

Desempeño y habilidad competitiva de la gramínea invasora *Eragrostis plana* en condiciones de estrés hídrico

MAIRA SOARES DE LIMA^{1,✉}; AMPARO QUIÑONES² & ANACLARA GUIDO¹

¹ Grupo Ecología de Pastizales, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Uruguay. ² Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA). Programa Pasturas y Forrajes. Estación Experimental INIA Treinta y Tres. Uruguay.

RESUMEN. *Eragrostis plana* (capín Annoni) es una importante gramínea invasora de los pastizales del Río de la Plata, frecuentemente asociada a sitios con alto grado de estrés abiótico (e.g., estrés hídrico). Por medio de dos experimentos complementarios, evaluamos el efecto relativo del estrés hídrico en el desempeño y la habilidad competitiva de *E. plana* y de dos gramíneas nativas: *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. En el primer experimento estudiamos el desempeño de las especies en dos tratamientos (n=5), con y sin estrés hídrico. En el segundo, evaluamos la habilidad competitiva mediante la manipulación de las interacciones planta-planta en estrés hídrico (n=5). Ambos experimentos fueron realizados en simultáneo en un invernáculo con condiciones controladas. Se midieron distintas variables de desempeño individual relacionadas con el crecimiento de las plantas y las estrategias de adquisición/uso de recursos (e.g., altura, número de hojas verdes y secas, número de macollos y biomasa). En el primer experimento se comparó el desempeño de cada especie con y sin estrés hídrico, mientras que en el segundo se calcularon índices de intensidad de interacción relativos. *Eragrostis plana* fue la especie más afectada por el estrés hídrico, con menor producción de hojas, mayor tasa de senescencia foliar y menor tasa de crecimiento en altura. En el experimento de habilidad competitiva, *E. plana* tuvo un mayor efecto supresor del crecimiento de las gramíneas nativas, y su respuesta fue generalmente positiva o neutra cuando interactuó con éstas. Se concluye que, aunque el estrés hídrico tuvo mayor efecto en *E. plana* que en las gramíneas nativas estudiadas, la habilidad competitiva de la invasora es superior incluso en estas condiciones.

[Palabras clave: capín Annoni, competencia interespecífica, exótica, invasión biológica, pastizal, sequía]

ABSTRACT. Performance and competitive ability of the invasive grass *Eragrostis plana* under water stress. *Eragrostis plana* (capín Annoni) is an important invasive grass of the Río de la Plata grasslands, frequently associated with sites under high degree of abiotic stress (e.g., water stress). We performed two complementary experiments, in which we evaluated the relative effect of water stress on the performance and competitive ability of *E. plana* and two native grasses: *Eragrostis bahiensis* and *Sporobolus indicus*. In the first experiment, the performance of the species was studied in two treatments (n=5), with and without water stress. In the second, we evaluated the competitive ability by manipulating plant-plant interactions under water stress (n=5). Both experiments were carried out simultaneously in a greenhouse under controlled conditions. Different individual performance variables related to plant growth and resource acquisition/utilization strategies were measured (e.g., height, number of green and dry leaves, number of tillers, biomass). In the first experiment, the performance of each species with and without water stress was compared; while in the second, relative interaction intensity indices were calculated. *Eragrostis plana* was the most affected species by water stress, with lower leaf production, higher rate of leaf senescence and lower rate of height growth. In the competitive ability experiment, *E. plana* had a greater inhibitory effect on the growth of native plants, and its response was generally positive or neutral when interacting with them. We conclude that although water stress had a greater effect on *E. plana* than native grasses, the competitive ability of the invader is superior even under these conditions.

[Keywords: capin Annoni, interspecific competition, exotic, biological invasion, grassland, drought]

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas causan transformaciones irreversibles en los ecosistemas naturales (Elton 1958; Vitousek et al. 1996; Pyšek et al. 2012). El grado de invasión de un ecosistema está determinado por la acción conjunta de tres componentes principales: la presión de propágulos (dada por el número y la frecuencia de introducciones), la invasividad (i.e., la capacidad de invasión de una especie) y la invasibilidad (i.e., la susceptibilidad de la comunidad a ser invadida) (Lonsdale 1999; Richardson et al. 2000; Davis 2005). Diversos trabajos investigaron cuáles son las características y los mecanismos que subyacen a estos conceptos para entender qué atributos confieren mayor invasividad a las especies y qué factores tornan una comunidad más susceptible a la invasión (Levine et al. 2003; Liancourt et al. 2005; Gioria and Osborne 2014).

A nivel individual y poblacional, las especies exóticas invasoras han sido asociadas con características que le confieren gran capacidad de establecimiento y propagación (i.e., invasividad). A partir de combinaciones pareadas con especies nativas se demostró que las especies exóticas invasoras pueden tener un mayor desempeño en altura, crecimiento lateral, tasa de crecimiento y diferencias en asignación de biomasa, entre otras variables (Daehler 2003; Vilà and Weiner 2004; Van Kleunen et al. 2010). Estas características pueden significar una ventaja al momento de competir por recursos limitantes con especies vecinas, debido a una mayor eficiencia en su adquisición o uso, con lo cual aumenta su invasividad en ciertas condiciones (Funk 2013; Gioria and Osborne 2014). Por lo tanto, la competencia interespecífica entre especies exóticas invasoras y especies nativas es uno de los procesos más estudiados para entender el éxito de una invasión biológica en comunidades vegetales (Goldberg 1996; Levine et al. 2003; Vilà and Weiner 2004; Gioria and Osborne 2014).

La habilidad competitiva se define como el efecto de suprimir el crecimiento de las especies vecinas (efecto competitivo) o de tolerar niveles de recursos que fueron reducidos por la competencia (respuesta competitiva) (Goldberg and Werner 1983; Goldberg 1990; Bakker and Wilson 2001; Vilà and Weiner 2004; Young and Mangold 2008; Gruntman et al. 2014; Schultheis and MacGuigan 2018). La superioridad competitiva de las especies

exóticas invasoras fue destacada como un mecanismo clave en las primeras etapas del proceso de invasión (Goldberg 1996; Vilà and Weiner 2004; Gioria and Osborne 2014). Esta superioridad competitiva se ha observado, inclusive, en condiciones de baja disponibilidad de recursos (e.g., situaciones de estrés hídrico), en las que las plantas exóticas invasoras podrían ser más eficientes en la adquisición de agua o en la utilización de niveles bajos de este recurso (Nernberg and Dale 1997; Mason et al. 2012).

En el contexto mundial de cambio climático se espera que la región de los Pastizales del Río de la Plata presente modificaciones en el régimen de precipitaciones, generando períodos de sequías 30% más frecuentes, 10% más severos y menos duraderos (Penalba and Rivera 2013, 2015). Este escenario de cambio global afecta el éxito de las invasiones biológicas por aumentar el nivel de las perturbaciones a través de eventos climáticos extremos, lo que resulta en fluctuaciones mayores y más frecuentes en la disponibilidad de recursos (Bradley et al. 2010). Observaciones a campo en los pastizales brasileños del Río de la Plata indicaron que los focos de invasión de plantas exóticas se asociaron a zonas con mayor déficit hídrico (Guido et al. 2016). Las predicciones para esta región sugieren un aumento en la riqueza de especies exóticas invasoras, y especialmente gramíneas de metabolismo C_4 de origen africano (Barbosa 2016), posiblemente por su tolerancia a climas más cálidos y secos. Por lo tanto, estas condiciones de déficit hídrico que se proyectan ser más frecuentes, podrían ser ventanas de oportunidad para desencadenar el proceso de invasión biológica en los pastizales del Río de la Plata.

