores en AI, especialmente en claros. La actividad fotosintética de las hojas determinada en plantas adultas de AN fue similar a la reportada para AI al igual que los otros parámetros relacionados. En el área nativa de distribución *B. darwinii* crece bajo diferentes condiciones lumínicas mostrando una plasticidad morfológica y fisiológica. En el claro y en el borde del bosque la especie es más abundante, crece más y se reproduce sexualmente. Por su parte las plantas que crecen debajo del dosel presentan un menor vigor. Las plantas que crecen en el claro y en el borde tienen una alta proporción de caracteres comunes que solo comparten entre sí. Hay un grupo de características que *B. darwinii* conserva en el AI que están presentes en AN y le permitirían ser una invasora exitosa. Se requieren estudios que analicen la similitud o las posibles diferencias entre los genotipos de las poblaciones de *B. darwinii* de las áreas nativa y de invasión así como también analizar la ausencia de enemigos naturales en el área de invasión con el propósito de identificar si el mayor tamaño

en las plántulas se debe a la plasticidad de la especie o es una consecuencia de la falta de enemigos naturales y a variaciones en los genotipos de esta última área.

ABSTRACT

Berberis darwinii is a native shrub in Argentina and Chile, and invasive in New Zealand. Several hypotheses can explain how an exotic species can become invasive outside their native range, compare the attributes of these species, native (NA) and invasive area (IN), provides information when it comes analyzing these hypotheses with a biogeographical approach and contributes to the understanding of invasions. An important fact is to establish whether the properties that determine the success of invasive plants are inherent to the species already present in NA or if they are new developed attributes in AI. In this thesis were studied the ecological, ecophysiological, and growth patterns of *B. darwinii* under different light conditions in temperate forests of Nahuel Huapi National Park in the Andean-Patagonean region of Argentina, these characteristics were compared with published data on populations of AI. The abundance of *B. darwinii* in NA was studied in 39 plots (100x100m) in three forest types, and compared with a set of environmental variables. On the other hand, the abundance of this specie was analyzed in relation to conditions of gap, edge, and under the canopy of *Nothofagus dombeyi* at four sites. The phenology of flowers and fruits, and the reproductive success of *B. darwinii* were studied in five branches of ten plants in each light environment. In each light environment the phenology of flowers and fruits, the reproductive success, seeds viability, seed bank, germination, seedling survival, growth, and biomass allocation were studied, determining the LAR (total fresh leaf area/total mass seedling), LMR (total leaf mass/total seedling mass), RMR (root mass/mass of stem + leaf), and SLA (total leaf fresh area/total leaf mass). Also, was determinate the light gradient effect on the growth of adult plants, the net photosynthesis as a function of photosynthetically active radiation, stomatal conductance (g_s), the maximum rate of photosynthesis under saturating light (P_{max}), photosynthesis based on leaf mass (P_{mass}), and water use efficiency (WUE). Branching patterns of adults plants were studied according to light conditions. *B. darwinii* is better adapted to high and intermediate light conditions, with blooms only in gap and edge forest, showing similar length of reproductive phenology periods. Plants produce similar amounts of mature fruits per branch, in spite of that, in the gap plants produce more raceme per brunch, but fewer open flowers and ripe fruits per raceme, and a lower proportion of flowers that pass mature fruit compared with

plants edge. The seed viability is high and they germinated with similar proportion in the three light environments. The initial seedling survival was similar in the three light environments; however, it was affected later by the herbivory and the excessive radiation. Under the canopy, seedlings produced longer stems and exhibited higher SLA and LAR, lower RMR, and similar MRL. Adult plants present under the canopy produced longer shoot and fewer buds and leaf biomass per shoot. SLA was less in gap plants and edge forest. The number of leaves and stem biomass per shoot were independent of light. Gap plants showed higher values of P_{max} , P_{mass} , and g_s , but less WUE than those of the edge. *B. darwinii* produce macroblast and braquiblast. The macroblast differed from a braquiblast produced simultaneous branching, and the braquiblast produce simultaneous or delayed branching. Shrub architecture is influenced by the availability of light. Comparing populations NA and IA, an advance of flowering and dispersion of ripe fruits in IA was observed with respect to NA, however, fruit production was similar. Seed viability (high in both areas) and germination were similar in NA and IA, while seedling field survival in NA depends on herbivory and excessive drying. Seedlings would reach larger sizes in IA, especially in gaps. The photosynthetic activity of leaves determined in plants in NA was similar to those reported in IA as well as other related parameters. In native area, *B. darwinii* grown under different light conditions, showing morphological and physiological plasticity. In the gap and on the edge of the forest this specie is more abundant, grows and reproduces better. The plants that grow under the canopy have a lower yield. Plants growing in the gap and edge forest have a high proportion of common characters between them. Some characteristic of *B. darwinii* already present in AN would allow him to be a successful invasion. However, more studies are required on the similarity or possible differences between genotypes of *B. darwinii* populations in native and invasion areas, as well as on the absence of natural enemies in the invasion area in order to identify whether the larger in the seedlings due to the plasticity of the species or is a consequence of the lack of natural enemies and genotypes variations in the latter area.

RESUMEN DE ABREVIACIONES

Br: braquiblastos

ER: *evidence ratio*

EUA_i: eficiencia instantánea del uso del agua ($\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)

F_{máx}: tasa de fotosíntesis a luz saturante

F_{masa}: fotosíntesis en base a masa foliar

***F_n*:** fotosíntesis neta ($\text{CO}_2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

gs : conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

***I_i*:** radiación incidente ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFDF)

LAR: (sigla en inglés “leaf area ratio”) *relación de área foliar* es el área foliar/biomasa total de la planta (cm^2/mg)

LMA: (sigla en inglés “leaf mass Area”) La masa foliar en función del área (LMA, g m^{-2})

LMR: (sigla del inglés “leaf mass ratio”) *relación de masa foliar* es la masa de hojas/masa total de la plántula (mg/mg)

Mb: macroblasto

PPFD: densidad de flujo de fotones fotosintéticos

RMR: (sigla del inglés “root mass ratio”) *relación de masa de raíces*, es la masa de raíces/masa de hojas + tallo (mg/mg)

SLA: (sigla del inglés “specific leaf area”) *área foliar específica* es la relación área/masa de hojas (cm^2/mg)

T: transpiración ($\text{H}_2\text{O mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),

UC: unidad de crecimiento

α : rendimiento cuántico aparente o eficiencia en el uso de la radiación ($\text{mol}^{-1} \text{ mol de CO}_2 \text{ PPFDF}$)

θ : es el ángulo de curvatura (adimensional)

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
OBJETIVOS.....	6
ESQUEMA DE LA TESIS	7

CAPÍTULO 1

ABUNDANCIA DE <i>BERBERIS DARWINII</i> Y SU ASOCIACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE LA LUZ	10
Introducción	11
Área de estudio	13
Metodología	14
Análisis estadísticos	18
Resultados	19
Discusión	27
Anexos	33

CAPÍTULO 2

FENOLOGÍA Y ÉXITO REPRODUCTIVO DE <i>BERBERIS DARWINII</i> BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE LUZ.....	34
Introducción	35
Área de estudio	37
Metodología	37
Análisis estadísticos	39
Resultados	39
Discusión	44
Anexos	51

CAPÍTULO 3

ECOFISIOLOGÍA DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS DE *BERBERIS DARWINII* EN DIFERENTES AMBIENTES LUMÍNICOS DEL BOSQUE55

Introducción	56
Área de estudio	59
Metodología	59
Análisis estadísticos	62
Resultados	63
Discusión	72
Anexos	82

CAPÍTULO 4

EFFECTO DE LA LUZ SOBRE EL CRECIMIENTO Y LA FOTOSÍNTESIS DE *BERBERIS DARWINII* EN PLANTAS ADULTAS86

Introducción	87
Área de estudio	88
Metodología	88
Análisis de datos	89
Resultados	91
Discusión	96
Anexos	100

CAPÍTULO 5

CARACTERES MORFO-ARQUITECTURALES DE *BERBERIS DARWINII* A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE LUZ101

Introducción	102
Área de estudio	103
Metodología	103
Análisis de datos	104
Resultados	106
Discusión	120

CONCLUSIONES GENERALES	125
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	131
AGRADECIMIENTOS.....	149
TRABAJO DE RESPALDO DE LA TESIS	150

Introducción general

En los bosques del Sur de Argentina y Chile la especie *Berberis darwinii* Hook. (Berberidaceae) es un arbusto nativo que es un componente importante del sotobosque. Esta especie fue introducida con fines ornamentales en Nueva Zelanda y actualmente allí es una invasora agresiva de áreas forestales.

Las especies exóticas o introducidas son aquellas que han sido transportadas por el hombre desde su lugar de origen hacia lugares donde no crecen naturalmente (Williamson 1996, Lockwood et al. 2007). Estas especies se convierten en invasoras cuando se expanden volviéndose abundantes, pudiendo sobrevivir, reproducirse y propagarse de manera agresiva (Kolar y Loged 2001), competir con las especies nativas a las cuales en algunos casos pueden desplazarlas y causar diferentes impactos a nivel de los ecosistemas (Cronk y Fuller 1995). Además de las características físicas de la comunidad invadida o receptora, generalmente cercanas a las de su área de origen, la alteración del ambiente favorece la instalación de especies exóticas (Williamson 1996) dado que causa la fragmentación del hábitat, la pérdida de la estructura de los ecosistemas en términos de especies, de sus interacciones con el ambiente físico y biológico y de sus funciones (Bradshaw 1990).

Son también importantes diversos atributos ecológicos y ecofisiológicos de las especies exóticas invasoras que promueven la colonización exitosa de nuevos hábitats (Baker 1974, Cronk y Fuller 1995, Williamson 1996, Godoy et al. 2009, Gibson 2011). Entre ellos una alta producción de semillas, germinación y sobrevivencia de plántulas así como una elevada productividad (Crawley 1987, Van Kleunen et al. 2010, Dickson et al. 2012). También, las especies exóticas leñosas tienden a mostrar caracteres “adquisitivos” (aquellos asociados con una habilidad alta para capturar y retener los recursos), tales como hojas grandes y ricas en nutrientes con alto valor de área foliar en ambientes con recursos tanto ricos como pobres (Tecco et al. 2010).

Existen diversas hipótesis que intentan explicar cómo una especie puede convertirse en invasora fuera de su área de origen, es decir cómo una especie al ser introducida en un área diferente a su lugar de origen puede formar poblaciones con alta abundancia o aumentar su crecimiento vegetativo o su éxito reproductivo ocupando las áreas invadidas y en algunos casos hasta desplazando a la flora nativa por competencia o por cambios en el

ambiente. Las hipótesis de ausencia de enemigos naturales, evolución de la invasibilidad, nicho vacío y la de introducción de nuevas armas fueron mencionadas como importantes. La hipótesis *de ausencia de los enemigos naturales* indica que el éxito de invasión de una especie exótica se debería a que sus poblaciones no son afectadas en el área receptora porque en ella se encuentran liberadas de sus enemigos especialistas, herbívoros y patógenos que la controlan en el área de origen y pueden entonces asignar recursos al crecimiento y reproducción (Williams 1954, Elton 1958, Keane y Crawley 2002). Las especies invasoras pueden evolucionar especialmente en respuesta a las nuevas condiciones abiótico y bióticas (Sakai et al. 2001). La hipótesis de la evolución del incremento de la habilidad competitiva (“evolution of increased competitive ability”, EICA) sostiene que en el área de invasión, dada la ausencia de sus enemigos naturales especialistas, la selección favorecerá a los genotipos con mejor capacidad competitiva y con menor asignación de recursos a defensas, y que asignarán más recursos al crecimiento (Blossey y Notzold 1995). Por su parte, la *hipótesis del nicho vacío* plantea que ciertas especies exóticas en el ambiente invadido utilizan recursos no usados por las especies nativas (Elton 1958, MacArthur 1970). Finalmente la hipótesis *de introducción de nuevas armas* considera que el éxito de estas especies se debe a la introducción de nuevos mecanismos competitivos, como ciertas sustancias alelopáticas no existentes previamente en la comunidad invadida (Callaway y Aschehoug 2000).

Según Hierro et al. (2005) el análisis de las hipótesis sobre el éxito de invasión de las especies exóticas requiere de un enfoque biogeográfico, es decir se necesitan comparar los diferentes atributos que tienen las especies tanto en el área nativa como en la de invasión. Esto se debe a que los estudios sobre invasiones comúnmente se focalizan sobre los factores que controlan la persistencia de las especies exóticas en las áreas invadidas pero al no estar acompañados por análisis similares en el área de origen de la especie, no permiten determinar si dichos atributos son operativos en ambas áreas, siendo ésta una comparación necesaria para dilucidar los factores claves para el éxito de dichas especies (Erfmeier y Bruehlheide 2004, 2005). Un aspecto importante a establecer es si las propiedades que determinan el éxito de las plantas exóticas invasoras son inherentes a la especie o son atributos nuevos desarrollados en el hábitat receptor o de invasión (Güsewell et al. 2006). Existen varios estudios sobre especies exóticas que comparan diferentes características de

las mismas entre el área de invasión y de origen. Entre otros aspectos, estos trabajos analizan la diferencia en la dinámica de poblaciones (Paynter et al. 2003, Moroney y Rundel 2012), los cambios en el tamaño de las plantas (Crawley 1987, Willis et al. 2000), la tasa de crecimiento, la germinación de semillas (Erfmeier & Bruelheide, 2004), la persistencia de semillas en el banco de semillas del suelo (Woodburn y Sheppard 1996, Paynter et al. 1998), la supervivencia de plántulas (Paynter et al. 1998, Grigulis et al. 2001) y la capacidad fotosintética (McDowell 2002, DeWalt et al. 2004) de las plantas exóticas invasoras. Hinz et al. (2012) determinaron que el éxito de invasión de *Lepidium dabra* se debe al aumento de su cobertura y biomasa debido a la mayor disponibilidad de recursos en comparación con el área nativa y a la ausencia de sus enemigos naturales especialistas que la controlaban en esta última área.

Por otro lado, la regeneración de las plantas depende en gran medida de las condiciones de luz del ambiente en el que se establecen. Dentro del bosque la disponibilidad de luz desempeña un rol importante ya que varía tanto espacial como temporalmente (Horn 1971). Dichas condiciones influyen en la regeneración de las plantas y como consecuencia de esto se pueden encontrar especies afines a condiciones de alta iluminación o de baja iluminación mientras que otras lo son a ambas (Poorter 1999). La luz en el bosque limita el establecimiento de las especies leñosas determinando diferencias en el crecimiento y en la fisiología y morfología de las plantas (Sims y Pearcy 1992, Poorter 1999, Valladares y Niinemets 2008). Dependiendo de su preferencia lumínica, las plantas de una determinada especie pueden según el ambiente en que crecen mostrar variaciones en la proporción de biomasa asignada a hojas, tallo y raíces (Evans y Poorter 2001). Por ejemplo, hay especies que asignan menos recursos a hojas en ambientes con poca luz (Poorter y Nagel 2000).

Berberis darwinii es una de las especies que ha sido objeto de detallados estudios en el área de invasión pero con escasos estudios en su área de origen o nativa. Este es un arbusto espinoso de hasta 2 m de altura que produce flores de color amarillo anaranjado en inflorescencias racimosas y cuyos frutos son bayas (Brion et al. 1998). Se forman entre 11 y 67 frutos en 10 cm de rama y 47 ± 8 semillas en 10 frutos (Damascos y Arribere 2008, Damascos et al. 2008a). *Berberis darwinii* es una especie nativa del área andina del sur de Argentina y Chile. En Argentina tiene una amplia distribución en los bosques del oeste de

las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Orsi 1984). En Chile crece también en ambientes forestales desde los 33°25' a los 46°40'S, entre 150 y 1300 m de altitud, en latitudes similares a las de su distribución en Argentina (Landrum 2003). Como especie exótica invasora *B. darwinii* crece en áreas naturales de Nueva Zelanda, en la isla Stewart (Allen 1991, Timmins y Braithwaite 2002), en Gran Bretaña, Australia y Estados Unidos (Rejmánek 2000, USDA 2006). En Nueva Zelanda ha sido declarada como especie indeseada por el Departamento de Conservación siendo ilegal su propagación, venta o distribución (McAlpine 2005).

En el hábitat nativo de Argentina *B. darwinii* crece en bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (Fagaceae), *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (Fagaceae) y de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.Serm. & Bizzarri (Cupressaceae), en algunos matorrales como los de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst (Damascos 2005), en la selva valdiviana de Puerto Blest (Brion et al. 1998) y se la encuentra también, aunque con baja cobertura, en matorrales de la especie exótica *Rosa rubiginosa* L. (Rosaceae) (Svriz 2008). En la isla de Chiloé, Chile, *B. darwinii* crece en las márgenes de la selva valdiviana y en sitios abiertos con vegetación secundaria (Figueroa y Armesto 2001). Son pocos los estudios realizados sobre la ecofisiología de esta especie en su área nativa de distribución. Figueroa y Lusk (2001) y Figueroa (2003) analizaron la germinación de semillas y supervivencia de plantas jóvenes de este arbusto en bosque de Chiloé, Chile. Estos trabajos no son específicos para *B. darwinii* sino que consideran un conjunto de especies leñosas nativas de los bosques templados. Por ello no se cuenta con información referente a los requerimientos de luz de esta especie tanto para el crecimiento de plántulas y plantas adultas como sobre la capacidad fotosintética de sus hojas.

Berberis darwinii fue llevada por los barcos desde América del Sur hacia Nueva Zelanda donde se la cultivó como ornamental y luego esta especie se expandió en comunidades naturales (Webb et al. 1988) siendo registrada por primera vez como naturalizada en 1946 (Sykes 1982). Actualmente es considerada una especie exótica invasora siendo allí como una de las pocas especies naturalizadas que se establece y persiste bajo el dosel del bosque (Allen 1991, Allen y Wilson 1992). Debido al interés para controlarla existen varios trabajos que han estudiado las características ecofisiológicas de las poblaciones de *B. darwinii* del área de invasión, la mayoría de los mismos a lo largo de

un gradiente de luz contrastante. Por ello se cuenta con resultados sobre la viabilidad y germinación de sus semillas (Allen y Wilson 1992, McAlpine y Drake 2002, McAlpine 2005) su importancia en el banco de semillas (McAlpine 2005), el establecimiento de plántulas (McAlpine y Drake 2002, McAlpine y Jesson 2007) así como también, sobre los parámetros del crecimiento y asignación de biomasa a diferentes órganos de la planta (McAlpine 2005, McAlpine y Jesson 2007). En cuanto a la fotosíntesis de hojas de plantas adultas se analizaron la fotosíntesis máxima, la respiración en la oscuridad y la conductancia estomática (McAlpine 2005, McAlpine et al. 2008). Otro de los aspectos estudiados en las poblaciones de *B. darwinii* del área invadida o receptora es el éxito reproductivo, determinándose el número de flores y frutos producidos así como también la cantidad de flores y frutos abortados (Allen 1992). Estos autores determinaron que en el área invadida *B. darwinii* puede producir una alta cantidad de frutos que aseguran su distribución, crece tanto en condiciones de baja como de alta disponibilidad de luz pero logra una mayor “performance” (establecimiento de plántulas, biomasa total, fotosíntesis máxima) en los ambientes con mayor luz superando incluso a las especies nativas coexistentes. Sugieren que se deben realizar trabajos de manejo y control de la especie en el estadio de plántula en los ambientes más iluminados donde es más exitosa. Por otro lado, se están realizando esfuerzos para introducir un agente biológico para su control, se realizan pruebas de introducción de una especie de gorgojo que afecta las estructuras reproductivas de *B. darwinii* (Smith 2014).

Contrariamente a esta variedad de trabajos referidos a la especie en su área de invasión y a los pocos estudios arriba mencionados realizados en Chile en un sector climáticamente un poco diferente al área ocupada por *B. darwinii* en Argentina, no se cuenta con información detallada sobre las poblaciones de *B. darwinii* en el área nativa, especialmente en Argentina.

En esta tesis se estudian aspectos ecológicos, ecofisiológicos y los patrones de crecimiento de las plantas de *B. darwinii* en bosques del noroeste de la región patagónica de Argentina. Se analiza la distribución y abundancia de las especies en relación a diversos factores ambientales, especialmente a las diferentes condiciones lumínicas presentes en los bosques. Aunque no existen aún estudios genéticos sobre las poblaciones de la especie en su área nativa y de invasión, la comparación de la información ecofisiológica de *B. darwinii*

entre las poblaciones del área de origen aportada por la presente tesis y las del área de invasión (disponible en la bibliografía arriba mencionada) tiene por objeto contribuir a la comprensión de los mecanismos que determinan su éxito como especie invasora. Esto permitirá evaluar si las poblaciones de esta especie han variado sus características ecofisiológicas o si estos caracteres que le permiten ser una invasora exitosa ya están presentes en las poblaciones nativas.

Hipótesis general

La disponibilidad de luz condiciona la abundancia, el establecimiento, el crecimiento y la reproducción de *B. darwinii* en su área nativa de distribución.

El éxito de las poblaciones de *B. darwinii* en el hábitat de invasión no se debería solo a las características ecofisiológicas propias de la especie ya presentes en su hábitat nativo.

Las hipótesis específicas y sus predicciones se desarrollan con mayor detalle en cada capítulo.

Objetivos

El **objetivo general** de esta tesis fue analizar la ecofisiología de *B. darwinii* en su área de origen en relación a un gradiente de luz y compararla con datos bibliográficos de la especie en el área invadida a fin de identificar caracteres que le permiten convertirse en una especie invasora en otros continentes. Además, se estudiaron otros aspectos que aunque no se comparan con las características de la especie en el área invadida, contribuyen a ampliar el conocimiento autoecológico de *B. darwinii*.

Los objetivos específicos fueron:

- determinar la abundancia de *B. darwinii* en bosques ubicados en diferentes áreas geográficas analizando su relación con el nivel de alteración, la apertura del dosel arbóreo y de los estratos arbustivo y herbáceo de cada una.

- determinar a nivel de sitios con presencia de un claro dentro del bosque la presencia y abundancia de *B. darwinii* en relación a las diferentes condiciones lumínicas del claro, el borde del mismo y el área ubicada bajo el dosel del bosque.
- estudiar bajo diferentes condiciones lumínicas en bosques del área nativa y comparar con la información existente sobre el área de invasión: i) la fenología y el éxito reproductivo de la especie, ii) la viabilidad y germinación de semillas, la sobrevivencia de las plántulas y su crecimiento, mediante el análisis de su biomasa total y la asignación de biomasa a masa foliar, tallos y raíces así como también el análisis del área foliar y área foliar específica, iii) la variación de la fotosíntesis de las hojas de plantas adultas de *B. darwinii* en función de la luz y determinar la fotosíntesis máxima y la eficiencia en el uso del agua.
- analizar en bosques del área nativa la fenología del crecimiento y su magnitud en plantas adultas de *B. darwinii* presentes bajo distintas condiciones de luz evaluando la variación en las tasas de alargamiento de ramas y de renovación de las hojas.
- analizar las variaciones en el área foliar específica y la biomasa foliar por rama de plantas adultas de *B. darwinii* en los diferentes ambientes lumínicos del bosque.
- estudiar los caracteres morfo-arquitecturales de las plantas de esta especie bajo diferentes condiciones lumínicas en el bosque.

Esquema de la tesis

La presente tesis está integrada por cinco capítulos y una última sección en la que se presentan las conclusiones generales de la tesis.

El **capítulo I** analiza la abundancia de *B. darwinii* en bosques del Parque Nacional Nahuel Huapi y sus alrededores en relación con la apertura del dosel y las características del sitio. Se analiza también la abundancia de la especie en relación a la disponibilidad de luz en claros, zonas de borde y debajo del dosel del bosque. En este capítulo se describen detalladamente los sitios de muestreo en los que se estudiaron los diferentes aspectos tratados en la tesis. Cada sitio con presencia de la especie parte de un claro en el bosque y comprende un área alrededor del mismo (borde y área debajo del dosel) con el fin de determinar un gradiente de luz a través del bosque.

En el **capítulo II** se estudia la fenología de flores y frutos y el éxito reproductivo de *B. darwinii* en dos sitios del Parque Nacional Nahuel Huapi. Se obtuvo información sobre la producción de flores y frutos maduros por rama en plantas creciendo bajo diferentes condiciones de luz en el bosque.

El **capítulo III** abarca el estudio de la viabilidad de sus semillas, de los requerimientos para la germinación y la supervivencia de plántulas de *B. darwinii*, así como también el crecimiento de las mismas y la asignación de biomasa a diferentes órganos de las plántulas bajo distintas condiciones de luz. Para este estudio se consideraron tres de los cuatro sitios descritos en el capítulo I.

El efecto de las diferentes condiciones de luz sobre el crecimiento y la fotosíntesis de plantas adultas de *B. darwinii* es estudiado en el **capítulo IV**. En el mismo se evalúa el crecimiento de ramas y la producción de hojas así como la incorporación de biomasa durante un período de crecimiento, la fotosíntesis máxima, la eficiencia en el uso del agua y las características morfológicas de las hojas. Este estudio se realizó en dos de los sitios de muestreo.

En los capítulos **II, III y IV** los resultados obtenidos en el área nativa de Argentina se comparan con los existentes en la bibliografía sobre las poblaciones de *B. darwinii* en el área de invasión.

Las características morfo-arquitecturales se describen en el **capítulo V** en el que se analiza el patrón de crecimiento y ramificación que presenta esta especie y su variación a lo largo de un gradiente de luz contrastante en dos sitios de muestreo.

En la sección **Conclusiones generales**, se presentan las conclusiones obtenidas en la presente tesis tanto sobre el estudio en el área nativa como las resultantes de la comparación entre el área nativa (presente tesis) y el área de invasión (datos aportados por bibliografía).

Es importante destacar que inicialmente se planificó llevar a cabo la realización de todos los ensayos de la tesis en los cuatro sitios de muestreos descritos en el capítulo I. Sin embargo, durante el desarrollo de la misma ocurrieron dos fenómenos naturales poco frecuentes como la floración masiva de la caña colihue (*Chusquea culeou* E. Desv.) y el subsecuente aumento de las poblaciones de roedores y la explosión del complejo volcánico

cordón Caulle. Estos eventos obligaron a descartar, por cuestiones de logística y seguridad algunos de los sitios en parte de los estudios. Incluso algunos experimentos que habían sido iniciados en estos sitios luego descartados, debieron repetirse en los sitios que permitían el seguimiento de dichos experimentos.

Capítulo 1

Abundancia de *B. darwinii* y su asociación con la disponibilidad de luz



Introducción

La regeneración y la abundancia de una especie vegetal están condicionadas por factores abióticos como la disponibilidad de luz, las características del suelo, las condiciones climáticas, y por factores bióticos como la competencia con otras especies (Lambers et al. 1998, Eşen et al. 2004). Dentro del bosque la disponibilidad de luz desempeña un rol importante ya que varía tanto espacial como temporalmente (Horn 1971). Este factor exhibe una heterogeneidad cualitativa y cuantitativa (Valladares 2003) limitando el establecimiento de las especies del bosque y determinando diferencias en el crecimiento, la fisiología y la morfología de las plantas (Sims y Pearcy 1992, Poorter 1999, Valladares y Niinemets 2008). En el bosque tanto la disponibilidad de luz como otros factores microambientales varían siguiendo un gradiente continuo (Wright et al. 2003). Según su respuesta a la luz las especies han sido designadas como tolerantes a la sombra y sombra intolerantes o heliófilas (Denslow 1980, Bazzaz 1984). Desde el punto de vista de su abundancia, Collins et al. (1985) las agruparon como inflexibles de sombra y de sol (exclusivas de las áreas sombreadas o soleadas, respectivamente) y especies flexibles, aquellas que pueden crecer en diferentes condiciones ambientales. Dado que las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que se asocian a cada uno de los extremos del gradiente lumínico son bastante contrastantes, una especie que crece en diferentes condiciones de luz puede no mostrar un comportamiento óptimo a lo largo de todo el gradiente (Valladares y Niinemets 2008). Esto se reflejará a nivel de ciertos procesos como la reproducción, pues como indican estos últimos autores algunas especies están presentes en condiciones de alta y baja disponibilidad de luz pero no se reproducen en sombra. También las especies pueden mostrar diferencias en su abundancia en relación a las condiciones lumínicas. Damascos (1997) y Damascos y Rapoport (2002) además de las especies heliófobas y heliófilas exclusivas, mencionan a las especies preferentes de sombra o de sol, presentes en ambos ambientes pero con una frecuencia significativamente mayor debajo del dosel o en los claros del bosque, respectivamente, y a las especies generalistas o indiferentes cuya abundancia no difiere significativamente entre ambas condiciones de luz. Valladares y Niinimets (2008) hablan de especies intermedias, aquellas que crecen en condiciones variables de luz.

Los disturbios tienen impacto sobre la estructura del bosque cambiando las condiciones ambientales, alterando la riqueza y abundancia de las especies (Makana y Tomas 2006, Chazdon et al. 2007) y facilitando la invasión por especies exóticas (Honnay et al. 2002, Eschtruth y Battles 2009). La caída de uno o más árboles por causas naturales o mediadas por el hombre determina la formación de claros o aberturas en el dosel del bosque. Un claro se define como un hueco que se extiende en el bosque desde el dosel atravesando todos los niveles verticales de la vegetación hasta una altura promedio de 2m por encima del suelo (Brokaw 1985). Bongers y Popma (1988) indican que para una mejor evaluación de los límites del claro se deben considerar todos los estratos presentes en su área. Además del cambio en la intensidad y duración de la luz, cuando se abre un claro se modifican la temperatura y la humedad del aire y del suelo y la tasa de reciclado de nutrientes (Brokaw 1985). Algunas especies de plantas aumentan la tasa de fotosíntesis de sus hojas y como consecuencia de esto también el crecimiento (Bazzaz y Pickett 1980).

El cambio en los factores ambientales generados por la apertura de claros condiciona la regeneración de las especies leñosas. Algunas especies nativas dependen de los disturbios para regenerar. Esto ocurre con las especies del género *Nothofagus* en los bosques templados de Patagonia que necesitan de las condiciones que le provee el claro para el reclutamiento de nuevos individuos (Veblen 1989). Otras especies aumentan notablemente su densidad en áreas alteradas comportándose como especies pioneras que hasta pueden afectar la regeneración de otras especies; éste es el caso del arbusto nativo *Aristotelia chilensis* en Chile (Greimler et al. 2002, Ramos et al. 2008).

Las especies del género *Berberis* crecen en diferentes ambientes y tipos de vegetación. Están representadas en distinta proporción en la flora de los bosques del Norte de la región andino-patagónica, correspondiendo al 17%, 7%, 7%, y 2% de las especies de los bosques de *N. pumilio*, *N. dombeyi*, *N. antarctica* y *Austrocedrus chilensis* (Damascos 1996). Entre las especies más frecuentes de estos bosques se encuentra *Berberis microphylla* (Lam.) que crece tanto en bosques como en la estepa patagónica (Orsi 1984). En bosques de *N. pumilio* esta última especie crece tanto debajo del dosel como en claros mientras que *Berberis serrato-dentata* (Lechler) es una especie con una frecuencia significativamente mayor debajo del dosel arbóreo (Damascos y Rapoport 2002). *Berberis darwinii* es frecuente en los bosques de *N. dombeyi*, en bosques mixtos de *N. dombeyi* y

Austrocedrus chilensis, en bosques de *N. antarctica*, en la selva valdiviana y en matorrales de la región andina de Argentina (Morello et al. 2012). Según Landrum (1999) *B. darwinii* es una especie que crece en bosques disturbados y en bordes de caminos en bosques templados de Chile y Argentina. En los bosques del sur de Argentina la mayor abundancia se registra en el área de distribución de los bosques de *N. dombeyi*. En áreas forestales alteradas de la Isla Victoria *B. darwinii* muestra alta cobertura (Simberloff et al. 2003, Relva et al. 2008) mientras que relevamientos florísticos realizados en matorrales secundarios de exóticas en zonas de bosque la mencionan como una especie de baja cobertura (Svriz 2008). En Nueva Zelanda donde es una especie exótica invasora, *B. darwinii* crece en sectores remanentes de bosques alterados, en matorrales y en bordes de caminos (Webb et al. 1988).

En este capítulo se analiza la relación de la abundancia de *B. darwinii* y un conjunto de variables ambientales (topografía, precipitación anual, apertura del estrato arbóreo, cobertura de hierbas y arbustos y nivel de disturbio) en el área de distribución del bosque de *N. dombeyi*. Además, a escala de sitio se estudió la variación de la abundancia de este arbusto entre las zonas de claro, borde y debajo del dosel de este último tipo de bosque. Se postuló que la disponibilidad de luz en el bosque condiciona la abundancia de dicha especie. Por lo tanto, se esperaba determinar que este arbusto resultaría más abundante en áreas con mayor apertura media del dosel del bosque y menor cobertura de los estratos arbustivo y herbáceo y a nivel de los sitios con presencia de claros bien marcados sería más abundante en estos ambientes con respecto a las áreas sombreadas. También dada la frecuencia de una mayor iluminación se esperaba encontrar una asociación de la especie con las áreas de mayor disturbio.

Área de estudio

El análisis de la abundancia de *B. darwinii* a escala regional se realizó en diferentes sectores del Parque Nacional Nahuel Huapi en donde se desarrollan principalmente bosques de *N. dombeyi*. Dentro de esta área algunas pocas parcelas correspondieron a bosques de *N. antarctica* y a la selva valdiviana. La asociación de *B. darwinii* a diferentes condiciones de luz dentro del bosque se estudió en cuatro sitios con bosques de *N. dombeyi* ubicados en el Parque Nacional Nahuel Huapi, seleccionados por la presencia de un claro bien notorio,

uno en Llao-Llao (provincia de Río Negro), dos en el área central de la Isla Victoria otro en Traful en la provincia de Neuquén. En estos sitios se realizaron también los muestreos correspondientes a los estudios considerados en los siguientes capítulos de la tesis.

El Parque Nacional Nahuel Huapi se sitúa en la parte norte de los Andes patagónicos, entre los 40° 35' S y 40° 10' S y los 71° W y 72° W (Ezcurra y Brion 2005). El relieve que presenta el área de desarrollo de los bosques húmedos es montañoso, predominando cuencas lacustres, amplios valles y geoformas erosivas glaciales (Mermoz et al. 2000). El clima es templado húmedo con temperaturas medias anuales de 5° a 8°C y la precipitación media anual en la Isla Victoria es de 1500 mm (Barros, 1983) mientras que en Llao-Llao y Traful es de 1317 mm y 1116 mm (AIC, Autoridad Inter jurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro promedio 1997-2012), respectivamente. Los suelos son derivados de cenizas volcánicas, arenosos, ácidos y ricos en materia orgánica (Koutche 1942). Los vientos predominantes provienen del Oeste-Noroeste (Mermoz et al. 2000).

Metodología

Análisis de la distribución y abundancia de B. darwinii en bosques

Los muestreos se realizaron en 39 sitios seleccionados en forma sistemática en diferentes zonas del Parque a las que se podía llegar a través de caminos. Para cada zona los sitios fueron marcados en mapas regionales considerando una separación de 2 km entre ellos. Durante el muestreo, cuando el lugar seleccionado resultaba inaccesible se seleccionó el área accesible más cercana. Las distancias entre los sitios fueron estimadas durante el muestreo utilizando un odómetro. Para los sitios ubicados en zonas donde se accedía caminando, como la península de Quetrihué, Perto Blest y la Isla Victoria, las distancias se estimaron siguiendo los mojones y carteles informativos que se encontraban en los senderos o caminos.

En cada sitio se delimitó una parcela de 100 x 100 m usando una cinta métrica. La posición geográfica y la altitud correspondiente a cada una de las parcelas se registraron en el centro de la misma mediante un GPS. Se estimó la precipitación anual del área correspondiente a cada parcela mediante el uso de cartas de precipitación (Barros 1983). En cada parcela se evaluó la cobertura de *B. darwinii* mediante el método línea-intercepción

(Muller-Ellenberg y Dombois 1974) usando cinco transectas de 50m. Las transectas fueron ubicadas a partir de uno de los lados de la parcela en forma paralela entre sí y equidistantes a 10 m. La disponibilidad de luz en la parcela se determinó por estimación del porcentaje de apertura del dosel sobre cada transecta usando fotografías hemisféricas analizadas con el programa GLA (Gap Light Analyzer). Considerando el valor medio de cinco mediciones por parcela en la Fig.1 se observa que alrededor del 50% de las parcelas presentaron una apertura entre 10,1-15%. Con un clinómetro se evaluó la pendiente del terreno y su orientación con una brújula. Se registró la especie arbórea dominante y usando escalas cualitativas se evaluó el grado de disturbio y el porcentaje de cobertura de los estratos herbáceo, y arbustivo. Para describir el grado de disturbio se usó una escala con tres niveles (Damascos y Gallopin 1992): **leve**, con signos de actividades humanas pasadas (con restos de árboles cortados, sendas de circulación); **media**, causada por actividades humanas actuales y esporádicas (con restos de árboles cortados, presencia de sendas y caminos) y **alta**, causada por actividades humanas actuales y permanentes (ausencia parcial o total de la vegetación, erosión, presencia de sectores quemados, áreas de pastoreo).

La cobertura de los estratos arbustivo y herbáceo dentro de la parcela se evaluó con la siguiente escala:

Cobertura:

1. Mayor al 90%
2. 75-90%
3. 50-74%
4. 25-49%
5. 10-24%
6. Menor al 10%

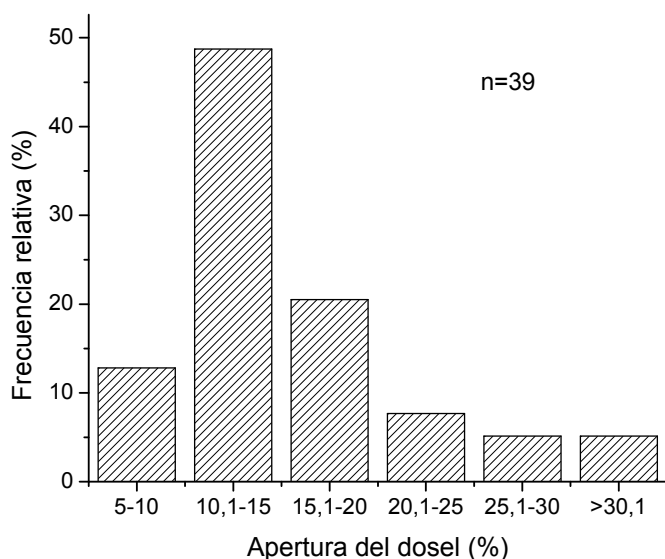


Figura 1. Frecuencia relativa de parcelas muestreadas (n=39) en el Parque Nacional Nahuel Huapi en bosques dominados por *N. dombeyi*, *N. antarctica* y selva valdiviana con diferente nivel de apertura de dosel.

Características de los claros y asociación de B. darwinii a diferentes condiciones abióticas

Los cuatro sitios se seleccionaron en función de la existencia de un claro originado por la tala de árboles y de la presencia de *B. darwinii* tanto en el claro como en las áreas circundantes.

Considerando el claro y el bosque colindante se definieron tres áreas o sectores: i) el claro propiamente dicho, ii) el borde delimitado desde el límite externo del claro hacia el interior del bosque en una franja de 5m de extensión y el área ubicada debajo del dosel del bosque a continuación de la zona de borde (Fig. 2). Para estimar el tamaño del claro se utilizaron mapas satelitales; el cálculo del área (m²) se realizó utilizando una herramienta disponible en internet (www.freemaptools.com) En cada sitio mediante fotografías hemisféricas se estimó la apertura del dosel como un indicador de la disponibilidad de luz (n=10 fotografías) en cada sector (claro, borde y debajo del dosel del bosque).

A partir del centro del claro se orientaron al azar cinco transectas que atravesaron los tres sectores mencionados. Sobre cada transecta se ubicaron cinco puntos al azar

(distancias calculadas por números al azar de una calculadora) en cada uno de los tres sectores (claro, borde y debajo del dosel). En cada punto se marcó una línea perpendicular de 1m de longitud y orientada al azar (con ayuda de un dado par “derecha” o impar “izquierda”), en el extremo de la cual se delimitó un cuadrado de 1m² (Fig. 2). En cada cuadrado se registró la presencia de *B. darwinii* y se estimó visualmente su porcentaje de cobertura. En total se evaluaron 25 cuadrados en cada sector. Este método de estimación de la cobertura fue diferente al utilizado en las parcelas para el análisis de la distribución de la especie porque en el área del borde del claro al ser un espacio con límites determinados (ver más arriba) no se podían colocar transectas de 50m como en las parcelas, por lo que se decidió delimitar cuadrados.

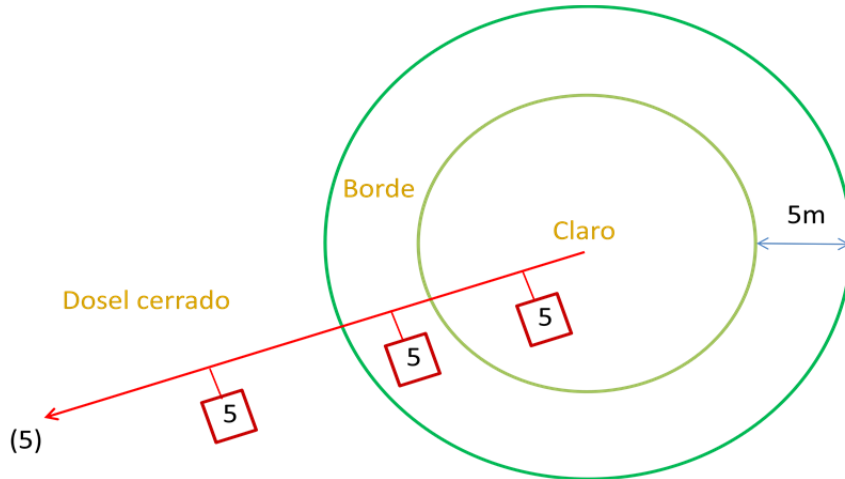


Figura 2. Esquema del diseño de muestreo en las zonas del claro, borde y debajo del dosel del bosque en cada sitio. La línea roja muestra la transecta en la que se determinó la ubicación de los cinco cuadrados en cada ambiente de luz. En el interior de los cuadrados se indica su número por cada zona mientras que entre paréntesis se indica el número de transectas.

En los dos sitios de la Isla Victoria y distinguiendo las áreas del claro, borde y debajo del dosel se realizaron diez mediciones de temperatura y humedad relativa del aire usando un medidor de humedad y temperatura ambiente con data logger (Schwyz), en un día de septiembre (primavera) y en uno de enero (verano); las mismas se realizaron durante el mediodía. La humedad del suelo se evaluó en las cuatro estaciones del año mediante el

método gravimétrico. En los meses de septiembre (primavera), enero (verano), otoño (mayo) y agosto (invierno) se colectaron cinco muestras de suelo por sitio y ambiente de luz a una profundidad entre 10-15 cm; previamente se quitó la capa de cenizas que cubría el suelo. Cada muestra de suelo fue colocada en una bolsa plástica, rotulada y guardada en una heladera portátil hasta llegar al laboratorio. Posteriormente se tomó una porción de cada muestra. Éstas se pesaron con una balanza analítica y se colocaron en cajas de petri de vidrio rotuladas las que fueron llevadas a una estufa eléctrica con temperatura de 60 °C y secadas durante 48 horas. Luego las muestras fueron pesadas y se calculó el porcentaje de humedad del suelo (PHS) con la siguiente fórmula (Steubing et al., 2002):

$$\text{PHS} = [(\text{SH} - \text{SS}) \times 100] / \text{SH}$$

donde SH es el peso (g) del suelo húmedo y SS es el peso (g) del suelo seco. Las unidades se expresaron como gr de agua/100g de suelo.

Análisis estadísticos

Para el análisis de la abundancia de *B. darwinii* en relación a las variables determinadas en las 39 parcelas se correlacionó la cobertura media por parcela con la precipitación y la altitud utilizando el índice de correlación de Spearman.

Se calculó la frecuencia relativa de parcelas con diferente nivel de disturbio y cobertura de los estratos herbáceo y arbustivo asociada a distintos grados de cobertura de *B. darwinii*.