En particular, la invasión por *Eragrostis plana* Nees, una gramínea perenne-estival originaria del sur de África, está causando impactos significativos en los pastizales del sur de Brasil y Uruguay al afectar la diversidad de especies y la producción ganadera por su baja palatabilidad (Medeiros et al. 2009; Favaretto et al. 2015a; Guido and Pillar 2017; Dresseno et al. 2018; Guido et al. 2021). Según un estudio experimental en el sur brasileño, *E. plana* presenta mayor habilidad competitiva en comparación con gramíneas nativas de la región (Guido et al. 2019). Generalmente, *E. plana* posee características ventajosas para competir por recursos, como, por ejemplo, rápido crecimiento (Sheffer-Basso et al. 2019), gran producción de semillas de rápida germinación (Guido et al. 2017; Maldaner et

al. 2019) y potencial alelopático (Favaretto et al. 2011, 2015b; Bittencourt et al. 2018; Guido et al. 2020). Además, tiene alto contenido de materia seca foliar (Guido et al. 2021) y un sistema radicular denso con espacios aireados en la pared cortical (Favaretto et al. 2015a), lo que le podría brindar mayor tolerancia a eventos de déficit hídrico. Sin embargo, no existen evidencias empíricas que demuestren su tolerancia y superioridad competitiva en situaciones de estrés hídrico, como posible explicación de su invasividad en los pastizales del Río de la Plata.

En este contexto, este trabajo propone evaluar el efecto del estrés hídrico en la invasividad de la gramínea exótica invasora *E. plana* mediante la evaluación de su desempeño individual y su habilidad competitiva. Los objetivos específicos son 1) evaluar el efecto relativo del estrés hídrico en el desempeño de *E. plana* en comparación con dos gramíneas nativas co-ocurrentes (*Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) y 2) evaluar la habilidad competitiva de *E. plana* en condiciones de estrés hídrico, considerando sus efectos y respuestas cuando interacciona con estas mismas especies. Se espera que el efecto del estrés hídrico en *E. plana* sea menor que en las gramíneas nativas por presentar características asociadas a mayor eficiencia en la utilización del agua, y, por lo tanto, le brindaría mayor habilidad competitiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este trabajo se ejecutó luego de haber realizado observaciones a campo en la región de pastizales de Sierras del Este, en Uruguay, donde en sitios invadidos por *Eragrostis plana* co-ocurren las gramíneas nativas *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las tres especies son gramíneas de la subfamilia Chloridoideae, de ciclo de vida perenne estival, con hábito de crecimiento cespitoso y de metabolismo fotosintético C_4 , evitando así posibles efectos relacionados con diferentes grupos funcionales (Powell and Knight 2009). El período de floración de estas tres especies se extiende desde octubre a abril. A nivel productivo, las especies nativas son consideradas de mediana a baja palatabilidad (Rosengurtt 1979), mientras que la especie exótica invasora es considerada una especie poco palatable, consumida principalmente en períodos de escasez forrajera (Medeiros and Focht 2007; Guido et al. 2021).

Diseño experimental

Se realizaron dos experimentos complementarios y paralelos, uno para cada objetivo específico: 1) efecto del estrés hídrico, y 2) habilidad competitiva en estrés hídrico, en un invernáculo del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria de Uruguay (INIA Treinta y Tres, Uruguay). Los propágulos se obtuvieron de colectas de semillas en Artigas para *E. plana* (abril 2018), y en la localidad de Treinta y Tres para *S. indicus* (febrero 2019) y *E. bahiensis* (abril 2018). En marzo de 2019, se sembraron una o dos especies por maceta, según experimento y tratamiento (ver Figura 1), colocándose 10 cariopses por especie para garantizar su establecimiento. Se utilizaron 45 macetas en total, siendo 15 exclusivas para cada experimento y otras 15 compartidas (Figura 1). Las macetas fueron de 12 cm de diámetro con sustrato de arena (1/5), sustrato orgánico (3/5) y perlita (1/5). El invernáculo contó con riego automático por aspersores, el cual fue regulado según la temperatura durante el período de estudio (10-15 mL diarios). Para reducir posibles diferencias en cuanto a calidad de la luz y temperatura dentro del invernáculo, las macetas se rotaron semanalmente de forma aleatoria. Una vez germinadas (abril 2019) se realizó un raleo aleatorio de las plántulas, dejando un único individuo de cada especie por maceta (Figura 1). Las especies crecieron con alta disponibilidad hídrica, con un nivel de humedad volumétrica entre el 30 y 50% previo a la aplicación de los tratamientos (se midió con el método TDR a través de la utilización de sonda de tres puntas).

Para el primer objetivo específico, se instaló un experimento para evaluar el efecto del estrés hídrico en individuos de las tres especies (*E. plana*, *E. bahiensis* y *S. indicus*), que consistió en aplicar dos tratamientos: con estrés hídrico y sin estrés (Figura 1), en 5 réplicas por especie (total: 30 macetas). Para el segundo objetivo específico se instaló un experimento de habilidad competitiva con las tres especies bajo condiciones de estrés hídrico, considerando todas las interacciones interespecíficas posibles: A) *E. bahiensis* vs. *E. plana*, B) *E. bahiensis* vs. *S. indicus*, y C) *S. indicus* vs. *E. plana*. Cada combinación tuvo 5 réplicas y cada una consistió en un único individuo por especie en cada maceta. Los individuos aislados en condiciones de estrés hídrico del primer experimento se utilizaron como control sin interacción de este último, por lo cual 15 macetas son compartidas por ambos experimentos (Figura 1).

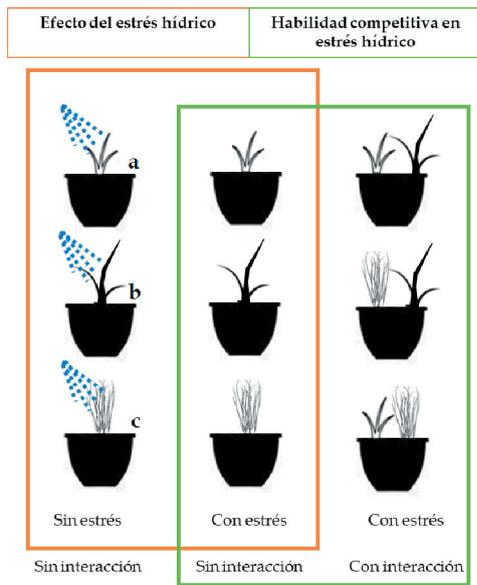


Figura 1. Esquema de los dos experimentos del estudio. Se representa el experimento que evalúa el efecto del estrés hídrico en el desempeño individual de las especies y el experimento de habilidad competitiva en condiciones de estrés hídrico. Las especies utilizadas son las gramíneas nativas *Eragrostis bahiensis* (a) y *Sporobolus indicus* (b), y la invasora *Eragrostis plana* (c), con sus respectivos tratamientos (efecto del estrés hídrico: con y sin estrés hídrico; habilidad competitiva en estrés hídrico: sin interacción y con distintas combinaciones de interacciones). Nótese que los tratamientos sin competencia con estrés hídrico corresponden a ambos experimentos.