Los porcentajes de apertura del dosel en el claro, borde y debajo del dosel de los cuatro sitios muestreados fueron analizados con un ANOVA de dos vías considerando los factores sitio (n=4) y ambiente de luz (claro, borde y debajo del dosel). Dado que la interacción entre las variables sitio y ambiente de luz resultó significativa se debió abrir dicha interacción. La humedad promedio del suelo en cada estación de año (primavera, verano, otoño e invierno) se comparó entre los tres ambientes de luz (claro, borde y debajo del dosel) usando una ANOVA de una vía en cada sitio por separado. Los valores de la temperatura y de la humedad relativa del aire tomados en primavera y verano en el claro, el borde y el área debajo del dosel se compararon con la prueba de Kruskal Wallis en cada

sitio. Para las comparaciones múltiples entre los ambientes de luz se utilizó la prueba de Tukey.

La cobertura de *B. darwinii* en los diferentes ambientes de luz a escala de sitio se comparó con modelos lineales generalizados (MLG) utilizando una distribución “quasipoisson” debido a la sobredispersión de los datos y a que fueron tomados de manera discreta, realizándose también un bloqueo del efecto del sitio. Las pruebas fueron realizadas con el programa R v.2.12.0 (R Development Core Team, 2012).

Resultados

Análisis de la distribución y abundancia de B. darwinii en bosques

En las parcelas muestreadas la pendiente del terreno no superó el 40%. El rango altitudinal de las mismas fue de 750 a 1030 m.s.n.m, la precipitación media anual varió entre 1034 a 2900 mm y la apertura del dosel entre el 8 y el 60%. En el 15,4% de las parcelas (n=6) la especie forestal dominante fue *N. antarctica*, mientras que un 10,25% correspondieron a la selva Valdiviana (n=4). En las restantes 29 parcelas la especie arbórea dominante fue *N. dombeyi* resultando por tanto ser el tipo de bosque más representado (Anexo I). Se registró la presencia de *B. darwinii* en el 95% de todas las parcelas muestreadas (Fig. 3, Anexo I). Dentro del área de muestreo los mayores valores de cobertura de *B. darwinii* se registraron en las parcelas de las áreas de la península de Quetrichue, camino al cerro Tronador y cascada de los Alerces (Fig. 3).

La cobertura media de *B. darwinii* (Fig. 4) por parcela fue independiente de la altitud ($P=0,128$), de la precipitación ($P=0,853$). En el Anexo II se muestran las variaciones de la cobertura de *B. darwinii* en relación a la apertura del dosel en el bosque de *N. dombeyi*, selva valdiviana y bosque de *N. antarctica*

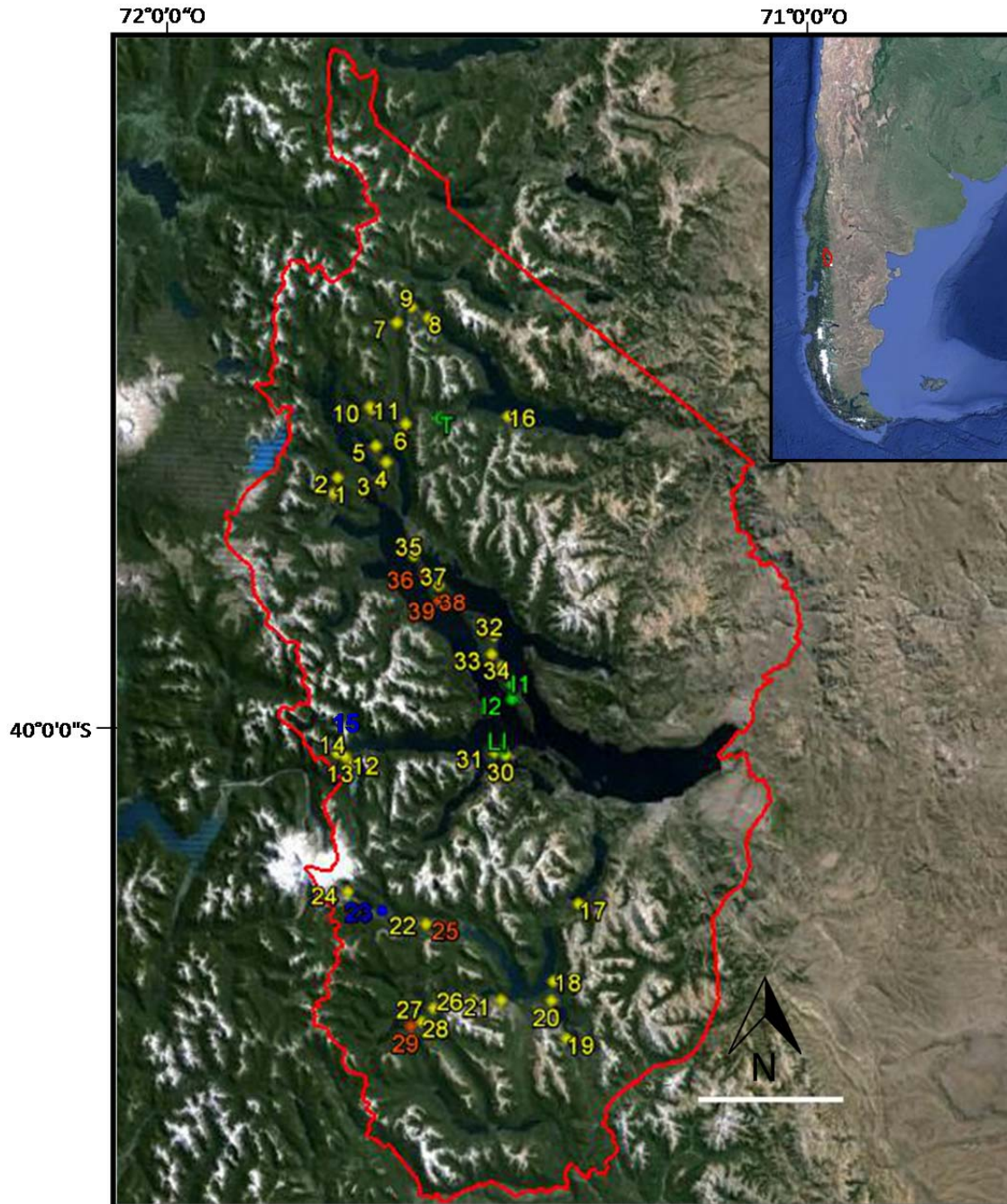


Figura 3. Ubicación de las parcelas de estudio en el Parques Nacional Nahuel Huapi (n= 39). Las parcelas donde *B. darwinii* estuvo ausente se indican con color azul mientras que los colores amarillo y rojo indican presencia de la especie. Con color rojo se indican las que presentaron mayor cobertura de la especie. La línea blanca corresponde a una distancia de 20 km. En verde se señalan los sitios de muestreo permanente en la Isla Victoria: Isla 1 (I1) e Isla 2 (I2); en Llao-llao (LL) y en Trafal (T).

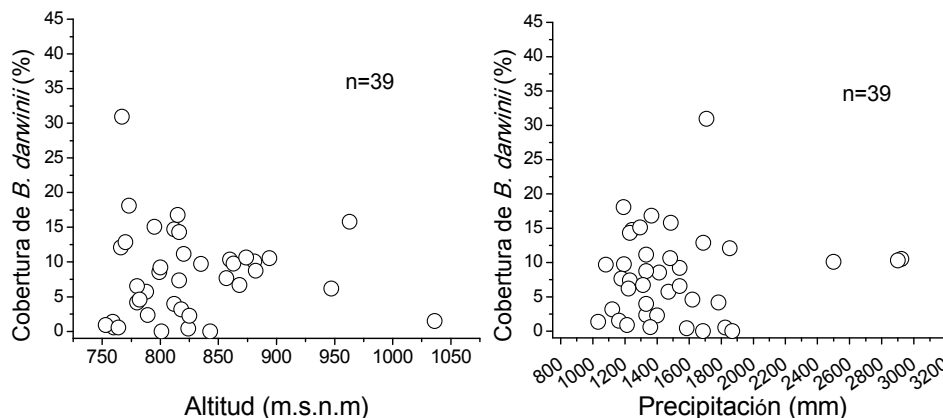


Figura 4. Cobertura de *B. darwinii* en relación a la altitud y la precipitación media por parcela en los tres tipos de bosque muestreados en el Parque Nacional Nahuel Huapi.

En las parcelas de los tres tipos de bosques estudiados el nivel de disturbio alto fue el menos frecuente. En las parcelas de los bosques de *N. dombeyi* y *N. antarctica* el nivel de disturbio fue mayormente bajo y en las de la selva Valdiviana medio (Fig. 5). En las figuras 6 a 8 se muestran las frecuencias relativas de parcelas con diferente nivel de disturbio y cobertura de los estratos arbustivo y herbáceo en los tres tipos de bosque. Sin embargo, dado el escaso número de parcelas correspondientes a la selva valdiviana y al bosque de *N. antarctica* se describen sólo los resultados correspondientes al bosque de *N. dombeyi*.

En las parcelas del bosque de *N. dombeyi* con disturbio bajo, el rango de cobertura de *B. darwinii* más frecuente (27,6%) fue de 5,1-10% y 10,1-15% (Fig.6 A). Para las parcelas con nivel medio de disturbio los rangos de cobertura más frecuentes (10,3%) fueron los de 5,1-10 y 10,1-15% (Fig. 6A). En cuanto al nivel de disturbio más alto el rango de cobertura para *B. darwinii* de 0,1-5% fue el que mostró mayor frecuencia (14%) pero también en una menor proporción de parcelas esta especie presentó una cobertura entre 30,1 y 35% (Fig.6 A).

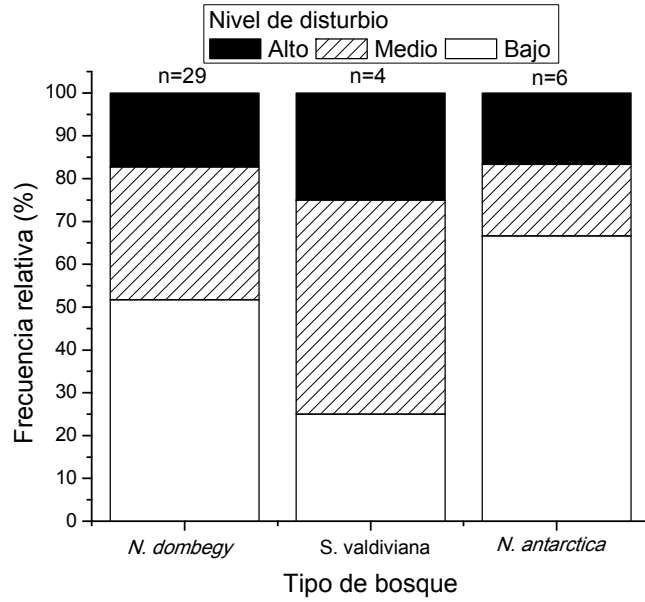


Figura 5. Frecuencia relativa de parcelas con nivel de disturbio alto, medio y bajo para el bosque dominado por *N. dombeyi*, para la selva valdiviana y el bosque de *N. antarctica*.

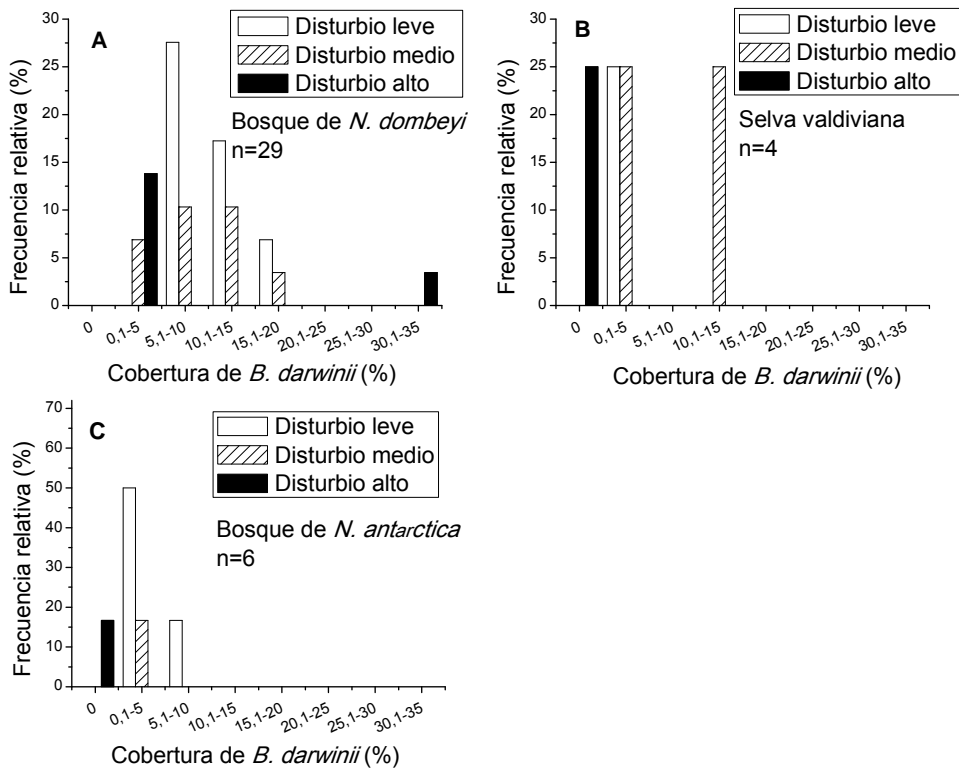


Figura 6. Frecuencia relativa de parcelas con diferente grado de cobertura de *B. darwinii* en relación a los niveles de disturbio en el bosque de *N. dombeyi* (A), selva valdiviana (B) y en el bosque de *N. antarctica* (C).

Cuando se consideró la cobertura del estrato arbustivo por parcela en el bosque de *N. dombeyi* el valor más frecuente (34%) de cobertura de arbustos fue el de 74-50% y la cobertura de *B. darwinii* en esas parcelas fue inferior al 15% (Fig. 7 A). Los valores de cobertura del estrato arbustivo del 49 al 25% representaron el 10% de las parcelas y en éstas la cobertura asociada *B. darwinii* fue menor al 20%. Para el rango cobertura arbustiva 90-75% la cobertura de *B. darwinii* asociada más frecuente varió entre 5,1 y 15% (Fig. 7 A). Una baja frecuencia de parcelas presentaron rangos de cobertura de arbustos mayores a 90% o menores a 10% y tenían baja cobertura de *B. darwinii* (Fig.7 A).

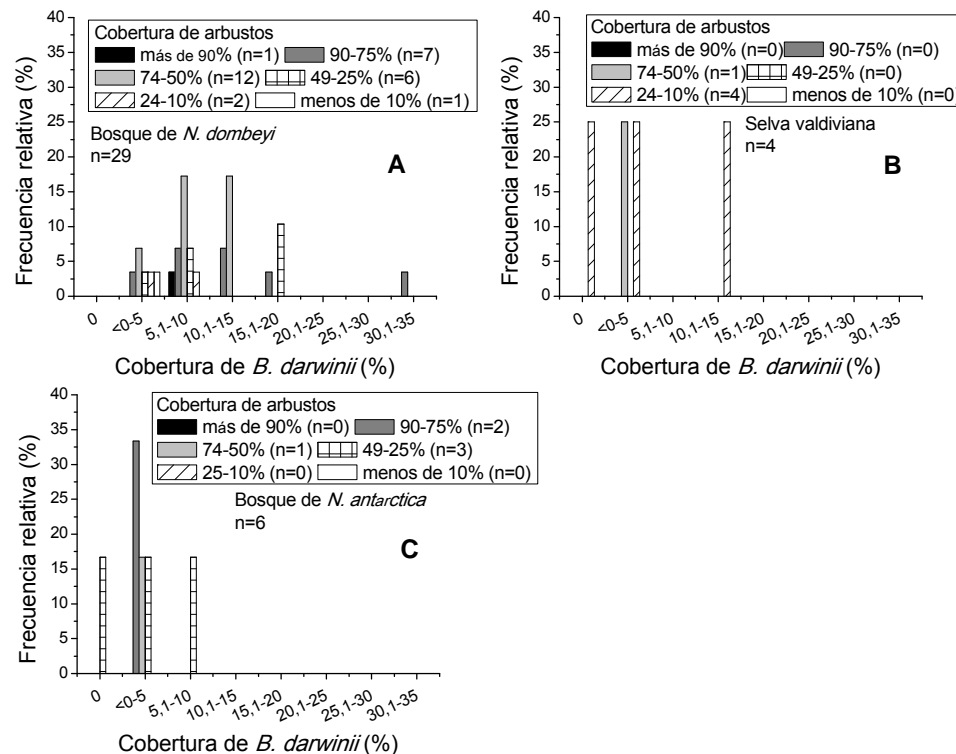


Figura 7. Frecuencia relativa de parcelas con diferentes rangos de cobertura del estrato arbustivo y cobertura de *B. darwinii* en los bosques dominados por *N. dombeyi* (A), selva valdiviana (B) y *N. antarctica* (C).

Con respecto a la cobertura del estrato herbáceo, el nivel más frecuente (27,6%) en las parcelas del bosque de *N. dombeyi* fue de 74-50% y la cobertura asociada de *B. darwinii* varió entre 5,1 y 15% (Fig. 8A). El 20% de las parcelas presentaron una cobertura herbácea de 49-25% y 24-10% con un rango de cobertura de *B. darwinii* inferior al 10% y al 20% respectivamente. Por otro lado, las parcelas con alta cobertura de herbáceas (90-75%) fueron poco frecuentes y la cobertura asociada de *B. darwinii* fue variable (Fig. 8A).

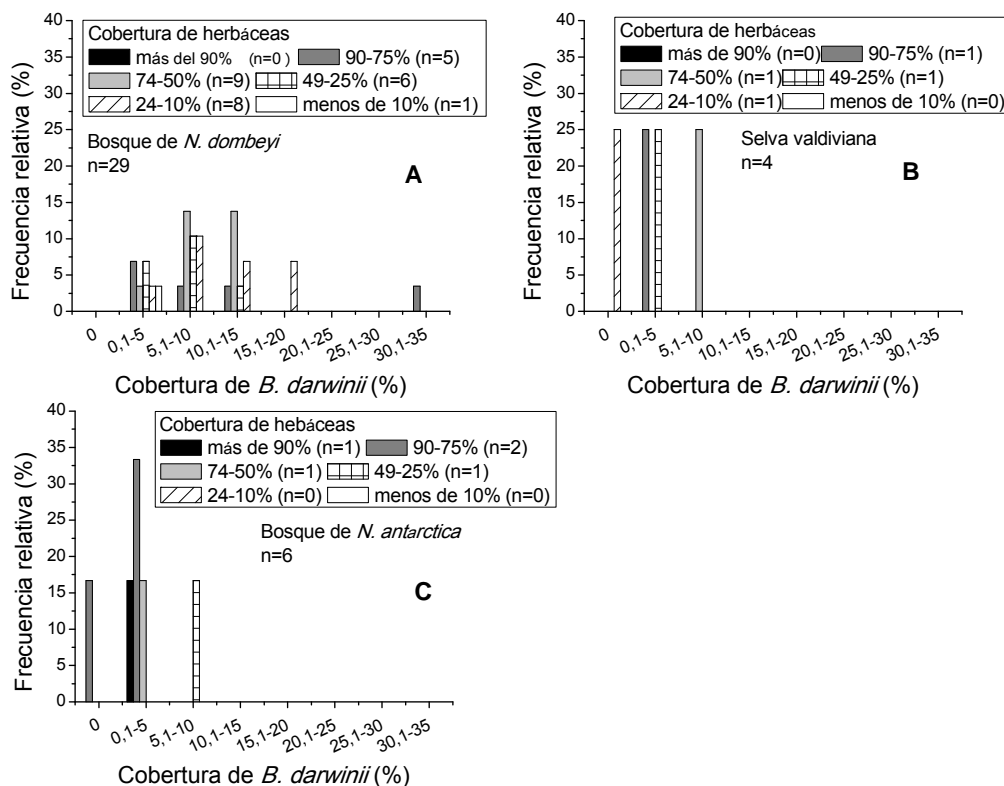


Figura 8. Frecuencia relativa de parcelas con diferentes rangos de cobertura del estrato herbáceo en relación a la cobertura de *B. darwinii* en los bosques dominados por *N. dombeyi* (A), selva valdiviana (B) y *N. antarctica* (C).

Características de los claros y asociación de B. darwinii a diferentes condiciones abióticas

El tamaño de los claros estudiados varió entre 1496 y 3722 m² (Tabla 1). La disponibilidad de luz, determinada por estimación del porcentaje de apertura del dosel del bosque de *N. dombeyi* difirió significativamente (P<0,001) entre los ambientes de luz siendo alta, intermedia y baja en el claro, el borde y debajo del dosel, respectivamente (Tabla 1). Se

encontraron diferencias entre sitios ($P < 0,001$) y la interacción sitio- ambiente de luz resultó significativa ($P < 0,001$). Al abrir la interacción se determinó que la apertura del dosel del bosque en los dos sitios de la Isla Victoria era similar, la del bosque de Llao-llao resultó igual a la de Trafal entre los ambientes de luz, pero el claro y el borde de Llao-llao y Trafal presentaron una apertura del dosel mayor que en los dos sitios de la Isla Victoria (Tabla 1).

Tabla 1. Ubicación geográfica, altitud, valores medios (\pm ES) del porcentaje de la apertura del dosel del bosque de *N. dombeyi* para cada ambiente de luz y tamaño del claro de los cuatro sitios estudiados. Distintas letras mayúsculas indican diferencias significativas entre sitios mientras que distintas letras en minúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz para un mismo sitio.

Sitios	Coordenadas geográficas	Altitud (m. s.n.m)	Apertura del dosel (%)			Tamaño del claro (m ²)
			Claro	Borde	Dosel	
Isla 1	40°57.94' 71°31.34'	791	23,04 \pm 1,44Aa	13,6 \pm 2,60Ab	9,05 \pm 0,90Ac	1496
Isla 2	40°59.02' 71°31.33'	790	24,34 \pm 2,75Aa	12,1 \pm 2,35Ab	7,99 \pm 0,47Ac	2020
Llao-llao	41°02.74' 71°32.81'	832	49,67 \pm 1,39Ba	26,02 \pm 1,60Bb	7,65 \pm 0,56Ac	2952
Trafal	40°37.32' 71°35.50'	866	41,876 \pm 3,04Ba	21,61 \pm 0,82Bb	11,71 \pm 1,14Ac	3722

La humedad del suelo en cada estación del año fue similar bajo las tres condiciones de luz comparadas en los dos sitios de la Isla Victoria (Fig. 6, Anexo III), mientras que la temperatura del aire durante la estación de crecimiento (primavera y verano), difirió entre las tres condiciones de luz en ambos sitios disminuyendo desde el claro hacia la zona ubicada debajo del dosel del bosque (Fig. 6, Anexo III). El porcentaje de humedad relativa del aire en la primavera y el verano difirió entre las tres condiciones de luz siendo mayor debajo del dosel del bosque en el sitio Isla 1, mientras que en el sitio Isla 2 en la primavera se observó el mismo patrón que en el sitio anterior, pero durante el verano la humedad relativa del aire fue similar en el borde y debajo del dosel y significativamente menor en el claro (Fig. 6, Anexo III).

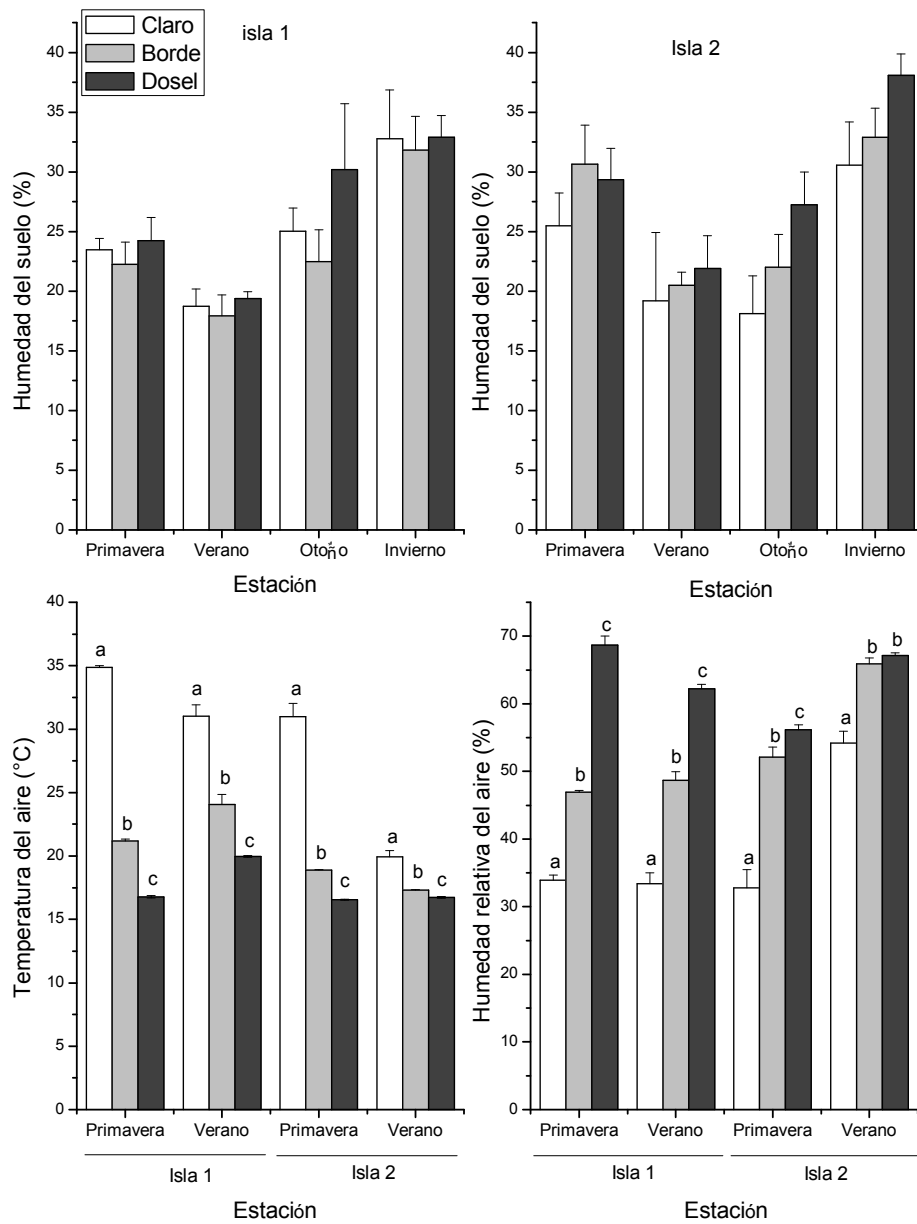


Figura 6. Porcentaje medio (\pm ES) de la humedad del suelo (gr de agua/100g de suelo), la temperatura y la humedad relativa del aire en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi* en los sitios Isla 1 y 2. Distintas letras indican diferencias significativas entre los ambientes de luz en cada estación del año.

En los cuatro sitios la cobertura de *B. darwinii* obtenida a partir de los cuadrados situados en el claro y en el borde del mismo fue significativamente mayor ($P < 0,001$) que debajo del dosel del bosque (Fig. 7).

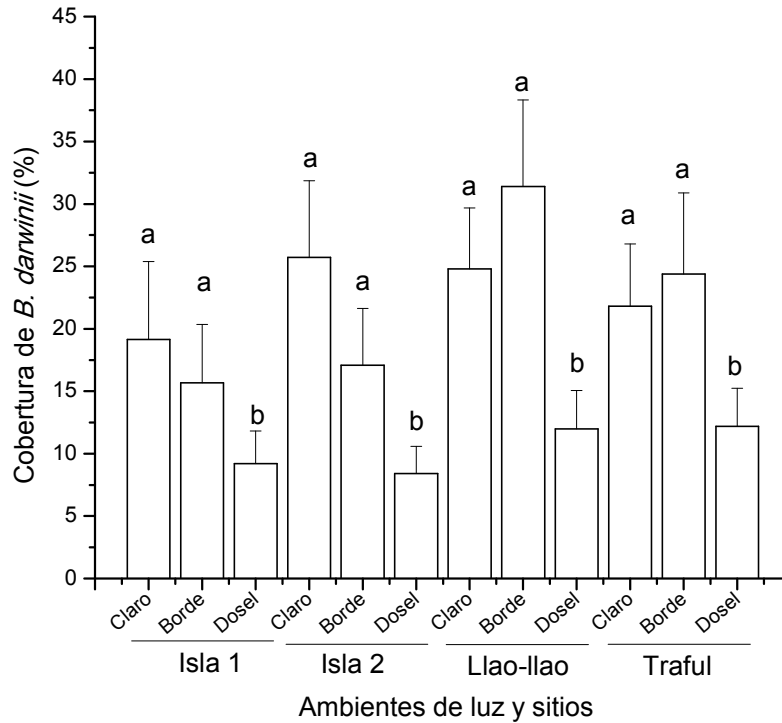


Figura 7. Cobertura media (\pm ES) de *B. darwinii* en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi* en los cuatro sitios de muestreo (Isla 1, Isla 2, Llao-llao y Traful).

Discusión

Distribución y abundancia de B. darwinii en bosques

A partir del presente estudio puede establecerse que la presencia y abundancia de *B. darwinii* no varía en relación a la altitud, la pendiente y la precipitación. Esto está influenciado por la homogeneidad de las condiciones ambientales en el grupo de parcelas consideradas mayormente correspondientes al área de distribución del bosque de *N. dombeyi* donde este arbusto tiene su más importante distribución. En estos sitios la especie se encontró presente en ambientes con alta y baja iluminación. Esto también se observó en

un estudio que evaluó la composición de especies en el sotobosque del bosque de *N. antarctica* y su relación con su estructura, donde *B. darwinii* está presente tanto en bosques abiertos como densos (Quinteros et al. 2010). En cuanto a la cobertura de *B. darwinii* no se pudo determinar con este tipo de muestreo si la misma se asocia con la apertura del dosel, dado que en las parcelas muestreadas no se encontraron representados los valores extremos de apertura del dosel (Fig. 1). Estos datos corresponden a valores promedio estimados a lo largo de transectas que atravesaban diferentes condiciones lumínicas dentro del bosque.

Por otro lado, dado que la mayoría de las parcelas del bosque de *N. dombeyi* presentaban un disturbio bajo no puede establecerse si la regeneración de *B. darwinii* en su área nativa de distribución está asociada a los disturbios. En las pocas parcelas con alto uso antrópico pertenecientes a los bosques de *N. dombeyi*, *B. darwinii* presentó una cobertura tanto baja como alta, lo que podría indicar que también puede crecer en áreas alteradas pero no de forma exclusiva como se planteó inicialmente. Además en otros sitios con alto nivel de disturbio se ha determinado que *B. darwinii* tiene tanto baja (0,18-0,69%; Svriz 2008) como alta (20,36-39,5%; Simberloff et al. 2003, Relva et al. 2008) cobertura.

En la mayoría de los sitios estudiados cuando se evaluó la cobertura de *B. darwinii* en relación a las diferentes variables observadas se determinó que los valores más frecuentes variaban entre el 5 y el 20%, sugiriendo que los mismos son representativos de la abundancia natural de la especie en las aéreas muestreadas. Estos valores son similares a lo determinado para especies arbustivas de los bosques templados de Patagonia norte por De Paz et al. (2013).

Aunque el estrato herbáceo compite con las plántulas de las especies que en un futuro pertenecerán a estratos superiores afectando el reclutamiento de las mismas (Gilliam 2007) la cobertura de este estrato así como la del estrato arbustivo en las parcelas estudiadas no parece influir sobre la abundancia de *B. darwinii* que no varió ante valores tanto altos como bajos de cobertura de los mismos. En resumen, en el área estudiada *B. darwinii* posee similar abundancia independientemente de los niveles de precipitación y altitud así como también de la cobertura de los estratos arbustivo y herbáceo.

Características de los claros y asociación de B. darwinii a diferentes condiciones abióticas

B. darwinii sería una especie preferente de sol donde tendría un crecimiento más favorable debido a que es más abundante en los claros y en el borde, donde la radiación y la temperatura del aire son mayores y la humedad del aire menor que en la zona debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi*.

La presencia de un claro aumenta la heterogeneidad espacial del bosque proporcionando una fuente de variación en la intensidad de la luz (Canham et al. 1990, Canham et al. 1994), incrementa la temperatura del aire y del suelo y también se reduce la humedad del suelo con respecto a los sectores más sombreados (Stephen y Foster 1986) debido al aumento de la evapotranspiración por la mayor radiación solar. Aunque debajo del dosel del bosque existen diferentes patrones temporales en la disponibilidad de la luz (Canham et al. 1990) este factor es limitante para el crecimiento de algunas especies de plantas. Entonces cuando el estudio se realiza a esta escala, más local, en sitios con alto nivel de disturbio, con presencia de un claro en el dosel del bosque se verifica que hubo desde el claro hacia la zona ubicada debajo del dosel una reducción en la disponibilidad de luz, de la temperatura y humedad del aire. Esta variación en la apertura del dosel entre los ambientes ocurrió en todos los sitios pero en los sitios donde el tamaño del claro fue superior (Llao-llao y Traful) la apertura del dosel en el claro y el borde fue mayor que en los sitios donde los claros eran más pequeños (Isla 1 y 2). La ausencia de diferencias en la humedad del suelo entre los tres ambientes de luz determinada en los dos sitios de la Isla Victoria se debió posiblemente a que el suelo del bosque en el período de muestreo estaba cubierto de una capa de cenizas volcánicas de aproximadamente 10cm de espesor proveniente de la erupción del volcán Puyehue, (Chile) ocurrida en junio 2011. Esta capa aislante impidió la evaporación del agua del suelo en los tres ambientes analizados en el bosque. Lo mismo fue documentado por Black y Mack (1986) luego de la caída de cenizas provenientes de erupción del monte Santa Helena en 1980.

En bosques de *N. dombeyi* alterados por la apertura de un claro, la cobertura de *B. darwinii* resultó mayor en los ambientes más abiertos como el claro y su borde que debajo del dosel. Si bien *B. darwinii* puede establecerse y sobrevivir en este último ambiente presentando algunas de las características ecofisiológicas propias de las especies sombra

tolerantes (como se verá en los siguientes capítulos) no alcanza una abundancia similar a la de las áreas con mayor luz.

En la sección anterior, por el tipo de muestreo empleado, no se pudo determinar si la cobertura de la especie se encuentra asociada a la apertura del dosel. Mediante el muestreo de las áreas del claro, borde y debajo del dosel esto si pudo ser determinado ya que dichas áreas presentan, cada una por separado, características más homogéneas en la apertura del dosel.

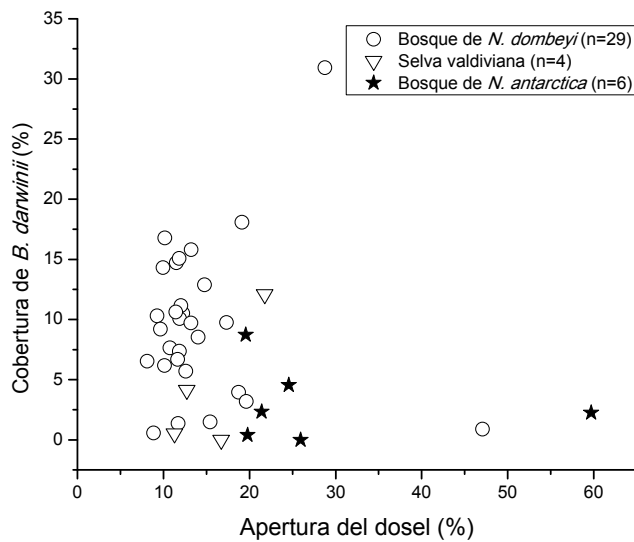
Finalmente, por su abundancia *B. darwinii* sería una especie preferentemente de sol porque en bosques sometidos a un disturbio alto como la apertura de un claro, *B. darwinii* se adapta tanto a las mayores condiciones de luz (en el claro) como a las intermedias (en el borde) y a los valores característicos de temperatura y humedad reinantes en estos ambientes permitiéndole un crecimiento más favorable que debajo del dosel del bosque. A su vez esta mayor abundancia podría deberse a que esta especie solo produce frutos en estos ambientes (ver capítulo 2). Estos frutos atraerían preferentemente a dispersores con el consecuente aumento del aporte de semillas en estos ambientes. En contraposición las plantas que crecen debajo del dosel, se habrían originado solo a partir de las semillas dispersadas por las aves que pasan por allí y se expanden por reproducción vegetativa algo que también ocurre en los demás ambientes (observaciones a campo). Todas estas características podrían ser favorables para su éxito como especie invasora en otros continentes dado que tiene capacidad de establecerse en diferentes ambientes.

Anexos

Anexo I. Áreas de muestreo, número asignado a la parcela, coordenadas geográficas y tipo de bosque dominante en las parcelas muestreadas en el Parque Nacional Nahuel Huapi.

Áreas	Número de parcela	Latitud (Sur)	Longitud (Oeste)	Bosque dominante
Camino a Chile 1	1	40°41.993'	71°46.790'	<i>N. dombeyi</i>
Camino a Chile 2	2	40°40.846'	71°46.213'	<i>N. dombeyi</i>
Camino a Chile 3	3	40°41.391'	71°41.940'	<i>N. dombeyi</i>
Camino a Chile 4	4	40°40.138'	71°41.198'	<i>N. dombeyi</i>
Siete Lagos 1	5	40°38.818'	71°42.069'	<i>N. dombeyi</i>
Siete Lagos 2	6	40°37.440'	71°38.875'	<i>N. antarctica</i>
Siete Lagos 3	7	40°29.749'	71°38.689'	<i>N. antarctica</i>
Siete Lagos 4	8	40°29.667'	71°35.525'	<i>N. dombeyi</i>
Siete Lagos 5	9	40°28.703'	71°37.007'	<i>N. dombeyi</i>
Siete Lagos 6	10	40°36.032'	71°42.051'	<i>N. dombeyi</i>
Siete Lagos 7	11	40°35.815'	71°42.267'	<i>N. dombeyi</i>
Blest 1	12	41°02.465'	71°48.086'	<i>N. dombeyi</i>
Blest 2	13	41°01.855'	71°48.568'	<i>N. dombeyi</i>
Blest 3	14	41°01.517'	71°49.316'	<i>N. dombeyi</i>
Blest 4	15	41° 01.022'	71° 49.333'	<i>N. dombeyi</i>
Traful	16	40° 38,630'	71°28,466'	<i>N. dombeyi</i>
Lago Gutierrez	17	41°14.814'	71°26.901'	<i>N. dombeyi</i>
Lago Mascardi	18	41°20,363'	71°30,240'	<i>N. dombeyi</i>
Lago Guillelmo	19	41°24,702'	71°29,553'	<i>N. dombeyi</i>
Lago Guillelmo	20	41°21.781'	71°30.627'	<i>N. dombeyi</i>
Tronador 1	21	41° 21,061'	71°35,843'	<i>N. dombeyi</i>
Tronador 2	22	41°14.998'	71°42.231'	<i>N. dombeyi</i>
Tronador 3	23	41°13.653'	71°46.456'	<i>N. antarctica</i>
Tronador 4	24	41°11.927'	71°49.644'	<i>N. antarctica</i>
Tronador 5	25	41°15.388'	71°39.820'	<i>N. dombeyi</i>
Cascada los Alerces 1	26	41°21.085'	71°38.437'	<i>N. antarctica</i>
Cascada los Alerces 2	27	41°21.350'	71°42.475'	<i>N. antarctica</i>

Cascada los Alerces 3	28	41°22.022'	71°44.189'	<i>N. dombeyi</i>
Cascada los Alerces 4	29	41°22.502'	71°44.969'	<i>N. dombeyi</i>
Llao- Llao 1	30	41° 3.137'	71° 32,433'	<i>N. dombeyi</i>
Llao- Llao 2	31	41°02.245'	71°32.823'	<i>N. dombeyi</i>
Isla Victoria 1	32	40° 54.134'	71° 32.342'	<i>N. dombeyi</i>
Isla Victoria 2	33	40° 55.338'	71° 32.788'	<i>N. dombeyi</i>
Isla Victoria 3	34	40°56.480'	71°31.943'	<i>N. dombeyi</i>
Quetrihue 1	35	40° 47,368'	71°39,487'	<i>N. dombeyi</i>
Quetrihue 2	36	40° 48,971'	71°37,834'	<i>N. dombeyi</i>
Quetrihue 3	37	40° 49,987'	71°36,842'	<i>N. dombeyi</i>
Quetrihue 4	38	40° 51,419'	71°36,830'	<i>N. dombeyi</i>
Quetrihue 5	39	40° 51,365'	71°36,819'	<i>N. dombeyi</i>



Anexo II: Variación de la cobertura media de *B.darwinii* en relación a la apertura del dosel en las parcelas muestreadas en los tres tipos de bosque estudiados en el Parque Nacional Nahuel Huapi.

Anexo III. Probabilidad de error asociada (P) de la comparación de las variables ambientales entre claro, borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi* para cada estación del año en los sitios Isla 1 e Isla 2.

Variables	Estación	Isla 1	Isla 2
Ambientales		Valor	Valor
		(P)	(P)
<hr/>			
Humedad del			
suelo (%)	Primavera	0,698	0,052
	Verano	0,755	0,877
	Otoño	0,359	0,123
	Invierno	0,881	0,179
Temperatura			
del aire (°C)	Primavera	<0,001	<0,001
	Verano	<0,001	<0,001
Humedad relativa			
del aire (%RH)	Primavera	<0,001	<0,001
	Verano	<0,001	<0,001

Capítulo 2

Fenología y éxito reproductivo de *Berberis darwinii* bajo diferentes condiciones de luz



Introducción

El éxito de propagación de una especie está influenciado por su fenología de floración y fructificación. Los estudios fenológicos evalúan la ocurrencia de las distintas etapas de desarrollo y su distribución temporal durante el ciclo de vida de las plantas. Cuando las condiciones ambientales son favorables, la floración puede mostrar una constancia interanual estando regulada por factores tanto endógenos como exógenos (Song et al. 2013). La fenología floral está influenciada por factores climáticos (Bendix et al. 2006, Godoy et al. 2009, Hudson 2009) como la temperatura que puede cambiar los tiempos de floración, adelantándolos cuando ésta aumenta, por ejemplo a una escala local debido a la heterogeneidad del ambiente (Dahlgren et al. 2007), también por el fotoperíodo (Song et al. 2013) que impacta a su vez en el éxito reproductivo (Imaizumi y Kay 2006). El aumento de radiación solar cambia los patrones de floración adelantándolos (Tal 2011). Por otra parte, en condiciones de mayor iluminación aumenta la visita de los polinizadores (Kilkenny y Galloway 2008) con el consiguiente incremento de la probabilidad de polinización influyendo también sobre su éxito reproductivo. También, algunas especies que se encuentran presentes en condiciones de alta y baja disponibilidad de luz no llegan a reproducirse en sombra (Valladares y Niinemets 2008).

Ausin et al. (2005) basándose en estudios genéticos concluyen que la fenología reproductiva es un carácter conservativo. Es decir, que los atributos que hacen exitosa a una especie invasora por lo general ya estaban presentes en las poblaciones del área nativa. Por lo tanto, las plantas de especies invasoras pueden no tener la capacidad de sufrir cambios en su tiempo de floración cuando se introducen en una nueva región (Godoy 2009a).

Berberis darwinii es un arbusto de frutos carnosos nativo del sur de Argentina y Chile. Es una especie que presenta una gran dependencia con respecto a los polinizadores para su reproducción ya que su polen presenta una alta auto-incompatibilidad (Vázquez y Simberloff 2004). Sus frutos al igual que otras especies del género *Berberis* son predados por aves, como *Elaenia albiceps* y *Turdus falcklandii* (Amico y Aizen 2005, Garcia et al. 2010) que dispersan sus semillas.

En el área de invasión de *B. darwinii* en Nueva Zelanda se realizaron estudios sobre su éxito reproductivo. Allen (1992) determinó que en áreas de borde del bosque esta

especie produce un alto número de flores y frutos que aseguran la polinización y sacian a los animales frugívoros. Según este autor, la cantidad de flores y frutos abortados en *B. darwinii* es menor que lo observado en especies nativas de la misma área, estrategia por la cual dicha especie invasora aseguraría la existencia de un alto número de frutos sanos con semillas viables. Además, produce frutos más temprano y sus semillas están a disposición de los dispersores antes que las de las plantas nativas y que otras especies naturalizadas en la región (Allen 1992).

En el área nativa de distribución de *B. darwinii* el conocimiento acerca de su fenología y éxito reproductivo es escaso. La información que se conoce hasta el momento, parte de estudios donde se compara la fenología reproductiva (De Paz y Raffaele 2013) y el éxito reproductivo (Sasal 2009) de varias especies, entre ellas la de *B. darwinii* en áreas incendiadas sometidas posteriormente a herbívora por ganado. De Paz y Raffaele (2013) encontraron una disminución en los tiempos de floración y fructificación en estas áreas con respecto a parcelas protegidas. Por otro lado, Sasal (2009) encontró que el efecto del ganado en un bosque incendiado de *Nothofagus pumillo*, aumenta las visitas de polinizadores y consecuentemente la cantidad de frutos maduros en *B. darwinii*. El análisis propuesto en esta tesis amplía el conocimiento autoecológico de la especie y brinda también información de base para la comparación con las poblaciones de *B. darwinii* presentes en el área de invasión.

El objetivo del presente capítulo fue evaluar la fenología y el éxito reproductivo de *Berberis darwinii* en plantas presentes bajo diferentes condiciones de luz (claro, borde y debajo del dosel del bosque) en bosques del sur de Argentina. Se estudió el momento de producción de flores y frutos y la extensión del período de permanencia de los mismos sobre la planta hasta su dispersión completa. Se postula que la fenología y el éxito reproductivo de las plantas de *B. darwinii* dependerá de la disponibilidad de luz de los diferentes ambientes. Se consideró que los tiempos fenológicos estarían desfasados entre los ambientes de luz demorándose en las plantas que se encuentran en sectores con menor luz y que las plantas que crecen en condiciones de mayor iluminación tendrían mayor éxito reproductivo.

Dado que se dispone de información para el área de invasión de *B. darwinii* en Nueva Zelanda, estos datos fueron comparados con los resultados obtenidos en la presente tesis.

Se postula que tanto la fenología como el éxito reproductivo de *B. darwinii* en el área de invasión serían caracteres conservativos. Se esperaba que no existieran diferencias entre las poblaciones de este arbusto del área nativa y de invasión.

Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en uno de los sitios de la Isla Victoria (Isla 1) y en Llaollao. La información sobre las características de los mismos fue presentada en el Capítulo 1.

Metodología

En octubre de 2010 cuando los botones florales (yema floral) (Fig. 1) de las plantas comenzaron a ser evidentes se seleccionaron al azar en cada sitio diez individuos de *B. darwinii* por cada ambiente de luz (claro, borde y debajo del dosel del bosque). En cada individuo se marcaron cinco ramas producidas durante el período de crecimiento previo (2009-2010) y se contó inicialmente el número de racimos producidos por rama. Se identificó la posición de cada racimo a lo largo de la rama desde el ápice hacia la base de la misma y se controló cada 10 a 15 días la evolución de todos los racimos. Las distintas fases fenológicas se designaron siguiendo a Arena et al. (2011) y (2013): pre-antesis (cuando la flor estaba cerrada y los pedicelos se habían alargado), antesis (el momento en que abren las flores), fruto inmaduro (fruto verde o violáceo claro) y fruto maduro (Fig. 1). Una vez que los frutos maduraron, es decir adquirieron una coloración violácea intensa, se continuaron las observaciones hasta que todos los frutos de las ramas se cayeron o fueron removidos por los animales.



Figura 1. Fases fenológicas reproductivas definidas para el estudio de *B. darwinii*. A: botones florales B: pre-antesis, C: antesis (identificada por la elipse azul), D y E: frutos inmaduros, F: frutos maduros.

Análisis estadísticos

Para el análisis de la fenología reproductiva se consideraron en cada sitio y ambiente (claro y borde) los datos acumulados de todas las plantas (flores o frutos presentes en inflorescencias de cinco ramas x planta x diez plantas). Las variables número de: i) racimos por rama, ii) flores en fase pre-antesis y en antesis por racimo, iii) frutos inmaduros y maduros por racimo, fueron comparadas entre las plantas de los diferentes ambiente de luz usando modelos lineales generalizados (MLG) con una distribución de los errores “quasi-poisson” para la variable dependiente y bloqueando el efecto del sitio. Por otro lado, se estimó la proporción de flores en fase pre-antesis que pasan a frutos maduros, flores en fase antesis que pasan a frutos inmaduros y frutos maduros. Estas proporciones se compararon entre ambientes de luz con modelos lineales generalizados (MLG) con una distribución de los errores “quasi-binomial” bloqueando el efecto del sitio.

Resultados

En los dos sitios estudiados las plantas de *B. darwinii* que crecían debajo del dosel no florecieron. En ambos sitios, en las plantas del claro y del borde los botones florales en los racimos resultaron evidentes durante los primeros días de octubre; quince días después (cuando se realizó el muestreo) las flores en los racimos se encontraban en la fase pre-antesis. Cuando se muestreó nuevamente a los quince días algunas flores se encontraban en fase antesis. La duración de esta fase fue de 40 días tanto en las plantas del claro de ambos sitios como en las que crecían en el borde en el sitio Isla 1. En el borde del claro del sitio Llao-liao esta fase duró 30 días (Fig. 2). Los picos de cantidad máxima de flores en fase antesis ocurrieron al mismo tiempo en las plantas del claro de ambos sitios y en las que crecían en el borde del sitio Isla 1. En el borde del claro del sitio Llao-liao el pico de cantidad máxima de flores en fase antesis ocurrió 10 días después (Fig. 1). La duración del período de fructificación fue similar en ambos sitios en las plantas del claro y en las del borde del claro del sitio Isla 1. Los frutos inmaduros comenzaron a aparecer 20 días después de la aparición del botón floral mientras que los maduros lo hicieron 90 días después. El tiempo que demoraron los frutos en madurar fue de 70 días y el tiempo que permanecieron en la planta fue aproximadamente de 50 días (Fig. 2) Los frutos maduros se

cayeron o fueron consumidos por la fauna, 10 días antes en las plantas del claro con respecto a las del borde de Llao-llao (Fig. 2). En el sitio de Llao-llao hay un mayor número de flores y de frutos maduros acumulados tanto en el sector del claro como en el área del borde que en los ambientes de luz del sitio de la Isla 1 (Fig.2).

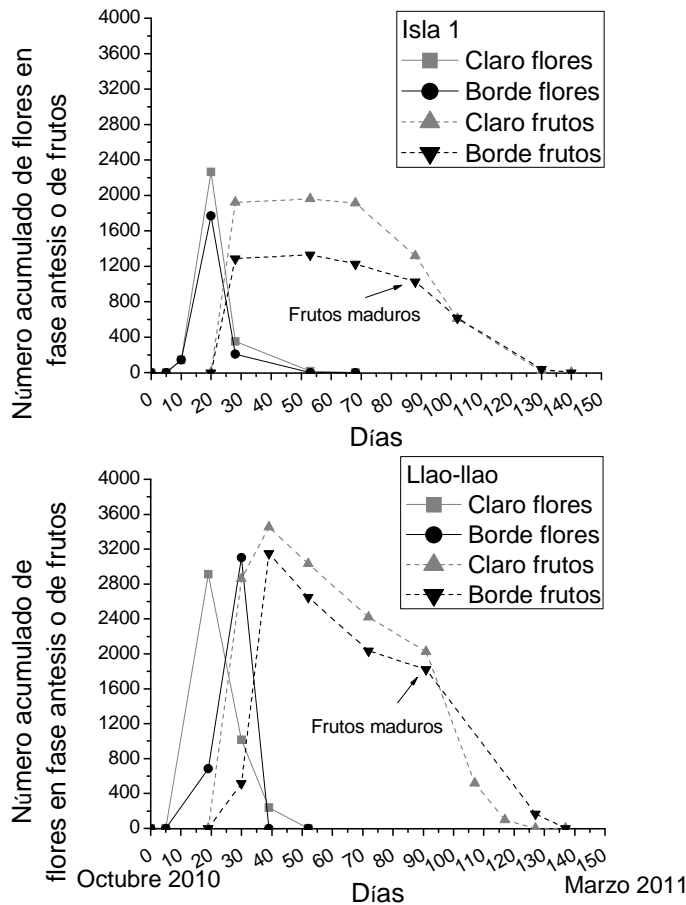


Figura 2. Fenología de flores y frutos de plantas de *B. darwinii* estudiadas en el claro y en el borde del bosque de *N. dombeyi* en los sitios Isla 1 y Llao-llao. Los valores son datos acumulados de las inflorescencias de cinco ramas y de 10 individuos por ambiente.

La longitud media (\pm ES) de las ramas seleccionadas por planta para el análisis del éxito reproductivo fue similar ($P=0,131$) entre las plantas del claro (Isla: $20,02 \pm 1,20$ cm; Llao-llao: $26,14 \pm 2,30$ cm) y las del borde (Isla: $20,82 \pm 3,08$ cm; Llao-llao: $21,34 \pm 1,38$ cm). En ambos sitios el número de racimos presentes por rama fue menor en las plantas del

borde que en las del claro ($P < 0,001$; Fig. 3A). El número de flores en fase pre-antesis por racimo fue similar en las plantas del claro y del borde en ambos sitios ($P = 0,680$; Fig. 3B), mientras que el número de flores abiertas por racimo fue menor en las plantas que crecían en el claro que en las del borde en ambos sitios ($P < 0,001$; Fig. 3C).

El número de frutos inmaduros por racimo fue mayor en las plantas que crecen en el claro que en las que crecen en el borde del bosque del sitio Isla 1 mientras que para el sitio Llao-llao las plantas con mayor número de frutos inmaduros fueron las que se encontraban en el borde (Fig. 4; $P < 0,001$). En ambos sitios se encontró un mayor número de frutos maduros por racimo en las plantas del borde del bosque que en las que crecían en el claro (Fig. 4; $P < 0,001$).

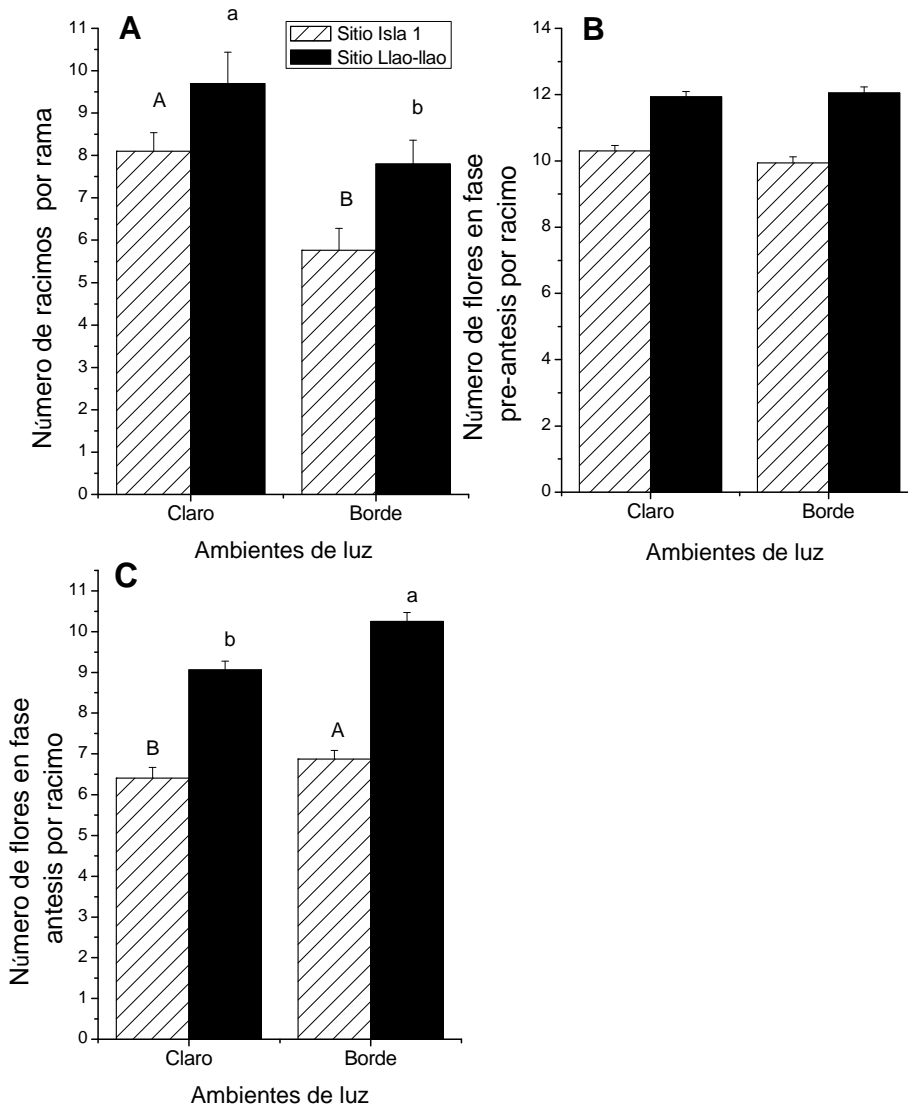


Figura 3. Número medio (\pm ES) de racimos por rama (**A**; $n=50$ por ambiente de luz y sitio), número de flores en fase pre-antesis (**B**) y en fase de antesis (**C**) por racimo en plantas de *N. darwinii* que crecen en el claro y el borde del bosque de *N. dombeyi* en los sitios Isla 1 (claro, $n=343$; borde, $n=245$ racimos) y Llao-llao (claro $n=434$; borde, $n=315$ racimos). Distintas letras en mayúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz del sitio Isla 1. Distintas letras en minúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz del sitio Llao-llao. Los datos presentes en los gráficos **A** y **B** se tomaron cuando las flores de los racimos estaban en la fase pre-antesis, mientras que en el gráfico **C** los datos pertenecen al número total de flores en antesis.

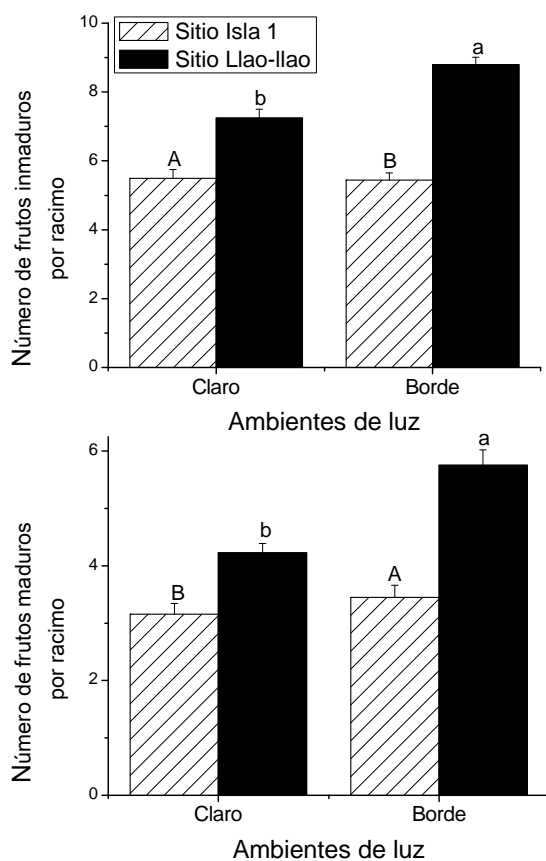


Figura 4. Número medio (\pm ES) de frutos inmaduros y maduros por racimo de plantas de *B. darwinii* que crecen en el claro y en el borde del bosque de *N. dombeyi* de los sitios Isla 1 (claro, $n=343$; borde, $n=245$ racimos) y Llao-llao (claro $n=434$; borde, $n=315$ racimos). Distintas letras en mayúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz del sitio Isla 1. Distintas letras en minúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz del sitio Llao-llao.

La proporción de flores en fase pre-antesis que pasaron a fruto maduro en cada racimo fue mayor en las plantas que crecían en el borde del bosque que en las del claro en los dos sitios considerados (Fig. 5A; $P < 0,001$), mientras que la proporción de flores en fase antesis que se convirtieron en frutos inmaduros en cada racimo fue similar en ambos ambientes de luz para cada sitio (Fig. 5B; $P = 0,321$). La proporción de flores en fase de antesis que pasó a fruto maduro fue mayor en las plantas del borde que en las del claro (Fig.5C; $P < 0,001$).

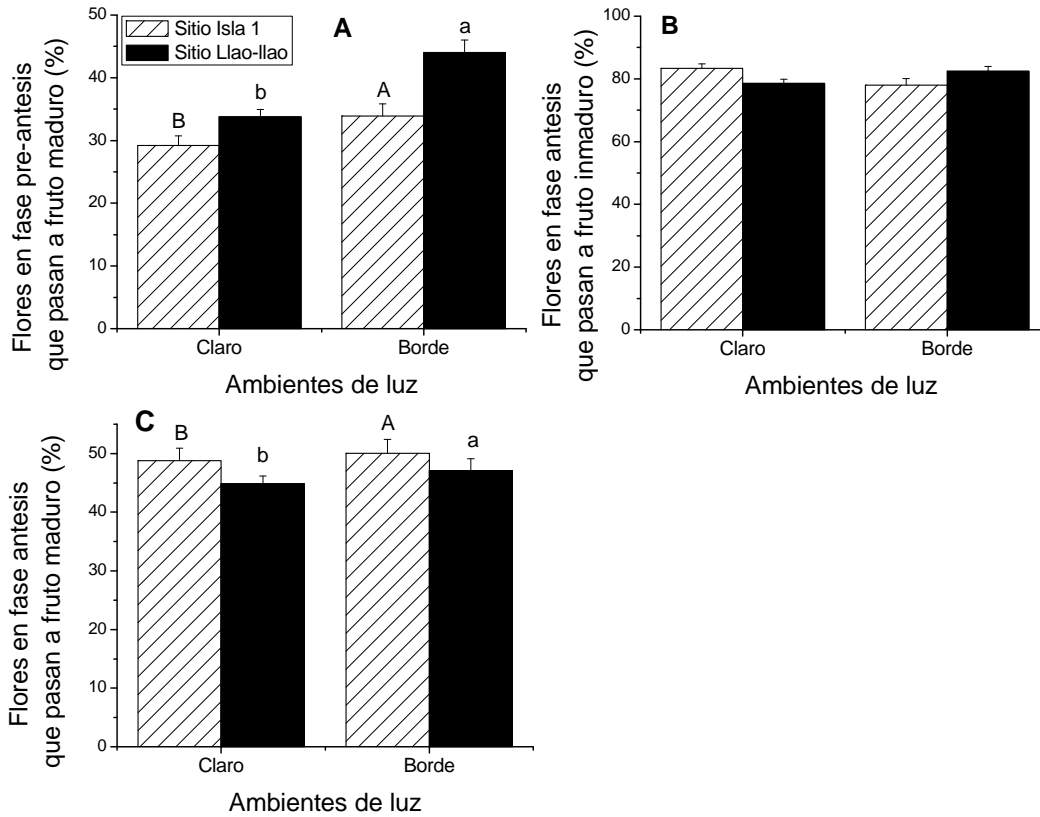


Figura 5. Proporción media (\pm ES) de flores en fase pre-antesis que pasan a fruto maduro (A) y de flores en fase antesis que pasan a fruto inmaduro (B) y maduro (C) en plantas de *B. darwinii* que crecen en el claro y en el borde del bosque de *N. dombeyi* en los sitios Isla 1 (claro, n=343; borde, n= 245 racimos) y Llao-Llao (claro n=434; borde, n=315 racimos). Distintas letras en mayúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz del sitio Isla 1. Distintas letras en minúscula indican diferencias significativas entre los ambientes de luz del sitio Llao-Llao.

Discusión

En los bosques estudiados las plantas de *B. darwinii* no florecen debajo del dosel cerrado mientras que en las que crecen bajo condiciones de mayor luz (claro y borde) la duración de los distintos eventos fenológicos reproductivos fueron similares mientras que el éxito reproductivo fue más variable a nivel de racimo pero sería similar a nivel de planta. En general, las condiciones de sombra reducen directamente el rendimiento reproductivo de las

plantas debido a la reducción en la fotosíntesis (Jiang y Egli 1993, Gould y Gorchov 2000). Se sabe que el costo de formación de los órganos reproductivos es alto y que durante la reproducción, la asignación de compuestos derivados de la fotosíntesis a otros órganos es menor (Barbour et al. 1976). Las bajas temperaturas también afectan la producción de los órganos florales (Southwick 1984). La ausencia de reproducción de *B. darwinii* en condiciones de sombra fue también verificada en diferentes zonas recorridas en forma adicional a los sitios de muestreo. Esta ausencia de reproducción sexual de *B. darwinii* en condiciones sombra posiblemente responda a la cantidad y calidad de la luz que condicionarían su rendimiento fotosintético (ver Capítulo 4). Es decir que para la reproducción, las plantas de *B. darwinii* están condicionadas por un nivel medio a alto de luz y de temperatura para producir flores y frutos, por lo que para este rasgo sería sombra intolerante. Contrariamente a estos resultados, Vázquez y Simberloff (2004) indican que *B. darwinii* se reproduce exitosamente debajo del dosel en la Isla Victoria. Además de los sitios estudiados como se mencionó arriba, durante el desarrollo de la presente tesis se hicieron observaciones en diversos sectores de los bosques de *N. dombeyi* y en ninguna oportunidad se observó floración de las plantas de *B. darwinii* debajo del dosel del bosque. Aunque estos autores no presentan datos de apertura del dosel, se sugiere que los datos del mencionado estudio posiblemente correspondan a un bosque con una estructura del dosel más abierta o a una zona de borde. Además en Nueva Zelanda donde *B. darwinii* es una especie invasora, esta especie no florece debajo del dosel (McAlpine, comunicación personal). Por otro lado, observaciones de campo en las zonas de estudio de esta tesis mostraron que tras la muerte masiva de plantas de *Chusquea culeou* E. Desv. luego de su floración (especie que produce sombra intensa a nivel del sotobosque del bosque de *N. dombeyi*), plantas de *B. darwinii* que no habían florecido antes comenzaron a producir flores seguramente debido al aumento de la intensidad de luz y de la temperatura en el sotobosque. El efecto que produce *Chusquea culeou* sobre la dinámica de los bosques ha sido bien estudiado por Veblen (1982) y Caccia et al. (2009); estos autores encuentran que esta especie puede influenciar en la regeneración de otras especies de forma positiva o negativa. Por lo anterior, en condiciones de sombra las plantas de *B. darwinii* destinan el carbono fijado al crecimiento vegetativo y al reducirse el sombreado y cambiar las condiciones de luz (cantidad y calidad de la misma) se generarían no sólo condiciones

propicias para el desarrollo de los órganos reproductivos sino que además aumentaría la fotosíntesis por lo menos al nivel de una planta de borde (ver capítulo 4), incrementándose los recursos para destinar a la reproducción.

En cuanto a las plantas que florecen en el borde y en el claro, hay una superposición de las curvas de fenología tanto de floración como de fructificación. La diferencia entre los tiempos fenológicos observados no supera los 10 días tanto para la fase de antesis como para el período de pérdida de frutos encontradas en las plantas del borde en Llao-llao. La diferencia de fechas en la pérdida de los últimos frutos maduros (que tampoco supera los 10 días) en el sitio de Llao-llao entre el claro y el borde, quizás se deba a que los frutos se cayeron antes o fueron predados más rápidamente en el claro que en el borde.

El tiempo de permanencia de flores y frutos sobre la planta determinado para *B. darwinii* difiere o es similar al encontrado para otras especies del género *Berberis*. Comparando con los resultados obtenidos por Lediuk et al. (2014) en *Berberis serrato-dentata* las fases de antesis y fruto inmaduro son más largas en *B. darwinii*, mientras que los frutos maduros duran más tiempo en la planta en *B. serrato-dentata*. Arena et al. (2011 y 2013) encontraron que en *Berberis buxifolia*, el inicio de la floración es a mediados de octubre y el período de antesis dura aproximadamente 21 días. Esto es similar a lo determinado en *B. darwinii* en el presente trabajo, pero en cuanto a los frutos en *B. buxifolia* duran más tiempo en la planta que los de *B. darwinii*. Esto quizás se deba al efecto del ambiente ya que las plantas de *Berberis serrato-dentata* y *Berberis buxifolia* se encuentran bajo condiciones meteorológicas muy diferentes a la de los sitios donde crece *B. darwinii*.

Cuando se compara la cantidad de racimos producidos por rama se observa que las plantas de *B. darwinii* presentes en el claro produjeron mayor cantidad de racimos por rama y flores que las del borde. Sin embargo, a nivel de racimo, las plantas del claro producen menor número de flores en fase de antesis, proporción de flores que pasan a fruto maduro y frutos maduros por racimo que las plantas que crecen en el borde. Esto se debería a que las plantas del claro presentan mayor cantidad de flores abortadas dado que se observó que el número de flores en fase pre-antesis fue similar tanto en el claro como en el borde. Las plantas del sitio Llao-llao serían más productivas ya que presentaron mayor cantidad total de flores y frutos maduros. Esto quizás se debió a que en dichos ambientes había mayor cantidad de luz que en los ambientes de la Isla 1 (ver Capítulo 1) debido a que presentaban

aperturas de dosel superiores y al mayor tamaño del claro. Finalmente, podemos decir que la reproducción de *B. darwinii* se encuentra condicionada por la apertura del dosel dado que no florece en condiciones de sombra. Los tiempos fenológicos entre los ambientes donde se produjeron flores (claro y borde) fueron similares tanto para la fenología floral como para la de frutos. En cuanto al éxito reproductivo, si bien hay una mayor cantidad de racimos por rama y flores por racimo en el claro, el número de frutos maduros acumulados a nivel de las ramas marcadas por ambiente sería similar (ver Fig. 2). Esto se podría explicar porque las plantas que se encuentran en el borde presentan una mayor proporción de flores que llegan a fruto maduro resultando en un mayor número de frutos maduros por racimo. De esta manera, el éxito reproductivo de *B. darwinii* no variaría entre las dos condiciones de mayor luz. Pero las plantas que se encuentran en el borde invertirían menos recursos para obtener la misma cantidad de fruta madura que las del claro.

De la comparación entre los datos aportados por la presente tesis y los encontrados por Allen y Wilson (1992) en poblaciones de *B. darwinii* creciendo en borde de claro en bosques del área de invasión en Nueva Zelanda se observa que en esta última las plantas muestran un adelanto de dos meses en su floración y en la dispersión de frutos maduros con respecto a las poblaciones del área nativa. Esto podría estar relacionado con diferencias en las condiciones climáticas entre ambas zonas. Según Allen y Wilson (1992) las yemas florales de las plantas de *B. darwinii* comienzan a ser visibles en los últimos días de julio mientras que en esta tesis se determinó que en el área nativa las mismas fueron más evidentes a fines de septiembre y en los primeros días de octubre. Esta diferencia podría estar relacionada con el fotoperiodo que en general causa la iniciación de la floración (Song 2013). Sin embargo, el fotoperiodo no parece ser muy diferente entre ambas zonas (ver Anexo I) e incluso cuando comienzan la fase de antesis en las plantas del área de invasión el fotoperiodo en el área nativa es de unas horas más. Solo después de octubre la diferencia de horas de luz se invierte (Anexo I). Esto podría indicar que *B. darwinii* es una especie de días neutros; éstas son especies en las que los tiempos de iniciación de la floración no se encuentran regulados por el fotoperiodo (Imaizumi y Kay 2006). Tanto el área nativa de *B. darwinii* como la zona en la que se estudió la fenología y el éxito reproductivo de esta especie en el área donde invade se ubican en una latitud similar, en el paralelo 40°-41° en la primera y en el de 45° para la última. Además, en el área nativa las poblaciones de *B.*

darwinii pueden llegar a presentar más de una floración, por ejemplo en los meses de mayo y junio (observaciones a campo). McAlpine (2005) indica que en el rango invasor esta especie florece casi todo el año. Cuando el fotoperiodo es distinto debido a las grandes diferencias latitudinales (diferentes hemisferios), Bastlová y Květ (2002) encuentran un adelanto en la fenología floral de las plantas de la especie *Lythrum salicaria* en el rango invasor en comparación con el área nativa. Estos autores en este caso indican que el fotoperiodo podría haber actuado como un factor de selección adaptativa para esta especie en el rango invasor.

Existen trabajos que han determinado que hay grupos de especies que necesitan picos de irradiación para iniciar su floración (Hamann 2004), mientras que otras están asociadas a las precipitaciones porque las mismas traen nubes que cambian la calidad de la luz aumentando la luz difusa (Bendix et al. 2006) o aumentan la disponibilidad de agua en el suelo (Lesica y Kittelson 2010). Estudios que evalúan el efecto del cambio climático encuentran que el aumento de la temperatura ha cambiado los tiempos fenológicos en algunas especies (Hudson et al 2009, Anderson et al. 2012, Lesica y Kittelson 2010). Algunas especies de eucaliptos sufrieron un corrimiento en los tiempos fenológicos dado que los cambios en la temperatura aún están dentro de sus umbrales (Hudson et al 2009) mientras que especies de hierbas han micro-evolucionado o cambiado genéticamente a medida que han aumentado las temperaturas, pudiéndose adaptar así a este cambio (Anderson et al. 2012). En el presente estudio, en el área nativa tanto los niveles de radiación solar como la precipitación son mayores que en el área invasora; en esta última área las precipitaciones mensuales presentan valores similares durante todo el año (Anexo II). La radiación solar no parecería explicar el adelanto en los tiempos fenológicos ya que a finales de julio, cuando las plantas florecen en el área de invasión, la radiación solar es baja y cuando lo hacen en el área nativa es más del doble que cuando lo hicieron en el área de invasión (ver Anexo II). Por otro lado, cuando empieza la floración en el área de invasión las precipitaciones son casi tres veces menos que cuando lo hacen en el área nativa, este factor tampoco explicaría el adelanto de la floración en el área de invasión. Un factor que sí podría estar relacionado es la temperatura del aire, dado que en el área de invasión para todos los meses del año es mayor respecto al área nativa y durante el invierno esta diferencia aumenta. Sin embargo, la temperatura en el momento de ocurrencia de la

floración en el área de invasión sería similar a cuando ocurre (principios de octubre) en el área nativa (ver Anexo II). Podría ser su temperatura óptima para la floración. Entonces, *B. darwinii* adelantaría su floración en el área de invasión respecto al área nativa dado que la temperatura óptima para este proceso propia de la especie se alcanzaría antes en la primera. Este sería un carácter positivo pues allí florece antes que las especies nativas (como se indicó en la introducción) ocupando un nicho vacante. Si el aumento de la temperatura induce la floración en *B. darwinii*, se podría explicar por qué florece más de una vez al año. A veces las temperaturas en un cierto mes suelen ser más cálidas que lo habitual y en ese momento la especie produce flores (observaciones a campo). En cuanto a la duración de las distintas fases de la floración y de la fructificación se observa que la aparición de las primeras flores en fase antesis, de los primeros frutos inmaduros y la duración del período de fruto maduro fueron similares entre las plantas de ambas áreas de distribución, mientras que para las otras fases en el área de invasión los períodos fueron más largos (Anexo III).

En cuanto al éxito reproductivo, los datos relacionados con la producción de flores y frutos resultaron ser bastante similares entre las poblaciones del área nativa y de invasión (Anexo III) determinados por Allen y Wilson (1992). Esta ausencia de diferencias también fue encontrada por Erfmeier y Bruelheide (2004) en *Rhododendron ponticum* L. (Ericaceae), en la que tanto el número de yemas generativas como el de frutos maduros fue igual en las plantas de los rangos nativo e invasor. El número de racimos por rama en las plantas de las poblaciones de *B. darwinii* del área de invasión sería similar al encontrado en el ambiente del claro del área nativa (Anexo III) mientras que las plantas del borde presentaron un valor menor. En cuantos a las demás variables los valores determinados en la presente tesis se encuentran dentro de los mismos rangos que en el área de invasión (Anexo III). Es importante destacar que Allen y Wilson (1992) tomaron ramas de longitud 0,20-2,5m. Según estos autores la pérdida de flores se debe al paso de los animales y a los fuertes vientos que desprenden las flores de sus pedicelos. Esto podría explicar la diferencia encontrada en las flores que abortaron en el ambiente del claro en la presente tesis dado que en los mismos el efecto del viento es mayor que en el borde.

La comparación realizada muestra que aunque existe una anticipación de la reproducción en las plantas de *B. darwinii* del área de invasión esto no se traduce en una mayor productividad a nivel de la disponibilidad de fruta y por tanto los aspectos

relacionados con la reproducción serían caracteres conservativos para la especie. Esto implicaría que en relación a la reproducción serían más importantes las características ya propias de la especie y que quizás la variación en las poblaciones del área de invasión ocurra a nivel de otros aspectos como algunos de los que se analizan en los capítulos siguientes. Sin embargo, no se puede obviar que las plantas de *B. darwinii* en el área de invasión podrían tener otro genotipo que les permitió adaptarse a los otros factores ambientales mencionados en este nuevo ambiente. Esto podría ser una posible hipótesis a ser verificada en estudios futuros a partir de las comparaciones sobre la variabilidad genética entre las poblaciones de ambas regiones.

Anexos

Anexo I. Números mensual y anual de horas de luz para las ciudades de San Carlos de Bariloche en Argentina y Dunedin en Nueva Zelanda. Para la confección de la tabla se utilizaron los datos de las horas de luz diaria de cada mes que se encuentran disponibles en la página del sitio *The Wheather Channel* para cada ciudad.

Meses	Argentina	Nueva Zelanda	Diferencias Valor absoluto
Enero	456,96	472,31	15,35
Febrero	369,63	377,98	8,34
Marzo	382,46	384,95	2,48
Abril	329,38	324,66	4,71
Mayo	304,73	293,7	11,03
Junio	277,51	272,1	5,41
Julio	286,71	281,56	5,15
Agosto	326,71	317,3	9,41
Septiembre	355,11	352,4	2,71
Octubre	408,48	413,9	5,41
Noviembre	433,15	444,18	11,03
Diciembre	467,76	483,91	16,15
Anual	4398,60	4418,98	20,33

Anexo II. Precipitación acumulada (mm) mensual y anual, temperaturas (°C) medias mensuales y anuales para el sitio Isla y Llao-liao en Argentina y para la ciudad de Dunedin en Nueva Zelanda. Los datos para Argentina fueron extraídos de WorldClim (disponible en <http://www.worldclim.org.htm>), cuyos datos son valores promedio del período 1950-2000 con una resolución espacial de 1 km² para las variables precipitación y temperatura media mensual mientras que para la radiación se utilizaron los datos del explorador de energía solar del Ministerio de energía de Chile (<http://walker.dgf.uchile.cl/Explorador/Solar2/>), cuyos datos promedio fueron de 2003-2012 con una resolución espacial de 90 m. Los datos para Nueva Zelanda provienen del National Institute of Water and Atmospheric Research (<https://www.niwa.co.nz/education-and-training/schools/resources/climate>); los valores promedio para todas las variables abarcan desde el año 1981 hasta 2010.

Meses	Precipitaciones (mm)			Temperatura (°C)			Radiación (KWh/m ² día)		
	Argentina		Nueva Zelanda	Argentina		Nueva Zelanda	Argentina		Nueva Zelanda
	Isla	Llao-liao	(Dunedin)	Isla	Llao-liao	(Dunedin)	Isla	Llao-liao	(Dunedin)
Enero	39	38	72,86	14,8	14,6	15,3	7,64	7,53	5,29
Febrero	50	52	67,76	14,1	13,9	15,0	6,92	6,81	4,73
Marzo	83	87	63,95	12,0	11,9	13,7	4,92	4,77	3,45
Abril	102	104	50,86	9,1	8,8	11,7	3,16	3,03	2,26
Mayo	78	48	64,71	6,1	5,8	9,3	1,86	1,66	1,34
Junio	81	50	57,93	4,3	3,9	7,3	1,18	1,04	1,02
Julio	238	249	57,12	3,1	2,8	6,6	1,51	1,23	1,23
Agosto	210	225	55,73	3,5	3,3	7,7	2,24	1,7	1,83
Septiembre	131	142	48,31	5,4	5,2	9,5	3,68	3	2,97
Octubre	84	90	61,73	8,1	7,9	10,9	5,05	4,61	4,25

Noviembre	71	77	56,39	10,5	10,4	12,4	6,69	6,49	5,07
Diciembre	61	61	80,19	13,1	13	13,9	7,33	7,21	5,40
Anual	1231	1223	737,5639	8,675	8,45	11,1	4,34	4,09	3,24

Anexo III: Datos sobre la fenología reproductiva y del éxito reproductivo de dos años de muestreo en cinco ramas por 10 plantas que se encontraban en el borde de un bosque en las cercanías de Dunedin Nueva Zelanda. Datos extraídos de Allen y Wilson 1992.

Variables	Nueva Zelanda	
	Años de muestreo	
	1987	1989
<i>Fenología reproductiva</i>		
Números de racimos totales	351	535
Primeras flores en fase antesis (días)	19	8
Fase antesis (días)	106	93
Primeros frutos inmaduros (días)	20	7
Maduración de los frutos (días)	95	95
Primeros fruto maduro (días)	134	115
Fase fruto maduro (días)	58	69
<i>Éxito reproductivo</i>		
Número medio de:		
Racimos por rama	7	10,5
Flores en fase pre- antesis	-	15,8
Flores en fase antesis por racimo	5,7	7,8
Frutos maduros por racimo	2,8	3,0
Proporción de:		
Flores en fase antesis que pasan a fruto inmaduro	0,88	0,87
Flores en fase antesis que pasan a fruto maduro	0,55	0,44

Capítulo 3

Ecofisiología de semillas y plántulas de *Berberis darwinii* en diferentes ambientes lumínicos del bosque



Introducción

La germinación de las semillas es uno de los procesos más críticos en el ciclo de vida de la planta y está condicionado tanto por la viabilidad de las semillas como por la capacidad que tienen éstas de retardar la germinación hasta que existan condiciones favorables para la supervivencia de las futuras plántulas. Contribuyen a esto último una dormancia prolongada (Thompson 1992, Benech-Arnold et al. 2000) y la posibilidad de formar parte del banco de semillas del suelo. La dormancia es un estado en el que la semilla puede no germinar por un período de tiempo determinado con cualquier combinación de factores ambientales normales que de otra manera serían favorables para su germinación (Baskin y Baskin 2004). Las semillas antes de germinar deben ser sometidas a la acción de diferentes factores ambientales durante períodos de extensión variable según las especies, por ejemplo, a determinadas condiciones de humedad y temperatura. En zonas de clima templado frío es común el requerimiento de permanecer durante un tiempo en el suelo húmedo y con baja temperatura. Un aumento de la disponibilidad de luz, así como de la temperatura o el cambio en otras variables ambientales promueve la pérdida de la dormancia y facilita la germinación de las semillas (Lambers et al. 1998, Benech-Arnold et al. 2000, Baskin y Baskin 2004).

El establecimiento exitoso de una especie en un área depende de que se cubran sus requerimientos ambientales y del nivel de mortalidad de sus plántulas (Poorter 2007). Según este último autor, los caracteres funcionales de las plántulas reflejarían la adaptación de las mismas al nicho de regeneración. Los caracteres funcionales son características morfológicas, fisiológicas y fenológicas medibles; el valor que toma un rasgo en diferentes condiciones ambientales se denomina atributo o modalidad (Lavorel et al. 1997, Violle et al. 2007).

Dependiendo de su preferencia lumínica, las plántulas de una determinada especie pueden según el ambiente en que crecen mostrar variaciones en la proporción de biomasa asignada a hojas, tallo y raíces (Evans y Poorter 2001) y esto también variaría a lo largo de la ontogenia de la planta (Villar et al. 2004). En un estudio de plántulas de especies leñosas siempre verdes realizado en bosques templados del sur de Chile se encontró que plántulas de tamaño grande correspondientes a especies tolerantes a la sombra asignaron más

biomasa a hojas que las especies luz-demandantes en condiciones de poca luz, mientras que las de tamaño menor no presentaron diferencias según su preferencia lumínica (Lusk y Piper 2007).

Las plántulas de especies con diferente longevidad de sus hojas y preferencia lumínica muestran variaciones en relaciones morfológicas como: i) la *relación de área foliar* (LAR, sigla en inglés “leaf area ratio”), área foliar/biomasa total de la planta (cm^2/mg) (Veneklaas y Poorter 1998), ii) la *relación de masa foliar* (LMR, sigla del inglés “leaf mass ratio”), masa de hojas/masa total de la plántula (mg/mg), iii) *el área foliar específica* (SLA, cm^2/mg , sigla del inglés “specific leaf area”), iv) la relación área/masa de hojas y, v) *la relación de masa de raíces* (RMR, sigla del inglés “root mass ratio”), masa de raíces/masa de hojas + tallo en mg/mg (Walters y Reich 1999).

Tanto las plántulas de las especies siempre verdes como las de las deciduas demandantes de luz cuando están bajo condiciones de sombra muestran un incremento en el LAR que les permite crecer aún más que las plántulas de las especies sombra tolerantes (Walters y Reich 1999). Por otro lado, un mayor LMR y menor SLA se mencionan como presentes en especies siempre verdes (Antúnez et al. 2001), así como también un bajo RMR (Walters y Reich 1999, Antúnez et al. 2001).

Los requerimientos lumínicos para la germinación de las semillas y la supervivencia de plántulas de *B. darwinii* en el área nativa de distribución en Chile se compararon en la selva valdiviana de Chiloé en Chile (Figuroa y Lusk, 2001, Figuroa 2003). En estos estudios se determinó que la germinación era de 95 y 87 % en claros y bajo el dosel del bosque, respectivamente, mientras que el requerimiento de luz de las plántulas para un buen crecimiento era mayor al 20% de apertura del dosel. Figuroa y Lusk (2001) concluyen que para esta especie no existe una correlación directa entre los requerimientos de germinación de las semillas y las condiciones óptimas para el crecimiento de las plántulas. Por lo tanto en el área estudiada de Chile, según los requerimientos para la germinación *B. darwinii* sería una especie generalista a la luz mientras que para la sobrevivencia de las plántulas sería una especie propia de áreas con condiciones intermedias a altas de luz. El clima en Chiloé es oceánico con abundantes precipitaciones e inviernos poco fríos y su vegetación es típica de la selva valdiviana (Figuroa 2003). Además del el área de Puerto Blest en Argentina donde se registran las mayores precipitaciones del Parque Nacional Nahuel

Huapi y hay una ingesión de la selva valdiviana proveniente de Chile (Dimitri 1972), *B. darwinii* crece también en otras áreas forestales con diferentes condiciones climáticas y tipos de vegetación. No se cuenta con información referente a los requerimientos óptimos de luz de esta especie tanto para la germinación de las semillas como para la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en los bosques de la región andina de Argentina.

En Nueva Zelanda, donde *B. darwinii* es una especie exótica invasora, sus semillas presentan una alta tasa de viabilidad y germinación (Allen y Wilson 1992). La mayoría de las semillas viables de esta especie germinan en la primavera siguiente a la dispersión, lo cual indica que éstas no forman parte del banco persistente de semillas (McAlpine 2005). Según McAlpine y Drake (2002) el porcentaje de germinación de las semillas de este arbusto es alto en condiciones de heterogeneidad ambiental, germinando tanto en claros como bajo el dosel del bosque, mientras que el establecimiento de plántulas mostró porcentajes mayores en claros y en sus bordes que en el bosque cerrado. Por lo anterior, McAlpine y Jesson (2007) indican que a pesar de ser una especie intolerante a la sombra en el estadio de plántula, la presencia de plantas adultas de *B. darwinii* debajo del dosel del bosque podría deberse a que una vez establecidas, las plántulas sobrevivientes aumentan su tolerancia a la sombra. Asimismo, determinaron que en plántulas de 7 meses de edad, los parámetros de crecimiento como el SLA y el LAR mostraron valores significativamente más altos a medida que las condiciones de luz disminuyeron pero el LMR, sólo fue bajo en sol, mientras que la biomasa total de la planta resultó diez veces mayor en plántulas jóvenes presentes en lugares soleados que en los otros ambientes con menor apertura de dosel (McAlpine 2005, McAlpine y Jesson 2007). Para niveles bajos e intermedios de luz, las proporciones de asignación de biomasa a hojas, tallos y raíces y el RMR fueron similares (McAlpine 2005, McAlpine y Jesson 2007). Según estos autores, las características de las plántulas de *B. darwinii* son el factor evaluado más importante que explica el éxito de invasión de este arbusto pero no se dispone de información sobre el área nativa que permita establecer posibles diferencias.