Figure 1. Scheme of the two study experiments. Both experiments are represented: the one that evaluates the effect of water stress on the individual performance of the species and the competitive ability experiment under water stress conditions. The selected species are the native grasses *Eragrostis bahiensis* (a) and *Sporobolus indicus* (b), and the invasive *Eragrostis plana* (c), with their respective treatments (effect of water stress: with and without water stress; competitive ability under water stress: without interaction and with different combinations of interactions). Note that the treatments without competition under stress correspond to both experiments.

El tratamiento con estrés hídrico de ambos experimentos consistió en someter a las especies a dos eventos de déficit hídrico, un evento a los 140 días y otro a los 175 días del inicio del experimento (Material Suplementario-Tabla S1). Cada evento consistió en la suspensión total del riego. La duración de la suspensión de riego fue diferente para cada evento, 20 días para el primer evento y 14 días para el segundo, dependiendo del momento de aparición de síntomas de estrés (hojas plegadas, senescencia de hojas, cambio de color), y evitando la mortandad de las plantas. Las temperaturas medias del invernáculo para el primer y el segundo evento de estrés hídrico

fueron 19 y 24 °C, respectivamente. Al finalizar cada evento, el sustrato presentó un contenido de humedad relativo entre 0 y 5%, mientras que aquellos sin estrés mantuvieron valores entre 30-50%. La disminución promedio del peso de las macetas luego de los períodos de estrés hídrico fue de 35 a 40% respecto al peso sin estrés (Material Suplementario-Tabla S2). En noviembre de 2019, a los 50 días de la aplicación del tratamiento, los individuos fueron cosechados y fraccionados en biomasa aérea y subterránea (ver Material Suplementario-Tabla S1).

Obtención de datos

Al inicio y al final de la aplicación del tratamiento (30 de setiembre y 18 de noviembre, respectivamente) se evaluó el desempeño de cada individuo considerando las siguientes variables: altura, número de hojas (verdes y secas) y número de macollos e inflorescencias. Se calculó la tasa de producción de hojas (Tph), la tasa de senescencia (Ts), la tasa de macollaje (Tm) y la tasa de crecimiento en altura (Ta) (Tabla 1). Para cada individuo, las variables Tph, Ts, Tm y Ta fueron calculadas respecto al día de la aplicación del tratamiento (i.e., el día de aplicación del primer evento de estrés hídrico fue el tiempo inicial). Esta relativización se realizó para disminuir posibles diferencias iniciales entre individuos o especies. Al final del experimento, los individuos se cosecharon, se secaron y pesaron (a 60 °C por 72 h) para obtener la biomasa seca total y su asignación de biomasa aérea y subterránea. Se calculó tasa de crecimiento en biomasa (Tc) y la relación biomasa aérea/biomasa subterránea (A/S) (ver Tabla 1). La tasa de crecimiento en biomasa (Tc) se calculó desde el día de la siembra al fin del experimento (cosecha, día 250). Además, se calculó el contenido relativo de agua foliar (CRA; tres réplicas por individuo, total n=15 por tratamiento) mediante el método descrito por Barrs and Weatherley (1962), ya que es un indicador del estado hídrico de las plantas.

Análisis de datos

Primeramente, se realizó una comparación descriptiva entre el desempeño potencial de las tres especies (i.e., sin estrés hídrico y sin interacciones) para evaluar posibles diferencias de estrategias de crecimiento. Para ello, se utilizaron los valores finales de altura, número de hojas, número de macollos, número de inflorescencias y biomasa al final del experimento. Para cada variable se

Tabla 1. Variables de respuesta estudiadas, abreviaciones, unidades y descripciones.**Table 1.** Measured response variables, abbreviations, units and descriptions.

Variable	Abreviación	Unidades	Descripción
Biomasa		g	Peso seco post cosecha
N° de inflorescencias		n° de inflorescencias	Diferencia en el n° de inflorescencias desde la aplicación del tratamiento al final del experimento
Contenido relativo de agua	CRA	(g/g)*100	Porcentaje de contenido hídrico relativo a su potencial turgente
Tasa de producción de hojas	Tph	n° hojas/día	Incremento en el número de hojas relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de senescencia foliar	Ts	n° hojas senescentes/día	Incremento en el número de hojas senescentes relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de macollaje	Tm	n° macollos/día	Incremento en el número de macollos relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de crecimiento en altura	Ta	cm/día	Incremento en altura relativo a la aplicación del tratamiento por unidad de tiempo
Tasa de crecimiento en biomasa	Tc	g/día	Incremento en biomasa relativo a la siembra (0)
Relación Aéreo/subterráneo	A/S	g/g	Relación de biomasa aérea respecto a la subterránea post cosecha
Índice de intensidad de interacción relativo	IIR		Cambios en los valores de las variables en interacción con otras especies respecto a sin interacción

evaluaron diferencias entre especies utilizando el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis.

En el experimento sobre el efecto del estrés hídrico en el desempeño de las especies se utilizaron las distintas variables de respuesta (Tph, Ts, Tpm, Ta, Tc, y A/S) y CRA (Tabla 1) a fin de comparar la situación con y sin estrés. Para cada variable, se evaluó el efecto acumulativo de los dos eventos de estrés en cada especie mediante el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis con prueba entre pares. Se comparó la magnitud del efecto del estrés en el CRA entre las especies, a través del estadístico de Cohen (1988), que indica mayor tamaño del efecto en valores más altos.

En el experimento de habilidad competitiva se calculó el índice de intensidad de interacción relativo (IIR) para la tasa de producción de hojas (Tph), de macollaje (Tpm) y de crecimiento en biomasa (Tc) en cada interacción considerada (Armas et al. 2004). De esta manera:

$$IIR = (V_w - V_0) / (V_w + V_0) \quad \text{Ecuación 1}$$

donde V es la variable de estudio (en nuestro caso se utilizó la Tph, Tpm y Tc), w el valor en competencia (interacción) y 0 el valor sin competencia (sin interacción). Los

resultados se expresan en valores de -1 a 1, desde competencia (IIR<0), neutralidad (IIR=0) a facilitación (IIR>0) (Armas et al. 2004), con un intervalo del 95% de confianza. Si el límite no incluye el cero, consideramos que existe interacción significativa. Todos los análisis fueron realizados en INFOTAT (Di Rienzo et al. 2019).