En este capítulo se presentan los resultados de la comparación de la viabilidad de las semillas y del estudio a través de un experimento a campo, de la germinación, la supervivencia de las plántulas de *B. darwinii* y su crecimiento (evaluado mediante el análisis de la asignación de biomasa a los diferentes órganos de la planta) en claros, zonas

de borde y debajo el dosel del bosque de *Nothofagus dombeyi* en el área nativa de Argentina. Se consideró que tanto el estudio de los atributos funcionales de las semillas como los de las plantas jóvenes permitiría determinar la preferencia lumínica en los estadios iniciales de vida y compararlos con la abundancia de individuos adultos en los diferentes ambientes lumínicos (ver capítulo 1). Estos resultados se discuten con los presentes en la bibliografía sobre el área de invasión de este arbusto en Nueva Zelanda a fin de determinar si las poblaciones de esta última área muestran patrones diferentes con respecto a las poblaciones de su área de origen.

Área de estudio y metodología

Viabilidad de semillas

Muestras de frutos maduros de *B. darwinii* para evaluar la viabilidad de sus semillas se colectaron en enero del año 2010 en 15 plantas presentes en bosques ubicados cerca de Bariloche. A los frutos se les retiró manualmente la pulpa y se seleccionaron 50 semillas por planta, las que fueron divididas en dos submuestras de 25 semillas cada una. Una de las submuestras fue sometida a una prueba de viabilidad por flotación. Las semillas se sumergieron en agua con una gotita de detergente (para vencer la tensión superficial); las semillas que luego de 10 minutos no flotaron se consideraron viables (Pairon et al. 2006). En la otra submuestra la viabilidad de las semillas se determinó sumergiéndolas en una solución de 2,3,5, Trifeniltetrazolio cloruro al 1%, el cual tiñe de color rosado los tejidos vivos (Delouche et al. 1971).

Banco de semillas

Para el análisis de la permanencia de las semillas de *B. darwinii* en el banco de semillas del suelo se utilizaron frutos colectados en plantas del sitio Llao-llao. Dado que este arbusto no florece debajo del dosel (ver Capítulo 2), los frutos fueron colectados en plantas del claro y sus bordes. En otoño, a mediados de mayo de 2010, en cada uno de los tres sectores estudiados (claro, borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi* del sitio Llao-llao, ver

descripción en el capítulo 1) se enterraron a 5 cm de profundidad, 24 bolsitas de malla de nylon conteniendo cada una 25 semillas determinadas como viables a partir del método de flotación de manera que el experimento durara 18 meses abarcando dos períodos otoño-invierno en el suelo. Cada tres meses se retiraron cuatro bolsitas de cada ambiente de luz a fin de identificar por flotación el número de semillas viables en cada una. Luego algunas de las semillas determinadas como viables en cada muestreo trimestral se pusieron a germinar enterrándose a 3 cm de profundidad en macetas plásticas con vermiculita (cinco semillas por maceta) en un invernáculo con riego (Fig. 1).

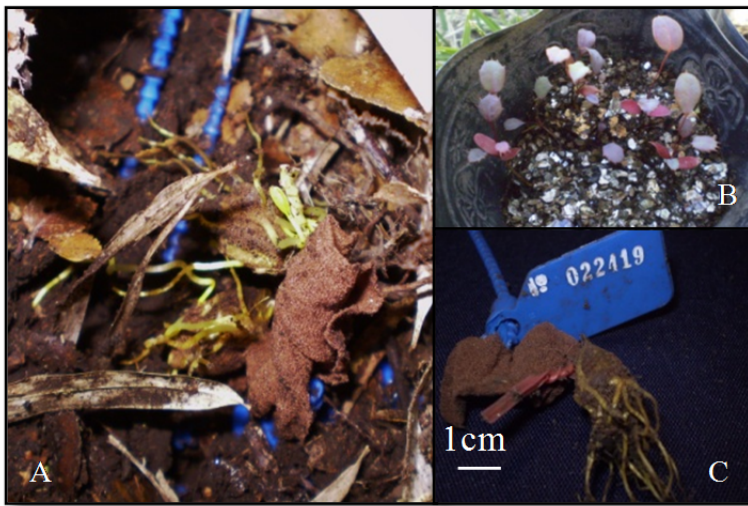


Figura 1. Experimento del banco de semillas. En las imágenes A y C se observan las semillas germinadas en las bolsas de nylon (noviembre 2010). En la imagen B se muestran las plántulas provenientes de las semillas viables en la observación del primer trimestre, que se pusieron a germinar en el invernáculo.

Germinación a campo y supervivencia de plántulas

Este estudio se realizó en los dos sitios de la Isla Victoria (ver descripción en el capítulo 1). En dichos sitios entre enero y febrero 2012 se colectaron frutos de *B. darwinii* y se extrajeron sus semillas. Como ya se indicó en el Capítulo introductorio los otros sitios (Llao-llao y Trafal) fueron descartados para este experimento debido a la floración de la caña colihue (*Chusquea culeou*) y la posterior proliferación de roedores ocurrida en 2011.

Muestras de 50 semillas fueron sembradas a mano a principios de mayo de 2012 (otoño) en cada uno de tres cuadrados (de 25 x 25cm) ubicados en cada uno de los sectores de claro, borde y debajo del dosel del bosque de ambos sitios de muestreo (en total 18 cuadrados). Previo a la siembra se retiró la capa de cenizas en el área del cuadrado para poder sembrar las semillas; las mismas se sembraron lo más uniformemente posible sobre la tierra para evitar que las plántulas germinen amontonadas y luego se les hecho una capa de tierra entre 0,5 y 1cm. Cada cuadrado fue rodeado por una malla metálica de 5 cm² de abertura formando un cilindro (Fig. 2) para proteger a las futuras plántulas del ramoneo de los grandes herbívoros como los ciervos exóticos que abundan en la Isla Victoria. Dentro de cada cilindro se colocó otra malla metálica de 25 x 25cm pero con una abertura de 1 cm² (Imagen jaula) para proteger a las plántulas de mamíferos más pequeños. A fin de evaluar la germinación natural de semillas provenientes de plantas de *B. darwinii* presentes en los sitios se colocaron tres cuadrados control en cada sector.

La germinación de las semillas y la supervivencia de plántulas en los cuadrados se controlaron mensualmente hasta principios de marzo 2013.

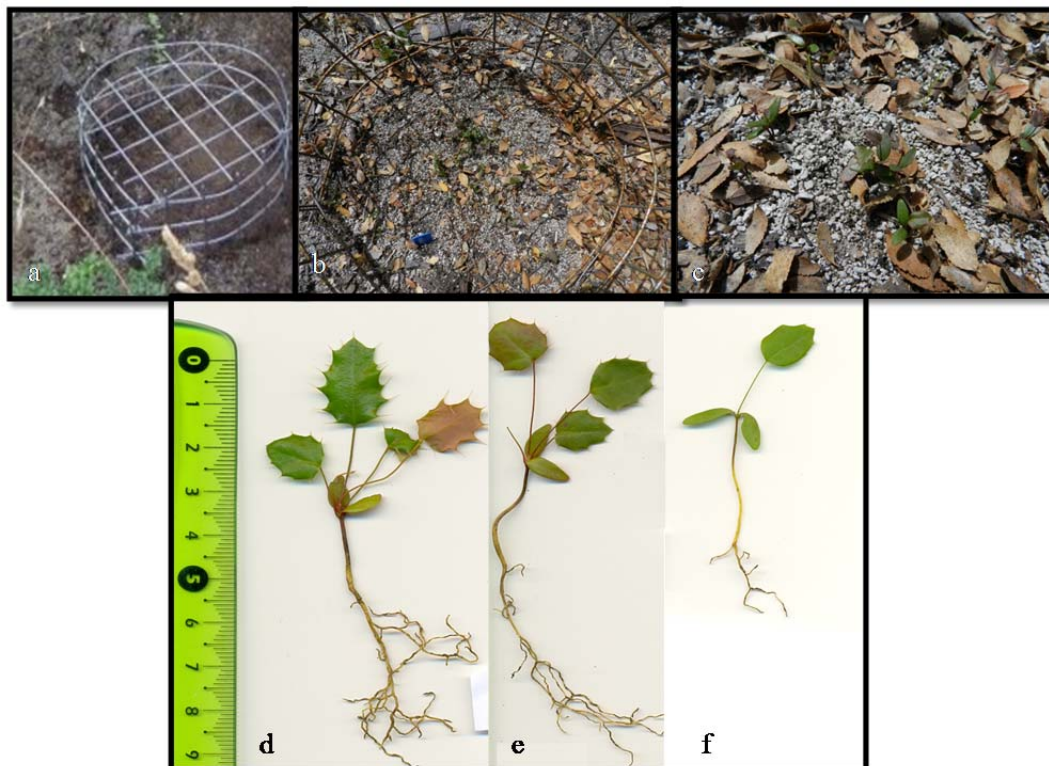


Figura 2. Ensayo de germinación de semillas a campo y supervivencia de plántulas. Aspecto general de la parcela (a), plántulas creciendo en la parcela (b y c). Plántulas provenientes de semillas sembradas en parcelas ubicadas en el claro (d), en el borde (e) y debajo del dosel (f) del bosque de *N. dombeyi*, extraídas al finalizar el experimento.

Asignación de biomasa a los diferentes órganos de las plantas

Cuando las plántulas provenientes del experimento de germinación a campo tenían 5 meses de edad y habían dejado de crecer por la finalización del período de crecimiento (fines de marzo de 2013, Fig. 2) se colectaron todas las plántulas que habían sobrevivido en cada cuadrado con el objetivo de determinar su tamaño y la biomasa seca total, de tallos, hojas y raíces. Para ello a cada plántula se le separaron las hojas (con los cotiledones), el tallo y la raíz. Las hojas y los cotiledones de cada planta fueron escaneadas para estimar el área foliar usando el programa ImageJ 1,43m (National Institutes of Health, USA). Las hojas, el tallo y las raíces de cada planta se secaron separadamente en estufa a 60°C hasta peso constante, más o menos durante tres días.

Se determinaron las siguientes relaciones:

LAR: área total de hojas frescas/masa total de la plántula (cm^2/mg)

LMR: masa de hojas/masa total de la plántula (mg/mg)

RMR: masa de raíz/masa de tallo +hojas (mg/mg)

SLA: área total de hoja fresca/masa total hojas secas (cm^2/mg).

Análisis estadísticos

Los porcentajes de semillas viables determinados por los dos métodos usados se compararon con la prueba de Mann Whitney. Para los análisis relacionados con el banco de semillas, germinación de plántulas a campo se utilizaron modelos lineales generalizados (MGL) con distribución “quasibinominal” de los errores de la variable dependiente. También para la variable “número de hojas” se utilizó la distribución de Poisson. La supervivencia de las plántulas provenientes del ensayo de germinación a campo se analizó para los meses enero y febrero con modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) asumiendo una

distribución “quasibinomial”. Éstos fueron ajustados utilizando el paquete “lme4” en R (Bates et al. 2011). El ambiente fue incluido como factor fijo y el sitio como factor aleatorio. Para el análisis de supervivencia en el mes de marzo en cada sitio por separado se utilizaron modelos lineares generalizados (MGL) con distribución “quasibinomial” de los errores de la variable dependiente.

En los casos en que hubo diferencias significativas entre tratamientos las comparaciones se realizaron con la prueba de Tukey usando el paquete “multcomp” (en R). Como programa estadístico se utilizó el R Development Core Team (2010). Se consideraron diferencias estadísticas significativas en los casos en que la probabilidad de error fue $< 0,05$.

Los valores de las variables longitud de tallo, área foliar, SLA, LAR, LMR y RMR fueron transformados utilizando el logaritmo natural, verificando la mejor distribución de los residuales en relación a los valores esperados. Las variables se compararon con una ANOVA de una vía usando la prueba de Tukey como test a posteriori. Todos los análisis se realizaron con el paquete multicom.

Para estimar la germinación se consideró el número máximo de plántulas que emergieron durante el tiempo que duró el experimento en las parcelas a campo; a esta variable se la llamó germinación máxima. Al finalizar el ensayo de supervivencia de las plántulas, tanto en el sitio 1 (en el sector ubicado debajo del dosel) como en el sitio 2 (en el borde del bosque) las plántulas no sobrevivieron ya que habían sido afectadas por la herbivoría por insectos. Por esto se consideró evaluar la supervivencia dos meses antes de finalizar el experimento (enero y febrero) y en el último mes de muestro (marzo) se analizaron los sitios por separado.

Resultados

Viabilidad de semillas

El porcentaje medio (\pm ES) de semillas vivas determinadas por el método de flotación ($91,73 \pm 3,27\%$) no difirió significativamente ($P=0,213$; prueba de Mann Whitney) del obtenido usando el método de tinción con tetrazolio ($85,6 \pm 4,29\%$), lo cual indica que el

primer método (no destructivo) es de utilidad para ser aplicado antes de un ensayo de germinación.

Banco de semillas

El porcentaje de semillas viables (Tabla 1) determinado en el primer control (agosto de 2010) para las muestras colocadas en suelo en otoño fue similar ($P=0,953$) en los tres ambientes de luz (ver Anexo 1 para los resultados obtenidos en ensayos posteriores usando estas semillas viables). En el segundo control trimestral (noviembre de 2010) casi todas las semillas ya habían germinado (Tabla 1, Fig. 1) y los porcentajes determinados tampoco difirieron entre claro, borde y debajo del dosel ($P=0,179$). Las semillas que no germinaron (viabilidad verificada por el método de flotación) estaban todas muertas.

Tabla 1. Valores medios (\pm ES) de semillas viables de *B. darwinii* determinadas en el primer trimestre y de semillas germinadas en el segundo control trimestral para semillas almacenadas en el suelo del claro, el borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi* desde mayo de 2010.

Ambientes	Porcentaje de semillas	
	Viables trimestre 1 (agosto)	Germinadas trimestre 2 (noviembre)
de luz		
Claro	$96 \pm 1,63$	$95 \pm 1,13$
Borde	$96 \pm 4,00$	$97 \pm 0,80$
Dosel	$97 \pm 1,91$	$96 \pm 1,15$

Germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas en diferentes ambientes lumínicos del bosque

En las parcelas de siembra de semillas a campo (protegidas de los vertebrados herbívoros) la germinación se inició a fines de octubre de 2012. En noviembre las plántulas emergidas

mostraban sólo los cotiledones. La germinación de las semillas no presentó diferencias significativas entre las parcelas sembradas en los tres ambientes de luz ni entre los sitios ($P= 0,133$; $P= 0,223$ Fig. 3) y la interacción fue no significativa entre los ambientes de luz y el sitio ($P=0,177$).

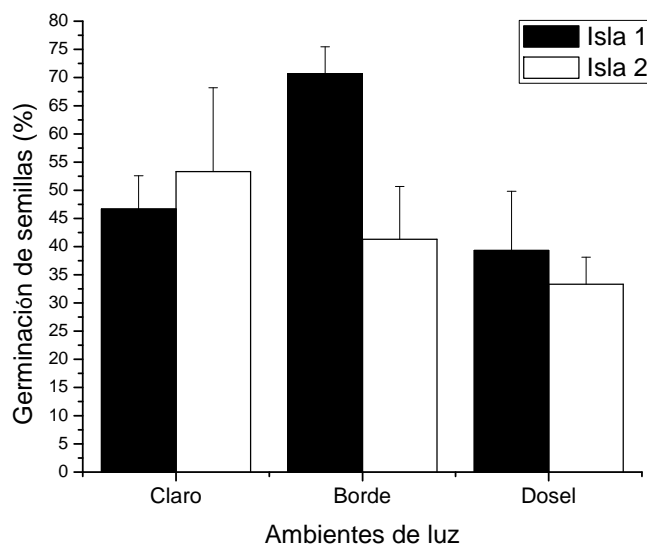


Figura 3. Porcentaje medio (\pm ES) de germinación de las semillas de *B. darwinii* en los cuadratos sembrados en el claro ($n=3$), el borde ($n=3$) y debajo del dosel ($n=3$) del bosque de *N. dombeyi* en los sitios Isla 1 e Isla 2.

La supervivencia de las plántulas en el mes de enero difirió entre los ambientes de luz ($P<0,001$), encontrándose en ambos sitios diferencias significativas entre la supervivencia de las plántulas del borde y las de debajo del dosel; en el sitio Isla 1 la supervivencia fue mayor en el borde que debajo del dosel mientras que en el sitio Isla 2 la supervivencia fue mayor debajo del dosel que en el borde (Fig. 3A y Fig. 5A y C). En ambos sitios, las plántulas del claro presentaron similar supervivencia a las del borde y a las que se encontraban debajo del dosel (Fig. 4A). En esta misma fecha comenzaron a encontrarse plántulas muertas por herbivoría debajo del dosel de la Isla 1 y en el borde de la Isla 2 (Fig. 5B). Cuando se analizó la supervivencia de las plántulas en el mes de febrero, la

supervivencia debajo del dosel difirió significativamente del claro y del borde ($P < 0,001$); en el sitio Isla 1 la supervivencia fue menor debajo del dosel que en el claro y el borde y en el sitio Isla 2 la supervivencia fue mayor debajo del dosel que en el claro y el borde (Fig. 4B). En esta misma fecha en el claro del sitio Isla 2 se encontraron plántulas muertas por desecación (Fig. 5D). Al finalizar el experimento en el mes de marzo, en el sitio Isla 1 cerca del 80% de las plántulas estaban vivas tanto en el claro como en el borde del bosque ($P = 0,557$ y Fig. 4C), mientras que debajo del dosel no se encontraron plántulas sobrevivientes (Fig. 5 A). En cuanto al sitio Isla 2 debajo del dosel hubo mayor supervivencia de plántulas (cercano al 80%) que en el claro ($P = 0,025$ y Fig. 4D) y no se encontraron plántulas sobrevivientes en las parcelas que se encontraban en el borde del bosque (Fig. 5C). Una vez finalizado el ensayo, el número de plántulas remanentes por ambiente para los dos sitios en conjunto fue de 84 para el claro, 81 para el borde y 37 plántulas debajo del dosel del bosque.

En las parcelas control no se observó germinación de semillas de *B. darwinii*.

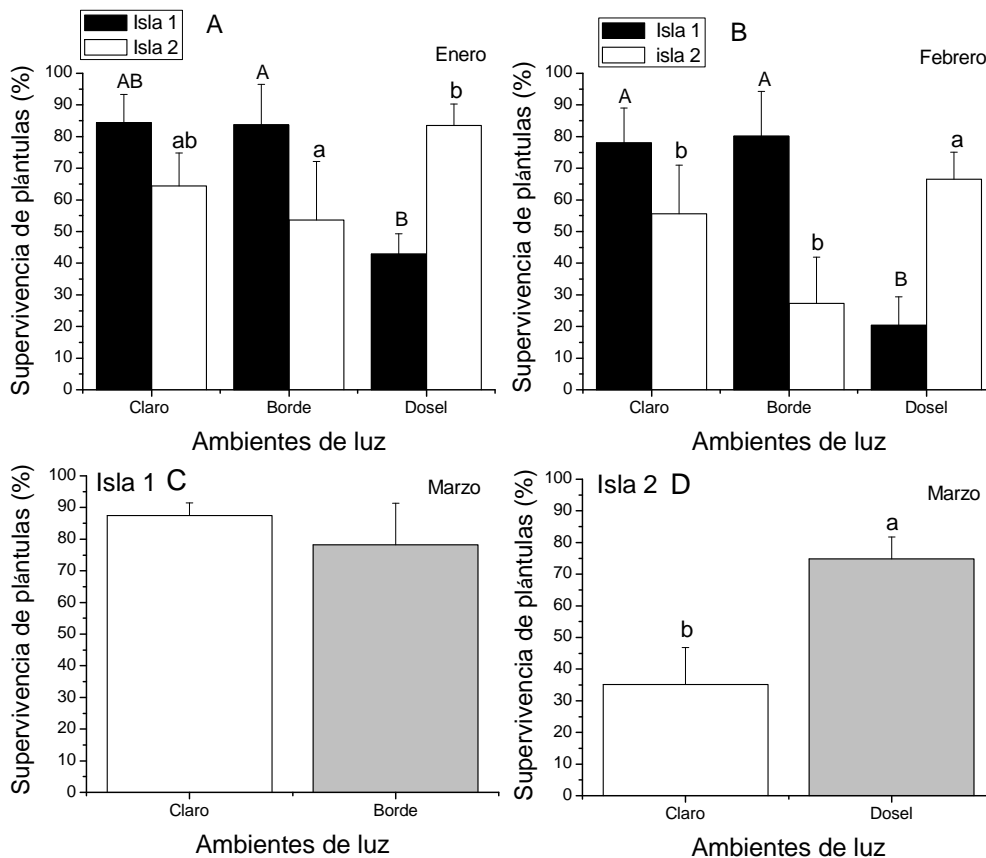


Figura 4. Porcentaje medio (\pm ES) de los valores de supervivencia de plántulas de *B. darwinii* en los cuadrados sembrados en el claro (n=3), el borde (n=3) y debajo del dosel (n=3) del bosque de *N. dombeyi* en los sitios Isla 1 y 2, para los meses de enero (A), febrero (B), marzo (C y D).

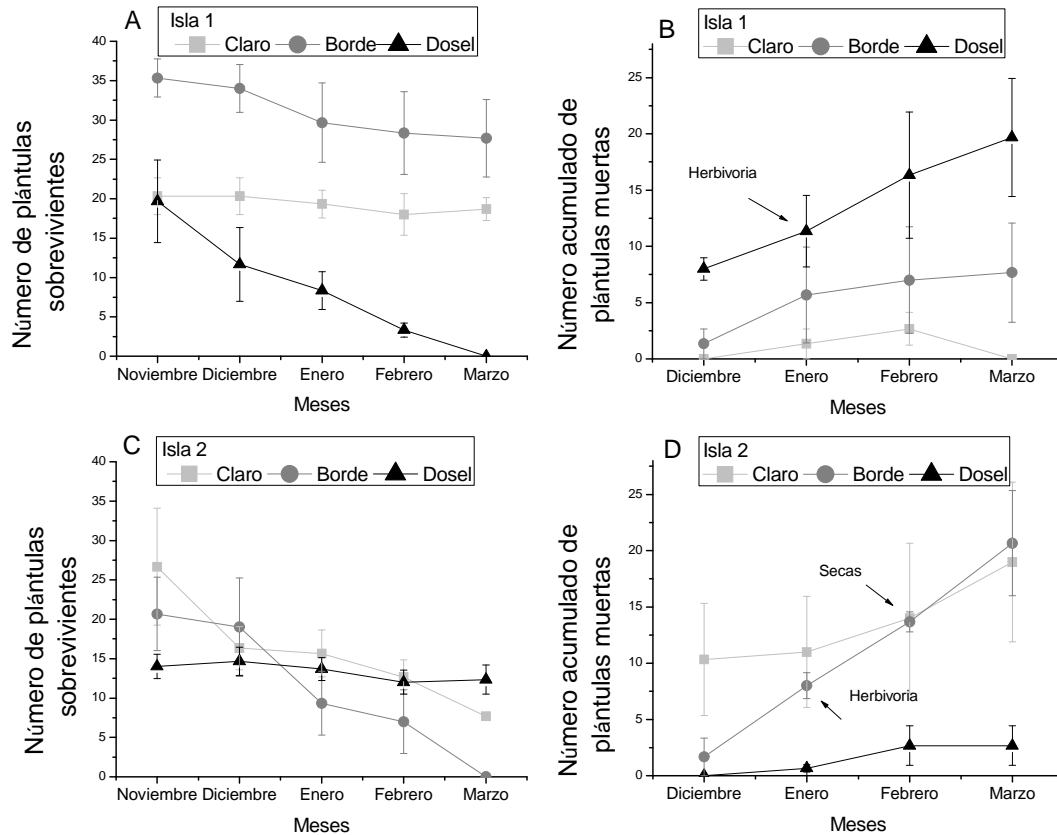


Figura 5. Número medio (\pm ES) de plántulas vivas encontradas durante un período de cinco meses y número acumulado mensual de plántulas muertas para los ambientes de luz del claro, el borde y debajo del dosel de bosque de *N. dombeyi* en dos sitios de la Isla Victoria (Isla 1 e Isla 2). Las flechas indican el inicio del efecto de la herbivoría y la desecación sobre la mortalidad de plántulas.

Crecimiento y asignación de biomasa en plántulas de B. darwinii

Luego de cinco meses en el bosque las plántulas que crecieron bajo el dosel presentaron mayor longitud de tallos ($P < 0,001$) que las del claro y el borde (Fig. 6). El número de hojas producidas por las plántulas del claro fue significativamente mayor ($P < 0,001$) que el de los otros dos ambientes estudiados en el bosque, donde el número de hojas fue similar (Fig. 6).

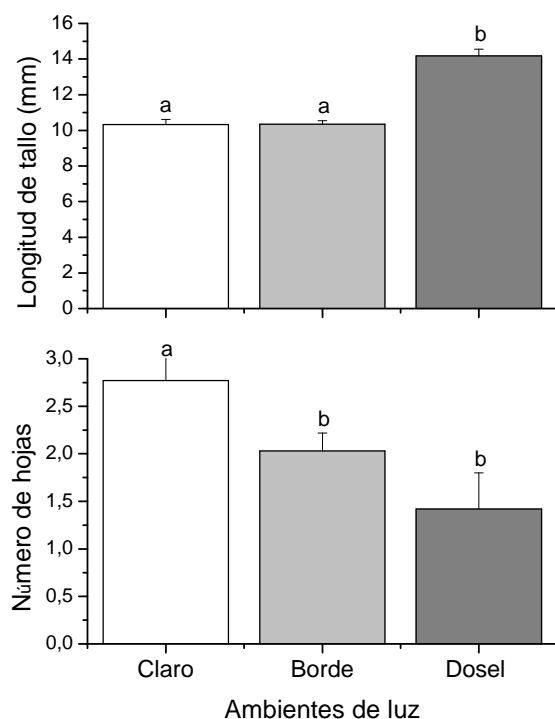


Figura 6. Valores medios (\pm ES) de la longitud del tallo y del número de hojas de las plántulas de *B. darwinii* que crecieron en el claro ($n=84$), en el borde ($n=81$) y debajo del dosel ($n=37$) del bosque de *N. dombeyi*. Distintas letras encima de las barras indican diferencias significativas entre los tres ambientes comparados.

Tanto las plántulas que crecieron en el claro como en el borde presentaron el mismo valor de área foliar total mientras que las plántulas que crecieron debajo del dosel del bosque mostraron la menor área foliar ($P = 0,002$; Fig. 7A).

Por otro lado, las relaciones SLA y LAR de las plántulas aumentaron significativamente desde el claro hacia el dosel ($P < 0,001$; igual para las dos variables; Fig.

7B y C). Los valores más bajos para ambas variables fueron los de las plántulas del claro, intermedios los de las del borde y los más altos para los de las presentes debajo dosel. Solo el LMR fue similar entre las plántulas de los tres ambientes de luz ($P= 0,129$, Fig.7D).

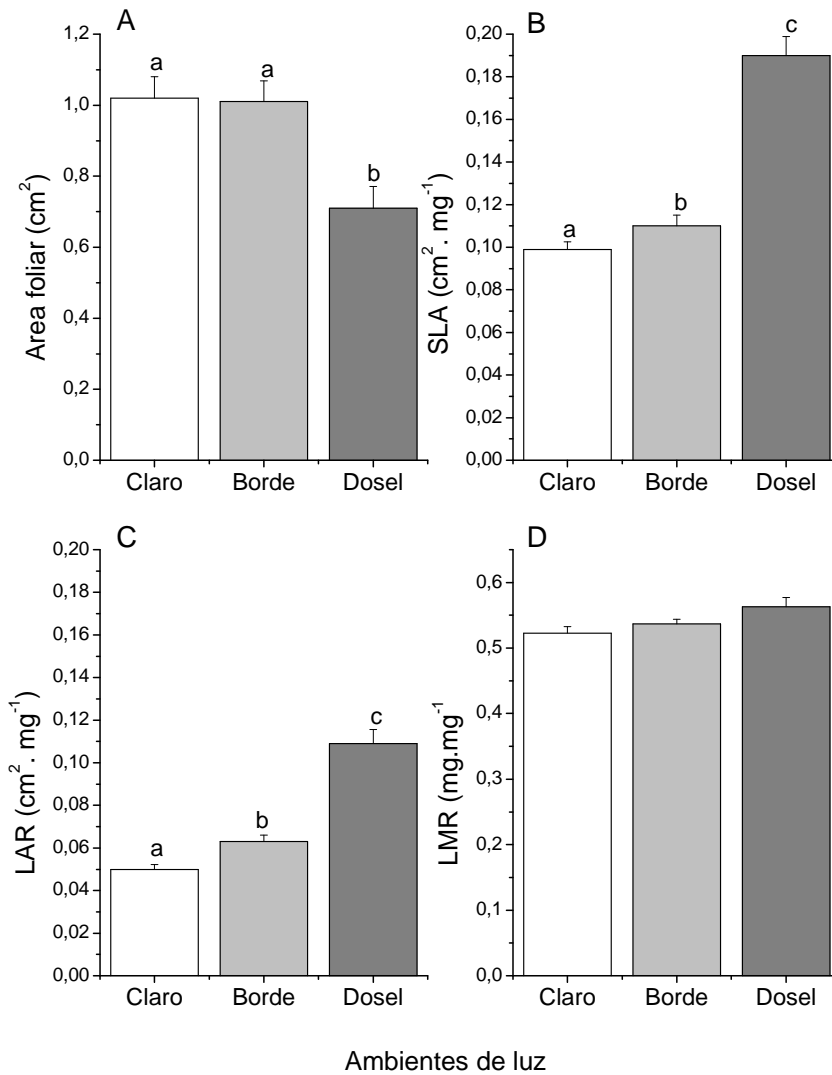


Figura 7. Valores medios (\pm ES) de área foliar (A), SLA (B), LAR (C) y LMR (D) de las plántulas de *B. darwinii* que crecieron en claro (n=84), en el borde (n=81) y debajo del dosel (n=37) del bosque de *N. dombeyi*. Distintas letras encima de las barras indican diferencias significativas entre los tres ambientes de luz comparados.

Las plántulas que crecieron en el claro y en el borde del bosque presentaron mayor RMR que las plántulas que crecían debajo del dosel ($P < 0,001$; Fig.8).

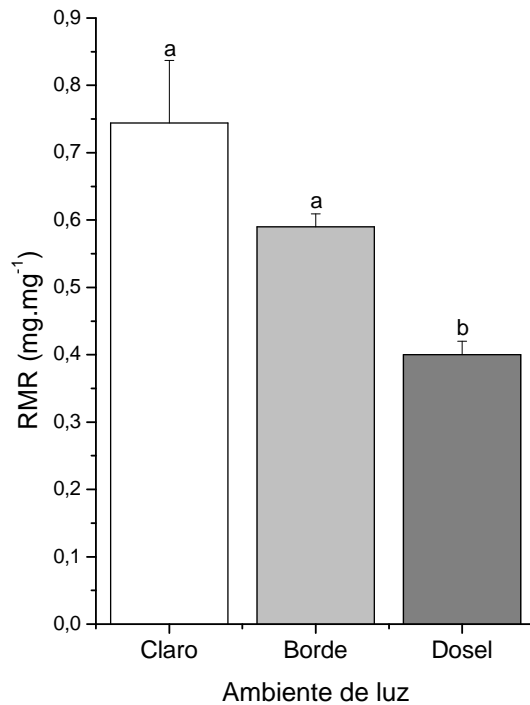


Figura 8. Valores medios (\pm ES) de RMR de las plántulas de *B. darwinii* que sobrevivieron en el claro (n=84), en el borde (n=81) y debajo del dosel (n=37) en el bosque de *N. dombeyi*. Distintas letras encima de las barras indican diferencias significativas entre los tres ambientes comparados.

La biomasa de hojas y de raíces difirió entre las plántulas de *B. darwinii* que crecieron en los tres ambientes de luz encontrándose los valores más altos en las plántulas del claro y disminuyendo hacia las presentes debajo del dosel ($P < 0,001$ para las dos variables; Fig. 9), mientras que la biomasa asignada a tallos fue similar entre las plántulas del claro y del borde y mostró el menor valor en las plántulas que crecieron debajo del dosel ($P < 0,001$; Fig. 9). La biomasa total de las plántulas fue tres (claro) y dos veces y media (borde) mayor que debajo del dosel del bosque ($P < 0,001$; Fig. 10)

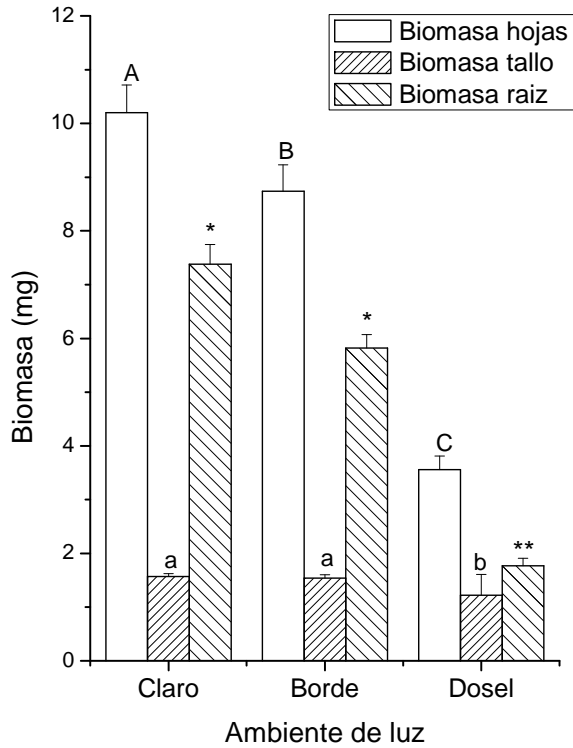


Figura 9. Valores medios (\pm ES) de la biomasa de hojas, tallo y raíz de plántulas de *B. darwinii* que sobrevivieron en el claro (n=84), en el borde (n=81) y debajo del dosel (n=37) del bosque de *N. dombeyi*. Distintas letras y símbolos indican diferencias significativas para cada variable entre ambientes de luz.

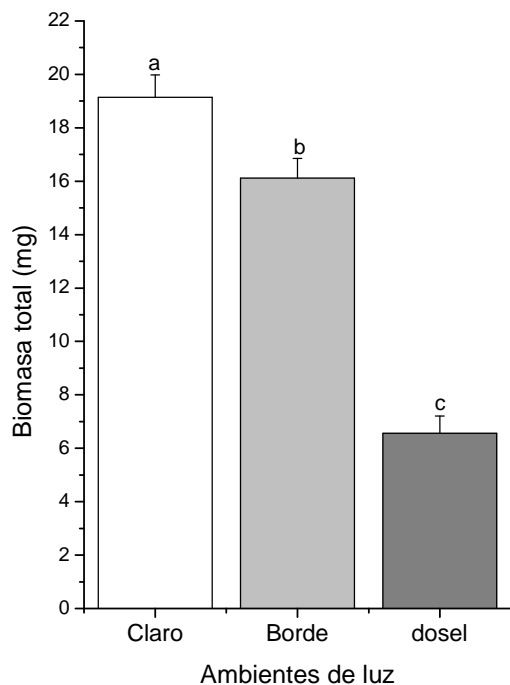


Figura 10. Valores medios (\pm ES) de la biomasa total por plántula de *B. darwinii* que sobrevivió en el claro (n=84), en el borde (n=81) y debajo del dosel (n=37) del bosque de *N. dombeyi*. Diferentes letras indican diferencias significativas para cada variable entre ambientes de luz.

Discusión

Viabilidad y germinación de las semillas de B. darwinii bajo diferentes condiciones de luz

Las semillas de *B. darwinii* presentan alta viabilidad y tienen la capacidad de germinar en alta proporción en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi*. Inicialmente, las plántulas emergentes sobreviven de la misma manera durante un período corto en los diferentes ambientes de luz y luego su supervivencia se ve afectada por la herbivoría y el estrés hídrico en algunos de los ambientes estudiados.

Berberis darwinii posee alta capacidad de dispersión en los bosques del Norte de Patagonia, Argentina dado que la elevada viabilidad y germinación inicial de sus semillas facilitan su presencia tanto en los claros como debajo del dosel del bosque. En este último ambiente las plantas no florecen (ver Cap. 2) pero llegan allí semillas dispersadas por las aves. La alta viabilidad y germinación de las semillas fueron también determinadas para este arbusto en el área nativa de Chile, más o menos a la misma latitud pero en una zona más húmeda que la del presente estudio, por Figueroa y Lusk (2001) y Figueroa (2003). En el presente estudio se determinó que las semillas mantienen una alta viabilidad en el suelo de los tres ambientes del bosque estudiado, tanto en el claro como en el borde y debajo del dosel. Esto puede deberse a que las condiciones de humedad del suelo fueron similares en los tres ambientes considerados. En este período se registran en la región los mayores valores de precipitación y las más bajas temperaturas.

En los bosques estudiados las semillas de *B. darwinii* no forman parte del banco permanente de semillas del suelo dado que germinan luego de permanecer seis meses en el suelo, durante otoño-invierno. Forman por tanto parte del banco transitorio teniendo una dormancia corta que se interrumpe cuando aumenta la temperatura en la primavera siguiente. Además, las mismas semillas que fueron retiradas para verificar su viabilidad (después de tres meses) y que luego fueron colocadas en masetas en un invernáculo también germinaron cuando lo hicieron las semillas que se encontraban en las bolsas en el campo. Por tanto, las condiciones de frío y humedad permitirían la estratificación de las semillas de forma natural y quebrarían su dormancia inicial. En condiciones naturales este período sería algo mayor, dado que las semillas son dispersadas a mediados de enero, febrero y primeros días de marzo (ver capítulo 2) y en el experimento fueron enterradas un poco después, en mayo, ya avanzado el otoño.

Prácticamente todas las semillas germinaron en la primavera del mismo año en que fueron enterradas en los tres ambientes lumínicos del bosque dentro de las bolsas. Es sabido que el dosel del bosque filtra la luz en la longitud de onda del rojo y deja pasar la luz de mayor longitud de onda, en el sector del espectro del rojo lejano, variando así la relación rojo: rojo lejano que llega al suelo según la apertura del dosel (Smith 1982) y que tanto la calidad como la cantidad de luz son requerimientos para la germinación variables según la especie (Baskin y Baskin 1998). Por tanto, las semillas de *B. darwinii* no requerirían de

niveles específicos de luz para germinar o la luz disponible debajo del dosel sería suficiente para permitir el inicio de la germinación en igual magnitud que en los ambientes más abiertos. Además, el dosel del bosque generalmente no es totalmente cerrado debido a la presencia de pequeñas aberturas en el mismo que son derivadas de la arquitectura de los árboles y de las diferencias en la densidad del follaje que dejan pasar flecos de luz.

En el experimento de germinación a campo (en los cuadrados) los valores encontrados fueron menores y más variables dentro de cada ambiente lumínico que en el experimento de permanencia en el banco (donde las semillas habían sido colocadas en bolsas de malla de nylon enterradas en el suelo). Se encontró alta variabilidad entre los cuadrados dentro de cada ambiente de luz pero también similitud entre ambientes. La diferencia entre ambos experimentos en la magnitud de la germinación se debería principalmente a las diferencias en la metodología utilizada, ya que en el experimento de las bolsas se considera como plántula germinada a aquella que muestra presencia de la radícula y en el experimento a campo a las plántulas emergidas del suelo. Para poder emerger a la superficie del suelo las plántulas pasan por diferentes procesos morfológicos y fisiológicos relacionados con su desarrollo que aumentan la probabilidad de mortalidad de las mismas. También se debe considerar que las bolsas crean un microambiente más benéfico que brindarían cierta protección de las semillas con respecto de los organismos del suelo tanto consumidores como patógenos del suelo. Dado que todas las semillas protegidas en las bolsitas germinaron, no podemos concluir que los menores valores de germinación encontrados en la siembra a campo se deban a que las semillas que no germinaron entraron en dormancia secundaria, sino que murieron por diversos factores tales como el daño mecánico. Estos podrían ser la mortalidad de las plántulas al atravesar el suelo para llegar a la superficie y poder abrir los cotiledones o el ataque de patógenos o consumidores.

Supervivencia de las plántulas de B. darwinii bajo diferentes condiciones de luz

La supervivencia de las plántulas a campo fue inicialmente similar entre ambientes de luz y entre sitios pero luego por diferentes factores que se analizarán más adelante fue variando. Si se observan los valores solo de los ambientes donde sobrevivieron plántulas sin distinguir entre sitios, la supervivencia de plántulas a fines del verano (marzo) fue alta.

Figuroa y Lusk (2001) determinaron que las plantas de *B. darwinii* (individuos de 0,1 a 1m de altura) no sobreviven en ambientes con menos del 20 % luz. En el experimento realizado en la presente tesis en la Isla Victoria los valores de apertura del dosel en los dos sitios fue desde debajo del dosel hacia el claro aproximadamente entre 8 y 24 % (ver Capítulo 1) pero las plántulas estudiadas eran de menor tamaño, hasta 15mm. Esto último sugiere que quizás existan diferencias en los requerimientos lumínicos de las plantas a lo largo de su ontogenia.

En ambos sitios de la Isla Victoria y en ambientes diferentes en cada uno, la supervivencia de las plántulas se vio afectada por la herbivoría y la deshidratación. A pesar que plántulas estaban protegidas de los vertebrados herbívoros fueron los insectos los causantes de la defoliación y consumo total de las plántulas. La menor herbivoría ocurrió en el ambiente abierto del claro para ambos sitios estudiados. Una posible explicación es que para varias especies de los bosques, en los claros la herbivoría es menor que debajo del dosel porque las plantas del claro presentan en sus hojas mayor cantidad de compuestos fenólicos que sirven de defensa (Coley y Barone 1996). En plantas adultas de *B. darwinii* la herbivoría foliar por insectos también es alta pero similar entre ambientes alterados y no alterados por fuego (Sasal 2009). En el presente estudio las plántulas que se encontraron muertas en el área del claro a partir de febrero y al finalizar el experimento estaban en su mayoría secas sobre todo en el sitio Isla 2. A pesar que en el período estudiado la humedad del suelo fue similar entre los tres ambientes (capítulo 1) la mayor exposición a la luz sería un factor preponderante de mortalidad porque las plántulas no alcanzarían a compensar la deshidratación en áreas abiertas. También pudo haber influido (en la superficie del suelo) que para poder sembrar las semillas, esta capa de cenizas fue removida. Posiblemente la mayor mortalidad de plántulas por desecación determinada en el claro del sitio Isla 2 que en el sitio Isla 1 pudo deberse a un efecto a nivel de micrositio (parcela), causado por la vegetación circundante que influiría en la exposición solar en las parcelas, a pesar que la apertura del dosel fue similar entre sitios en ambos claros. Entonces se pueden encontrar valores altos de supervivencia en los tres ambientes de luz pero la misma dependerá también tanto de factores bióticos y abióticos.

Morfología de las plántulas de B. darwinii bajo diferentes condiciones de luz

Las plántulas sobrevivientes de *B. darwinii* crecen de diferente forma bajo distintas condiciones de luz, lo cual se traduce en variaciones en su morfología y asignación de biomasa. Lo contrario a esto último fue encontrado por Lusk y Pozo (2002) en plántulas de especies arbóreas de la selva Valdiviana donde se determinó la correlación positiva de la mortalidad de las plántulas en condiciones de luz baja y alta (en cámara de cultivo) con los rasgos fotosintéticos (fotosíntesis máxima, punto de compensación de la luz y respiración en la oscuridad) que maximizan su rendimiento y no afectan la distribución de biomasa (LMR, SLA y LAR) de las mismas. Las plántulas de *B. darwinii* estudiadas aquí mostraron una respuesta morfológica a las diferencias en los niveles de luz, presentando tallos más largos debajo del dosel del bosque y un aspecto más etiolado que en los restantes ambientes estudiados. Valladares et al. (2012) compararon la morfología de juveniles sombra intolerantes y tolerantes de árboles nativos de los bosques lluviosos de Chile bajo el dosel del bosque, encontrando que las especies sombra intolerantes presentaban tallos más alargados, finos y entrenudos largos. En el presente trabajo las plántulas de *B. darwinii* que crecieron en los ambientes más contrastantes, el claro y el área debajo del dosel del bosque presentaron rasgos foliares que se enmarcan en la respuesta típica a la luz, aumentando el LAR y el SLA (es decir que tienen menos hojas u hojas más finas que en los otros ambientes) a medida que disminuye la luz. La asignación de biomasa a hojas fue la misma (LMR) en todos los ambientes de luz estudiados, pero las plántulas presentes en el claro fueron las más grandes debido a que presentaron mayor cantidad de hojas, biomasa de hojas y raíces dando como resultado una mayor biomasa total. El aumento del número de hojas en los ambientes más iluminados podría deberse a que a mayor luz, mayor fotosíntesis y como consecuencia de esto un aumento del crecimiento total. Las plántulas que crecieron en condiciones de menor iluminación presentaron también la menor asignación de biomasa a las raíces (RMR), concordando con su pequeño tamaño. Una mayor masa de raíces en las plántulas del claro podría atribuirse a una mayor exploración del suelo para consumo de agua por la mayor evapotranspiración. Esta diferencia se mantuvo a pesar de que en el período estudiado en sus alrededores la capa de cenizas sobre el suelo homogenizó las condiciones de humedad en el mismo. Las plantas que crecen en

condiciones de luz alta, invierten más en raíces para compensar la pérdida de agua por transpiración (Poorter 1999). En cuanto a las plántulas que crecen en el borde del bosque presentarían tanto valores intermedios de SLA y LAR como valores similares de área foliar y RMR con respecto a las plántulas que se encontraron en el claro del bosque. Esta respuesta estaría ligada seguramente a las condiciones intermedias de luz que ofrece el borde del bosque cercano al claro. Por último, estos resultados resaltan la capacidad de respuesta de esta especie para poder sobrevivir frente a los diferentes ambientes lumínicos dentro del bosque. Sin embargo, las condiciones de mayor luz serían las ideales para que la especie alcance un buen tamaño en el estado de plántula asegurando su establecimiento.

Comparación entre las poblaciones de las áreas nativa y de invasión

Al comparar las características de las semillas y de las plántulas determinadas para esta especie en el área nativa con respecto a las del rango invasor (datos bibliográficos) se observan diferencias en la supervivencia de plántulas a campo y similitud a nivel de viabilidad de las semillas, la permanencia en el banco de semillas y en la germinación de las mismas. La viabilidad de las semillas evaluada por McAlpine (2005) en el área de invasión se analizó con un método diferente al de la presente tesis, donde la viabilidad se estudió a partir de la germinación de las semillas (70%) en condiciones controladas en un invernáculo. Es decir que la viabilidad de semillas sería igualmente alta en el área nativa y de invasión. En cuanto a la permanencia en el banco de semillas del suelo, en el área invasora McAlpine (2005) encontró el mismo resultado que lo determinado en este trabajo para el área nativa pero con la diferencia que un pequeño grupo de semillas (3-8%) permanecieron viables luego de la germinación de primavera, quedando estas semillas un año más enterradas en el suelo y luego germinaron en la siguiente primavera. En un trabajo realizado en la misma área de estudio en Nueva Zelanda, Moles y Dreke (1999) no encontraron semillas de *B. darwinii* en el banco permanente de semillas del suelo. Por lo tanto en el área nativa como en el área exótica *B. darwinii* prácticamente no formaría parte del banco permanente de semillas. Considerando estudios de otras especies, se cuenta con resultados diferentes. Por ejemplo Woodburn y Sheppard (1996) encontraron que *Carduus nutans* en el área invadida presentaba un banco de semillas cien veces superior al del área

nativa y que la germinación ocurrió a lo largo de todas las estaciones en contraste con el área nativa en la que sólo se produjo en primavera y otoño. O sea que *B. darwinii* no tendría como otras especies exóticas invasoras la capacidad de formar parte del banco permanente de semillas del suelo y de acumular en él una gran masa de semillas.

Hierro et al. (2009) proponen que con respecto al área nativa, rápidos cambios adaptativos en la germinación de las semillas en poblaciones de una especie en el área de invasión pueden contribuir a su éxito frente a los disturbios. En cuanto a *B. darwinii* esto no ocurriría. McAlpine (2002) y McAlpine y Jesson (2007), indican que las plántulas de esta especie son sombra intolerantes. McAlpine (2005) encontró porcentajes de germinación menores al 30% en claros y cercanos a 40% en ambientes con la menor apertura del dosel. Los porcentajes de germinación determinados en esta tesis exhibieron valores algo superiores (cercanos o superiores al 50%), a los encontrados en el área de invasión pero similares en todos los ambientes de luz considerados. Entonces estas diferencias no serían tan contrastantes como para establecer que en el área de invasión la especie presenta menor porcentaje de germinación.

Estudios realizados en otras especies determinaron una mayor supervivencia de plántulas en el área nativa que en el área exótica (Grigulis et al. 2001, Sheppard et al. 2002). La supervivencia de plántulas evaluada por McAlpine (2005) en Nueva Zelanda (estudios previos a esta tesis) fue mayor en el claro (cercana al 80%) y menor debajo del dosel (inferior al 20%). En el área nativa (presente trabajo) la supervivencia de las plántulas es variable para una misma condición de luz. Como se detalló más arriba, la presencia de herbívoros y la alta radiación a nivel de micrositio mostraron ser los factores que condicionaron en la supervivencia de las plántulas en el área nativa. Entre las dos variables consideradas, se puede mencionar que sólo la tasa de germinación es una característica que *B. darwinii* conservaría en su área de invasión, mientras que la supervivencia de plántulas en el área nativa estuvo influenciada por características bióticas y abióticas mientras que en el área de invasión por el ambiente de luz. De la comparación de las variables relacionadas con el crecimiento de las plántulas en el área nativa (presente tesis) y en el área de invasión (datos aportados a través de la bibliografía con similar metodología) el resultado más importante es el encontrado en las plántulas que crecieron en el ambiente del claro. Los valores de casi todos los parámetros evaluados en las plántulas resultaron ser mayores en

varios órdenes de magnitud en el área donde *B. darwinii* invade con respecto a los de su área de distribución natural.

Cuando analizamos el crecimiento de las plántulas tanto en el borde como debajo del dosel del bosque se encuentra que para todas las variables consideradas, la especie muestra un patrón similar en ambos rangos de distribución. Sin embargo, para un mismo ambiente en el área invasora (McAlpine 2005 y McAlpine y Jesson 2007) la magnitud de casi todas las variables es entre una y dos veces mayor que en el área nativa lo que indica que en Nueva Zelanda las plántulas alcanzan tamaños mayores. Contrariamente el LMR y el RMR determinado en esta tesis para las plántulas del área nativa fueron algo mayores que en las del área invasora; las plántulas que crecen en el borde y debajo de dosel del bosque asignan más biomasa a hojas y raíces en su área de distribución nativa (Anexo II y III). La diferencia más importante se observa en los valores de estas variables en el ambiente más iluminado del claro. Si bien la respuesta fue similar (mayor que en los otros dos ambientes de luz) el orden de magnitud de cada variable fue sorprendentemente superior en el área invasora (ver Anexo II y III). Las plántulas presentes en esta última área presentaron valores de varios órdenes de magnitud mayor en la longitud y biomasa de tallos, el número de hojas su biomasa y área foliar total a los obtenidos en las plántulas del presente estudio (ver Anexo II y III). Las plántulas de *B. darwinii* en el área de distribución nativa (presente tesis) son mucho más pequeñas que en el área de invasión. Aunque en el momento de las mediciones las plántulas estudiadas en Nueva Zelanda tenían dos meses más que las estudiadas en los sitios del área nativa las mediciones correspondieron en ambas áreas a un período de crecimiento completo. Por otro lado, si el factor que determinó el mayor valor en los claros del área de invasión fuera la edad también deberían haber crecido mucho más en el área de invasión en los otros ambientes del bosque donde las diferencias fueron de menor magnitud (ver Anexo II y III). En cuanto a las variables LMR y RMR las plántulas del área nativa presentaron las mismas diferencias expuestas más arriba para los ambientes de luz del borde y debajo del dosel.

Considerando las diferencias encontradas para las plántulas que crecen en los claros de ambas áreas, *B. darwinii* presentaría una alta plasticidad lo cual favorecería un alto crecimiento en este tipo de ambiente fuera de su rango nativo. Sin embargo, también es importante tener en cuenta las diferencias entre las condiciones ambientales de ambas

aéreas, dado que la temperatura media a mediados del verano (enero) en el sitio del área de invasión es de 16,9°C (McAlpine y Jesson 2007) y la precipitación mensual es de 75,7mm (Anexo IV) mientras que en los sitios estudiados en la presente tesis es 14,8°C y 39mm (ver Anexo II del capítulo 2 datos para la Isla Victoria), respectivamente. Por lo tanto, el doble de precipitaciones y una diferencia en la temperatura ambiente también influirían en las diferencias observadas en el crecimiento de las plántulas del claro y en menor medida en los otros ambientes, más condicionados por la luz, en el área invasora con respecto de la nativa. Es decir que una alta plasticidad permite a *B. darwinii* tener este mayor crecimiento en el área de invasión con condiciones climáticas algo más favorables.

La hipótesis de la evolución del incremento de la habilidad competitiva (“evolution of increased competitive ability”, EICA) establece que en ausencia de sus enemigos naturales en el área donde invaden determinadas especies de plantas, la selección favorecerá a los genotipos con mejor capacidad competitiva y con menor asignación de recursos a defensas, por lo que los genotipos seleccionados asignarán esos recursos para su crecimiento (Blossey y Notzold 1995). Andonian y Hierro (2011) no encontraron diferencias evolutivas entre el ambiente exótico y el nativo para la especie *Centaurea solstitialis*, y proponen que el éxito de su invasión se debe a la ausencia de enemigos naturales e indican que la interacción con los microorganismos del suelo sería la clave para su éxito. Sin embargo, un estudio de jardines comunes posteriormente realizado por Eriksen et al. (2012) afirma que la misma especie presenta adaptaciones locales que son la causa de su éxito como especie invasora; en el mismo trabajo los individuos del área de invasión presentaron un mayor tamaño en altura y área foliar que los individuos del área nativa. En un estudio comparativo para verificar si se cumple la hipótesis EICA usando 39 publicaciones que analizan las características de las especies en el rango nativo y el invasor, Hinz y Schwarzlaender (2004) determinaron que el número de trabajos cuyos resultados apoyaban la hipótesis era igual al de los que no lo hacían. Cuando analizaron a nivel de especies hubo un mayor número de trabajos que no probaban esta hipótesis. La capacidad de *B. darwinii* de crecer de manera tan contrastante en los claros en el área invasora quizás pueda deberse también a diferencias evolutivas; se necesitaría de un estudio genético o de jardines comunes para poder llegar a dar una mejor respuesta sobre su éxito como invasora. Quizás la especie presente un genotipo diferente a las plantas estudiadas en esta tesis ya que

fue introducida como ornamental y se seleccionaron plantas más vigorosas para este fin. No obstante habría que incluir también en el análisis el efecto de otros factores como la falta de enemigos naturales y los microorganismos del suelo.

Finalmente, se puede concluir que la especie *B. darwinii* en el área nativa muestra alta viabilidad y germinación de sus semillas y no cuenta con un banco permanente de semillas siendo ambas características independientes de las condiciones de luz. Es decir, la especie puede establecer plántulas en todos los ambientes de luz, pero ya como plántula debe adecuar su morfología foliar y asignación de biomasa a algunos órganos para asegurar su supervivencia en los diferentes ambientes. Además un factor muy importante que controla la supervivencia de las plántulas de *B. darwinii* es la alta herbivoría y la desecación. En cuanto a la comparación de las características de las plántulas del área nativa con respecto a las del área invasora muestran que a nivel de la germinación sería similar y a nivel de supervivencia de plántulas se observan variaciones. También hay diferencias a nivel de crecimiento, pues las plántulas del claro poseen un tamaño de varios órdenes de magnitud mayor que en el área nativa. Estas diferencias podrían deberse tanto a la influencia de los factores ambientales como a cambios de la especie adquiridos en el área invasora.

Anexos

Anexo I. Resultados provenientes del ensayo de germinación de semillas determinadas viables que luego fueron colocadas en macetas con vermiculita.

El grupo de semillas que se encontraron vivas en el primer control (agosto de 2010, Tabla 1) y que fueron colocadas en macetas en un invernáculo bajo las mismas condiciones ambientales, germinaron en noviembre de 2010 determinándose un valor significativamente menor ($P= 0,006$) en las provenientes del claro ($46,83 \pm 12,99$) con respecto a las que estuvieron almacenadas en el suelo del borde ($73,66 \pm 3,66$) y de debajo del dosel ($89,71 \pm 1,00$).

Anexo II. Valores de las medianas para la asignación de biomasa a diferentes órganos y características morfológicas de las plántulas estudiadas en la presente tesis (Argentina) y en el área de invasión Nueva Zelanda (NZ) por *Mc Alpine* y *Jensson* (2007). Las diferencias de las plantas de NZ con respecto a las del área nativa se las pondera como bastante mayores (++), mayores (+) o menores (-).

Características	Ambientes de luz								
	Claro			Borde			Debajo del dosel		
	Argentina	Nueva Zelanda	NZ	Argentina	Nueva Zelanda	NZ	Argentina	Nueva Zelanda	NZ
Biomasa (mg)									
Hojas	10,19	166,60	++	8,74	8,69	=	3,56	4,27	+
Tallo	1,77	83,33	++	1,54	8,60	++	1,22	4,49	+
Raíz	7,38	66,66	++	5,82	6,51	+	1,77	2,24	+
Longitud del tallo (cm)	1,03	9,75	++	1,03	2,00	+	1,41	2,00	+
Número medio de hojas	2,77	23,33	++	2,03	3,98	+	1,42	2,77	+
Área foliar total (cm ²)	1,01	16,26	++	1,01	1,62	+	0,71	0,97	+
LAR	0,05	0,06	+	0,06	0,09	+	0,11	0,11	=
SLA	0,10	0,11	+	0,11	0,24	+	0,19	0,33	+
*LMR	0,55	0,13	-	0,54	0,35	-	0,57	0,32	-
*RMR	0,74	0,27	-	0,59	0,28	-	0,40	0,36	-

Anexo III. Número de veces en las que es superado el valor de las características morfológicas de las plántulas de *B. darwinii* luego de su primer período de crecimiento en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque estudiado en el área nativa calculados con respecto a los valores de las plantas de igual condición publicados para el área de invasión en Nueva Zelanda por Mc Alpine y Jenson (2007). Números en negrita indican las diferencias más notables con respecto al área de invasión. El símbolo * muestra las variables donde se presentaron valores mayores en el área nativa respecto con el área de invasión.

	Claro	Borde	Debajo del dosel
Biomasa			
Hojas	16	1	1
Tallo	53	6	4
Raíz	9	1	1
Longitud del tallo	9	2	1
Número de hojas	8	2	2
Área foliar total	16	2	0,6
LAR	1	1	1
SLA	1	3	3
*LMR	1	3	3
*RMR	3	2	1

Anexo IV. Valores de precipitación mensual y anual acumulada (mm), temperatura ambiente (°C) media mensual y anual para el área de invasión de *B. darwinii* en la ciudad de Wellington, Nueva Zelanda. Los datos fueron extraídos del National Institute of Water and Atmospheric Research (<https://www.niwa.co.nz/education-and-training/schools/resources/climate>); los valores promedio para todas las variables abarcan el período 1981- 2010.

Meses	Nueva Zelanda (Wellington)	
	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)
Enero	75,7	16,9
Febrero	69,8	17,2
Marzo	87,1	15,8
Abril	83,6	13,7
Mayo	112,9	11,7
Junio	132,8	9,7
Julio	137,5	8,9
Agosto	113,7	9,4
Septiembre	97,8	10,8
Octubre	114,9	12,0
Noviembre	97,0	13,5
Diciembre	84,4	15,4
Anual	1207,1	12,9

Capítulo 4

Efecto de la luz sobre el crecimiento y la fotosíntesis de *Berberis darwinii* en plantas adultas



Introducción

El crecimiento, la capacidad fotosintética y el área foliar específica de las plantas adultas de una especie pueden variar entre poblaciones del área de nativa y de invasión. Por ejemplo, en un estudio en que se compararon las características de poblaciones de *Rhododendron ponticum* entre las áreas nativa y de invasión se determinó que en esta última las plantas tenían un valor más alto de área foliar específica que se tradujo en mayor fotosíntesis máxima y crecimiento (Erfmeier y Bruelheide 2004). El estudio de poblaciones de especies invasoras y nativas del género *Rubus* presentes en un mismo sitio mostró que las primeras tenían mayor capacidad fotosintética, fotosíntesis máxima y eficiencia en el uso del agua y del nitrógeno que las nativas (McDowell 2002).

Como ya se indicó la disponibilidad de luz en el bosque limita el establecimiento de las especies leñosas determinando diferencias en el crecimiento y en la fisiología y morfología de las plantas (Sims y Pearcy 1992, Poorter 1999, Valladares y Niinemets 2008).

Las respuestas fotosintéticas de *B. darwinii* bajo diferentes niveles de luz y otras características ecofisiológicas han sido ampliamente estudiados en las zonas invadidas de Nueva Zelanda (Allen 1991, Allen y Wilson 1992, McAlpine 2005, McAlpine y Jesson 2007, Mc Alpine et al 2008).

En este capítulo se estudió el crecimiento y la asignación de biomasa a tallos y hojas en los brotes anuales y la variación en la fotosíntesis, eficiencia instantánea del uso del agua y la morfología de las hojas de plantas adultas de *B. darwinii* creciendo bajo diferentes condiciones de luz en los bosques templados de la región andino-patagónica. La hipótesis de este estudio fue que las plantas adultas de *B. darwinii* de las poblaciones de Argentina mostrarían diferencias en sus características fisiológicas en respuesta a los diferentes niveles de luz en el bosque. Se postuló que las plantas que crecen en un claro tendrían, mayor crecimiento y biomasa de brotes y mayor actividad fotosintética de las hojas que las que crecen en el borde y debajo del dosel del bosque.

Los parámetros fotosintéticos (estimados a partir de los modelos de fotosíntesis) y los valores de área foliar específica (SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) obtenidos en las plantas del área nativa se compararon con los de la zona invadida (datos bibliográficos) para los mismos ambientes

de luz. Se predijo que aunque las poblaciones del *B. darwinii* en las áreas nativa del norte de Patagonia e invadida (Nueva Zelanda) podrían mostrar un patrón similar de variación en relación con los diferentes ambientes de luz en el bosque, la fisiología de las poblaciones introducidas sería diferente de la de las plantas que crecen en el área de distribución nativa.

Área de estudio

Este estudio se realizó en dos sitios (Islas 1 e Isla 2) de la isla Victoria. La descripción de los sitios y sus características ambientales se detalla en el capítulo 1.

Metodología

La producción de brotes, hojas, la biomasa de tallos y el crecimiento así como también las características de las hojas de las plantas de *B. darwinii* fueron determinados en plantas presentes en los dos sitios de muestreo, mientras que la actividad fotosintética de las hojas se evaluó en uno de los sitios (Isla 1).

Durante la primavera (mediados de octubre 2011) en cada sitio de muestreo y en cada ambiente (claro, borde y debajo del dosel) se seleccionaron al azar cinco plantas de *B. darwinii* de entre 0,50 y 1,50m de altura. Dado que el ápice de los brotes largos sufre abscisión al final de la temporada de crecimiento (ver Capítulo 5), se marcaron en cada planta tres yemas laterales situadas inmediatamente por debajo del ápice de cada una de dos ramas producidas durante el año previo. Cada 15 días se cuantificó el número de yemas que produjeron brotes, se midió con un calibre el alargamiento del tallo y se contó el número de hojas de cada brote emergido a partir de las yemas marcadas.

En febrero de 2012 tras el cese de la extensión longitudinal del brote del año en curso, en los mismos cinco individuos considerados para las mediciones del crecimiento en el sitio Isla 1 se obtuvo la tasa de fotosíntesis neta de las hojas (F_n ; $\text{CO}_2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en función a la luz PPF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos). Las mediciones se realizaron durante la media mañana con un analizador infrarrojo de intercambio de gaseoso Li-cor 6400 (Lincor, Nebraska, EE.UU.) con valores PPF de 10, 50, 100, 200, 500, 1.000 y 1.500 $\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Cada medición se realizó usando un tiempo de espera mínimo

de tres minutos en cada intensidad de luz, bajo condiciones controladas de temperatura del aire (19 °C) y humedad relativa (35%). El déficit de presión de vapor del aire de la hoja se mantuvo entre 1,0 y 1,5 kPa y la concentración de dióxido de carbono (CO₂) de la muestra fue de 400 mol CO₂ mol⁻¹. La actividad fotosintética se midió en hojas sanas y totalmente expandidas presentes en el tercio superior de una sección seleccionada en cada individuo que crecía en el claro, borde y debajo del dosel del bosque.

Para la determinación del área foliar específica (SLA, cm² g⁻¹), se utilizaron muestras de 50 hojas sanas de cada uno de cinco individuos de *B. darwinii* por sitio y por ambiente de luz. En cada hoja se cortó un disco de área conocida tratando de evitar la nervadura de la misma (Cornelissen et al. 2003). Los círculos de las hojas se secaron en estufa a 70 °C durante más o menos tres días hasta peso seco constante. La masa foliar en función del área (LMA, g m⁻²) se calculó a partir de los mismos datos. Durante el mismo período, los nuevos brotes (los brotes que surgieron a partir de yemas marcadas, a los que se les había medido el alargamiento y la producción de hojas) fueron cortados. Para la determinación de la biomasa seca, el tallo y las hojas de cada uno de los mismos fueron separados y secados por el método antes mencionado.

Análisis de datos

Dado que para cada ambiente de la luz (claro, borde y el área debajo del dosel del bosque) el porcentaje de apertura del dosel no fue significativamente diferente entre sitios (ver capítulo 1) los datos obtenidos de las variables medidas en las plantas de cada sitio fueron agrupados, por lo que se obtuvieron diez medidas de cada variable por ambiente de luz.

La proporción de las yemas axilares marcadas que produjeron brotes en primavera se comparó entre las plantas que crecen en los tres ambientes de luz mediante una prueba de Chi cuadrado. La elongación de los brotes durante el período de crecimiento se ajustó a la función Holling tipo III (Bolker 2007) para las plantas de cada ambiente de luz, de la siguiente manera:

$$y = ax^2/b^2 + x^2$$

donde: y es el crecimiento acumulado de los brotes (cm), x es el tiempo, a es el valor máximo acumulado del crecimiento (cm), y b representa la mitad del tiempo del crecimiento máximo acumulado (Bolker 2007). El ajuste de los datos se realizó a través de una regresión no lineal utilizando Prism4 (GraphPad, San Diego, CA, EE.UU.). La precisión de los parámetros ajustados se examinó a través de las relaciones entre los errores estándar de estimación (SEE) y los valores de mejor ajuste (Zar 1999). Se utilizó el ajuste global (Motulsky y Christopoulos 2004) para comparar los parámetros ajustados entre las diferentes condiciones de luz. En cada caso se presenta el estadístico *evidence ratio* (ER) a favor del mejor modelo (es decir, global vs. datos ajustados independientemente; Motulsky y Christopoulos 2004).

El número de hojas y nudos, la longitud de los entrenudos del tallo y la biomasa de hojas por brote se compararon entre las plantas que crecían en el claro, el borde y debajo del dosel con la prueba de Kruskal-Wallis. Los valores medios de SLA se compararon entre las plantas de los tres ambientes del bosque utilizando el mismo procedimiento, mientras que el LMA se comparó con un ANOVA de una vía.

Con el fin de correlacionar la fotosíntesis neta de la hoja (F_n , $\text{CO}_2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en función de la densidad de flujo fotosintético (PPFD) el conjunto de datos se ajustó a una hipérbola no rectangular (Marshall y Biscoe 1980, Cannell y Thornley 1998) como se muestra a continuación:

$$F_n = \left\{ \alpha I_i \frac{1}{2\theta} + F_{max} - \left[(\alpha I_i + F_{max})^2 - 4\theta \alpha I_i F_{max} \right]^{1/2} \right\}$$

donde:

F_{max} es la tasa de fotosíntesis a luz saturante, I_i es la radiación incidente ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPF), α es el rendimiento cuántico aparente o eficiencia en el uso de la radiación ($\text{mol}^{-1} \text{ mol de CO}_2 \text{ PPF}$) y θ es el ángulo de curvatura (adimensional). Los ajustes del modelo y de los parámetros se realizaron utilizando los mismos métodos utilizados para el modelo de crecimiento ajustado. Se estimó la tasa fotosintética en base a la masa a partir de la luz fotosintética saturante y el SLA y esto se comparó entre las plantas que crecieron en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque mediante un ANOVA de una vía. La eficiencia instantánea del uso del agua (EUA_i , $\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) se calculó como el cociente entre F_n a luz saturante PPF y la transpiración (T , $\text{H}_2\text{O mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), y se

comparó entre las hojas de las plantas que crecían en los tres ambientes de luz mediante la prueba de Kruskal-Wallis. La conductancia estomática ($\text{gs, mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se comparó entre las plantas que crecen en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque usando un a ANOVA de una vía.

Resultados

Producción y crecimiento de brotes de B. darwinii en diferentes ambientes de luz

Los brotes provenientes de las yemas marcadas en plantas que crecían debajo el dosel produjeron el menor número de brotes nuevos, mientras que los valores para las plantas del claro y del borde del bosque fueron dos veces más altos (X^2 11,25; $P = 0,004$; Fig. 1).

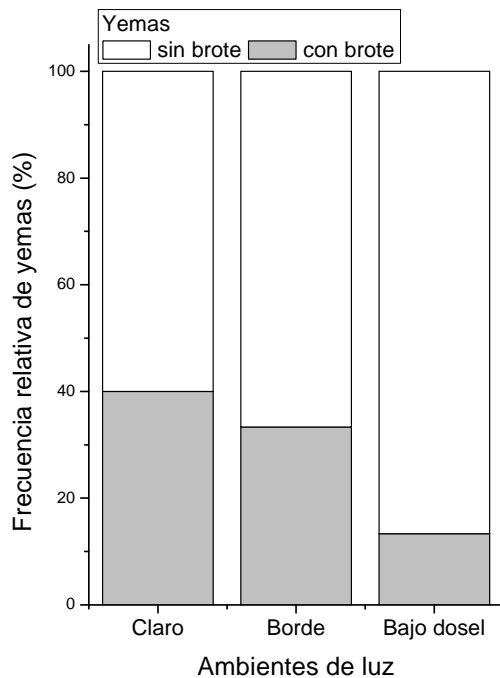


Figura 1. Frecuencia relativa de yemas marcadas con o sin producción de brotes en plantas de *B. darwinii* presentes en claro, borde y bajo el dosel del bosque de *N. dombeyi*.

El período de alargamiento de los brotes que pertenecían a las plantas de los tres ambientes de luz duró aproximadamente 40 días (Fig. 2). El ajuste de los datos del

crecimiento acumulado a la función Holing tipo III fue bueno, con valores de R^2 de 0,70, 0,40 y 0,60 para las plantas que crecían en el claro, en el borde y bajo dosel, respectivamente (Fig. 2). El crecimiento de los brotes difirió entre los tres ambientes de luz (Fig. 2), tendiendo ER a infinito. Se encontraron diferencias estadísticas significativas entre los valores de alargamiento de los brotes (a) en las plantas del claro ($13,67 \pm 0,88\text{cm}$), borde de bosque ($29,02 \pm 4,18\text{cm}$) y bajo el dosel ($18,59 \pm 2,12\text{cm}$) con los siguientes valores: ER (borde vs claro)= 645; ER (borde vs debajo del dosel) = 2,12) y ER (claro vs debajo del dosel) = 22,74. Sin embargo, el tiempo en el que el máximo crecimiento acumulado llega a la mitad (b), (claro = $23,81 \pm 2,61$ días; borde del bosque = $27,50 \pm 6,11$ días; debajo del dosel = $25,76 \pm 4,76$ días; ER (borde vs claro) = 2,52; ER (borde vs debajo del dosel) = 2,87; ER (claro vs debajo del dosel) = 2,60) no fueron significativamente diferentes.

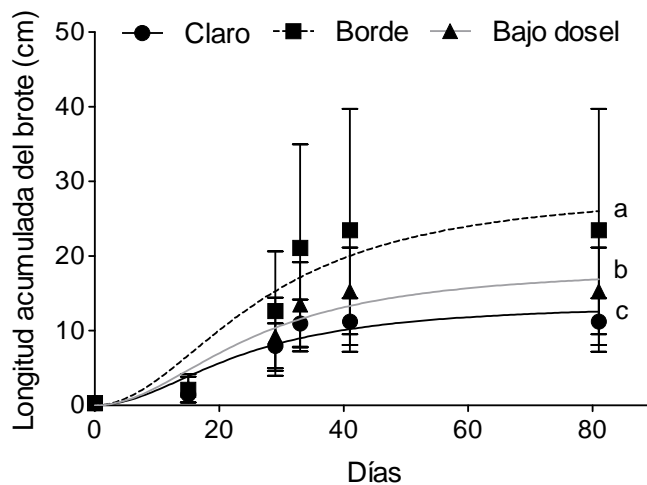


Figura 2. Valores medios (\pm ES) del crecimiento de los brotes (longitud acumulada, en cm) en plantas de *B. darwinii* presentes en claro, borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi* en función al tiempo. Distintas letras indican diferencias significativas entre los ambientes de luz analizados utilizando la técnica de ajuste global.

Los valores medios de la longitud de los entrenudos de los brotes fue menor en las plantas de los claros que en las de los otros dos ambientes de luz mientras que el número de

hojas y de nudos no difirió entre las plantas presentes en el claro, en el borde del bosque o bajo el dosel (Tabla 1).

Tabla 1. Valores medios (\pm ES) del número de hojas, nudos, longitud de entrenudos y biomasa de tallos y hojas de los brotes y masa foliar en función del área (LMA), en plantas de *B. darwinii* creciendo en claros, borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi*. Distintas letras indican diferencias entre los ambientes de luz. Prueba de Kruskal Wallis. P = probabilidad asociada.

Brotes	Ambientes de luz			P
	Claro	Borde	Dosel	
Número de hojas	31,70 \pm 2,69 ^a	37,53 \pm 5,47 ^a	25,44 \pm 2,74 ^a	0,351
Número de nudos	9,11 \pm 0,49 ^a	12,26 \pm 2,22 ^a	8,44 \pm 0,88 ^a	0,507
Longitud de entrenudos (cm)	1,23 \pm 0,05 ^a	1,88 \pm 0,11 ^b	1,80 \pm 0,10 ^b	<0,001
Biomasa de tallo (g)	0,14 \pm 0,02 ^a	0,43 \pm 0,17 ^a	0,12 \pm 0,05 ^a	0,260
Biomasa de hojas (g)	0,69 \pm 0,08 ^a	0,77 \pm 0,15 ^a	0,33 \pm 0,09 ^b	0,016
LMA g.m ⁻²	196,78 \pm 6,57 ^a	131,57 \pm 6,53 ^b	87,99 \pm 7,50 ^c	<0,001

Respuesta fotosintética de la hojas de B. darwinii a la disponibilidad de luz

Sólo las curvas Fn-PPFD de las plantas del claro y del borde del bosque se ajustaron al modelo Cannel y Thornley, mostrando valores de R² de 0,89 y 0,81, respectivamente y presentaron valores significativamente diferentes (ER = 37,67, Fig. 3).

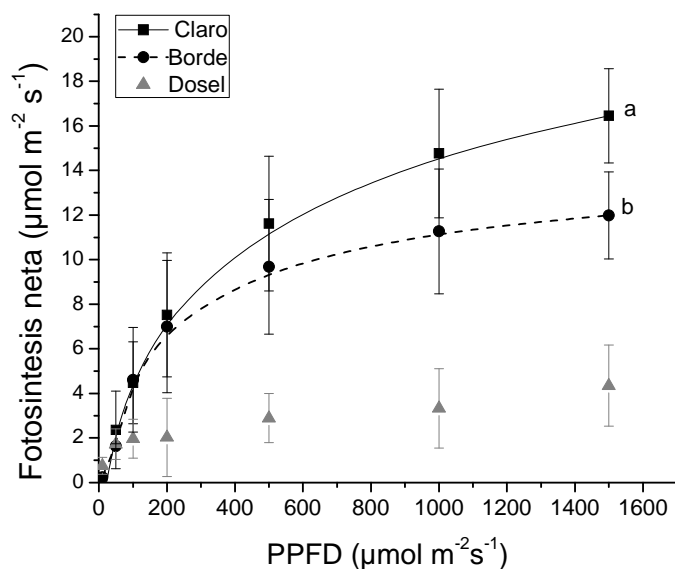


Figura 3. Curvas ajustadas de la fotosíntesis neta en función de la radiación fotosintéticamente activa (PPFD) de hojas de las plantas de *B. darwinii* creciendo en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi*. Distintas letras indican diferencias significativas entre los ambientes de luz según el modelo planteado.

Los parámetros α y θ no difirieron entre el claro y borde del bosque, mientras que F_{max} fue mayor en las hojas de las plantas del claro que en las que se encontraban en el borde del bosque (Tabla 2). La tasa de fotosíntesis en base a la unidad de masa fue mayor en las hojas de las plantas del claro y del borde del bosque que las que crecían debajo dosel del mismo ($P = 0,026$; Tabla 2).

La eficiencia instantánea en el uso de agua (EUA_i) fue significativamente mayor en las hojas de las plantas de *B. darwinii* que crecían en los bordes del bosque y debajo del dosel que en las hojas de las plantas del claro ($P = 0,003$; Tabla 2), mientras que la conductancia estomática (g_s) fue mayor ($P < 0,001$) en hojas de las plantas del claro que en las de las plantas de los otros dos ambientes de luz (Tabla 2).

Tabla 2. Tasa de fotosíntesis máxima a luz saturante (F_{max}), rendimiento cuántico (α), ángulo de curvatura (θ), eficiencia del uso del agua (EUA_i), conductancia estomática (g_s) y tasa de fotosíntesis basada en unidad de masa (F_{masa}) para hojas de plantas de *B. darwinii* presentes en el claro, el borde y bajo el dosel del bosque de *N. dombeyi*. Letras distintas indican diferencias significativas entre las plantas del claro, del borde del bosque y del área debajo del dosel. Las tres primeras variables (F_{max} , α y θ) se compararon con la técnica de ajuste global y el estadístico *evidence ratio* (ER) en favor de la mejor modelo (es decir, ajuste global por separado frente a los datos) mientras EUA_i , g_s y F_{masa} fueron analizados mediante un ANOVA de una vía.

Parámetros fotosintéticos	Ambientes de luz			ER
	Claro	Borde	Debajo el dosel	
F_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	17,09 \pm 1,44 a	12,09 \pm 1,10 b	5,13 \pm 0,01	13,62
α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol PPF}^{-1}$)	0,05 \pm 0,02 a	0,054 \pm 0,02 a	1,07 $e^{-17} \pm 3,77e^{-16}$	3,76
θ (dimensionless)	0,47 \pm 0,89 a	0,10 \pm 1,23 a	0,05 \pm 0,01	3,61
EUA_i	65,57 \pm 3,50 a	138,00 \pm 32,56 b	82,36 \pm 3,61ab	
g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,22 \pm 0,03 a	0,09 \pm 0,03 b	0,05 \pm 0,01 b	
F_{mass} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	8,00 $e^{-2} \pm 6,00 e^{-3}$ a	8,50 $e^{-2} \pm 1,50 e^{-2}$ a	0,04 \pm 0,08b	

Área foliar específica (SLA), peso específico foliar (LMA) y asignación de biomasa

El área foliar específica fue significativamente diferente para las plantas que crecían en el claro ($51,33 \pm 1,73 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), el borde del bosque ($77,48 \pm 3,33 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) y debajo del dosel ($122,27 \pm 10,12 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) como lo fue para el LMA ($P < 0,001$; Tabla 1). La biomasa de los tallos de los brotes del año en curso no difirió entre las plantas que crecían en los tres ambientes de luz estudiados (Tabla 1). El valor más bajo de biomasa de hojas se encontró en los brotes de las plantas que crecían debajo del dosel (Tabla 1).

Discusión

Crecimiento y asignación de biomasa de brotes de B. darwinii en diferentes condiciones de luz

La variación en las características fisiológicas y morfológicas de las plantas de *B. darwinii* que crecen bajo diferentes condiciones de luz en los sitios estudiados proporciona información sobre su grado de aclimatación a ambientes contrastantes. La arquitectura de las plantas depende de los procesos de crecimiento endógenos pero se ve afectada por el ambiente (Barthélémy y Caraglio 2007). En los sitios con similar contenido de humedad del suelo, las diferencias en la disponibilidad de luz podrían influir en la abundancia de ramas en las plantas de *B. darwinii*. Dado que las plantas que crecen en ambientes soleados producen más brotes que las de luz media y baja, la exposición de la hoja es reducida. La morfología de los brotes también muestra diferencias en relación al ambiente lumínico; las plantas de *B. darwinii* que crecen en el claro evaden la luz del sol que cae directamente sobre ellas mediante la producción de brotes más cortos con menor longitud de entrenudos a diferencia de las plantas de los otros ambientes estudiados. Según Valladares y Pearcy (1998) se pueden encontrar grandes diferencias en la arquitectura global de la planta en función de si éstas deben maximizar la captura o evitar el exceso de luz. La captura de la luz también depende del ángulo de orientación de las hojas, de la anatomía foliar y de otros rasgos morfológicos y fisiológicos (Givnish 1988, Gutschick 1999) que no se consideran en el presente trabajo.

La disponibilidad de nutrientes en el suelo podría ser otro factor que condicionarían estos resultados pero la disponibilidad de nutrientes del suelo no difirió entre áreas de bosque disturbadas localizadas cercanas a plantaciones de especies exóticas y de bosque nativo sin disturbar en la Isla Victoria (Nuñez *et al.* 2009).

Aunque las plantas de *B. darwinii* que crecen debajo del dosel son menos ramificadas, los tallos más largos les permiten una mejor exploración del espacio, produciendo el mismo número de hojas, pero con una inversión menor biomasa. La baja biomasa de las hojas y el bajo valor de LMA podrían deberse a una baja densidad del mesófilo o a la presencia de paredes celulares delgadas, aunque Lusk *et al.* (2008)

encontraron diferentes patrones en plántulas. Sin embargo, Poorter (2007) indica que estas variables son dependientes de las variaciones en la ontogenia de plántulas a plantas adultas. Con respecto al aumento de los valores de SLA de las plantas de *B. darwinii* desde los claros hacia las que crecen bajo el dosel, éstas siguen la variación intraespecífica típica de acuerdo con la disminución de la disponibilidad de luz (Poorter 1999, Valladares et al 2000).

La mayor variabilidad en la producción de brotes, el crecimiento y la morfología de plantas de *B. darwinii* presentes en el borde del bosque podría ser causada por la baja homogeneidad en la disponibilidad de luz en este ambiente de transición.

Al comparar las características morfológicas y funcionales de varias especies invasoras, Lamarque et al. (2011) encontraron que la tasa de crecimiento de especies de árboles estuvo más ligada a la invasión que otros rasgos como la supervivencia de las plántulas, la densidad, la biomasa y la germinación de las semillas. Por lo tanto, la información sobre el crecimiento de plantas adultas de *B. darwinii* en su área nativa será una valiosa contribución a los estudios futuros en áreas invasoras.

Respuesta fotosintética de la hoja a la luz

En el ambiente del claro las hojas de las plantas de *B. darwinii* perdieron más agua, pero los valores de F_{max} y F_{msa} fueron mayores que los de las plantas de sombra. En consecuencia, una baja eficiencia en el uso del agua no afecta la tasa de asimilación de las plantas del claro. Por el contrario, en las especies con otras formas de vida en los bosques templados del sur de Chile, Saldañas et al. (2007) encuentran mayor eficiencia instantánea del uso del agua en plantas que crecen en los claros que debajo el dosel.

Wright et al. (2004) muestran que la masa específica de la hoja (LMA) está fuertemente correlacionada con la capacidad fotosintética basada en la masa de las hojas. Las diferencias en LMA y SLA entre las plantas de *B. darwinii* que crecen en el claro y en el borde de los bosques no están en concordancia con los valores similares y altos de la fotosíntesis basada en masa hojas. Este resultado muestra que las hojas de las plantas del claro y del borde del bosque tienen recursos similares asignando componentes simplásticos, pero las hojas de la planta del claro tendrían una mayor proporción de componentes

estructurales. Ambos componentes contribuyen a la construcción de la hoja, lo que permite la adaptación a diferentes ambientes de luz (Lusk y Warton 2007). Las plantas que viven bajo el dosel tienen mayor SLA pero fotosíntesis inferior (F_{max} y F_{masa}), aproximadamente la mitad del valor de las del claro y que las plantas de los bordes del bosque, pero toleran poca luz. Sin embargo, como se observa en los diferentes ambientes y durante los sucesivos años, sólo las plantas *B. darwinii* que crecen debajo del dosel no producen flores (ver capítulo 2), de modo que el carbono fijado es utilizado sólo para el crecimiento vegetativo.

Los resultados obtenidos permiten establecer que en su área de distribución natural *B. darwinii* es una especie con la capacidad de crecer en diferentes condiciones de luz mediante el ajuste de la morfología de las hojas y de las características fisiológicas, pero su rendimiento debajo del dosel es menor.

Comparación de las características entre el rango nativo e invasor

Contrariamente a nuestra hipótesis, que proponía que los valores de las variables estudiadas se diferenciarían entre las poblaciones de *B. darwinii* de las áreas nativa e invasora, la actividad fotosintética de la hoja determinada en el presente trabajo muestra valores similares a los reportados por McAlpine et al. (2008) en el área de la invasión en Nueva Zelanda en condiciones similares de apertura del dosel. Estos autores determinaron valores de F_{max} de alrededor de $18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las plantas que crecen a pleno sol y $5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en plantas de sombra, mientras que la conductancia estomática fue de $0,22 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0,05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente, para las plantas de sol y sombra (Anexo I). Por otra parte, tanto en Nueva Zelanda como en el área nativa estudiada, las plantas de *B. darwinii* mostraron menor eficiencia instantánea del uso del agua a plena luz como resultado de una mayor conductancia estomática. Es importante señalar que en el área de invasión la tasa máxima de fotosíntesis de *B. darwinii* es casi el doble que el de las especies nativas de sol, pero es similar a todas las otras especies en la sombra, y la conductancia estomática es más alta que la de las especies nativas coexistentes en este último ambiente (McAlpine 2005, McAlpine et al 2008). Las diferencias entre las especies podría ser el factor principal que afecta el éxito invasor de esta especie exótica.

La única diferencia observada cuando la información obtenida en la zona nativa se comparó con la zona invadida es que en esta última el SLA de las plantas de sombra ($200 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, McAlpine et al. 2008) es mayor que en las plantas de la zona nativa. Esto explicaría por qué, según Allen (1991) y Allen y Wilson (1992), *B. darwinii* es uno de los pocos arbustos naturalizados en Nueva Zelanda que pueda establecerse y subsistir bajo el dosel. Este hecho apoya la idea de que un aumento en el SLA promueve la invasión de plantas exóticas (Lake y Leichmann 2004).

Las plantas de *B. darwinii* que crecen en diferentes ambientes de luz muestran similar fisiología en sus rangos nativo y de invasión. Esto significa que para *B. darwinii*, la variación intraespecífica de los rasgos funcionales estudiados no es un indicador del éxito de invasión en nuevas áreas.

Anexos

Anexo II. Información sobre las variables medidas en el área de invasión de *B. darwinii* en las cercanías de la ciudad de Wellington Nueva Zelanda. Los datos fueron extraídos de Mc Alpine et al. (2008).

Ambiente y caracteres	Nueva Zelanda (Wellington)	
	Claro	Dosel
Apertura del dosel (%)	30,00	9,00
Fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	18,00	5,00
Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,22	0,05
Área foliar específica (g/cm^2)	50,00	200,00

Capítulo 5

Caracteres morfo-arquitecturales de *Berberis darwinii* a lo largo de un gradiente de luz



Introducción

Los caracteres funcionales de las plantas pueden analizarse según diferentes niveles de jerarquía desde el nivel más básico, el del individuo, donde son llamados caracteres ecofisiológicos, hasta un nivel superior como el de ecosistema (Violle et al. 2007). Estos son características morfológicas, fisiológicas y fenológicas medibles; el valor que toma un carácter en diferentes condiciones ambientales se denomina atributo o modalidad (Lavorel et al. 1997, Violle et al. 2007). Diversos estudios consideran la variabilidad de distintos caracteres a nivel intra-específico como respuesta a diferentes condiciones ambientes (Lecerf y Chauvent 2008, Bolnick et al. 2011, Fajardo y Piper 2011, Piper y Zúñiga-Feest 2012). Este nivel de estudio contribuye además, a un mejor entendimiento de las relaciones interespecíficas en las comunidades ecológicas (Violle et al. 2012).