RESULTADOS

Experimento I. Efecto del estrés hídrico en el desempeño de las especies

Se observaron distintas estrategias de crecimiento y de asignación de recursos entre las especies estudiadas sin estrés hídrico (Material Suplementario-Tabla S3). Al final del experimento, la especie invasora *E. plana* obtuvo mayor o igual desempeño que las especies nativas *E. bahiensis* y *S. indicus* (Material Suplementario-Tabla S3). Se destaca su menor relación de biomasa aérea/subterránea en comparación con ambas especies nativas. Sin embargo, *E. plana* fue la única especie que no floreció durante el experimento, lo que indica que no asignó recursos a la reproducción sexual (Material Suplementario-Tabla S3).

Los resultados mostraron distintas respuestas de las especies a los eventos de estrés hídrico.

El estrés hídrico disminuyó el contenido relativo de agua (CRA) en *E. plana* (sin estrés: 86.2 ± 13.1 %; con estrés: 24.4 ± 10.5 %) y en *E. bahiensis* (sin estrés: 97.0 ± 5.3 %; con estrés: 65.5 ± 27.2 %), siendo la magnitud de este efecto significativamente mayor en la especie

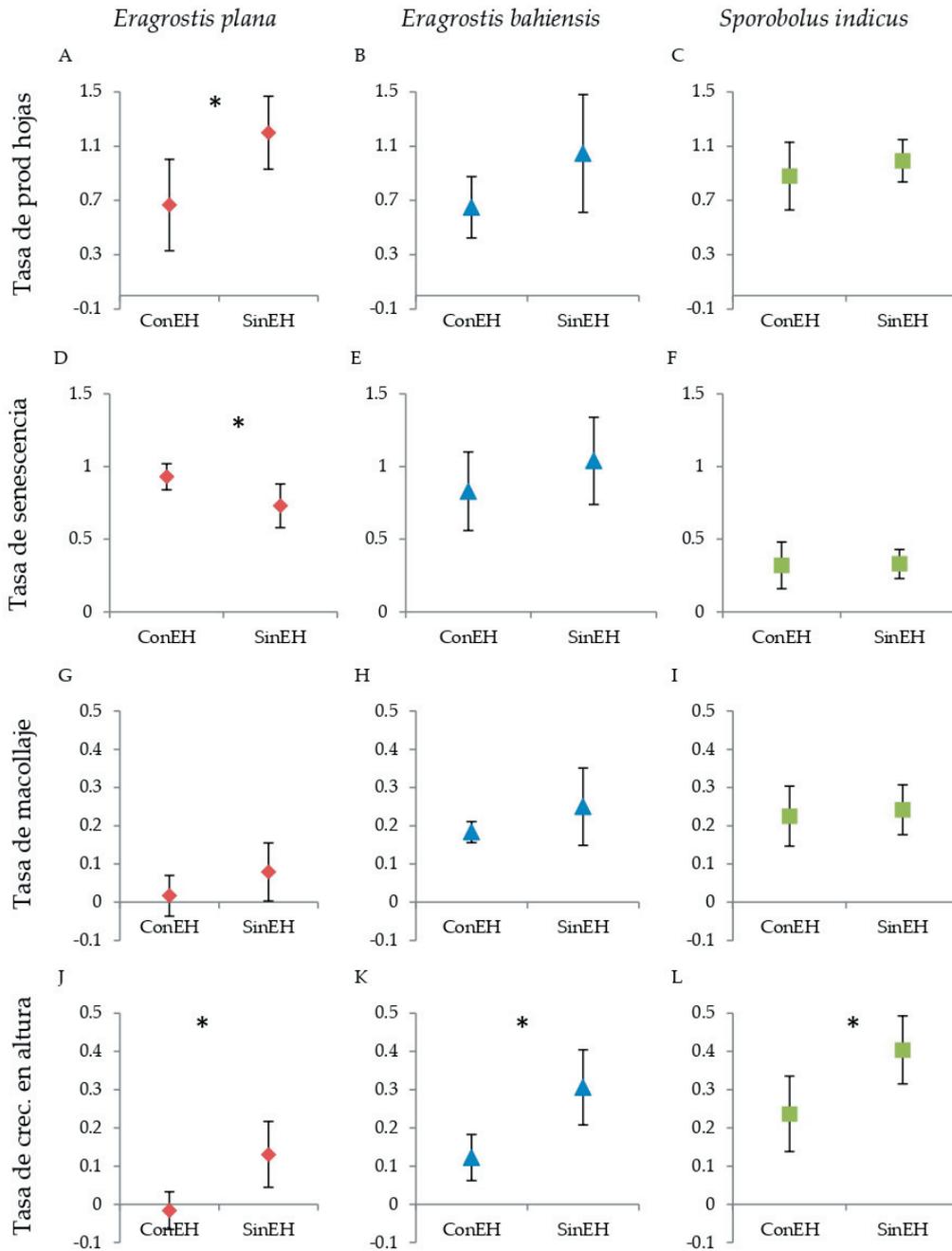


Figura 2. Promedio (n=5) de la tasa de producción de hojas (n° de hojas/día), tasa de senescencia foliar (n° de hojas senescentes/día), tasa de macollaje (n° de macollos/día), tasa de crecimiento en altura (cm/día) para los tratamientos con y sin estrés hídrico (EH) en las especies *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las barras indican el desvío estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos (con y sin estrés hídrico) para cada especie. Por resultados de análisis estadísticos ver Material Suplementario-Tabla S3.

Figure 2. Average (n=5) of the leaf production rate (number of leaves/day), leaf senescence rate (number of leaves/day), tillering rate (number of tillers/day), height growth rate (cm/day) for treatments with and without water stress (EH) in the species *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* and *Sporobolus indicus*. Bars indicate standard deviation. Asterisks indicate significant differences ($P < 0.05$) between treatments (with and without stress) for each species. For statistical analysis, see Supplementary Material-Table S3.

invasora (Material Suplementario-Tabla S4). El estrés hídrico afectó el desempeño de *E. plana* en la medida que disminuyó la tasa de producción de hojas y la tasa de crecimiento en altura (Figura 2A y J), aumentando la tasa de senescencia foliar (Figura 2 D). Las tasas de crecimiento en altura para las especies nativas *E. bahiensis* y *S. indicus* fueron menores en el tratamiento con estrés hídrico (Figuras 2K y L), pero no se observaron respuestas en las tasas de producción de hojas, macollaje o crecimiento en biomasa. La relación de biomasa área/subterránea fue significativamente afectada por el estrés hídrico en *S. indicus* (Figura 3F). Por detalle de parámetros estadísticos ver Material Suplementario-Tabla S5.

Experimento II. Habilidad competitiva en estrés hídrico

Los índices de intensidad de interacción relativo (IIR) evidenciaron interacciones interespecíficas de competencia (IIR<0), neutralidad (IIR=0) y facilitación (IIR>0)

dependiendo de la especie objetivo y acompañante. Para *E. plana*, la tasa de producción de hojas no fue afectada en interacción con las especies nativas (Figura 4A), mientras que su tasa de macollaje se favoreció (Figura 4D). El IIR para la tasa de crecimiento en biomasa de *E. plana* cuando estuvo acompañada por *E. bahiensis* fue inferior a 0, lo cual indica un efecto inhibitorio de la especie nativa sobre la invasora para esta variable (Figura 4G).