El análisis de los caracteres morfológicos es una de las herramientas utilizadas para la descripción de la arquitectura de las plantas. Estos caracteres están relacionados con los procesos de crecimiento, ramificación y diferenciación morfológica de los ejes de las plantas. Por su parte el estudio morfo-arquitectural y la dinámica del crecimiento de brotes pueden aportar información sobre las adaptaciones de las plantas a su entorno, dado que la arquitectura de las mismas depende tanto de procesos endógenos como del ambiente (Barthélémy y Caraglio 2007). Por lo tanto, es posible encontrar diferencias en la morfo-arquitectura de una especie según el ambiente. Charles-Dominique et al. (2010) identificaron respuestas arquitecturales plásticas frente a la luz en el arbusto invasor *Cornus sericea* y mostraron que las plantas que crecen en ambientes soleados presentaban módulos (eje de crecimiento determinado) más grandes y diferencias en los tiempos de floración y ramificación con respecto a las de sombra. Las plantas leñosas de climas templados a diferencia de las de climas tropicales suelen presentar una marcada estacionalidad del crecimiento, deteniendo la expansión de sus brotes durante el invierno. Como resultado de este ritmo, cada período de crecimiento puede ser reconocido mediante cicatrices que dejan sus yemas de invierno, siendo posible delimitar entonces las unidades de crecimiento anual (Barthélémy y Caraglio 2007). Una unidad de crecimiento (UC) está integrada por el brote o el sector del brote que se alarga durante una estación de crecimiento junto a las ramificaciones que produce durante ese período (Barthélémy y Caraglio 2007). Analizando

distintas unidades de crecimiento se puede evaluar el tipo de crecimiento y los patrones de ramificación de una especie en años sucesivos (Barthélémy y Caraglio 2007).

La información respecto de la morfología, los patrones de crecimiento, la fenología de crecimiento de brotes y producción de hojas en especies arbustivas en Patagonia es escasa (Arena et al. 2000, Damascos y Prado 2001, Puntieri et al. 2002, Puntieri et al. 2010, Svriz et al. 2014). Damascos et al. (2008b) encontraron que las plantas de la especie *Berberis serrato-dentata* producen brotes cortos con hojas verticiladas y brotes largos con un verticilo basal de hojas.

En este capítulo se compara la expresión de las modalidades de diferentes caracteres morfo-arquitecturales de las plantas de *B. darwinii* en relación al gradiente de luz dentro del bosque de *N. dombeyi*. Se analizan el crecimiento y los patrones de ramificación de esta especie y se intenta identificar aquellos caracteres dependientes de las características endógenas de la especie y los influenciados por el ambiente. Se planteó que las diferencias en la disponibilidad de luz dentro del bosque influyen tanto en el crecimiento de las ramas como en la expresión de algunos caracteres arquitecturales de las plantas de *B. darwinii*. Se esperaba que debido a la mayor iluminación las plantas que crecen en el claro y en el borde presentaran mayor crecimiento y número de nudos en sus ramas largas o macroblastos y entrenudos cortos con respecto a las plantas que crecen debajo del dosel. Se consideró que no habría diferencias entre los tres ambientes de luz al comparar la longitud de ramas largas producidas en años sucesivos, es decir entre el brote portador y los brotes largos producidos al siguiente año o entre el brote portador y el relevo (brote más vigoroso). Se postuló además que la posición de las ramificaciones tampoco diferiría entre años.

Área de estudio y metodología

Con el fin de estudiar los caracteres morfo-arquitecturales de los brotes producidos por las plantas de *B. darwinii* bajo diferentes condiciones de luz (claro, borde y debajo del dosel) en el bosque de *N. dombeyi*, en el mes de marzo del 2012 (cuando las plantas ya habían dejado de crecer) se realizó el muestreo en los sitios Llao-liao y Trafal.

En cada sitio se eligieron cinco plantas adultas de entre 1 y 1.50m de altura y de similar aspecto en cada uno de los tres ambientes de luz asumiéndose que todas eran de la

misma edad. Se cortaron tres ramas largas por planta conteniendo el crecimiento producido durante por lo menos dos períodos de crecimiento sucesivos. Se determinaron los diferentes tipos de brotes producidos (brotes largos y cortos), el tipo de crecimiento de los mismos, el momento de ramificación y el destino de los meristemas apicales y axilares de los brotes estudiados. Siguiendo a Barthélémy y Caraglio (2007) se designó como crecimiento indeterminado el alargamiento del brote en sucesivas estaciones de crecimiento a partir de la actividad de un mismo meristema mientras que el crecimiento se consideró determinado cuando el meristema apical del brote se transformó en una flor o sufrió abscisión en el período de reposo; la ramificación fue simultánea cuando se produjo en los meristemas axilares de un brote mientras éste se estaba alargando y fue diferida cuando las nuevos brotes se produjeron sobre las ramas extendidas durante el período de crecimiento previo. Con respecto a la posición de las ramificaciones se designó como acrótona cuando las mismas se formaron en la parte distal del brote, mesótona en la parte media y basítona en la parte basal del brote.

Se consideró como unidad de crecimiento (UC) a la porción de un eje extendida durante un ciclo completo de crecimiento (Barthélémy y Caraglio 2007).

La longitud de los brotes producidos en dos períodos de crecimiento sucesivos se midió usando una regla (precisión 0,1cm) desde la base del brote hasta la detención del crecimiento indicada por la presencia de cambios de color en el tallo del brote debido a la falta de cicatrices visibles. En cada uno se contabilizó el número de ramificaciones simultáneas o diferidas producidas y la posición de las mismas. Para determinar la posición de las ramificaciones se designó como P_0 a la primera hoja producida, P_1 a la siguiente y así sucesivamente hasta P_n .

Observaciones generales sobre la fenología del crecimiento y los patrones de producción de brotes de *B. darwinii* se realizaron en diferentes individuos creciendo en el sitio Llao-llao.

Análisis de datos

La longitud del brote y de los entrenudos y el número de nudos de los brotes largos (macroblastos) producidos en el período 2010-2011 fueron comparados usando una

ANOVA de dos vías con dos factores, sitio (Llao-llao y Traful) y ambientes de luz (claro, borde y debajo del dosel del bosque). Debido a la falta de normalidad de los datos se aplicó la transformación raíz cuadrada. Para analizar la longitud de los macroblastos y la longitud de entrenudos producidos durante el período 2011-2012 también se utilizó el análisis arriba mencionado pero los datos debieron transformarse utilizando el logaritmo natural. Para el análisis del número de nudos de los macroblastos del mismo período de crecimiento como no se pudieron transformar los datos, se usaron modelos lineales generalizados (MLG); dado que se detectó sobre dispersión, los errores estándar se corrigieron utilizando un modelo “quasipoison”.

La proporción de ramificaciones cortas (braquiblastos) producidas en el período 2010-2011 y 2011-2012 sobre un brote largo formado en esos mismos períodos se analizó mediante modelos lineales generalizados (MLG) con una distribución de los errores “quasibinomial” para la variable dependiente. Se calculó la frecuencia relativa de la longitud de estos macroblastos. La longitud de los macroblastos producidos en el período 2010-2011 y la de todos los macroblastos producidos por estos en el siguiente período de crecimiento (2011-2012) se comparó para cada ambiente de luz en cada sitio con un test de t previa transformación por raíz cuadrada. También se comparó la longitud de cada macroblasto producido durante 2010-2011 con la del brote más largo producidos en el período 2011-2012 en cada rama de las plantas de cada ambiente de luz en cada sitio con una prueba de t de Student.

Dado que los macroblastos muestreados correspondientes al período 2010-2011 tenían diferente longitud y número de nudos, para analizar la posición de las ramificaciones producidas en 2011-2012, se consideró que el número total de nudos del brote correspondía al 100% y se calculó la posición de cada rama como un porcentaje correspondiente a los restantes nudos del brote. La frecuencia de la posición de las ramificaciones de plantas presentes en diferentes ambientes lumínicos (claro, borde y zona debajo del dosel) se estudió agrupando los datos según su posición en tres sectores del brote, basal (0-30%), media (31-60%) y distal (61-100%).

Resultados

Tipos de brotes producidos y patrones de ramificación en B. darwinii

Las plantas del arbusto estudiado produjeron tanto brotes cortos (braquiblastos) como brotes largos (macroblastos). Los braquiblastos crecieron unos pocos milímetros y produjeron un verticilo de 4-6 hojas. Los macroblastos se originaron a partir de un meristema axilar o distal de un braquiblasto. Cada macroblasto produjo un verticilo basal de hojas y luego creció varios cm a partir del meristema apical produciendo en cada nudo una hoja en forma de espina (Imágenes 1 y 3).

El crecimiento de los braquiblastos fue tanto determinado como indeterminado. En los braquiblastos de crecimiento determinado el meristema apical sufrió abscisión durante el período de reposo invernal o se transformó en una yema florífera terminal en la primavera siguiente. Otros braquiblastos mostraron crecimiento indeterminado; al año siguiente su meristema apical produjo un nuevo braquiblasto o un macroblasto (Imágenes 2b, 2c y 3).

Los macroblastos o brotes largos se produjeron principalmente a partir de un braquiblasto producido durante el año previo. Estos brotes largos mostraron crecimiento determinado por la muerte de su meristema apical inmediatamente después de finalizado el alargamiento del brote (Imagen 2a). Los macroblastos produjeron ramificaciones simultáneas. A medida que crecían en longitud estos brotes produjeron braquiblastos en la axila de las hojas espinosas (Imágenes 1, 3).

La floración fue el primer evento fenológico, ocurriendo a principios de primavera a partir de los meristemas apicales o axilares de los braquiblastos producidos en el año anterior (Imagen 1). Algunas plantas mostraron una segunda floración luego del período de alargamiento del brote, a mediados de marzo y algunas a principios de junio. También se observó la producción de inflorescencias en braquiblastos originados varios años atrás.

La Imagen 1 muestra los distintos tipos de brotes producidos, los brotes de crecimiento determinado o indeterminado y las ramificaciones simultáneas o diferidas.

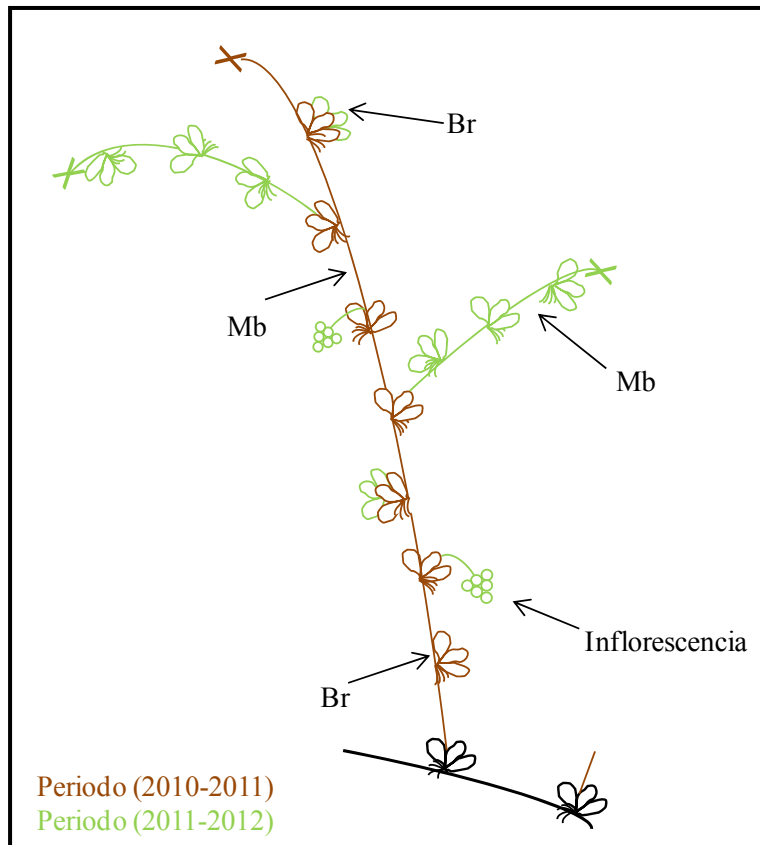


Imagen 1. Esquema de ramificación y tipos de brotes producidos por *B. darwinii*. El período de crecimiento 2010-2011 se encuentra representado en color marrón mientras que el período correspondiente a los años 2011-2012 en color verde claro. Mb: macroblasto, Br: braquiblastos.

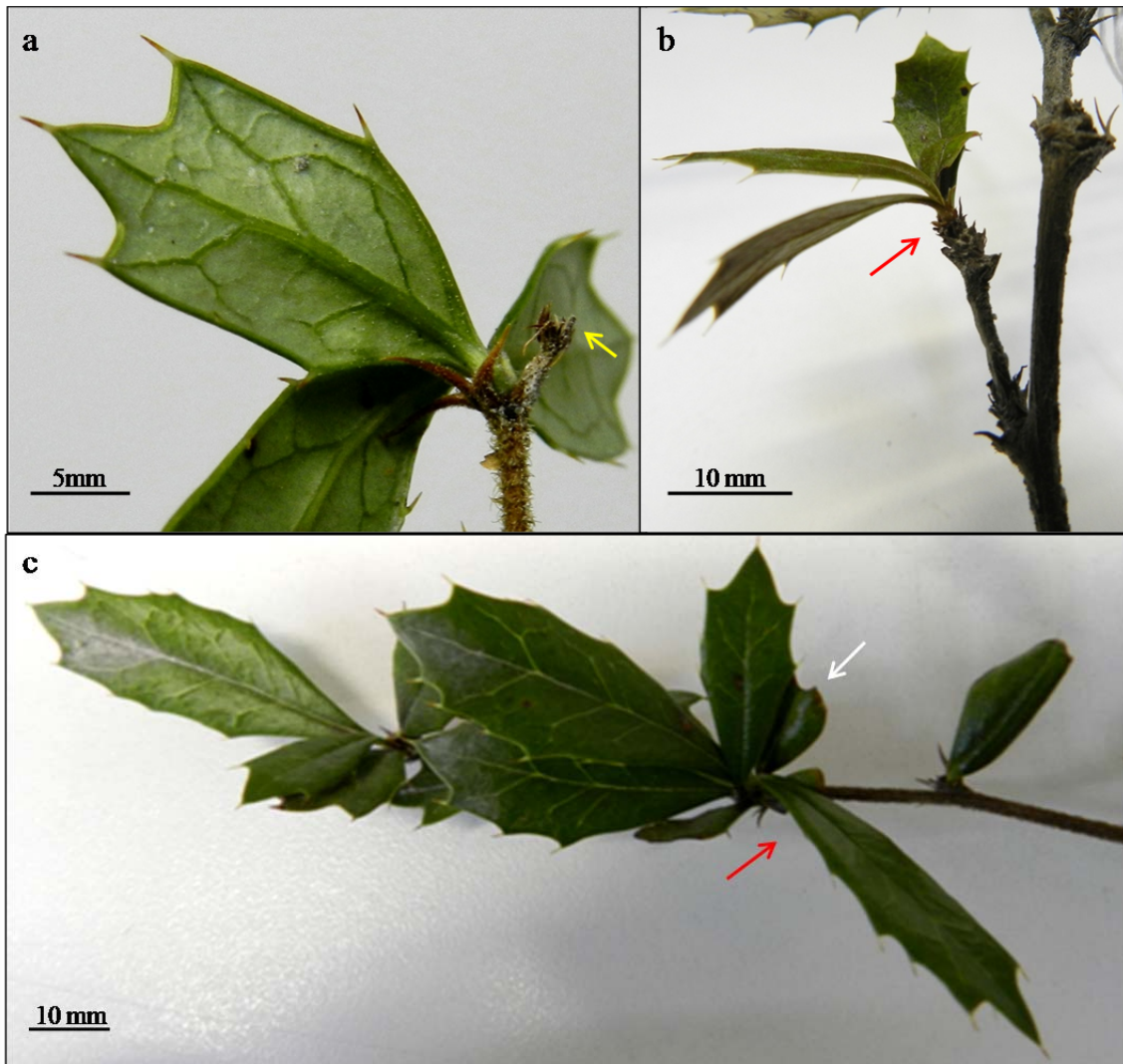


Imagen 2. Aspecto general de: a) meristema apical muerto de un macroblasto, b) cicatrices provenientes de la producción de braquiblastos en períodos de crecimiento sucesivos a partir de un braquiblasto inicial, c) ramificación diferida de un braquiblasto, la flecha roja muestra un braquiblasto producido en el período de crecimiento 2011-2012 a partir de un braquiblasto producido durante el período previo (flecha blanca).



Imagen 3. Patrones de ramificación en *B. darwinii*. La flecha de color negro muestra la unidad de crecimiento producida en el período de crecimiento 2010-2011, mientras que las flechas rojas indican los macroblastos producidos en el período de crecimiento 2011-2012. Los círculos naranjas indican los braquistastos producidos durante 2011-2012 sobre los macroblastos formados en el mismo período de crecimiento. Los triángulos rosa indican el verticilo de hojas basales de cada uno de estos macroblastos.

Análisis de la morfología de los brotes según gradiente de luz

La longitud de los macroblastos (2010-2011) no difirió entre ambientes de luz ($P=0,270$) en cada sitio pero sí entre sitios ($P=0,017$) siendo más largos en las plantas presentes en todos los ambientes de luz en el sitio Llao-llo que en Traful (Fig. 1A). La interacción no fue significativa ($P=0,623$). Contrariamente, el número de nudos fue mayor en las ramas de las plantas de los claros que en las que crecían debajo del dosel ($P=0,019$; Fig. 1B) en ambos sitios. No se detectaron diferencias entre los dos sitios comparados ($P=0,648$) y la interacción no fue significativa ($P=0,611$). La longitud de entrenudos de estos macroblastos difirió significativamente entre plantas presentes en los distintos ambientes de luz

($P=0,002$) en cada sitio, siendo los entrenudos más largos los de las plantas que crecían debajo del dosel del bosque en Llao-llao mientras que en Traful las plantas que presentaron la mayor longitud se encontraban en el borde y debajo del dosel. Al comparar entre sitios, tanto en las plantas del claro como de aquellas creciendo debajo del dosel del sitio Llao-llao se determinó que los brotes presentaron mayor longitud de entrenudos que en las plantas de Traful ($P<0,001$); por su parte la interacción (sitio-luz) fue significativa ($P=0,004$, Fig. 1C).

Entre el 44 y el 100% de los nudos de los macroblastos correspondientes al período 2010-2011 presentaron braquiblastos en la axila de las hojas espinosas en porcentaje mayor en las plantas del borde que en las que crecían debajo del dosel del bosque en el sitio de Llao-llao mientras que en el sitio Traful el porcentaje más bajo correspondió a los brotes de las plantas presentes en el borde con respecto a los de las plantas del claro y a las de debajo del dosel ($P=0,035$). No se encontraron diferencias entre los dos sitios ($P=0,885$) pero la interacción entre los dos factores fue significativa ($P=0,028$; Fig. 1D).

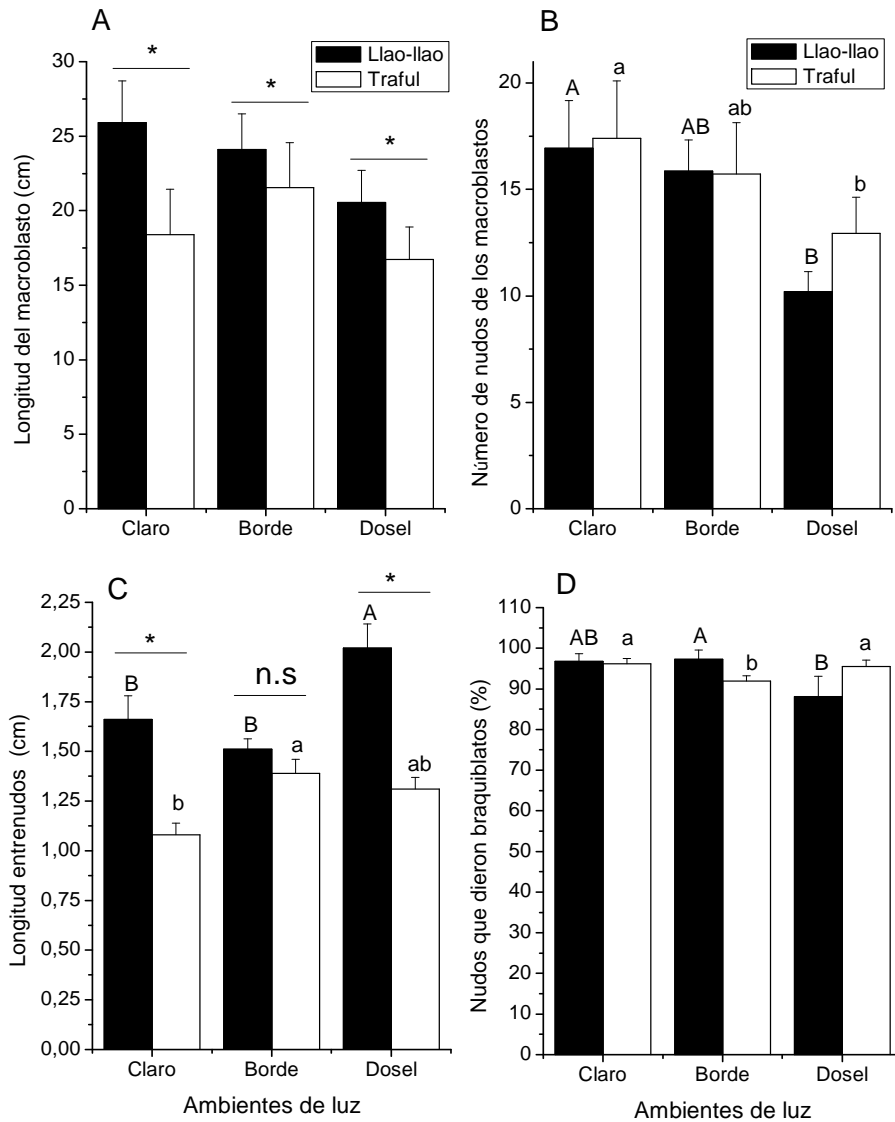


Figura 1. Valores medios (\pm ES) de la longitud de macroblastos (A), número de entrenudos (B), longitud de entrenudos (C) y porcentaje de braquiblastos producidos por estos macroblastos (D) en el período 2010-2011 en las plantas de *B. darwinii* de los ambientes de luz: claro, borde y debajo del dosel del bosque en los sitios Llao-llao y Traful. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre sitios. Distintas letras mayúsculas indican diferencias significativas entre los brotes de las plantas de diferentes ambientes de luz para el sitio Llao-llao. Distintas letras en minúscula indican diferencias significativas entre ambientes de luz para las plantas del sitio Traful.

Analizando las frecuencias relativas de la longitud de los macroblastos (2010-2011) se encontró que las plantas del claro y del borde del sitio de Llao-llao superaron los 40 cm y presentaron similares proporciones para las plantas del claro (entre 11-40 cm) y para las del borde (11-30 cm), mientras que las que crecían debajo del dosel llegaron hasta los 40 cm pero las longitudes más frecuentes fueron de 11-30 cm seguidas por el rango de 31-40 cm (Fig. 2A). En el sitio Trafal las longitudes superaron los 40 cm en los tres ambientes de luz siendo los brotes más frecuentes los que medían entre 11 y 20 cm (Fig. 2B).

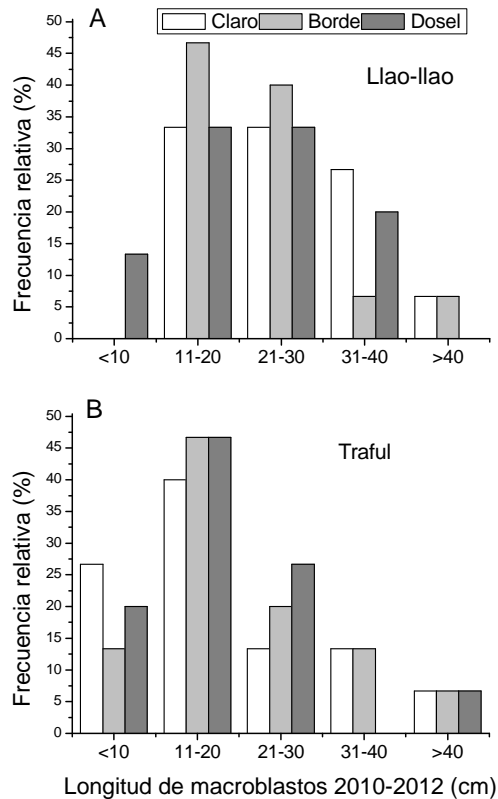


Figura 2. Frecuencia relativa de la longitud de los macroblastos producidos en 2010-2011, en las plantas del claro, el borde y debajo del dosel del bosque en los sitios Llao-llao (A) y Trafal (B).

En las plantas de Llao-llao y Trafal, la longitud de los macroblastos producidos en 2011-2012 difirió significativamente entre las que crecían en los diferentes ambientes de luz ($P < 0,001$). En el sitio Llao-llao la longitud de los macroblastos disminuyó desde las plantas que estaban en el claro hacia las que se encontraban debajo del dosel (Fig. 3A). En

el sitio Trafal las plantas del claro presentaron una mayor longitud de estos brotes con respecto a las del borde mientras que las que se encontraban bajo el dosel no se diferenciaron de las de estos dos ambientes de luz (Fig. 3A). No se encontraron diferencias entre ambos sitios (Fig. 3A; $P=0,254$), mientras que la interacción entre los factores sitio y ambiente de luz fue significativa ($P=0,008$). El número de nudos de los macroblastos (2011-2012) también difirió entre ambientes de luz en ambos sitios ($P<0,001$) presentando en Llao-llao un mayor número de nudos en las plantas que crecían en el ambiente del claro y en el borde con respecto a las que crecían debajo del dosel (Fig. 3B). En Trafal sólo las plantas que crecían en el claro presentaron el mayor número de nudos. No se encontraron diferencias significativas al comparar ambos sitios (Fig. 3B; $P=0,533$). La interacción entre ambos factores, sitio y ambiente de luz fue significativa ($P<0,001$). La longitud de entrenudos de los macroblastos (2011-2012) no difirió entre ambientes de luz ($P=0,166$) en cada sitio pero si entre sitios ($P<0,001$) siendo más largos en las plantas presentes en todos los ambientes de luz del sitio de Llao-llao que en Trafal (Fig. 3C). La interacción no fue significativa ($P=0,173$). Tanto en el sitio Llao-llao como en Trafal las plantas que crecían en el ambiente del claro y en el borde presentaron mayor porcentaje de nudos en los macroblastos del período 2011-2012, que produjeron braquiblastos durante el mismo período (Fig. 3D; $P=0,002$). Tanto la comparación entre ambos sitios como la interacción entre los factores sitio y ambiente de luz no fueron significativas con P valor de 0,203 y 0,533, respectivamente.

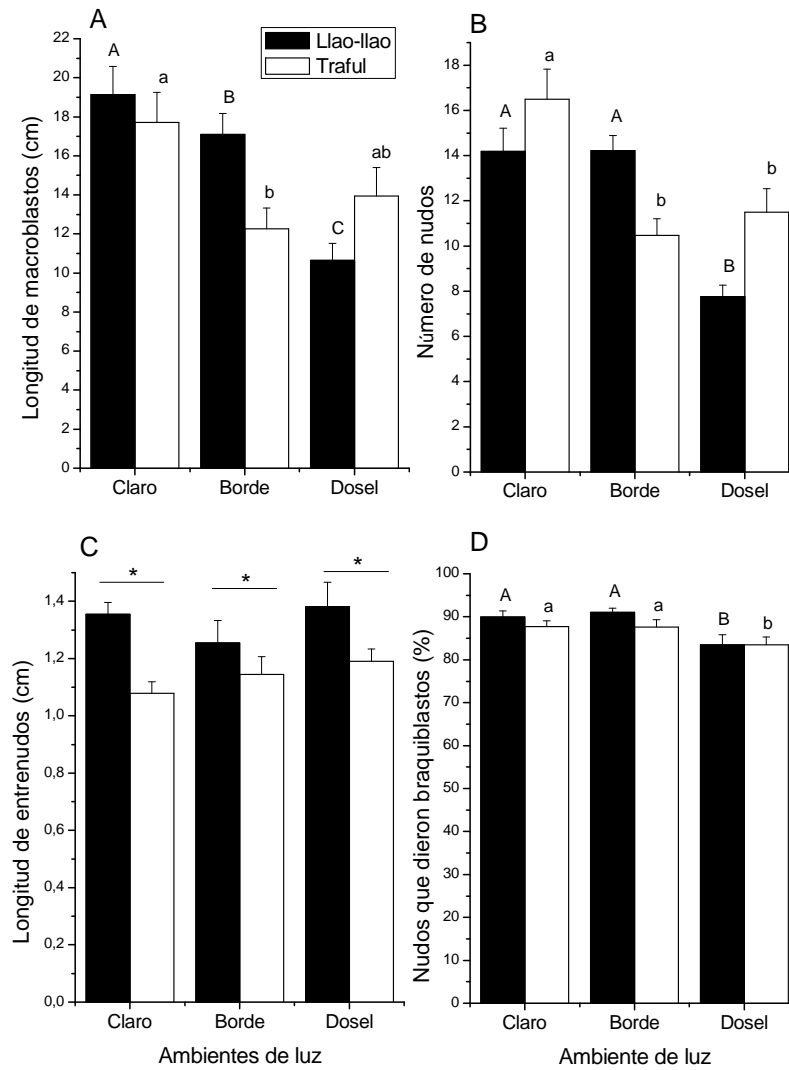


Figura 3. Valores medios (\pm ES) de la longitud de macroblastos (A), número de entrenudos (B), longitud de entrenudos (C) y porcentaje de braquiblastos producidos por estos macroblastos (D) en el período 2011-2012 en las plantas de *B. darwinii* del claro, el borde y debajo del dosel del bosque en los sitios Llao-liao y Trafal. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre sitios. Distintas letras mayúsculas indican diferencias significativas entre los brotes de las plantas de diferentes ambientes de luz para el sitio Llao-liao. Distintas letras en minúscula indican diferencias significativas entre ambientes de luz para las plantas del sitio Trafal.

Al observar la distribución de frecuencias de la longitud de los macroblastos producidos por el período 2011-2012 se puede ver que en el claro y en el borde del sitio Llao-llao las ramas llegan a superar los 40 cm pero la mayor frecuencia es entre los 11-30 cm, mientras que en las plantas que se encuentran debajo del dosel los brotes no superan los 30 cm, siendo los valores más frecuentes entre <10-20 cm de longitud (Fig. 4A). Para el sitio Traful las plantas que se encontraban en el claro presentaron frecuencias similares a las del otro sitio, pero la longitud de los macroblastos de las plantas del borde y de debajo del dosel fue similar, con brotes no mayores a los 40 cm y alcanzando en su mayoría hasta los 20 cm (Fig. 4B).

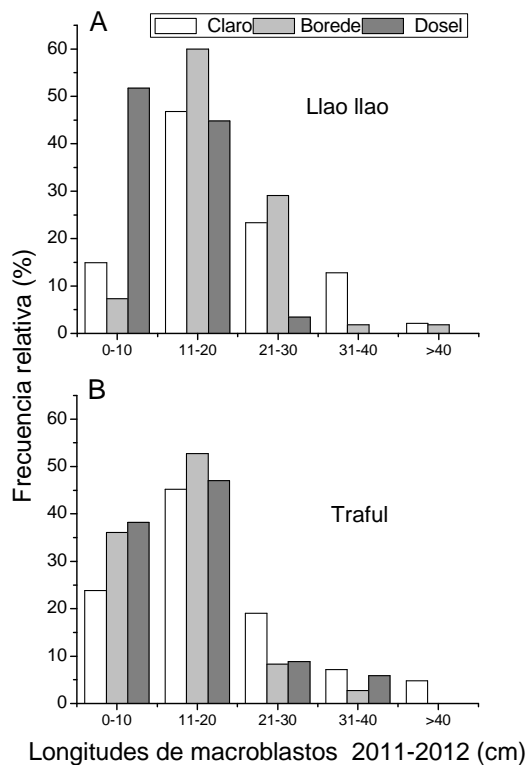


Figura 4. Frecuencia relativa de la longitud de los macroblastos producidos en 2011-2012, en las plantas del claro, el borde y debajo del dosel del bosque en los sitios Llao-llao (A) y Traful (B).

A excepción de los brotes de las plantas de *B. darwinii* correspondientes al claro y a las presentes debajo del dosel del bosque del sitio Traful, todos los macroblastos

producidos en el periodo 2011-2012 crecieron significativamente más que los macroblastos producidos durante el período previo, 2010-2011 (Fig. 5, Tabla 1). Por otro lado, cuando se comparó la longitud del macroblasto más largo (relevé) producido en el periodo de crecimiento 2011-2012 con la del macroblasto producido en el año previo (macroblasto portador o parental), sólo debajo del dosel del sitio Llao-llao los macroblastos relevé fueron más cortos que los producidos el año anterior, mientras que en los otros ambientes de luz y en ambos sitios no se encontraron diferencias significativas (Fig. 6, Tabla 2).

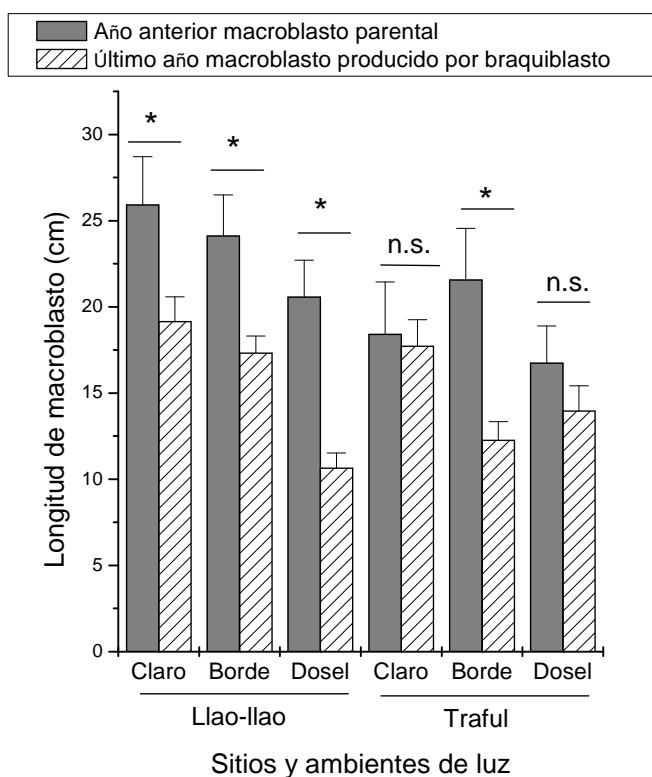


Figura 5. Longitud media ($ES\pm$) de los macroblastos producidos en dos períodos de crecimiento consecutivos en los diferentes ambientes de luz (claro, borde y debajo del dosel del bosque) de los sitios Llao-llao y Traful. El símbolo (*) indica diferencias significativas. (n.s.) indica ausencia de diferencias significativas.

Tabla 1. Valores de P para la prueba de t de Student correspondiente a la comparación de la longitud de los macroblastos producidos en dos períodos de crecimiento sucesivos (2010-2011 y 2011-2012) por las plantas de *B. darwinii* presentes en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque. Diferencias significativas: $P < 0,05$.

Ambiente	Llao-llao P valor	Traful P valor
Claro	0,027	0,848
Borde	0,005	0,002
Dosel	<0,001	0,204

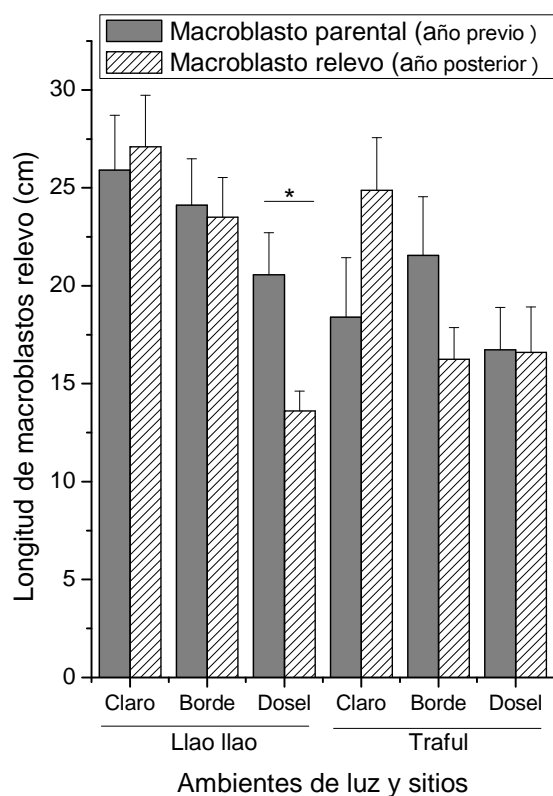


Figura 6. Longitud media ($ES \pm$) de los macroblastos producidos en dos períodos de crecimiento consecutivos (brote portador o parental: 2010-2011; brote relevo: 2011-2012) en las plantas de los diferentes ambientes de luz (claro, borde y debajo del dosel del bosque) de los sitios Llao-llao y Traful. (*) Indica diferencias significativas.

Tabla 2. Valores de P para la comparación (prueba de t de Student pareado) de la longitud de los macroblastos producidos en dos períodos de crecimiento sucesivos (brote portador o parental, 2010-2011; brote relevo, 2011-2012) en las plantas de los diferentes ambientes de luz (claro, borde y debajo del dosel del bosque) de los sitios Llao-llao y Traful. Diferencias significativas en negrita ($P < 0,05$).

Ambiente	Llao-llao P valor	Traful P valor
Claro	0,700	0,148
Borde	0,847	0,076
Dosel	<0,008	0,968

En las plantas de *B. darwinii* de Llao-llao la posición preponderante de los macroblastos formados durante 2011-2012 fue a partir de braquiblastos presentes en la parte distal del macroblasto portador producido en 2010-2011 en los diferentes ambientes lumínicos (Fig. 7A). Las plantas que crecían debajo del dosel del bosque de Traful también produjeron principalmente brotes distales, mientras que las del claro y su borde produjeron mayormente brotes a partir de los braquiblastos ubicados en la parte media de los macroblastos formados en el período de crecimiento anterior (Fig. 7B). Para los macroblastos más largos (relevos), la distribución de la frecuencia relativa de la posición de los braquiblastos sobre el macroblasto portador en las plantas presentes en los tres ambientes de luz y en ambos sitios muestra que los mismos se encontraron en su mayoría en la parte distal de la rama portadora seguidos en un menor porcentaje por los producidos en la parte media (Fig. 8A y B).

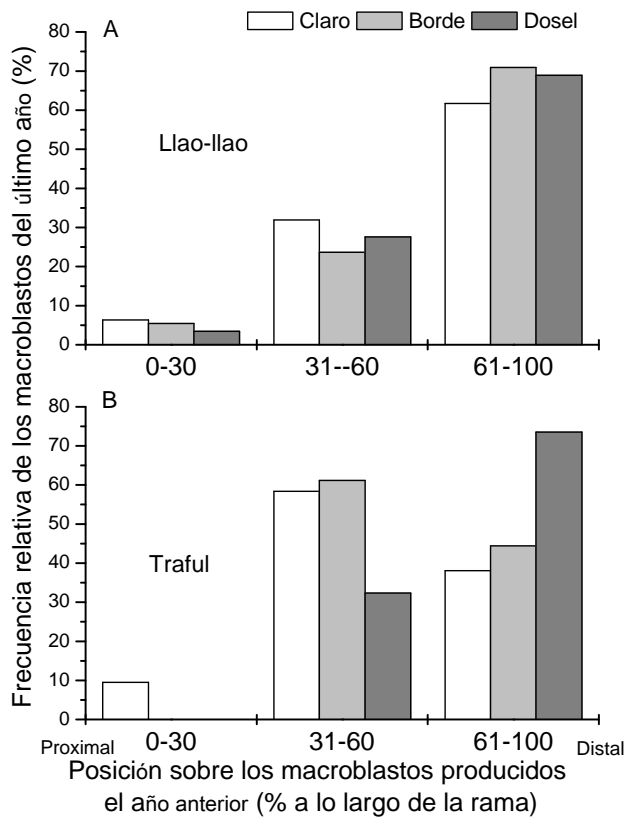


Figura 7. Frecuencia relativa de la posición de los macroblastos producidos en el último período de crecimiento (designado en la figura como último año) a lo largo de los macroblastos producidos durante el período previo (designado como año anterior) en plantas de *B. darwinii* que crecían en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque en los sitios Llao-llao (A) y Trafal (B).

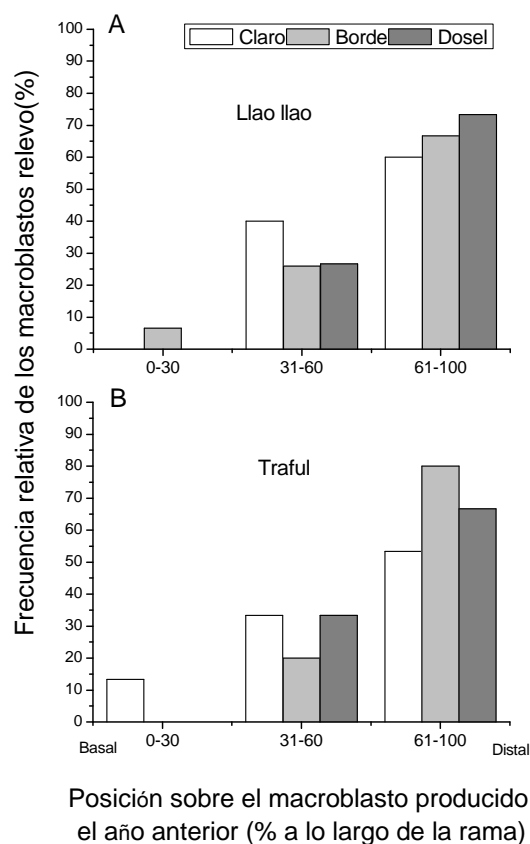


Figura 8. Frecuencia relativa de la posición de los macroblastos relevo producidos durante 2011-2012 a lo largo de los macroblastos formados en el período previo de crecimiento en plantas de *B. darwinii* que crecían en el claro, el borde y debajo del dosel del bosque en los sitios Llao-llao (A) y Trafal (B).

Discusión

Crecimiento y patrón de ramificación de B. darwinii

Las plantas de *B. darwinii* producen dos tipos de brotes, macroblastos (brotes largos) y braquiblastos (brotes cortos). Los macroblastos se originan a partir de un braquiblasto y a medida que se alargan producen ramificaciones simultáneas (braquiblastos axilares). Los macroblastos se producen siempre en forma diferida mientras que los braquiblastos son de producción tanto simultánea como diferida. La unidad de crecimiento está integrada por un

braquiblasto producido en la parte distal de un braquiblasto formado en el período de crecimiento previo o por un macroblasto originado a partir de un braquiblasto y sus ramificaciones. En la presente tesis no se estudió si las ramificaciones de los braquiblastos son axilares o distales; esto sería interesante de estudiar en futuros trabajos así como también analizar la preformación o neoformación de sus yemas. Algunas especies de plantas con otras formas de vida como las caméfitas presentan también braquiblastos (vegetativos) y ramas largas (vegetativas o reproductivas); los braquiblastos pueden persistir por varios años y luego mueren dando lugar a ramas largas vegetativas y reproductivas, pero normalmente al año siguiente dan brotes reproductivos largos (Montserrat- Martí et al. 2011). Por otro lado, la especie arbórea *Cedrus atlantica* presenta también braquiblastos, pero estos son de crecimiento determinado (Sabatier y Barthélémy 1999). En *B. darwinii* los macroblastos no producen flores terminales por lo tanto la función reproductiva estaría a cargo de braquiblastos que estos portan que si producen racimos con flores.

Los braquiblastos son los únicos brotes que portan hojas “verdaderas” mientras que en los macroblastos las hojas están reducidas a espinas y su área fotosintética está representada por las hojas de sus ramificaciones simultáneas (braquiblastos). Es decir que la función de los brotes largos es la exploración y ocupación del espacio y además de producir numerosos braquiblastos que son los brotes que a nivel de la planta aportan área fotosintética, producen flores y brotes largos. *Pinus halepensis* también presenta hojas fotosintéticamente activas sólo en los braquiblastos de crecimiento determinado (Caraglio et al. 2007).

En la tabla 3 se resumen las características de los tipos de brotes producidos por *B. darwinii*.

Tabla 3. Características de los brotes anuales de *B. darwinii*. Los aspectos que deberán contestarse en futuras investigaciones están representados con el signo (?).

Caracteres	Tipo de brote	
	Braquiblasto	Macroblasto
Longitud (cm)	≤ 1	12-26

Origen	Diferido o simultáneo	Diferido
Crecimiento	Determinado o indeterminado	Determinado
Floración	Distal o axilar	Ausente
Ramificación	Diferida (producción de braquiblastos o macroblastos)	Simultánea (producción de braquiblastos)
Posición de ramificaciones simultáneas (braquiblastos nuevos)	-	Difusa, a lo largo del todo el brote
Posición de ramificaciones diferidas	Distal o axilar?	Acrótona. A partir de un braquiblasto que creció durante varios períodos o a partir de braquiblastos producidos durante el período de crecimiento previo en un macroblasto.

Morfología de los brotes de B. darwinii en relación al ambiente

Los brotes portadores producidos en el período 2010-2011 seleccionados para el análisis del patrón de ramificación de este arbusto y de la morfología de los macroblastos producidos (período 2011-2012) en plantas del claro, el borde y las zonas debajo del dosel resultaron de igual longitud, con mayor número de nudos en las plantas del claro con respecto a las de la zona más sombreada y con mayor longitud de entrenudos en este último ambiente. Las características de estos brotes portadores difirieron entre los dos sitios estudiados con una tendencia a mostrar una mayor variabilidad entre ambientes en el sitio Trafal.

Al analizar las características de los macroblastos nuevos (2011-2012) producidos por los macroblastos correspondientes al período de crecimiento anterior se observan diferencias entre años. Por lo tanto, para la comparación entre ambientes, se dejaron de lado

las características pertenecientes a los brotes portadores y se consideran sólo las de los brotes nuevos producidos en 2011-2012 ya que se cuenta con un mayor número de repeticiones. El análisis de los brotes de diferentes períodos de crecimiento se considerará en la comparación de las características de los brotes portador y relevo.

En los brotes más nuevos, se observa una tendencia a la reducción de la longitud y del número de nudos en plantas que crecen con menor disponibilidad de luz en el sitio Lla-liao y mayor variabilidad entre ambientes en el otro sitio. Esto coincide con lo observado en dos especies de árboles del género *Nothofagus* en los que se determinó que en condiciones de poca luz las ramas principales tienden a presentar unidades de crecimiento más cortas (Puntieri et al. 2013). La longitud de los entrenudos de los brotes de *B. darwinii* no resultó influenciada por el ambiente lumínico donde crecía la planta. Dado que en los brotes de las plantas de Lla-liao los entrenudos fueron más largos que en los de las plantas de Traful una posible explicación podría ser por las condiciones de humedad del suelo causadas por diferencias en las precipitaciones entre ambos sitios, algo que debería ser demostrado en futuras investigaciones. Estudios realizados con la especie *Nothofagus pumillo* mostraron que abundantes precipitaciones durante el periodo más seco del año pueden aumentar el crecimiento de los entrenudos de sus brotes (Paso et al. 2002) y que existe una correlación positiva entre longitud de entrenudos y disponibilidad de agua para diferentes tratamientos que representaban un gradiente de riego siendo la diferencia con el tratamiento control de 200 y 400mm más de agua (Magnin 2014).

La mayoría de los nudos de los brotes largos producen braquiblastos, independientemente de la presencia de plantas en áreas diferentes del gradiente lumínico y del sitio, por lo que puede considerarse un carácter endógeno de la especie.

En general en los distintos ambientes de luz de ambos sitios no hubo marcadas diferencias entre períodos de crecimiento sucesivos, salvo en las plantas que se encontraban debajo del dosel del sitio más húmedo que presentaron una reducción en el alargamiento del brote relevo con respecto a la longitud del macroblasto portador. En algunas especies la baja disponibilidad lumínica produciría la pérdida de vigor y el desarrollo de un relevo más proximal (Puntieri et al. 2013).

En la evaluación de la posición “relativa” de todos los brotes largos del período de crecimiento 2010-2012 con respecto al 2010-2011 se pueden observar diferencias entre los

dos sitios, encontrándose que en el sitio Llao-llao para las plantas de los tres ambientes de luz sus brotes están en la posición distal (acrótona), mientras que en Traful debajo del dosel la posición de los macroblastos fue igualmente distal (acrótona) mientras que en claros y en la zona de borde las plantas producen brotes en la parte media (mesótona) de los brotes portadores. Por tanto, aunque hay una tendencia a la acrotonía, se ve que en el ambiente más seco esto se mantiene debajo del dosel mientras que las plantas que crecen en ambientes más abiertos muestran un desplazamiento de la zona de producción de brotes largos.

Analizando las modalidades de los distintos caracteres arquitecturales de las plantas se determina que algunos caracteres están influenciados por el ambiente pero con una mayor incidencia de la disponibilidad de luz como la longitud de los brotes y el número de entrenudos de los brotes mientras que la longitud de los entrenudos resultó variable entre ambientes lumínicos y sitios (que resultaron algo diferentes en el nivel de precipitación).

Aunque según Quero et al. (2008) los rasgos estructurales tendrían respuestas menos plásticas que los caracteres fisiológicos frente a los cambios del ambiente, cuando se analizan variaciones intraespecíficas en plantas de una misma especie pueden encontrarse diferencias en la morfología. En *B. darwinii* los factores ambientales actúan de manera jerárquica en la morfología de los brotes mostrando su plasticidad en el crecimiento bajo diferentes condiciones ambientales. A nivel intraespecífico a estos gradientes espaciales se sumarían las variaciones temporales cuyo análisis requeriría de un tamaño similar del conjunto de brotes comparados. En resumen, en el área nativa de distribución *B. darwinii* muestra una plasticidad morfológica que le permite crecer a lo largo de diferentes gradientes ambientales.

CONCLUSIONES GENERALES

Ecología y ecofisiología de B. darwinii en su área nativa

Los resultados de la presente tesis aportan información sobre la autoecología del arbusto *B. darwinii* presente en bosques del Parque Nacional Nahuel Huapi, especialmente en los de *N. dombeyi*. *Berberis darwinii* está presente y es abundante en los bosques estudiados de *N. dombeyi* no mostrando una asociación significativa con las variaciones en la altitud, la precipitación media anual y la cobertura de los estratos arbustivo y herbáceo.

Aunque *B. darwinii* está presente tanto en los claros como en las zonas de borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi*, es más abundante en los dos primeros ambientes con mayor iluminación, donde las temperatura y humedad reinantes permitiría un crecimiento más favorable. La baja disponibilidad de luz debajo del dosel afecta la reproducción sexual de este arbusto a tal punto que no llega a florecer. Su establecimiento en este ambiente, donde su abundancia es escasa, depende en parte de su expansión a través de la multiplicación vegetativa y de las semillas dispersadas por las aves. Estas semillas provienen de los frutos consumidos en las plantas de claros y zonas de borde donde hay una alta producción de los mismos que es similar en ambos ambientes. A pesar de que en el área del claro las plantas reciben más luz que en el borde, esta diferencia no se traduce ni en la fenología ni el éxito reproductivo. Las plantas del claro producen más racimos por rama, pero a nivel de racimo es mayor el número de flores abortadas. Por su parte en los racimos de las plantas del borde la proporción de flores que pasan a fruto maduro es mayor. Por lo tanto, las plantas que se encuentran en el borde serían más eficientes ya que con menor producción de racimos alcanzan el mismo éxito reproductivo que las del claro.

Además, las plantas en estos ambientes con más iluminación (claro y borde) pueden reproducirse sexualmente porque tienen una mayor capacidad fotosintética lo cual les permite crecer de manera más eficiente produciendo mayor número de ramificaciones y asignando recursos a la reproducción. Esto sugiere que las plantas que crecen bajo el dosel debido a la baja disponibilidad no florecen y además el carbono que producen no les alcanzaría para mantener el desarrollo y crecimiento de los órganos reproductivos. Si bien, estas plantas adaptan su morfología de hojas (mayor SLA y menor LMA) y sus

características fisiológicas (mayor EUA, menor gs), el rendimiento de las mismas en términos de fotosíntesis y producción de ramas en este ambiente es menor. En los claros las plantas adaptan su morfología de hojas (menor SLA y mayor LMA) y tallos (con longitud de entrenudos menor) como estrategia para evitar la foto inhibición del sistema fotosintético y reducir la transpiración ya que en los mismos la radiación es alta. En cuanto al borde, las plantas de *B. darwinii* presentan una mayor variabilidad en la producción de brotes, crecimiento y en la morfología de sus hojas; esto podría ser causado por la heterogeneidad en la disponibilidad de luz en este ambiente de transición.

Berberis darwinii presenta semillas con alta viabilidad, característica importante que se relaciona con su potencial para regenerar, a pesar de no formar parte del banco permanente de semillas del suelo. Además, dado que se encuentran plantas de esta especie en los tres ambientes estudiados, la germinación de sus semillas sería independiente de la disponibilidad de luz. Su mayor abundancia en los ambientes con mayor luz (claro y borde) estaría más relacionada con la supervivencia de las plántulas. La misma se ve afectada por distintos factores tanto bióticos (herbivoría, sobre todo en borde y debajo del dosel) como abióticos (excesiva radiación que determina una alta mortalidad por desecación en el claro). Las plántulas aseguran su supervivencia inicial en los diferentes ambientes lumínicos adecuando su morfología foliar y asignación de biomasa a algunos órganos como hojas y raíces. Esto se vio reflejado en la respuesta de las variables SLA (aumentando desde el claro hacia debajo del dosel el dosel) y LMA (disminuyendo desde el claro hacia debajo del dosel el dosel) que es similar a otras especies (según la bibliografía) cuando crecen a lo largo de un gradiente de luz, pero permite a las plántulas de *B. darwinii* del claro y el borde asignar más recursos (mayor biomasa) a órganos foliares, tallos y raíces en los ambientes con mayor luz donde es más abundante.

El análisis del patrón de ramificación de *B. darwinii* permitió identificar que esta especie producen dos tipos de brotes, macroblastos (brotes largos) y braquiblastos (brotes cortos). Los macroblastos se originan a partir de un braquiblasto y a medida que se alargan producen ramificaciones simultáneas (braquiblastos axilares). Los braquiblastos son los únicos brotes que portan hojas “verdaderas”, éstos representan toda el área fotosintética de la planta y también portan los órganos reproductivos. Por su parte la función de los macroblastos es la exploración y ocupación del espacio además de producir numerosos

braquiblastos. Los factores ambientales actúan de manera jerárquica sobre la morfología de los brotes de esta especie mostrando su plasticidad en el crecimiento (longitud de brotes y número de nudos) bajo diferentes condiciones ambientales y explicando porque crecen y de qué manera en dichos ambientes. Es decir en ambientes con mayor iluminación producen más brotes con mayor longitud y mayor cantidad de braquiblastos que en los ambientes con menor cantidad de luz. En resumen, en el área nativa de distribución *B. darwinii* muestra una plasticidad morfológica que le permite crecer a lo largo del gradiente ambiental analizado adaptando su morfología y fisiología y resultando más abundante en ambientes con mayor luz.

En la Figura 1 se esquematizan tanto los caracteres comunes como los exclusivos de las plantas de *B. darwinii* de cada ambiente así como las diferencias entre las plantas de los mismos. Los caracteres compartidos por las plantas del claro, borde y las estudiadas debajo del dosel del bosque como el mantenimiento de una alta viabilidad de las semillas y de altas tasas de germinación y supervivencia inicial de plántulas, explicarían la presencia de la especie en los tres ambientes pero no las diferencias en su abundancia. Las plantas que crecen en los claros y en el borde tienen una alta proporción de caracteres comunes y que sólo comparten entre sí (como la mayor abundancia, la presencia de reproducción sexual, la fenología reproductiva, el éxito reproductivo y otros caracteres que aparecen en la figura). La representación cuantitativa de algunos caracteres en los distintos ambientes explicaría donde la especie aprovecha al máximo el recurso luz. En el claro y el borde se encuentran por lo general los valores más altos de las variables medidas y es allí donde la especie es más abundante, crece mejor y se reproduce. Por su parte en las plantas que crecen debajo del dosel se puede ver que los valores que toman las variables relacionadas con la morfología de sus hojas y fotosíntesis son consecuencia del ambiente en donde se encuentran. Esto se traduce en menor fotosíntesis, número de ramificaciones y longitud de ramas en plantas adultas y menor biomasa total de plántulas. Las plantas del claro son morfológica y funcionalmente diferentes de las plantas que crecen debajo del dosel.

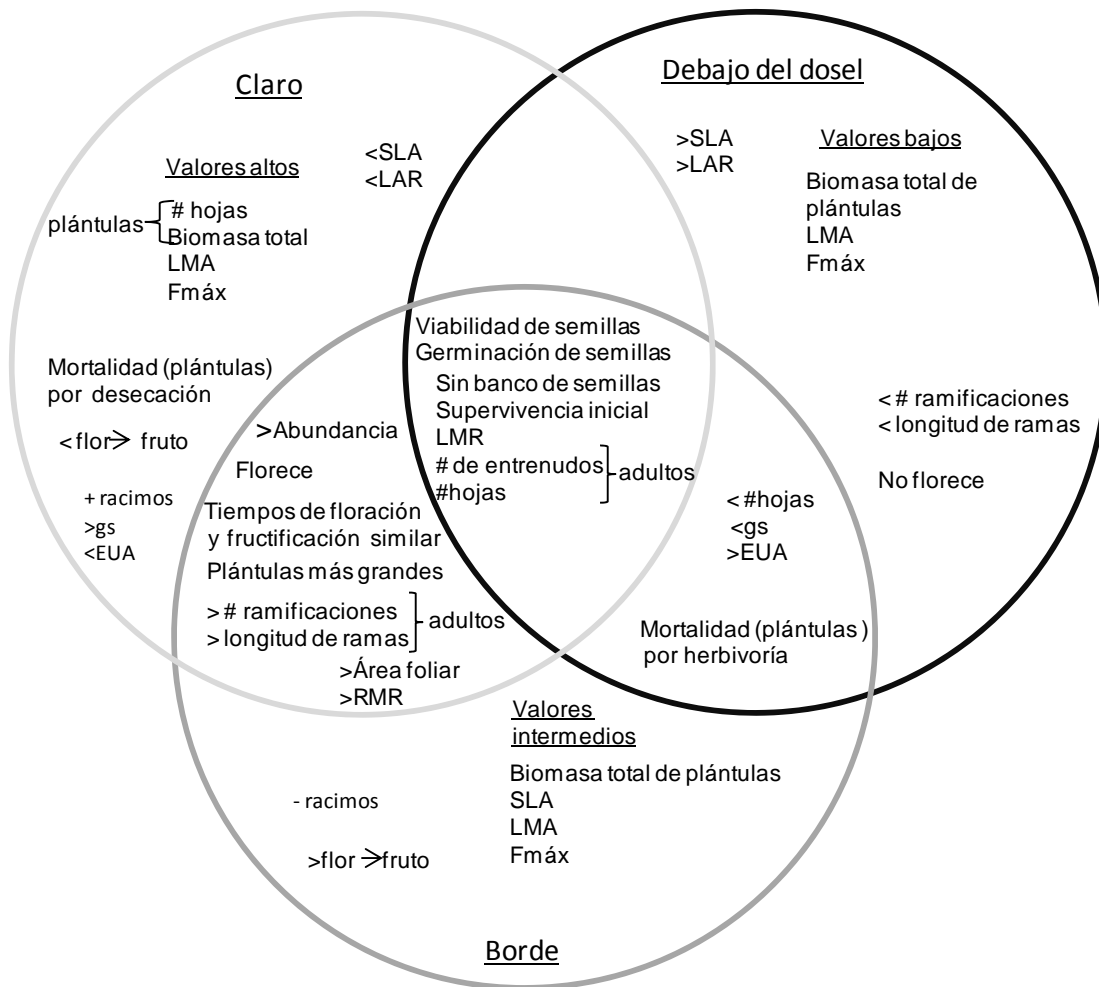


Figura 1. Caracteres comunes y exclusivos determinados en *B. darwinii* en los ambientes del claro, el borde y debajo del dosel del bosque de *N. dombeyi*. Símbolo #: indica número, > indica mayor y < indica menor.

Comparación con el área invasora

De la comparación de los diferentes atributos analizados en *B. darwinii* en su área de origen determinados en la presente tesis con los datos aportados por la bibliografía existente sobre las poblaciones de Nueva Zelanda donde esta especie es un arbusto exótico invasor se identificaron varias características presentes en las poblaciones del área nativa que contribuiría a su invasión exitosa.

Por lo general, se sabe que las especies exitosas como invasoras son tolerantes a los cambios ambientales en el lugar donde invaden, presentan alta tasa de crecimiento y

reproducción sexual, entre otras características. También, se asume que aquellas especies con alta abundancia en el área nativa son buenas invasoras. Por lo anterior la comparación del comportamiento de la especie en ambas áreas aporta elementos conceptuales para interpretar los factores que favorecen la invasión de determinadas especies.

A pesar de que en las poblaciones de *B. darwinii* del área de invasión se observó un adelanto de la floración y de la dispersión de frutos maduros con respecto a las poblaciones del área nativa, cuantitativamente en la reproducción ambas poblaciones resultarían similares. *Berberis darwinii* no muestra una mayor productividad a nivel de la disponibilidad de frutos en el área de invasión y por tanto como se esperaba los aspectos relacionados con la reproducción serían caracteres conservativos. Esta característica propia de dicha especie le permitiría ocupar un nicho vacante en las poblaciones donde invade, aportando un recurso (abundantes frutos) que según la bibliografía correspondiente al área de invasión no es provisto por las especies nativas y otras naturalizadas. La mayor temperatura del aire en el ambiente de invasión podría explicar el adelanto en los tiempos fenológicos reproductivos pero esta temperatura sería similar a cuando las plantas florecen en el área nativa. La viabilidad de las semillas de *B. darwinii* es similar en ambas áreas. También en ambas áreas la especie no forma un banco de semillas permanente, en comparación a otras especies exóticas invasoras que pueden acumular en dichos bancos una gran masa de semillas. La capacidad de producir numerosas semillas, con alta viabilidad y germinación contribuye a su éxito de invasión y estas características están presentes en las poblaciones de *B. darwinii* del área nativa. En cuanto a la comparación de las características de las plántulas del área nativa con respecto a las del área invasora la supervivencia de las mismas sería diferente dado que en esta última área se observan variaciones según la disponibilidad de luz, mientras que en el área nativa hay una alta mortalidad de plántulas causada por la radiación y la herbivoría. En el área de invasión según la bibliografía las diferencias serían solo por el ambiente. Esto último sugeriría un efecto positivo de la falta de enemigos naturales en el área de invasión. También hay diferencias a nivel de crecimiento pues las plántulas del claro del área de invasión poseen un tamaño mayor en varios órdenes de magnitud que las del área nativa. Estas diferencias podrían deberse tanto a la influencia de los factores ambientales como a cambios de la especie adquiridos en el área invasora en combinación con la ausencia de enemigos

naturales. Considerando las diferencias encontradas para las plántulas que crecen en los claros de ambas áreas, *B. darwinii* presentaría una alta plasticidad lo cual favorecería un alto crecimiento en este tipo de ambiente fuera de su rango nativo.

Las plantas adultas de *B. darwinii* que crecen en diferentes ambientes de luz muestran similar fisiología (capacidad fotosintética) y morfología de sus hojas en sus rangos nativo y de invasión. Esto significa que para *B. darwinii*, la variación intraespecífica de estos rasgos funcionales estudiados no sería un carácter adquirido en su nuevo rango.

En resumen, gran parte de las características ecofisiológicas de *B. darwinii* presentes en el área nativa, le permitirían ser una especie exitosa a la hora de invadir un área nueva. Dado que en el área de invasión las mismas no presentan gran variación con respecto a las características de las plantas del área nativa, se sugiere que la especie conservaría estos atributos debido a que están presentes en su ambiente nativo. Los mismos le permiten tener una gran producción de frutos que aseguran su dispersión pudiendo establecerse tanto en áreas abiertas como debajo del dosel del bosque. Por otro lado, la diferencia en el crecimiento de las plántulas del claro entre ambas áreas podría estar ligada a la plasticidad de la especie, que le permite aprovechar las condiciones climáticas del área de invasión.

Se requieren estudios que analicen la similitud o las posibles diferencias entre los genotipos de las poblaciones de *B. darwinii* de las áreas nativa y de invasión. Este análisis brindaría información acerca del efecto fundador de la especie; partiendo de información sobre el número de eventos de introducción. También, se podrían realizar estudios específicos en ambas áreas que permitan analizar la ausencia de enemigos naturales en el área de invasión.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen RB. 1991. A preliminary assessment of the establishment and persistence of *Berberis darwinii* Hook., a naturalised shrub in secondary vegetation near Dunedin, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 29: 353-360.
- Allen RB, Wilson JB. 1992. Fruit and seed production in *Berberis darwinii* Hook., a shrub recently naturalised in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 30:8 45-55.
- Anderson JT, Inouye DW, McKinney AM, Colautti RI, Mitchell-Olds T. 2012. Phenology plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceeding of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279 (1743):3843-3852
- Andonian K, Hierro JL. 2011. Species interactions contribute to the success of a global plant invader. *Biological Invasions*, 13:2957–2965.
- Antúnez I, Retamosa EC, Villar R. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*, 128:172–180.
- Amico GC, Aizen MA. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15(89):89-100.
- Arena ME, Martínez Pastur G, Vater G. 2000. In vitro propagation of *Berberis buxifolia* Lam. *Biocell*, 24(1): 73-80.
- Arena ME, Giordani E, Radice S. 2011. Flowering, fruiting and leaf and seed variability in *Berberis buxifolia*, a native Patagonian fruit species. En Marin L y Kovac D.(Eds) *Native species*. Nova Science Publishers, Inc. New York, 117-136.
- Arena ME, Giordani E, Radice S. 2013. Phenological growth and development stages of native Patagonian fruit species *Berberis buxifolia* Lam. *Journal of Food, Agriculture & Environment*. 11(3-4): 1323-1327.
- Ausin I, Alonso-Blanco C, Martínez-Zapater JM. 2005. Environmental regulation of flowering. *International Journal of Developmental Biology*, 49: 689–705.
- Baker H. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review Ecology and System*, 5: 1-24.

- Barbour MG, Burk JH, Pitts WD. 1976. Terrestrial plant ecology. Benjamin/Cummings Publishers, Reading, Massachusetts, USA.
- Barros V, Cordon V, Moyano C, Mendez R, Forquera J, Pizzio O. 1983. Cartas de precipitación de la zona Oeste de las Provincias de Río Negro y Neuquén, primera contribución. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional Del Comahue, Cinco Saltos.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99: 375-407.
- Baskin CC, Baskin JM. 1998. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press. USA. 666.
- Baskin JM, Baskin CC, Li X. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*, 15: 139-152.
- Bates D, Maechler M, Bolker B. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. R package version. Available from: <http://lme4.rforge.r-project.org/>
- Bazzaz FA, Pickett STA. 1980. The physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual review of Ecological and Systematic*, 11:287-310.
- Bazzaz FA. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En Medina et al. E. (eds.), *Physiological ecology of Plants of the wet tropics*. Springer Netherlands -233-243.
- Bendix J, Homeier J, Cueva Ortiz E, Emck P, Breckle SW, Richter M, Beck E. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *Journal of Biometeorology*, 50: 370–385.
- Benech-Arnold RL, Sanchez RA, Forcella F, Kruk BC, Ghersa CM. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67: 105-122.
- Bastlová D, Květ J. 2002. Differences in dry weight partitioning and flowering phenology between native and non-native plants of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.) *Flora*, 197: 332–340.
- Black RA, Mack RN. 1986. Mount St. Helens ash: Recreating its effects on the steppe environment and ecophysiology. *Ecology*, 67 (5): 1289-1302.

- Blossey B, Notzold RF. 1995. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *The Journal of Ecology*, 83(5): 887-889.
- Bolker B. 2007. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University. Press Princeton and Oxford, Oxford, 508
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur D. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecology and Evolution*, 26 (4): 183–192.
- Bongers F, Popma J. 1988. Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap-associated environmental heterogeneity. Phd. University of Utrecht, Utrecht, 185p.
- Bradshaw, A. D. 1990. The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems. In: W.R. Jordan III, M. E. Gilpin & J. Aber (eds), *Restoration ecology, a Synthetic approach to ecological research*, pp 53-74. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brion C, Puntieri J, Grigera D, Calvelo S. 1998. *Flora de Puerto Blest y sus alrededores*. Educo, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, 201p.
- Brokaw NVL. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: Pickett A, White S (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: Academic Press, New York, 53-68.
- Caccia FD, Chaneton EJ, Kitzberger T. 2009. Direct and indirect effects of understorey bamboo shape tree regeneration niches in a mixed temperate forest. *Oecologia*, 161: 771–780.
- Callaway RM, Aschehoug ET. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290: 521–523.
- Canham CD, Denslow JS, Platt WJ, Runkle JR, Spies TA, White PS. 1990. Light regimens beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 620-631.
- Canham CD, Finzi AC, Pacala SW, Burbank DH. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 337-349.

- Cannell MGR, Thornley JHM. 1998. Temperature and CO₂ responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of Botany*, 82: 883–892.
- Caraglio Y, Pimon F, Rigolot E. 2007. *Pinus halepensis* Mill. architectural analysis for fuel modelling. En: Leon V, Lovreglio R. Proceedings of the international workshop MEDPINE 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems. Bari: CIHEAM, Options Méditerranéennes: Série A. Séminaires Méditerranéens, 43-59.
- Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany*, 105: 205–220.
- Chazdon RL, Letcher SG, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F, Finegan B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 362: 273–289.
- Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review Ecological System*. 27:305-35.
- Collins B, Dunne K, Pickett S. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. En Pickett A, Withe S (Eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York 218-234.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Crawley MJ. 1987. What makes a community invisable? In: Gray, A. J.; Crawley, M. J. & Edwards PJ (eds.): *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, 429–453.
- Cronk QC, Fuller JL. 1995. *Plant Invaders*. Chapman, Hall, Cambrige.
- Dahlgren JP, Von Zeipel H, Ehrlén J. 2007. Variation vegetative and flowering fenology a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany*, 94(9): 1570–1576.

- Delouche JC, Wayne Still TW, Raspet M, Lienhard M. 1971. Prueba de viabilidad de la semilla con Tetrazol. Centro Regional de Ayuda Técnica. Agencia para el desarrollo Internacional (AID), México. 71 pp.
- Damascos MA. 1998. Morfología de los claros y las áreas sombreadas del bosque de *Austrocedrus chilensis*. *Ecología Austral (Argentina)* 8: 13-22.
- Damascos MA, Prado CHBA. 2001. Leaf phenology and its associated traits in the wintergreen species *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Elaeocarpaceae). *Revista Chilena de Historia Natural*. 74:805-815.
- Damascos MA. 2005. Especies nativas posibles facilitadoras de la recuperación del bosque de *Austrocedrus chilensis*. Libro de Actas, Ecociprés, 67-71.
- Damascos MA, Gallopin GG. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L.= *Rosa eglanteria* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 65: 395-407.
- Damascos MA, Rapoport EH. 2002. Diferencias en la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 465-472.
- Damascos MA, Arribere M. 2008. Los arbustos nativos con frutos carnosos, recursos forestales no madereros del bosque de *Nothofagus dombeyi*. Libro de Actas EcoNothofagus, 199-204. ISSN: 1851-0116.
- Damascos MA, Arribere M, Svriz M, Bran D. 2008a. Fruit Mineral Contents of Six Wild Species of the North Andean Patagonia, Argentina. *Biological Trace Element Research*. 125:75-80.
- Damascos MA, Rovere A, Barthélémy D, Brion C. 2008b. Crecimiento y asignación de recursos en *Berberis serrato-dentata*, un arbusto del bosque de *Nothofagus pumilio*. Segunda reunión sobre Nothofagus en la Patagonia. Esquel, Chubut. 22-24
- De Paz M, Gobbi ME, Raffaele E. 2013. Mantillo de las especies leñosas de matorrales del NO de la Patagonia: abundancia, composición, estructura y heterogeneidad. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 48: 525-541.

- De Paz M, Raffaele E. 2013. Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina *Journal of Plant Ecology*. 6(6):459-467.
- Denslow JS. 1980. Gap partitioning tropical reiforest trees. *Biotropica*, 12:47-55.
- DeWalt SJ, Denslow JS, Hamrick JL. 2004. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, 138: 521–531.
- Dickson TL, Hopwood J, Wilsey BJ. 2012. Do priority effects benefit invasive plants more than native plants? An experiment with six grassland species. *Biological Invasions*, 14: 2617–2624.
- Digby PGN, Kempton RA. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. *Population and Community Biology*, 260.
- Dimitri MJ. 1972. La región de los bosques Andino-Patagonicos. Sinopsis general. Colección científica I.N.T.A. Tomo X. Bs AS 381.
- Elton CS. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Erfmeier A, Bruelheide H. 2004. Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: Growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora*, 199: 120-133.
- Erfmeier A, Bruelheide H. 2005. Invasive and native *Rhododendron ponticum* populations: is there evidence for genotypic differences in germination and growth? *Ecography*, 28: 417-428.
- Eriksen R, Desronvil T, Hierro JL Kesseli R. 2012. Morphological differentiation in a common garden experiment among native and non-native specimens of the invasive weed yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) *Biological Invasions*, 14:1459–1467.
- Eschtruth A, Battles JJ. 2009. Assessing the relative importance of disturbance, herbivory, diversity, and propagule pressure in exotic plant invasion. *Ecological Monographs*, 79(2): 265–280.
- Eşen D, Zedaker SM, Kirwan JL, Mou P. 2004. Soil and site factors influencing purple-flowered rhododendron (*Rhododendron ponticum* L.) and eastern beech forests (*Fagus orientalis* Lipsky) in Turkey *Forest Ecology and Management*, 203: 229–240

- Evans JR, Poorter L. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24:755–767.
- Ezcurra C, Brion C. 2005. Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue. Red Latinoamericana de Botánica. Bariloche. Río Negro.
- Fajardo A, Piper FI. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189: 259–271.
- Figueroa JA. 2003. Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecology*, 166: 227-240.
- Figueroa JA, Armesto JJ. 2001. Community-wide germination strategies in a temperate rainforest of southern Chile: ecological and evolutionary correlates. *Australian Journal of Botany*, 49: 411-425.
- Figueroa JA, Lusk CH. 2001 Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New phytologist*, 152: 483-489.
- Garcia D, Zamora R, Amico GC. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation Biology*, 24(4):1070-1079.
- Gibson MR, Richardson DM, Marchante E, Marchante H, Rodger JG, Stone GN, Byrne M, Fuentes-Ramírez A, George N, Harris C, Johnson SD, Le Roux JJ, Miller JT, Murphy DJ, Pauw A, Prescott MN, Wandrag EM, Wilson JRU. 2011. Reproductive biology of Australasian acacias: important mediator of invasiveness? *Diversity and Distribution* 17: 911-933.
- Gilliam FS. 2007. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57: 84-845.
- Givnish TJ. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63–92.
- Godoy O, Castro-Díez P, Valladares F, Costa-Tenorio M. 2009a. Different flowering phenology of alien invasive species in Spain: evidence for the use of an empty temporal niche? *Plant Biology*, 11: 803-811.

- Godoy O, Richardson DM, Valladares F, Castro-Díez P. 2009b. Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of Botany*, 103: 485-494.
- Gould AMA, Gorchov DL. 2000. Effects of the exotic invasive shrub *Lonicera maackii* on the survival and fecundity of three species of native annuals. *American Midland Naturalist*, 144:36-50.
- Grigulis K, Sheppard AW, Ash JE, Groves RH. 2001. The comparative demography of the pasture weed *Echium plantagineum* between its native and invaded ranges. *Journal Applied Ecology*, 38: 281.
- Greimler J, Stuessy TF, Swenson U, Baeza CM, Matthei O. 2002. Plant invasions on an oceanic archipelago. *Biological Invasions* 4: 73-85.
- Gutschick VP. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytology*, 143: 3-18.
- Güsewell S, Jakobs G, Weber E. 2006. Native and introduced populations of *Solidago gigantea* differ in shoot production but not in leaf traits or litter decomposition. *Functional Ecology*, 20: 575–584.
- Hamann A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92:24-31.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forest*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93: 5–15.
- Hierro, JL, Eren O, Khetsuriani L, Diaconu A, Katalin Török, Montesinos D, Andonian K, Kikodze D, Janoian L, Villarreal D, Estanga-Mollica ME, Callaway RM. 2009. Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos*, 118: 529:538.
- Hinz HL, Schwarlaender M. 2004. Comparing Invasive Plants from Their Native and Exotic Range: What Can We Learn for Biological Control? *Weed Technology*, 18: 1533-1541.

- Hinz HL, Schwarlaender M, McKenney JL, Cripps MG, Harmon B, WJ. 2012. Biogeographical comparison of the invasive *Lepidium draba* in its native, expanded and introduced ranges. *Biological Invasions*, 14:1999–2016.
- Hobbs RJ, Humphries SE. 1995. An integrated Approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology*, 9: 761-770.
- Honnay O, Verheyer K, Hermy M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Managements*, 161: 109-122.
- Horn HS. 1971. The adaptative geometry of trees. Princeton University Press, New Jersey, 144p.
- Hudson IL, Kim SW, Keatley MR. 2009. Climatic influences on the flowering phenology of four Eucalypts: a GAMLSS approach 18th World IMACS/MODSIM Congress, Cairns, Australia, 13-17.
- Imaizumi T, Kay SA. 2006. Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence. *Trends in Plant Science*. 11(11): 550-558.
- Jiang H, Egli DB. Shade induced changes in flower and pod number and flower and fruit abscission in soybean. *Agronomy Journal*. 85: 221-225.
- Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-170.
- Kilkenny KL, Galloway LF. 2008. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia*, 155:247–255
- Kolar CS, Lodge DM. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4): 199-204.
- Koutché V. 1942. Estación forestal de Puerto Anchorena, Isla Victoria; su organización y trabajos. Boletín forestal correspondiente al año 1941. Ministerio de Agricultura, Dirección de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- Lake JC, Leishman MR. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117: 215-216.
- Lamarque LL, Delzon S, Lortie CL. 2011. Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biological Invasions*, 13:1969-1989.

- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 1998. Plant physiological ecology. Springer. 540p.
- Landrum LR. 1999. Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:793–834.
- Landrum LR. 2003. BERBERIDACEAE. En: Flora de Chile. Volumen 2 (2) Berberidácea – Betulaceae. Marticorena C, Rodriguez R. (Ed). Universidad de concepción Chile.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes D. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474-478.
- Lecerf A, Chauvet E. 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream *Basic and Applied Ecology*, 9: 598–605.
- Lediuk KL, Damascos MA, Puntieri JG, Svriz M. 2014. Differences in phenology and fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species invasiveness. *Plant ecology*, 215: 1455-1467.
- Lesica P, Kittelson PM. 2010. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*, 74:1013-1017.
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti M.B. 2007. Invasion ecology. Blakwell Publishing. USA.
- Lusk CH, Del Pozo A. 2002 Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology*, 27: 173–182.
- Lusk CH, Piper FI. 2007. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest *Functional Ecology*, 21: 78–86.
- Lusk CH, Warton DI. 2007. Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New phytologist*, 176: 764–774.
- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 299-303.
- Magnin AN. 2014. Variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinales y radial de *Nothofagus pumillo* y los efectos del medio ambiente sobre tales variaciones. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, CRUB,130p.

- Marshall B, Biscoe PV. 1980. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation. *Journal of Experimental Botany*, 31:29–39.
- McAlpine KG. 2005. Seedling recruitment of the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's Barberry): What contributes to invasion success? Thesis Phd. Victoria University of Wellington, 162p.
- McAlpine KG, Drake DR. 2002. The effects of small-scale environmental heterogeneity on seed germination in experimental treefall gaps in New Zealand. *Plant Ecology*, 165: 207–215.
- McAlpine KG, Jesson LK. 2007. Biomass allocation, shade tolerance and seedling survival of the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's barberry). *New Zealand Journal of Ecology*, 31(1): 1-12.
- McAlpine KG, Jesson LK, Kubien DS. 2008. Photosynthesis and water use efficiency: A comparison between invasive (exotic) and non-invasive (native) species. *Austral Ecology*, 33: 10-19.
- MacArthur RH. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1: 1–11.
- McDowell SCL. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89(9): 1431–1438.
- Makana JR, Thomas S. 2006. Impacts of selective logging and agricultural clearing on forest structure, floristic composition and diversity, and timber tree regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo *Biodiversity and Conservation*, 15:1375–1397.
- McKinney AM. 2010. Pollinator-mediated interactions between the invasive shrub *Lonicera maackii* and native herbs: the role of shade, flowering phenology, spatial scale and floral density. Presented in Partial Fulfillment of the Requirements Thesis Phd Graduate School of The Ohio State University.
- Mermoz, M, Ubeda C, Grigera D, Brion C, Martín C, Bianchi E, Planas H. 2000. El Parque Nacional Nahuel Huapi: sus características ecológicas y su estado de conservación (Informe técnico). Administración de Parque Nacionales- Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.

- Moles S, Drake DR. 1999. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 37: 83–93.
- Monserrat- Martí G, Palacio S, Milla R, Giménez-Benavides L. 2011 Meristem Growth, Phenology, and Architecture in Chamaephytes of the Iberian Peninsula: Insights into a Largely Neglected Life Form. *Folia Geobotanica*. 46: (2-3) 117-136.
- Morello J, Matteucci SD, Rodriguez AF, Silva ME. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistemicos Argentinos. Primera edición. Orientación grafica editora. Buenos Aires, 719.
- Moroney JR, Rundel PW. 2012. Abundance and dispersion of the invasive Mediterranean annual, *Centaurea melitensis* in its native and non-native ranges. *Biological Invasions*, 15: 495-507.
- Motulsky HJ, Christopoulos A. 2004. Fitting models to biological data using linear and non-linear regression. GraphPad Software Inc. San Diego.
- Muller- Dombois D, Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York, USA.
- Núñez MA, Horton TR, Simberloff D. 2009. Lack of belowground mutualisms hinders Pinaceae invasions. *Ecology*, 90: 2352–2359.
- Orsi MC. 1984. Berberidaceae. En: Correa, M.N. Flora Patagonica, Tomo VII Parte IV (a) Dicotyledones dialipétalas (Salicaceae a Cruciferae). Colección científica del INTA. Buenos Aires, 325-348.
- Pairon M, Chabrierie O, Mainer Casado C, Jacquemart AL. 2006. Sexual regeneration traits linked to Blas cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) invasiveness. *Acta Oecologia*, 30: 238-247.
- Paynter Q, Fowler SV, Memmott J, Sheppard AW. 1998. Factors affecting the establishment of *Cytisus scoparius* in southern France. Implications for managing both native and exotic populations. *Journal of Applied Ecology*, 35: 582-595.
- Paynter Q, Downey PO, Sheppard AW. 2003. Age structure and growth of the woody legume weed *Cytisus scoparius* in native and exotic habitats: implications for control. *Journal of Applied Ecology*, 40: 470–480.

- Paso A, Puntieri J, Barthélémy D. 2002. Trunk and main-branch development in *Nothofagus pumillo* (Nothofagaceae): a retrospective analysis of tree growth. *Canadian Journal of Botany*, 107:209-218.
- Piper FI, Zuñiga-Feest A. 2012. Intraespecific variation in drought resistance of *Nothofagus Antarctica* (G. Forst.) Oerst. (Nothofagaceae) *Gayana Botanica*, 69(2): 365-368.
- Poorter L. 1999. Growth response of 15 rain-forest tree species to light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13: 396-410.
- Poorter L. 2007. Are Species Adapted to Their Regeneration Niche, Adult Niche, or Both? *The American naturalist*, 169: 433-442.
- Poorter L, Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 595–607
- Prado CHBA, Damascos MA. 2001. Gas Exchange and Leaf Specific Mass of Different foliar Cohorts of the Wintergreen Shrub *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Eleocarpaceae) Fifteen Days Before the Flowering and the Fall of the Old Cohort, 44(3): 277 – 282.
- Puntieri JG, Barthélémy D, Mazzini C, Brion C. 2002. Periods of Organogenesis in Shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb) Oersted. (Nothofagaceae). *Annals of Botany*, 89:115-124.
- Puntieri JG, Damascos MA, Llancaqueo Y, Svriz M. 2011. Population rules can apply to individual plants and affect their architecture: an evaluation on the cushion plant *Mulinum spinosum* (Apiaceae) *AoB PLANTS*: plq019doi: 10.1093/aobpla/plq019.
- Puntieri JG, Torres C, Ghirardi S. 2013. Crecimiento y ramificación de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) bajo diferentes condiciones lumínicas *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48 (2): 277-293.
- Quero JL, Villar R, Marañón T, Murillo A, Zamora R. 2008. Respuesta plástica a la luz y al agua en cuatro especies mediterráneas del género *Quercus* (Fagaceae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 81: 373-385.
- Quinteros P, Hanzen N, Kutschker A. 2010. Composición y diversidad del sotobosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) en función de la estructura del bosque *Ecología austral* 20 (3).

- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: [http:// www.R-project.org/](http://www.R-project.org/)
- Ramos C, Simonetti JA, Flores JD, Ramos-Jiliberto R. 2008. Modelling the management of fragmented forests: Is it possible to recover the original tree composition? The case of the Maulino forest in Central Chile. *Forest Ecology and Management* 255: 2236-2243.
- Rejmánek M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions *Austral Ecology*, 25:497–506.
- Rejmánek M, Richardson DM. 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology*, 77: 1655-1661.
- Relva MA, López Westerholmet C, Kitzberger T.. 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Fores Ecology*, 11-22.
- Richardson DM, Van Wilgen BW, Mitchell DT. 1987. Aspects of the reproductive ecology of four Australian *Hakea* species (Proteaceae) in South Africa. *Oecologia*, 71: 345-354.
- Sabatier S, Barthélémy D. 1999. Growth Dynamics and Morphology of Annual Shoots, According to their Architectural Position, in Young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere' (Pinaceae). *Annals of Botany*, 84: 387-392.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG. 2001. The population biology of invasive species. *Annuals Reviews of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Saldaña A, Lusk CH, Gonzáles WL, Gianoli E. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology*, 21: 651–662.
- Sasal Y. 2009. Efecto del ganado en áreas incendiadas sobre la comunidad de artrópodos terrestres y las interacciones Planta-insecto en el NO de la Patagonia, Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.
- Sheppard AW, Hodge P, Payner Q, Rees M. 2002. Factors affecting invasion and persistence of broom *Cytisus scoparius* in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 39: 721–734.
- Simberloff D, Relva MA, Nuñez M. 2003. Introduced Species and Management of a *Nothofagus/Austrocedrus*. *Forest*, 31(2) 0263-0275.