Los valores de IIR para las distintas variables de crecimiento de la especie nativa *E. bahiensis* fueron negativos en interacción con *E. plana* (IIR<0) y neutros en presencia de *S. indicus* (IIR=0) (Figuras 4B, E y H). En relación con las respuestas de *S. indicus* a las interacciones, tanto *E. plana* como *E. bahiensis* presentaron efectos negativos para todas sus variables de crecimiento (Figuras 4C, F, I). Sin embargo, la competencia entre *S. indicus* con *E. plana* fue más intensa en comparación con *E. bahiensis*, presentando valores menores de IIR (Figuras 4C, F e I).

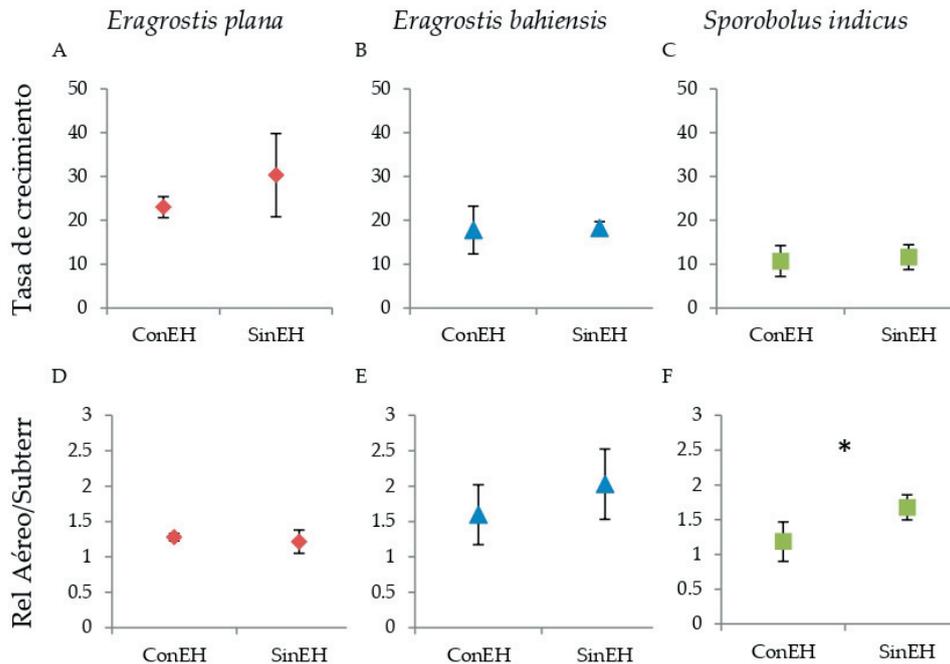


Figura 3. Promedio (n=5) de la tasa de crecimiento en biomasa (mg/día) y relación biomasa aérea/subterránea (g de biomasa aérea/g de biomasa subterránea) para los tratamientos con y sin estrés hídrico (EH) en las especies *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*. Las barras indican el desvío estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas (P<0.05) entre tratamientos (con y sin estrés hídrico) para cada una de las especies. Por resultados de análisis estadísticos, ver Material Suplementario-Tabla S5.

Figure 3. Average (n=5) growth rate (mg/day) and aboveground/underground ratio (g of aboveground biomass/g of underground biomass) for the treatments with and without water stress (EH) in the species *Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* and *Sporobolus indicus*. Bars indicate standard deviation. Asterisks indicate significant differences (P<0.05) between treatments (with and without water stress) for each of the species. For statistical analysis, see Supplementary Material-Table S5.

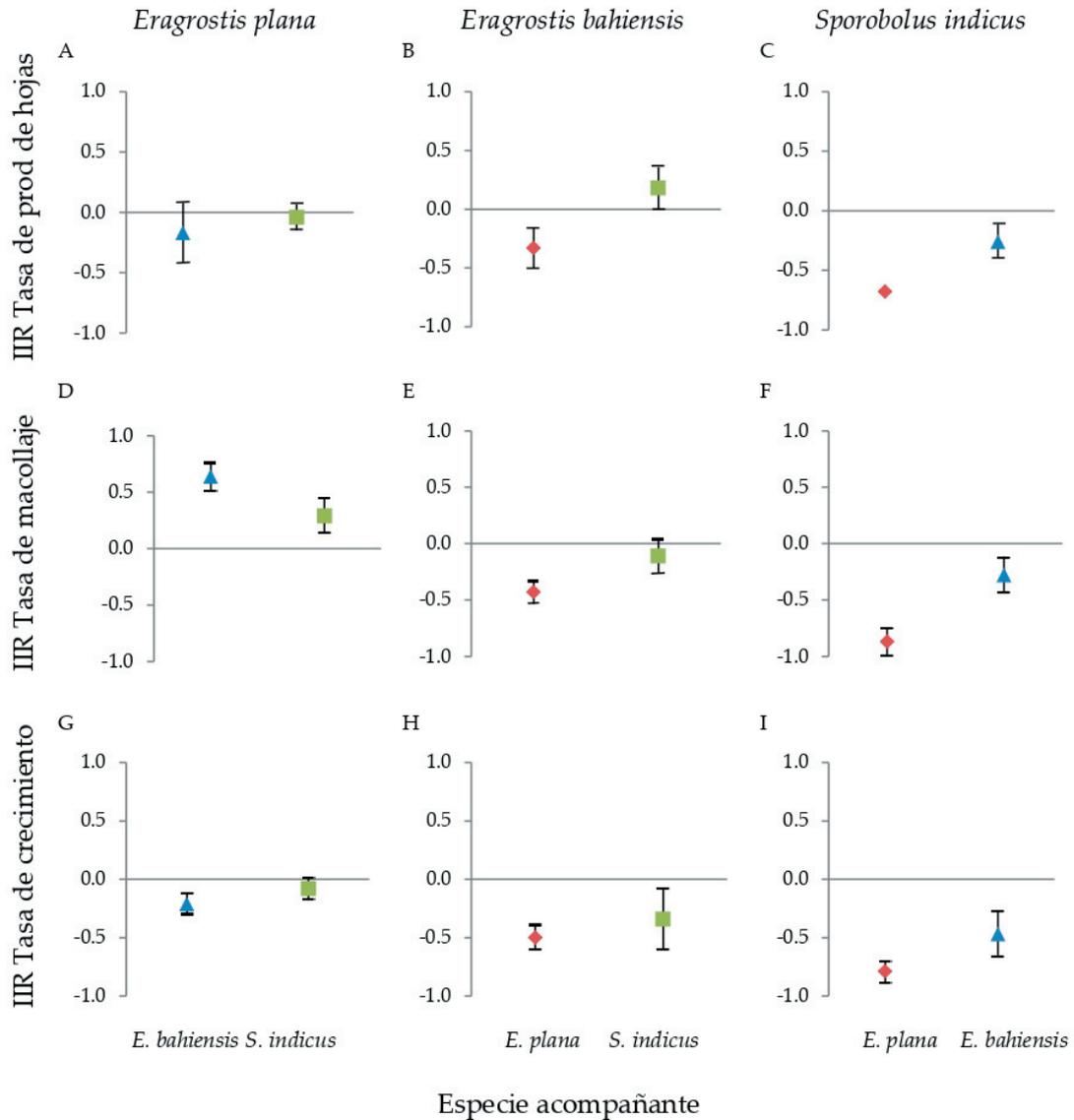


Figura 4. Promedio (n=5) de los índices de intensidad interacción relativos (IIR) para la tasa de producción de hojas, tasa de macollaje y tasa de crecimiento en biomasa para cada especie objetivo (*Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) en interacción con las especies acompañantes. Las barras indican los intervalos de confianza al 95%.