- Sims DA, Percy RW. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*, 79: 449-455.
- Smith H. 1982. Light quality, photo perception and plant strategy. *Annual Review Plant Physiology*, 33:481-518.
- Smith L. 2014. Darwin's barberry flower weevil. En. *The biological control of Book*. Te Whakapau Taru ISBN 0- 478-09306-3.
- Song YH, Ito S, Imaizumi T. 2013. Flowering time regulation: photoperiod and temperature sensing in leaves. *Trends in Plant Science* 18(10):575-583.
- Southwick EE. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology*. 65(6): 1775-1779.
- Stephen PH, Foster RB. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest. En *Plant Ecology*. Ed. Crawley M.J. Blackwell Scientific Publications. Oxford London Edinburgh, 493.
- Steubing L, Godoy R, Alberdi M. 2002. *Métodos de ecología vegetal*. Universidad Austral de Chile. Valdivia
- Svriz M. 2008. Invasibilidad de los bosques, protección de especies nativas en el matorral de exóticas y su aprovechamiento para la restauración de áreas degradadas. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Comahue. (CRUB).
- Svriz M, Damascos MA, Lediuk KD, Varela SA, Barthélémy D. 2014. Effect of light on the growth and photosynthesis of an invasive shrub in its native range. *AoB PLANTS* 6 : plu033doi: 10.1093/aobpla/plu033.
- Sykes W. R. 1982. Checklist of dicotyledons naturalised in New Zealand 15. Annonales, Berberidales, Cactales, Fagales, some Geraniales, Juglandales, Laurales, Rutales, Salicales, Sapindales, Tiliales, Nyctaginaceae, and Zygophyllaceae. *New Zealand Journal of Botany* 20: 333-341.
- Tal O. 2011. Flowering phenological pattern in crowns of four temperate deciduous tree species and its reproductive implications. *Plant Biology*, 13(1): 62–70.
- Timmins SM, Braithwaite H. 2002. Early detection of invasive weeds on Islands. En. *Turning the Tide: The Eradication of Invasive Species Proceedings of the international Conference*

- On Eradication of Island Invasives Edited by Veitch CR, Clout CN. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission. 27:311-317.
- Tecco PA, Díaz S, Cabido M, Urcelay C. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology* 98: 17-27.
- Thompson K. 1992. The Functional Ecology of Seed Banks. In: Fenner M (ed) *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Cab International, Chapter 8, 231- 258.
- USDA (United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service). 2006. Exotic plants. http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/tax_search.pl?Berberis%20darwinii.
- van Kleunen MV, Weber E, Fischer M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13: 235-245.
- Valladares F. 2003. Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity. En: Esser, K. Lüttge, U. Beyschlag W. Hellwing F., Ed. *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg. 439-471.
- Valladares F, Niinemets U. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Reviewer Ecology Evolution Systems*, 39: 237–57.
- Valladares F, Pearcy RW. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia*, 114: 1–10.
- Valladares F, Martinez-Ferri E, Balaguer L, Perez-Corona E, Marique E. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytology* 148:79–91.
- Valladares F, Saldaña A, Gianoli E. 2012. Costs versus risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology*, 37: 35–43.
- Vázquez DP, Simberloff D. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs*, 74(2): 281–308.
- Veblen TT. 1982. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 109: (4) 474-487.

- Veblen TT. 1989. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 365–371.
- Veblen TT, Kitzberger T, Antonio L. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 3: 507-520.
- Veneklaas EJ, Poorter L. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences* (eds Lambers H, Poorter H Van Vuuren MMI), Backhuys Publishers, Leiden. 337–361.
- Villar R, Ruiz-Robledo J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, Marañón T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas En: Valladares F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. 191-227
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116: 882-892.
- Violle C., Enquist BJ., McGill BJ, Jiang L., Albert CH., Hulshof C, Jung V., Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4): 244-252
- Walters MB, Reich PB. 1999. Research review Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytology*, 143: 143-154.
- Webb C, Sykes WR, Garnock-Jones PJ. 1988. *Flora of New Zealand*. Vol. IV. Naturalised Pteridophytes, Gymnosperms, Dicotyledons. Botany Division, D.S.I.R., Christchurch, New Zealand.
- Williams JR. 1954. The biological control of weeds. Report of the Sixth Commonwealth Entomological Congress, London, United Kingdom, 95–98.
- Williamson MH. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall. London. 290.
- Willis AJ, Memmott J, Forrester RI. 2000. Is there evidence for the post invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters*, 3(31): 275-283.

Woodburn TL, Sheppard AW. 1996. The demography of *Carduus nutans* as a native and alien weed. *Plant Prot*, 11:236-238.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827.

Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th Ed. – Prentice Hall, New Jersey.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi directora María Damascos, quien fue mucho más que eso para mí, porque no sólo compartió sus conocimientos conmigo, sino que fue el sostén fundamental apoyándome de forma incondicional en todo momento, respondiendo a todas mis innumerables preguntas y aguantándome hasta el final.

Gracias a mi codirector Daniel Barthélemy, por haber aceptado participar en ésta tesis.

Gracias a los jurados, Dra. Arana, Dra. Radice y Dra. Relva por su valioso aporte y comentarios.

Gracias a las Universidad Nacional del Comahue, que a pesar de sus pocos recursos no deja de formar profesionales.

A CONICET por brindarme la oportunidad económica para la realización de la tesis Doctoral.

A Parques Nacionales por haber facilitado la logística hacia la Isla Vitoria y Puerto Blest, en especial a Susana Seijas, Carla Pozzi y Julieta Nielsen. A Alejandra Ruffini por haberme facilitado todo el material necesario, A Carlos Rezano por facilitarnos el equipo fotográfico. A los que me ayudaron en los muestreos Ana Raseli, Juan Karlanian, Nahuel Laviola, Leonardo Spartano, Osvaldo Cariboni.

En particular a Karen Lediuk, compañera de largos...largos muestreos y también de escritorio.

A los compañeros del departamento de Botánica, Javier Puntieri, Amaru, Cristian, Marina, Claudia, Alfredo, Javier Grosfeld y Cecilia.

A mi familia, por soportar todos mis estados y estar siempre ahí: a Matías, Alma, Julieta y Berna, mis padres en especial a mi mamá por bancarme cuidando a Alma en esta última etapa. A mi otra familia Ana María y Osvaldo.

A mis amigos por preguntar y acompañar, Noel Serra por la alegría y la buena onda, a Ceci Chaparro, Dany Rivarola, Patricia, Laura y Gaby.

Research Article

Effect of light on the growth and photosynthesis of an invasive shrub in its native range

Maya Svriz^{1,2*}, María A. Damascos¹, Karen D. Lediuk^{1,2}, Santiago A. Varela³ and Daniel Barthélémy⁴¹ Departamento de Botánica, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), C1033AAJ, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina³ INTA Estación Experimental Agropecuaria Bariloche, CC 277, 8400 Bariloche, Argentina⁴ CIRAD, BIOS, Direction and INRA, UMR AMAP, F-34398 Montpellier, France

Received: 1 February 2014; Accepted: 10 June 2014; Published: 26 June 2014

Associate Editor: James F. Cahill

Citation: Svriz M, Damascos MA, Lediuk KD, Varela SA, Barthélémy D. 2014. Effect of light on the growth and photosynthesis of an invasive shrub in its native range. *AoB PLANTS* 6: plu033; doi:10.1093/aobpla/plu033

Abstract. Invasive species' success may depend on ecophysiological attributes present in their native area or those derived from changes that took place in the invaded environment. We studied the growth and photosynthetic capacity of *Berberis darwinii* shrubs growing under different light conditions (gap, forest edge and below the canopy) in their native area of Patagonia, Argentina. Leaf photosynthesis results determined in the native area were discussed in relation to information provided by studies carried out under the same light conditions in an invaded area in New Zealand. Shoot elongation, leaf production, stem and leaf biomass per shoot, and specific leaf area (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) were determined in five adult plants, randomly selected in each of the three light conditions at two forest sites. Net photosynthesis as a function of PPFD (photosynthetic photon flux density), stomatal conductance (g_s), maximum light-saturated photosynthesis rate (P_{max}), P_{mass} (on mass bases) and water-use efficiency (WUE_i) were determined in plants of one site. We predicted that functional traits would differ between populations of native and invasive ranges. In their native area, plants growing under the canopy produced the longest shoots and had the lowest values for shoot emergence and foliar biomass per shoot, while their SLA was higher than gap and forest edge plants. Leaf number and stem biomass per shoot were independent of light differences. Leaves of gap plants showed higher P_{max} , P_{mass} and g_s but lower WUE_i than plants growing at the forest edge. In its native range *B. darwinii* grows under different light conditions by adjusting shoot and leaf morphology and physiology. Plants of *B. darwinii* growing under the same light conditions show similar physiology in native and invasive ranges. This means that for *B. darwinii*, intra-specific variation of the functional traits studied here does not condition successful spread in new areas.

Keywords: *Berberis darwinii*; ecophysiological attributes; light environments; native and invasion area; plant invasion.

Introduction

Studies of the successfulness of invading exotic species commonly focus on plant attributes and environmental

factors that control their persistence in the invaded area, but less information is available on populations of the same species growing in its native area (Erfmeier

* Corresponding author's e-mail address: mayasvriz@gmail.com

Published by Oxford University Press on behalf of the Annals of Botany Company.

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

and Bruelheide 2004, 2005; Hierro et al. 2005). One main objective is to establish whether the properties that determine the survival and spread of an exotic species in their invasion range are inherent to the species (i.e. are already present in native area populations) or represent changes in plant traits in the new, invaded ranges (Güsewell et al. 2006). Comparative studies have determined that populations of species growing in invaded areas exhibit higher plant density and dominance (Moroney and Rundel 2012), size (Crawley 1987; Willis et al. 2000) and growth rates, as well as the presence of shorter-lived leaves (Erfmeier and Bruelheide 2004) than in their native areas. Exotic invasive *Rubus* species showed higher photosynthetic capacity, maximum photosynthesis, water and nitrogen use efficiency than native *Rubus* growing in the same areas (McDowell 2002).

Light availability, which varies both spatially and temporally (Horn 1971) and exhibits qualitative and quantitative heterogeneity (Valladares 2003), limits the establishment of forest species, determining differences in plant growth and in physiological and morphological plant responses (Sims and Percy 1992; Poorter 1999; Valladares and Niinemets 2008).

Berberis darwinii Hook. (Berberidaceae) is a spiny evergreen shrub native to southern Argentina and the Chilean Andean forests, and is an introduced invasive species in New Zealand (Allen 1991), Great Britain, Australia and the USA (USDA 2006). In its native area of Chiloé (Chile), a wetter region than its distribution range in Argentina, high seed germination and seedling growth occurs both under the forest canopy and in gaps with canopy openness greater than 20 % (Figueroa and Armesto 2001; Figueroa and Lusk 2001; Figueroa 2003). In New Zealand *B. darwinii* can become established and persist below the forest canopy (Allen 1991; Allen and Wilson 1992). According to McAlpine and Jesson (2007), seedlings of this species are shade intolerant, while adult plants growing under the canopy come from surviving seedlings with increased shade tolerance. However, although this shrub can grow in both low and high light levels, it achieves higher performance (seedling establishment, total biomass, maximum photosynthesis) in the latter conditions, outperforming even coexisting native species (McAlpine 2005; McAlpine et al. 2008).

The photosynthetic responses of *B. darwinii* leaves to different light levels and other ecophysiological characteristics have been studied extensively in invaded areas of New Zealand (Allen 1991; Allen and Wilson 1992; McAlpine 2005; McAlpine and Jesson 2007; McAlpine et al. 2008).

In the present work we studied growth and biomass allocation to stems and leaves in current-year shoots and variation in photosynthesis, instantaneous

water-use efficiency (WUE_i) and leaf morphology in adult plants of *B. darwinii* growing under different light conditions in the evergreen temperate forests of the Andean region of Patagonia, Argentina. We hypothesized that adult plants of *B. darwinii* populations in Argentina would exhibit differences in some characteristics in response to different forest light levels. We predicted that plants growing in gaps would have, for example, greater shoot growth, biomass and leaf photosynthetic activity than plants growing at the forest edge and in the understorey. Photosynthetic parameters (estimated from photosynthesis models; see below) and specific leaf area (SLA, cm² g⁻¹) values obtained in the native area studied were compared with those of the invaded area (bibliographic data) for the same light environments. We predicted that although the *B. darwinii* populations in the native and invaded areas (New Zealand) might show a similar pattern of variation in relation to different light environments in the forest, the physiology of the introduced populations would differ from that of plants growing in their native range.

Methods

Study area

The study was conducted at two sites located on Victoria Island in Nahuel Huapi lake, within the Nahuel Huapi National Park in Neuquen province, Argentina. Mean annual precipitation in the area is 1700 mm (Barros et al. 1983). The soils are derived from volcanic ash; they are sandy, acidic and rich in organic matter (Koutche 1942).

At both study sites (Site 1: 40°57.94'S, 70°31.34'W, 791 m.a.s.l.; Site 2: 40°59.02'S, 71°31.33'W, 790 m.a.s.l.) the forest is dominated by the native evergreen species *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (Fagaceae).

Study sites were selected based on the existence of a forest gap caused by clearing, with *B. darwinii* present both in the gap and in surrounding areas. The gap size was 1496 m² at Site 1 and 2020 m² at Site 2. Light availability was estimated from the percentage of canopy openness (Fig. 1), determined by hemispherical photographs and analysed with the GLA program (Gap Light Analyzer, version 2.0: imaging software). Light availability differed between forest gap, edge and under the canopy area (two-way ANOVA, $P \leq 0.001$), while comparisons between sites ($P = 0.563$) and the interaction ($P = 0.249$) were not significant. Both air temperature and relative air humidity (%RH) measured during spring and summer differed between light environments at each site ($P \leq 0.001$; Fig. 2).

Seasonal soil moisture values did not differ between the three light environments at each site (Fig. 2), possibly due to the existence of a 10-cm layer of volcanic ash on

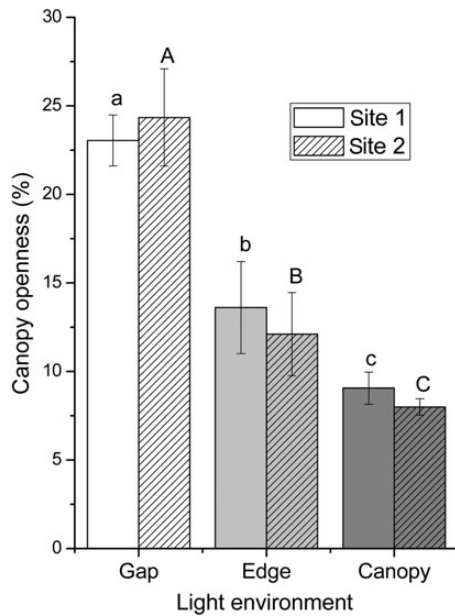


Figure 1. Canopy openness (mean \pm SE) in the gap, at the forest edge and under the canopy of the *N. dombeyi* forest at the two sampling sites. Different lowercase letters indicate significant differences between the three light environments compared at Site 1; for the same comparison at Site 2, different uppercase letters are used. Two-way ANOVA.

the ground during sampling, a result of the Puyehue volcano eruption in June 2011, which prevented soil water evaporation.

Soil nutrient availability did not differ between disturbed forest areas located near plantations and the native undisturbed forests on Victoria Island (Nuñez et al. 2009).

Species description

Berberis darwinii is a shrub that grows up to 2 m in height and produces yellow-orange flowers in racemose inflorescences and blue-black berries (Brion et al. 1998). Fasciculate leaves are four in number. In Argentina this species is widely distributed in forests of the Andean region of Neuquen, Rio Negro and Chubut provinces (Orsi 1984). It grows in forests of *Nothofagus pumilio* (Poepp. and Endl.) Krasser (Fagaceae), *N. dombeyi* and *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. and Bizzarri (Cupressaceae), in shrublands of *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerts (Damascos 2005) and in the Valdivian rainforest of Puerto Blest (Brion et al. 1998). Albeit with low coverage, it grows in disturbed areas in shrublands of the exotic species *Rosa rubiginosa*, Rosaceae (Svriz 2008). In Chile it grows from 33°25' to 46°40'S, between 150 and 1300 m.a.s.l., at similar latitudes to Argentina (Landrum 1999). On Chiloe Island, Chile, *B. darwinii*

grows at the edges of the Valdivian forest and at open sites together with secondary vegetation (Figueroa and Armesto 2001). According to germination requirements, *B. darwinii* would appear to be a generalist species with regard to light, but when seedling survival is considered this species seems to prefer intermediate-high light conditions (Figueroa and Lusk 2001).

Sampling

Gap, edge and area under the canopy were delimited at each site using a global positioning system. Edge area corresponded to the projection of the tree canopy surrounding the gap, from the outer limit of the latter and to a distance of 5 m into the forest. Canopy area was defined as being from the internal edge limit into the forest.

Current-year shoot production, leaf and stem shoot biomass and growth as well as leaf traits were measured on plants from the two sampling sites, while photosynthesis (see below) was evaluated only at Site 1.

During spring (mid-October 2011), at each site and for each light environment (gap, edge and under the forest canopy), five *B. darwinii* plants between 0.5 and 1.50 m height were randomly selected. Since apex abscission occurs in long shoots at the end of the growing season (M.S., unpubl. res.), three lateral buds located immediately below the apex were labelled on two previous-year shoots per plant. Every 15 days the number of buds producing shoots was quantified, stem elongation was measured using a caliper, and the number of leaves on each shoot emerging from the labelled buds was counted.

In February 2012 (summer) following the cessation of current-year shoot extension, the net leaf photosynthesis (P_n ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) curves as a function of PPFD (photosynthetic photon flux density) were obtained for the same five individuals considered for growth measurements at Site 1. Measurements were performed during mid-morning using a gas exchange infrared Li-cor 6400 (Lincoln, NE, USA) with PPFD values of 10, 50, 100, 200, 500, 1000 and 1500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Each measurement was made using a minimum waiting time of 180 s at each light intensity, under controlled conditions of air temperature (19 °C) and relative humidity (35 %). Leaf-to-air vapour pressure deficit was held between 1.0 and 1.5 kPa, and sample CO_2 concentration was 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Photosynthesis was measured on healthy, expanded leaves present on the upper third of a shoot selected on each individual growing in the gap, at the edge and below the forest canopy.

For SLA ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) determination, we used samples of 50 healthy leaves taken from each of the five *B. darwinii* individuals per site and light environment. One leaf disc (of known area) per blade was cut away from the midrib

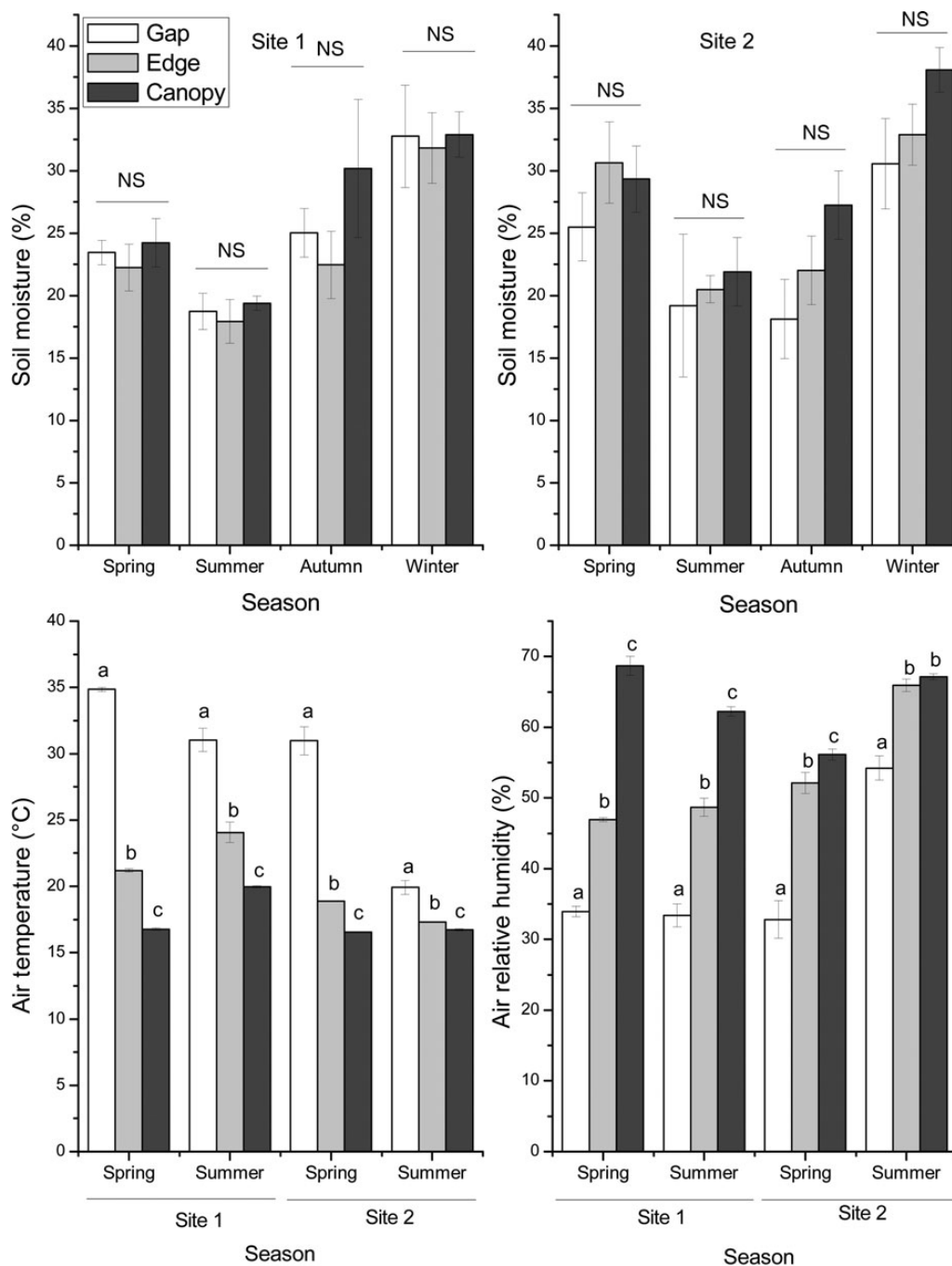


Figure 2. Mean percentage (\pm SE) of soil moisture, air temperature and relative humidity in the gap, at the edge and under the canopy of the *N. dombeyi* forest at two sites on Victoria Island, Argentina, corresponding to the native area. NS indicates no significant differences. Different lowercase letters indicate significant differences between light environments in each season.

(Cornelissen et al. 2003). Leaf circles were dried in an oven at 70 °C for 3 days until constant dry weight. Leaf mass per area (LMA, g m^{-2}) was calculated from the same data.

During the same period, current-year shoots (the shoots that emerged from labelled buds, and of which stem elongation had been measured and leaf production counted) were cut. The stem and leaves of each one were

separated and dried using the method mentioned above for determination of dry biomass.

Statistical analyses

Since sites did not differ significantly in the canopy openness of each light environment (gap, edge and area below the forest canopy) the data obtained from the

plant variables studied at each site were pooled, so that 10 measurements of each variable per light environment were obtained.

The proportion of labelled axillary buds producing shoots in spring was compared between plants growing in the three light environments using a chi-square test. Shoot elongation during the growing period was fitted to Holling type-III function (Bolker 2007) for plants of each light environment, as follows:

$$y = ax^2/b^2 + x^2$$

where y is the accumulated shoot growth (cm), x is the time, a is the maximum accumulated growth value (cm) and b represents the time at the half-maximum accumulated growth (Bolker 2007). Data fitting was performed using nonlinear regression in Prism4 (GraphPad, San Diego, CA, USA). The accuracy of the fitted parameters was examined via the ratios between the standard errors of estimate (SEE) and the best fitted values (Zar 1999). We used global fitting (Motulsky and Christopoulos 2004) to compare the fitted parameters between different light conditions. In each case we report the statistic evidence ratio (ER) in favour of the better model (i.e. global vs. separate fitting to the data; Motulsky and Christopoulos 2004).

Leaf and node numbers, internode length, and stem and leaf biomass per shoot were compared between gap, edge and below canopy growing plants using the Kruskal–Wallis test. Mean values of SLA were compared between plants of the three forest environments studied using the same procedure, while LMA was compared with a one-way ANOVA.

In order to correlate net leaf photosynthesis (P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) as a function of photosynthetic flux density (PPFD) the dataset was fitted to a non-rectangular hyperbola (Marshall and Biscoe 1980; Cannell and Thornley 1998) as follows:

$$P_n = \{ \alpha I_i / 2\theta + P_{\max} - [(\alpha I_i + P_{\max})^2 - 4\theta\alpha I_i P_{\max}]^{1/2} \}$$

where P_{\max} is the maximum light-saturated photosynthesis rate, I_i is the incident radiation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD), α is the apparent quantum yield or radiation use efficiency ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ PPFD) and θ is the angle of curvature (dimensionless). Model and parameter fitting were performed using the same methods used for growth model fitting. We estimated photosynthetic rate on a per unit mass basis from the light-saturated photosynthetic rate and SLA, and this was compared between plants growing in the gap, at the edge and below the forest canopy conditions using a one-way ANOVA. Instantaneous water-use efficiency ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$) was estimated as the ratio between P_n at saturating PPFD

and transpiration (E , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), and compared between leaves of plants growing in different light environments using the Kruskal–Wallis test. Stomatal conductance (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was compared between plants growing in the gap, at the edge and below the forest canopy using a one-way ANOVA.

Results

Berberis darwinii shoot production and growth in different light environments

Labelled buds in previous-year shoots of plants growing under the canopy produced the lowest number of new shoots, values for gap and forest edge plants being twice as high ($\chi^2=11.25$, $P = 0.004$; Fig. 3).

The shoot extension period in plants in all three light environments lasted ~ 40 days (Fig. 4). The Holling type III function fit the cumulative shoot growth data well, with R^2 values of 0.70, 0.40 and 0.60 for plants growing in the gap, at the edge and under the canopy, respectively (Fig. 4). Shoot growth differed between the three light environments (Fig. 4), where ER tends to infinity. Statistically significant differences were found between total shoot elongation values (a) of gap (13.67 ± 0.88 cm), forest edge (29.02 ± 4.18 cm) and under canopy (18.59 ± 2.12 cm) plants, with the following values: $\text{ER}_{(\text{edge vs. gap})} = 645$; $\text{ER}_{(\text{edge vs. under canopy})} = 2.12$ and $\text{ER}_{(\text{gap vs. under canopy})} =$

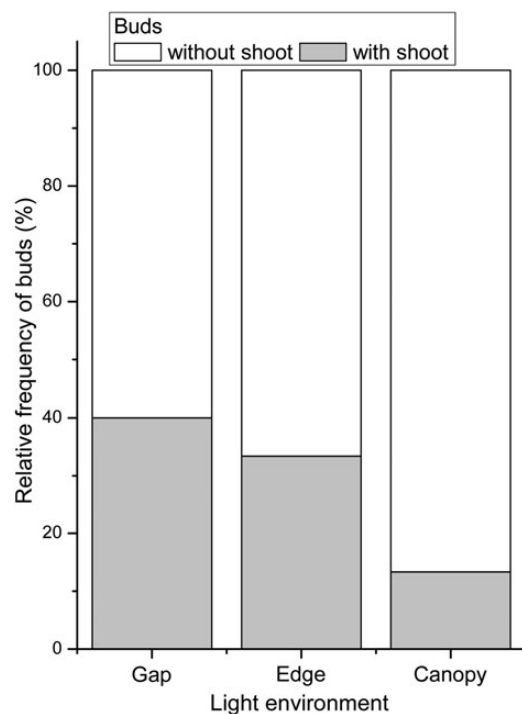


Figure 3. Relative frequency of marked buds with or without shoot production in *B. darwinii* plants present in the gap, at the edge and under the canopy of the *N. dombeyi* forest. Chi square test.

22.74. However, time at the half-maximum accumulated growth (*b*) (gap = 23.81 ± 2.61 days; forest edge = 27.50 ± 6.11 days; under the canopy = 25.76 ± 4.76 days; $ER_{(\text{edge vs. gap})} = 2.52$; $ER_{(\text{edge vs. under canopy})} = 2.87$; $ER_{(\text{gap vs. under canopy})} = 2.60$) did not differ significantly.

Mean shoot internode length was lower in plants from gaps than in those of the other two light environments, while the leaf and node number did not differ between plants present in the gap, at the forest edge or under the canopy (Table 1).

Leaf photosynthesis—light response

Only the P_n –PPFD curves of gap and forest edge plants fitted the Canel and Thornley model, showing R^2 values of 0.89 and 0.81, respectively, and they were significantly different ($ER = 37.67$; Fig. 5). The α and θ parameters did not differ between the two light environments, while P_{max} was higher in leaves of gap plants than in those of forest edges (Table 2). The photosynthetic rate on a per-unit

mass basis was higher in leaves of gap and edge forest plants than in those of under forest canopy ($P = 0.026$; Table 2).

The WUE_i was significantly higher in the leaves of *B. darwinii* plants growing at forest edges and below the canopy than in leaves of gap plants ($P = 0.003$; Table 2), while stomatal conductance (g_s) was higher ($P < 0.001$) in leaves of gap plants than in the other two light environments (Table 2).

SLA, leaf mass per area (LMA) and shoot biomass

Specific leaf area differed significantly for plants from the gap ($51.33 \pm 1.73 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), the forest edge ($77.48 \pm 3.33 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) and growing under the canopy ($122.27 \pm 10.12 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), as did LMA ($P \leq 0.001$; Table 1). Stem biomass of current-year shoots did not differ between plants growing in the three light environments studied

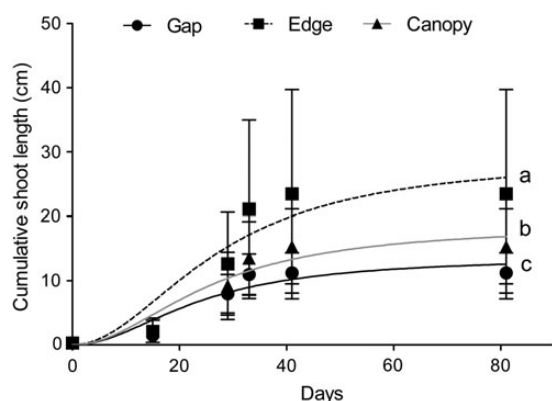


Figure 4. Mean (\pm SE) values for shoot growth (cumulative length, in cm) in the *B. darwinii* plants present in the gap, at the edge and under the canopy of the *N. dombeyi* forest as a function of time. Distinct letters indicate significant differences between light environments analysed using the global-fitting technique.

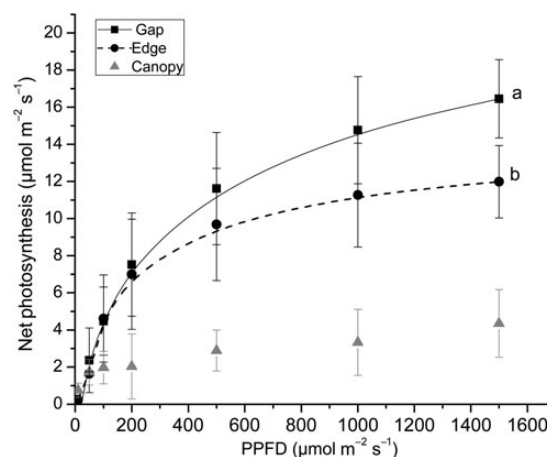


Figure 5. Adjusted curves of net photosynthesis as a function of PPFD (photosynthetically active radiation) of leaves in *B. darwinii* plants growing in the gap and at the *N. dombeyi* forest edge. Distinct letters indicate significant differences between models of the light environments considered, analysed using the global-fitting procedure.

Table 1. Mean values (\pm SE) for leaf number, node, internodes length and stem biomass, leaves of current year leaf mass per area (LMA), in plants of *B. darwinii* growing in the gap, at the edge and under the canopy of the *N. dombeyi* forest. Distinct letters indicate statistically significant differences between light environments. Kruskal–Wallis one way analysis of variance on ranks. *P*, associated probability.

Shoot	Light environment			<i>P</i>
	Gap	Edge	Canopy	
Leaves number	31.70 ± 2.69^a	37.53 ± 5.47^a	25.44 ± 2.74^a	0.351
Node number	9.11 ± 0.49^a	12.26 ± 2.22^a	8.44 ± 0.88^a	0.507
Internode length (cm)	1.23 ± 0.05^a	1.88 ± 0.11^b	1.80 ± 0.10^b	<0.001
Stem biomass (g)	0.14 ± 0.018^a	0.43 ± 0.17^a	0.12 ± 0.05^a	0.260
Leaves biomass (g)	0.69 ± 0.08^a	0.77 ± 0.15^a	0.33 ± 0.09^b	0.016
LMA (g m^{-2})	196.78 ± 6.57	131.57 ± 6.53	87.99 ± 7.50	<0.001

Table 2. Maximum light-saturated photosynthesis rate (P_{\max}), quantum yield (α), curvature angle (θ), water-use efficiency (WUE_i), stomatal conductance (g_s) and photosynthetic rate on a per-unit mass basis (P_{mass}) for leaves of *B. darwinii* plants present in the gap, at the edge and under the forest canopy of the *N. dombeyi* forest. Distinct letters indicate significant differences and similar letters indicate no significant differences between gaps, forest edge and under canopy plants. The first three variables (P_{\max} , α and θ) were compared with the global adjustment technique and the evidence ratio (ER) in favour of the better model (i.e. global vs. separate fitting to the data) while WUE_i , g_s and P_{mass} were analysed using a one-way ANOVA.

Photosynthetic parameters	Light environment			ER
	Gap	Edge	Canopy	
P_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	17.09 \pm 1.44a	12.09 \pm 1.1b	5.13 \pm 0.01	13.62
α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{l mol PPF D}^{-1}$)	0.054 \pm 0.02a	0.054 \pm 0.02a	1.07 $\times 10^{-17}$ \pm 3.77 $\times 10^{-16}$	3.76
θ (dimensionless)	0.47 \pm 0.89a	0.1 \pm 1.23a	0.05 \pm 0.006	3.61
WUE_i	65.57 \pm 3.50a	138 \pm 32.56b	82.36 \pm 3.61ab	
g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.22 \pm 0.03a	0.09 \pm 0.03b	0.05 \pm 0.006b	
P_{mass} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	8 $\times 10^{-2}$ \pm 6 $\times 10^{-3}$ a	8.5 $\times 10^{-2}$ \pm 1.5 $\times 10^{-2}$ a	0.04 \pm 0.08b	

(Table 1). The lowest leaf biomass value was found in shoots of plants growing below the canopy (Table 1).

Discussion

Growth and biomass allocation of *B. darwinii* shoots under different light conditions

The variation in physiological and morphological traits of *B. darwinii* plants growing under different light conditions at the study sites provides information on their degree of acclimatization to contrasting environments. Plant architecture depends on endogenous growth processes but is affected by the environment (Barthélémey and Caraglio 2007). At sites with similar soil moisture content, light availability differences influence *B. darwinii* branching abundance. Since plants growing in sunny environments produce more shoots than those in intermediate and low light, leaf exposure is reduced. Shoot morphology also shows differences, since *B. darwinii* plants growing in the gap evade full sunlight by producing shorter shoots with smaller internode length than in the other environments studied. According to Valladares and Percy (1998), great differences can be found in overall plant architecture depending on whether they should maximize capture or avoid excess of light. Light capture also depends on leaf display angles, leaf anatomy and other morphological and physiological traits (Givnish 1988; Gutschick 1999) not considered in the present work. Although *B. darwinii* plants growing under the canopy are less branched, longer shoots allow spatial exploration, producing the same leaf number but with lower biomass investment. Low leaf biomass and LMA could be achieved by low mesophyll density or the presence of thin cell walls, although Lusk et al. (2008) found different patterns in seedlings. However, Poorter (2007)

indicates that these variables are dependent on variations in plant ontogeny from seedlings to adult plants. With regard to the increase in SLA values from gaps to under the canopy, *B. darwinii* plants follow the typical intra-specific variation due to declining light availability (Poorter 1999; Valladares et al. 2000).

The higher variability in shoot production, growth and morphology of *B. darwinii* plants present at the forest edge could be caused by the lower homogeneity of light availability in this transitional environment.

Comparing the morphological and functional traits of several invading species, Lamarque et al. (2011) found that growth rate was more linked to tree species invasiveness than other traits, such as seedling survival, density, biomass and seed germination. The information on the growth of *B. darwinii* adult plants in their native area will be a valuable contribution to future studies in invasive areas.

Leaf photosynthesis—light response

In the gap environment *B. darwinii* leaves lost more water but P_{\max} and P_{mass} were higher than in shade plants. Consequently, lower water-use efficiency does not affect assimilation rates in gap plants. In contrast, in species with other life forms in the southern temperate forests in Chile, Saldaña et al. (2007) found higher WUE_i in plants growing in gaps than under the canopy.

Wright et al. (2004) showed that leaf mass per area (LMA) is strongly correlated with photosynthetic capacity on mass bases. Differences in both LMA and SLA between *B. darwinii* plants growing in gaps and at the forest edge are not in concordance with similar and high leaf photosynthesis on mass bases. This result shows that leaves of gap and forest edge plants have similar resources allocated to symplastic components, but gap

plant leaves would have a higher proportion of structural components. Both components contribute to leaf construction, allowing adaptation to different light environments (Lusk and Warton 2007). Plants living under the canopy have higher SLA but lower photosynthesis (P_{\max} and P_{mass}), approximately half the value of gap and forest edge plants, but they tolerate low light. Nevertheless, as observed at different sites and during successive years, only *B. darwinii* plants growing below the canopy produce no flowers (M.S., unpubl. res.), so that the fixed carbon is dedicated to vegetative growth alone.

Our results allow us to establish that in its native range *B. darwinii* is a species with the ability to grow under different light conditions by adjusting leaf morphology and physiological attributes, but its under canopy performance is lower.

Comparison of traits between native and invasive ranges

Contrary to our hypothesis, which proposed that the values for the studied variables would differ in *B. darwinii* populations of native and invasive areas, leaf photosynthetic activity determined in the present work shows similar values to those reported by McAlpine et al. (2008) in the New Zealand invasion area under similar conditions of canopy openness. These authors determined P_{\max} values of around $18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in plants growing in full sun and $5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in shade plants, while g_s was $0.22 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and $0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectively for sun and shade plants. Furthermore, both in New Zealand and in the native area studied, *B. darwinii* plants showed lower WUE_i under full light as a result of higher stomatal conductance. It is important to note that in the invasion area the maximum photosynthetic rate of *B. darwinii* is almost double that of native species in sun, but is similar to all the other species in shade, and stomatal conductance is higher than coexisting native species in the latter environment (McAlpine 2005; McAlpine et al. 2008). Inter-species differences could be the main factor affecting exotic species' success.

The only difference observed when the information obtained in native areas is compared with invaded areas is that in the latter the SLA of shade plants ($200 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$; McAlpine et al. 2008) is higher than in plants of the native area. This would explain why, according to Allen (1991) and Allen and Wilson (1992), *B. darwinii* is one of the few naturalized shrubs in New Zealand that can become established and persist under the canopy. This fact supports the idea that an increase in SLA promotes the invasiveness of exotic plants (Lake and Leishman 2004).

Plants of *B. darwinii* growing in different light environments show similar physiology in their native and invasive ranges. This means that for *B. darwinii*, intra-specific

variation of the functional traits studied is not an indicator of successful invasion in new areas.

Sources of Funding

This work was supported by Universidad Nacional del Comahue. M.S. received a doctoral fellowship from Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET).

Contributions by the Authors

M.S. was involved in planning and performing the experiments, the data analyses and manuscript writing. M.A.D. contributed to manuscript writing. K.D.L. and S.A.V. participated in performing the experiments and data analysis. D.B. was involved in relevant research discussions with other authors.

Conflicts of Interest Statement

None declared.

Acknowledgements

We thank Ana Raselli and Juan Karlanian for their field assistance. We also thank Administración de Parques Nacionales for allowing access to the study sites, particularly Susana Seijas and Juliana Nielsen.

Literature Cited

- Allen RB. 1991. A preliminary assessment of the establishment and persistence of *Berberis darwinii* Hook., a naturalised shrub in secondary vegetation near Dunedin, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **29**:353–360.
- Allen RB, Wilson JB. 1992. Fruit and seed production in *Berberis darwinii* Hook., a shrub recently naturalised in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **30**:45–55.
- Barros V, Cordon V, Moyano C, Mendez R, Forquera J, Pizzio O. 1983. Cartas de precipitación de la zona Oeste de las Provincias de Río Negro y Neuquén, primera contribución. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Comahue, Cinco Saltos.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multi-level and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99**:374–407.
- Bolker B. 2007. *Ecological models and data in R*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 508 pp.
- Brion C, Puntieri J, Grigera D, Calvelo S. 1998. Flora de Puerto Blest y sus alrededores. Universidad Nacional del Comahue, Neuquén.
- Cannell MGR, Thornley JHM. 1998. Temperature and CO_2 responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of Botany* **82**:883–892.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for

- standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335–380.
- Crawley MJ. 1987. What makes a community invisable? In: Gray AJ, Crawley M, Edwards PJ, eds. *Colonization, succession and stability*. Oxford: Blackwell, 429–453.
- Damascos MA. 2005. *Especies nativas posibles facilitadoras de la recuperación del bosque de Austrocedrus chilensis*. Ecociprés: Libro de Actas, 67–71.
- Erfmeier A, Bruelheide H. 2004. Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora* **199**:120–133.
- Erfmeier A, Bruelheide H. 2005. Invasive and native *Rhododendron ponticum* populations: is there evidence for genotypic differences in germination and growth? *Ecography* **28**:417–428.
- Figueroa JA. 2003. Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecology* **166**:227–240.
- Figueroa JA, Armesto JJ. 2001. Community-wide germination strategies in a temperate rainforest of southern Chile: ecological and evolutionary correlates. *Australian Journal of Botany* **49**:411–425.
- Figueroa JA, Lusk CH. 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist* **152**:483–489.
- Givnish TJ. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**:63–92.
- Güsewell S, Weber E. 2006. Native and introduced populations of *Solidago gigantea* differ in shoot production but not in leaf traits or litter decomposition. *Functional Ecology* **20**:575–584.
- Gutschick VP. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytology* **143**:3–18.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* **93**:5–15.
- Horn HS. 1971. *The adaptive geometry of trees*. New Jersey: Princeton University Press.
- Koutche V. 1942. Estación forestal de Puerto Achorena, Isla Victoria; su organización y trabajos. Boletín forestal correspondiente al año 1941. Ministerio de Agricultura, Dirección de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- Lake JC, Leishman MR. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* **117**:215–216.
- Lamarque LL, Delzon S, Lortie CL. 2011. Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biological Invasions* **13**:1969–1989.
- Landrum LR. 1999. Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**:793–834.
- Lusk CH, Warton DI. 2007. Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytologist* **176**:764–774.
- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution* **23**:299–303.
- Marshall B, Biscoe PV. 1980. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation. *Journal of Experimental Botany* **31**:29–39.
- McAlpine KG. 2005. *Seedling recruitment of the invasive species Berberis darwinii (Darwin's Barberry): what contributes to invasion success?* PhD Thesis, Victoria University of Wellington, Wellington.
- McAlpine KG, Jesson LK. 2007. Biomass allocation, shade tolerance and seedling survival of the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's barberry). *New Zealand Journal of Ecology* **31**:1–12.
- McAlpine KG, Jesson LK, Kubien DS. 2008. Photosynthesis and water-use efficiency: a comparison between invasive (exotic) and non-invasive (native) species. *Austral Ecology* **33**:10–19.
- McDowell SCL. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany* **89**:1431–1438.
- Moroney JR, Rundel PW. 2012. Abundance and dispersion of the invasive Mediterranean annual, *Centaurea melitensis* in its native and non-native ranges. *Biological Invasions* **15**:495–507.
- Motulsky HJ, Christopoulos A. 2004. *Fitting models to biological data using linear and non-linear regression*. San Diego: GraphPad Software Inc.
- Núñez MA, Horton TR, Simberloff D. 2009. Lack of belowground mutualisms hinders Pinaceae invasions. *Ecology* **90**:2352–2359.
- Orsi MC. 1984. Berberidaceae. In: Correa MN, ed. *Flora Patagónica, Tomo VII Parte IV (a) Dicotyledones dialipétalas (Salicaceae a Cruciferae)*. Buenos Aires: Colección científica del INTA, 325–348.
- Poorter L. 1999. Growth response of 15 rain-forest tree species to light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* **13**:396–410.
- Poorter L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* **169**:433–442.
- Saldaña A, Lusk CH, Gonzáles WL, Gianoli E. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology* **21**:651–662.
- Sims DA, Pearcy RW. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* **79**:449–455.
- Svriz M. 2008. *Invasibilidad de los bosques, protección de especies nativas en el matorral de exóticas y su aprovechamiento para la restauración de áreas degradadas*. Tesis, Universidad Nacional del Comahue, San C. de Bariloche.
- USDA (United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service). 2006. Exotic plants. http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/tax_search.pl?Berberis%20darwinii.
- Valladares F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: Esser K, Lüttge U, Beyschlag W, Hellwing F, eds. *Progress in botany*. Heidelberg: Springer, 439–471.
- Valladares F, Niinemets U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**:237–257.
- Valladares F, Pearcy RW. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* **114**:1–10.
- Valladares F, Martínez-Ferri E, Balaguer L, Pérez-Corona E, Marique E. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytology* **148**:79–91.
- Willis AJ, Memmott J, Forrester RI. 2000. Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters* **3**:275–283.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI,

Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.

Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*, 4th edn. New Jersey: Prentice Hall.