Figure 4. Average (n=5) of the relative intensity interaction indices (IIR) for leaf production rate, tillering rate and biomass growth rate for each species (*Eragrostis plana*, *Eragrostis bahiensis* y *Sporobolus indicus*) when interacting with neighboring species (interaction treatments). Bars indicate confidence intervals of 95%.

Tabla 2. Resumen de los resultados del índice de intensidad de interacción relativo (IIR) (Armas et al. 2004) para cada especie objetivo según la especie acompañante, considerando la tasa de producción de hojas (Tph), la tasa de macollaje (Tm) y la tasa de crecimiento de biomasa (Tc). IIR=0: neutralidad; IIR<0 (-): competencia; IIR>0 (+): facilitación.

Table 2. Summary of the results of the relative interaction intensity index (IIR) (Armas et al. 2004) for each target species according to the neighboring species considering the leaf production rate (Tph); tillering rate (Tm) and biomass growth rate (Tc). IIR=0: neutrality; IIR<0 (-): competence; IIR>0 (+): facilitation.

Especie acompañante	Especie objetivo								
	<i>E. plana</i>			<i>E. bahiensis</i>			<i>S. indicus</i>		
	Tph	Tm	Tc	Tph	Tm	Tc	Tph	Tpm	Tc
<i>E. plana</i>				-	-	-	-	-	-
<i>E. bahiensis</i>	0	+	-				-	-	-
<i>S. indicus</i>	0	+	0	0	0	0			

En la Tabla 2 se resumen las interacciones interespecíficas descritas anteriormente. *Eragrostis plana* inhibe el crecimiento de las especies nativas y generalmente no fue afectada o fue favorecida por dicha interacción; *E. bahiensis* fue inhibida por *E. plana* y no por *S. indicus*; *S. indicus* fue afectada negativamente por ambas especies, pero su crecimiento fue más inhibido por *E. plana*.

DISCUSIÓN

A partir de dos experimentos de corta duración y relativamente sencillos se evaluó el efecto del estrés hídrico en el desempeño de *E. plana*, una gramínea exótica invasora de los pastizales del Río de la Plata, y su habilidad competitiva en interacción con dos gramíneas nativas. Este abordaje permitiría proyectar si eventos de estrés hídrico, los que se espera que sean más severos y frecuentes en la región, podrían favorecer el proceso de invasión de *E. plana* a través del aumento de su invasividad en estas condiciones. Estas ideas están asociadas a hipótesis de la literatura que sugieren que las especies exóticas invasoras pueden ser exitosas, inclusive en ambientes estresantes, debido a su capacidad para tolerar niveles bajos de recursos (Hobbs and Huenneke 1992; Dukes and Mooney 1999; Funk and Vitousek 2007; Funk 2013), y, por lo tanto, podrían explicar su gran habilidad competitiva.

Nuestra hipótesis inicial fue confirmada de forma parcial, ya que esperábamos que en condiciones de estrés hídrico, *E. plana* fuera menos afectada y más competitiva que las gramíneas nativas. Encontramos que la especie exótica invasora y las dos nativas seleccionadas respondieron de forma diferente a los eventos de estrés hídrico, posiblemente debido a sus distintas estrategias de uso del agua. Por un lado, *E. plana* presentó siempre mayor o igual valor en las variables de desempeño que las especies nativas, y se destaca su gran proporción de biomasa subterránea (Material Suplementario-Tabla S3), lo cual coincide con características de plantas con superioridad competitiva (Westoby et al. 2002; Funk 2013; Sheffer-Basso et al. 2019). Algunos trabajos demostraron una mayor captación de agua en especies exóticas que invaden sistemas deficientes en disponibilidad de agua a través de una mayor inversión en biomasa subterránea (Funk 2013). Así, al momento de aplicación de los tratamientos, *E. plana* había adquirido mayor desempeño que las especies nativas, y especialmente mayor biomasa

radicular, siendo una ventaja competitiva en situaciones estresantes (Weiner and Fishman 1994; Han et al. 2012). Por otro lado, las gramíneas nativas *E. bahiensis* y *S. indicus* florecieron y continuaron la floración incluso en condiciones de estrés hídrico, lo cual indica diferencias en asignación de recursos entre las especies. Esta estrategia de floración temprana puede responder al escape de una sequía estival (Levitt 1980; Volaire 2018), diferenciándose de la especie exótica invasora, que en el campo suele florecer desde la primavera tardía a fines del verano (Medeiros and Fotch 2007).

El desempeño de *E. plana*, sin embargo, fue significativamente afectado luego de la aplicación de los eventos de estrés hídrico, y el tamaño de dicho efecto fue inclusive mayor que el observado para las especies nativas. En el tratamiento con estrés hídrico, *E. plana* disminuyó de forma notoria el contenido relativo de agua de las hojas verdes, en comparación con ambas especies nativas. Estos resultados indicarían que la especie exótica invasora fue más afectada por el estrés hídrico que las gramíneas nativas seleccionadas, al menos en las condiciones experimentales del presente trabajo. Si bien existen estudios que muestran a las especies exóticas invasoras como más exitosas que las nativas en situaciones estresantes (Dukes and Mooney 1999; Mojzes et al. 2020; Welles and Funk 2021), también hay trabajos que destacan la gran tolerancia de las nativas, sobre todo debido a una posible adaptación a períodos adversos que ocurren naturalmente en su ambiente (Hobbs and Huenneke 1992; Alpert et al. 2000; Funk and Vitousek 2007). Por lo tanto, en la literatura se encuentran resultados contrastantes (e.g., Rejmanek and Richardson 1996; Funk and Zachari 2010; Han et al. 2012), lo cual señala que las respuestas de las especies nativas y exóticas invasoras en condiciones de escasez de recursos pueden ser un fenómeno contexto-dependiente y de difícil generalización (Gioria and Osborne 2014).

Por otro lado, demostramos que *E. plana* tiene la capacidad de suprimir el crecimiento de ambas especies nativas, y, en general, su desempeño se ve facilitado o no se afecta con estas especies vecinas (Tabla 2). Estos resultados de efectos y respuestas reafirman su gran habilidad competitiva, ya reportada en otro trabajo previo en la región (Guido et al. 2019), ahora con la novedad de que esta capacidad se mantiene en condiciones estresantes de déficit hídrico. Cuando *E. plana* es acompañada por *E. bahiensis* y *S.*

indicus, se ve favorecida porque aumenta su tasa de macollaje (Tabla 2), lo cual sugiere una posible estrategia de colonización a través de la propagación vegetativa, sin invertir energía en reproducción sexual. Esta estrategia podría presentar una ventaja en las primeras etapas del proceso de invasión por brindarle la capacidad de colonizar rápidamente espacios vacíos luego de una sequía severa. Nuestros resultados son similares a otros experimentos que evalúan interacciones entre especies exóticas invasoras y nativas en condiciones estresantes, demostrando que aunque el efecto del estrés pueda ser más adverso en la especie exótica invasora, su superioridad competitiva se mantiene (Nernberg and Dale 1997; Mason et al. 2012; Schultheis and MacGuigan 2018). Es importante mencionar que además de la competencia, nuestras observaciones podrían también ser el resultado de otras interacciones en simultáneo, como la alelopatía, lo cual también fue reportado como un posible mecanismo de invasión de *E. plana* (Favaretto et al. 2018; Guido et al. 2020).

En suma, concluimos que eventos de estrés hídrico afectaron de forma desigual al desempeño de las especies estudiadas, siendo mayormente perjudicada la especie exótica invasora *E. plana*. Sin embargo, su gran habilidad competitiva, ya reportada en estudios previos (Guido et al. 2019), se extiende para situaciones de estrés hídrico, lo cual podría explicar su invasividad y algunos patrones observados a campo (Guido et al. 2016). De acuerdo con los resultados obtenidos y ante las probabilidades de que ocurran sequías más frecuentes y severas en los pastizales del Río de la Plata (Penalba and Rivera 2013, 2015), los eventos de estrés hídrico podrían ser una ventana de oportunidad para el proceso de invasión de *E. plana*. Debido a que la ganadería extensiva es una actividad

fundamental en estos pastizales, las sequías significarían no sólo pérdidas de forraje, sino también una amenaza para la invasión de una especie exótica altamente competitiva y de baja calidad forrajera, lo cual podría comprometer la producción de estos sistemas. Sin embargo, es importante mencionar que este trabajo fue a nivel de planta individual, en condiciones de invernáculo y considerando únicamente dos especies nativas. Por lo tanto, para complementar nuestros resultados y entender más el proceso de invasión de *E. plana* es necesario expandir estudios a un mayor número de especies nativas y también estudiar la invasibilidad a nivel de comunidades a campo. Además, experimentos que evalúen otras condiciones asociadas a las predicciones del cambio climático (e.g., temperatura y niveles de CO₂) podrían ser complementarios para evaluar conjuntamente la invasibilidad de *E. plana* y la invasibilidad de los pastizales, obteniendo así un mejor entendimiento del proceso de invasión.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a Florencia Fadel, Gastón Fernández y Fernando Reymúndez por colaborar en la fase experimental de la investigación; a los colegas de UNCIEP de Facultad de Ciencias que amablemente nos auxiliaron con las instalaciones de su laboratorio. A Alejandro Loydi y Ana Cingolani por sus valiosos comentarios sobre la versión preliminar de este manuscrito. Agradecemos especialmente al Grupo de Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias por inspirarnos y enriquecer el proceso con sus valiosos aportes. Esta investigación fue posible gracias a los fondos del proyecto INIA - Uruguay "Plantas exóticas invasoras: herramientas para la prevención y control de su invasión en campo natural" y a la beca de maestría de la ANII (POS_NAC_2019_1_157890), Uruguay.

REFERENCIAS

- Armas, C., R. Ordiales, and F. I. Pugnaire. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85: 2682-2686. <https://doi.org/10.1890/03-0650>.
- Alpert, P., E. Bone, and C. Holzapfel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3(1):52-66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>.
- Bakker, J., and S. Wilson. 2001. Competitive abilities of introduced and native grasses. *Plant Ecology* 157:119-27. <https://doi.org/10.1023/A:1013972403293>.
- Barbosa, F. 2016. The future of invasive African grasses in South America under climate change. *Ecological Informatics* 36:114-117. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.10.006>.
- Barbosa, F., V. Pillar, A. R. Palmer, and A. S. Melo. 2013. Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion. *Austral Ecology* 38(3):260-267. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x>.
- Barrs, H. D., and P. E. Weatherley. 1962. A Re-Examination of the relative turgidity techniques for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15:413-428. <http://doi.org/10.1071/B19620413>.

- Bittencourt, H., M. Trezzi, S. Teixeira, B. L. da Silva, A. Garcias de Vargas, et al. 2018. Chemical ecology of *Eragrostis plana* helps understanding of the species' invasiveness in an agroecosystem community. *Crop and Pasture Science* 69:1050-1060. <https://doi.org/10.1071/CP18339>.
- Bradley, B. A., D. M. Blumenthal, D. S. Wilcove, and L. H. Ziska. 2010. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology and Evolution* 25(5):310-318. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.003>.
- Daehler, C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:183-211. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403>.
- Davis, M. A. 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28:696-704. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04205.x>.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada, and C. W. Robledo. 2019. InfoStat versión 2019. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: infostat.com.ar.
- Dresseno, A. L., A. Guido, V. Balogianni, and G. E. Overbeck. 2018. Negative effects of an invasive grass, but not of native grasses, on plant species richness along a cover gradient. *Austral Ecology* 43(8):949-954. <https://doi.org/10.1111/aec.12644>.
- Dukes, J. S., and H. A. Mooney. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14(4):135-139. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01554-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01554-7).
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Mathuen, London, England. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>.
- Favaretto, A., S. O. Chini, S. M. Scheffer-Basso, A. M. Sobottka, C. D. Bertol, et al. 2015b. Pattern of allelochemical distribution in leaves and roots of toughlovegrass (*Eragrostis plana* Nees). *Australian Journal of Crop Science* 9:1119-1125. URL: search.informit.org/doi/10.3316/informit.773700995504308.
- Favaretto, A., J. Santos, C. M. Carneiro, and S. M. Scheffer-Basso. 2015a. The first anatomical and histochemical study of tough lovegrass (*Eragrostis plana* Nees, Poaceae). *African Journal of Agricultural Research* 10:2940-2947. <http://doi.org/10.5897/AJAR2014.9145>.
- Favaretto, A., S. M. Scheffer-Basso, and N. B. Pérez. 2018. Allelopathy in Poaceae species present in Brazil. *Agronomy for Sustainable Development* 38:22. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0495-5>.
- Favaretto, A., M. Simone, V. Scheffer-Basso, A. Felini, Z. Neto, et al. 2011. Growth of white clover seedlings treated with aqueous extracts of leaf and root of tough lovegrass. *Revista Brasileira de Zootecnia* 40(6):1168-1172. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982011000600002>.
- Funk, J. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* 1:1-17. <https://doi.org/10.1093/conphys/cot026>.
- Funk, J., and P. Vitousek. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446:1079-81. <https://doi.org/10.1038/nature05719>.
- Funk, J., and V. Zachary. 2010. Physiological responses to short-term water and light stress in native and invasive plant species in southern California. *Biological Invasions* 12:1685-1694. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9581-6>.
- Gioria, M., and B. A. Osborne. 2014. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Frontiers in Plant Science* 5:1-21. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>.
- Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. Pp. 27-49 *en* J. B Grace and D. Tilman (eds.). *Perspectives of Plant Competition*. Academic Press, New York, New York, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294452-9.50007-2>.
- Goldberg, D. E., and P. A. Werner. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany* 70:1098-104. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb07912.x>.
- Goldberg, D.E. 1996. Competitive ability: definitions, contingency and correlated traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Science* 351:1377-1385. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0121>.
- Gruntman, M. P., A. Katrin, J. Srijana, and T. Katja. 2014. Competitive dominance of the invasive plant *Impatiens glandulifera*: using competitive effect and response with a vigorous neighbour. *Biological Invasions* 16:141-151. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0509-9>.
- Guido, A., C. Blanco, and V. Pillar. 2021. Disentangling by additive partitioning the effects of invasive species on the functional structure of communities. *Journal of Vegetation Science* 32(2):e13004. <https://doi.org/10.1111/jvs.13004>.
- Guido, A., D. Hoss, and V. Pillar. 2017. Exploring seed to seed effects for understanding invasive species success. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(3):234-238. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.006>.
- Guido, A., D. Hoss, and V. Pillar. 2019. Competitive effects and responses of the invasive grass *Eragrostis plana* in Río de la Plata grasslands. *Austral Ecology* 44:1478-1486. <https://doi.org/doi:10.1111/aec.12822>.
- Guido, A., and V. Pillar. 2017. Invasive plant removal: assessing community impact and recovery from invasion. *Journal of Applied Ecology* 54(4):1230-1237. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12848>.
- Guido, A., A. Quiñones, A. Pereira, and E. Silva. 2020. ¿Las gramíneas invasoras *Cynodon dactylon* y *Eragrostis plana* son más fitotóxicas que una nativa coexistente? *Ecología Austral* 30:295-303. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1090>.
- Guido, A., E. Vélez-Martin, G. Overbeck, and V. Pillar. 2016. Landscape structure and climate affect plant invasion in subtropical grasslands. *Applied Vegetation Science* 19(4):600-610. <https://doi.org/10.1111/avsc.12263>.
- Han, Y., Y. Buckley, and J. Finn. 2012. An invasive grass shows colonization advantages over native grasses under conditions of low resource availability. *Plant Ecology* 213:1117-1130. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0070-0>.
- Hobbs, R., and L. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>.

- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, et al. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings Biological Science* 270:775-781. <https://doi.org/doi:10.1098/rspb.2003.2327>.
- Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Liancourt, P., R. M. Callaway, and R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86:1611-1618. <https://doi.org/10.1890/04-1398>.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2).
- Maldaner J., K. Steffen, G.K.S. Pauli, E.L. Missio, C.W. Saldanha, T. Silveira Moro, et al. 2019. Variations in luminosity, temperature and osmotic potential affect the *Eragrostis plana* germination. *Agrociencia (Uruguay)*, 23, 11-7
- Mason, T. J., K. French, and K. Russell. 2012. Are competitive effects of native species on an invader mediated by water availability? *Journal of Vegetation Science* 23:657-666. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01393.x>.
- Medeiros, R. B., and T. Focht. 2007. Invasão, prevenção, controle e utilização do capim-annoni-2 (*Eragrostis plana* Nees) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisa Agropecuária Gaúcha* 13(1/2):105-114.
- Medeiros, R. B., J. C. Saibro, and T. Focht. 2009. Invasão do capim-annoni (*Eragrostis plana* Nees) no bioma Pampa do Rio Grande do Sul. Pp. 317-330 *en* V. D. Pillar, S. C. Müller, Z. M. Castilhos, et al. (eds.). *Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, Brasil.
- Mojzes, A., G. Ónodi, B. Lhotsky, T. Kalapos, and G. Kröel-Dulay. 2020. Experimental drought indirectly enhances the individual performance and the abundance of an invasive annual weed. *Oecologia* 193(3):571-581. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04711-y>.
- Nernberg, D., and M. R. Dale. 1997. Competition of five native prairie grasses with *Bromus inermis* under three moisture regimes. *Canadian Journal of Botany* 75(12):2140-2145. <https://doi.org/10.1139/b97-925>.
- Penalba, O., and J. A. Rivera. 2013. Future Changes in Drought Characteristics over Southern South America Projected by a CMIP5 Multi-Model Ensemble. *American Journal of Climate Change* 2:173-182. <https://doi.org/10.4236/ajcc.2013.23017>.
- Penalba, O., and J. A. Rivera. 2015. Regional aspects of future precipitation and meteorological drought characteristics over Southern South America projected by a CMIP5 multi-model ensemble. *International Journal of Climatology* 36: 974-986. <https://doi.org/10.1002/joc.4398>.
- Powell, K., and T. Knight. 2009. Effects of nutrient addition and competition on biomass of five *Cirsium* species (Asteraceae), including a serpentine endemic. *International Journal of Plant Science* 170:918-925. <https://doi.org/10.1086/600140>.
- Pyšek P., V. Jaršík, P. Hulme, J. Pergl, M. Hejda, et al. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* 18:1725-1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>.
- Rejmanek, M., and D. Richardson. 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology* 77(6): 1655-1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. Dane Panetta, et al. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>.
- Rossengurt, B. 1979. *Tabla de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Montevideo, Universidad de la República. Pp. 86.
- Schultheis, E. H., and D. J. MacGuigan. 2018. Competitive ability, not tolerance, may explain success of invasive plants over natives. *Biological Invasions* 20(10):2793-2806. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1733-0>.
- Sheffer-Basso, S., F. Jr. R. Fiorentin, and A. Favaretto. 2019. Influence of phenology and post-harvest processing of vegetal material on the allelopathy of Annoni grass (*Eragrostis plana*) extracts. *Planta Daninha* 37:e019175663. <https://doi.org/10.1590/s0100-83582019370100013>.
- Vilà, M., and J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105(2):229-238. <http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12682.x>.
- Van Kleunen, M., E. Weber, and M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13:235-245. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>.
- Vitousek, P., C. D'Antonio, L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1996. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1):1-16.
- Voltaire, F. 2018. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Global Change Biology* 24:2929-2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>.
- Weiner, J., and L. Fishman. 1994. Competition and allometry in *Kochia scoparia*. *Annals of Botany* 73(3):263-271. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1031>.
- Welles, S., and J. Funk. 2021. Patterns of intraspecific trait variation along an aridity gradient suggest both drought escape and drought tolerance strategies in an invasive herb. *Annals of Botany* 127(4):461-471. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa173>.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.
- Young, K., and J. Mangold. 2008. Medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*) outperforms Squirreltail (*Elymus elymoides*) through interference and growth rate. *Invasive Plant Science and Management* 1(1):73-81. <https://doi.org/10.1614/IPSM-07-021.1>.