



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**PATRONES Y PROCESOS RESULTANTES DEL EFECTO DEL
PASTOREO SOBRE LA DIVERSIDAD VEGETAL EN EL
PASTIZAL SERRANO DEL SISTEMA DE VENTANIA**

ALEJANDRO LOYDI

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2011

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS) durante el período comprendido entre el 01 de Noviembre de 2006 y el 08 de Noviembre de 2010, bajo la dirección de los Profesores Dr. Roberto A. Distel, Profesor Titular del Departamento de Agronomía, y del Dr. Sergio M. Zalba, Profesor Adjunto del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia.

Alejandro Loydi

aloydi@criba.edu.ar

Bahía Blanca, Noviembre de 2010



Universidad Nacional del Sur
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el .../.../....., mereciendo la
calificación de (.....)

AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis fue posible gracias al apoyo y aliento de muchas personas. Agradezco sinceramente a mis directores, Dr. Roberto A. Distel y Sergio M. Zalba, que permitieron mi crecimiento en aspectos científicos y académicos. A mis compañeros de oficina y laboratorio Francisco, Flavia, Nilda, Esteban y Hebe por su colaboración y enseñanzas. Le agradezco muy especialmente a la gente del Laboratorio de Ecología General, Nico, Silvana, Emilia y Ethel, que me recibieron sin dudarlos; y muy especialmente al Dr. Pablo R. Martín por su ayuda y buena predisposición constantes. Sin ellos una parte significativa de esta tesis no hubiera sido posible.

Al personal del CERZOS y del Depto. de Biología, Bioqca. y Fcia., por haberme facilitado el uso de laboratorios y oficinas. Al personal del Parque Provincial E. Tornquist y de la Estancia Palo Alto, por haber facilitado el ingreso al área de estudio y por brindar sus instalaciones para trabajar. La realización de esta tesis fue posible gracias al otorgamiento de Becas de Postgrado Tipo I y Tipo II del CONICET, y al gobierno actual que lo permitió fomentando la investigación.

A los muchos que me acompañaron a tomar datos al campo, especialmente a Yannina. A Paula, por toda su ayuda y sus consejos. Finalmente, a todos mis amigos que, consciente o inconscientemente, me acompañaron en este proceso. A mi familia, por su cariño y apoyo incondicional.

RESUMEN

El pastoreo por grandes herbívoros modificaría la diversidad florística en las comunidades de pastizales naturales en función de su productividad e historia evolutiva. En pastizales con alta productividad la diversidad de especies alcanzaría un pico a intensidades intermedias de pastoreo, mientras que la resiliencia a los disturbios sería particularmente alta cuando se trata de procesos presentes en su pasado evolutivo. En el caso de los pastizales serranos del sistema de Ventania en la Provincia de Buenos Aires, Argentina, la productividad es relativamente alta y habrían evolucionado bajo cierta presión de grandes herbívoros nativos. Así, se espera que un grado de disturbio intermedio por pastoreo de grandes herbívoros promueva la diversidad florística, y que los pastizales resulten resilientes a dicho tipo de disturbio. Los objetivos específicos fueron (1) determinar la relación entre la intensidad de pastoreo y la diversidad de especies vegetales, (2) analizar la diversidad del banco de semillas y la disponibilidad de sitios seguros para la emergencia de plántulas en condiciones de pastoreo y clausura, y (3) describir la recuperación del pastizal en respuesta a la exclusión del pastoreo por grandes herbívoros. La metodología empleada fue la comúnmente utilizada en relevamientos de vegetación complementada con experimentación manipulativa para caracterizar sitios seguros para la emergencia de plántulas. Las intensidades intermedias de pastoreo estuvieron asociadas con los mayores valores de diversidad florística, resultando en el reemplazo de gramíneas palatables por gramíneas no palatables y dicotiledóneas herbáceas. El pastoreo no generó diferencias en la abundancia y riqueza específica total en el banco de semillas, aunque estuvo asociado con una disminución en la abundancia y riqueza de gramíneas en el banco de semillas. La competencia con la vegetación establecida constituyó la limitante primaria para la emergencia de plántulas en condiciones de exclusión del pastoreo, mientras que la escasez de mantillo y la compactación lo fueron en condiciones de pastoreo. Finalmente, la supresión del disturbio por pastoreo produjo un rápido incremento en la biomasa del pastizal y una disminución en la riqueza de especies. Al cabo de tres años de clausura al pastoreo la composición botánica del pastizal tendió a la que se supone representa la composición original, dando muestras de su resiliencia. Los resultados obtenidos fueron consistentes con los esperados, sugiriendo que los pastizales serranos del sistema de Ventania son resilientes al disturbio por pastoreo de grandes herbívoros, y que una intensidad intermedia de pastoreo permite la expresión de la máxima diversidad florística.

Palabras Claves: Sistema de Ventania, pastizal serrano, pastoreo, diversidad florística, banco de semillas, emergencia de plántulas, recuperación, resiliencia

ABSTRACT

Grazing by large herbivores may promote changes in plant diversity according to their productivity and evolutionary history of grazing. In highly productive areas, plant diversity is expected to peak at moderate grazing intensities, and to show resilience in grasslands with long evolutionary history of grazing. Ventania System grasslands are highly productive and have apparently evolved with some grazing pressure by large native herbivores. Thus, it was expected that moderate grazing intensities promoted plants' diversity, and that these grasslands were resilient to grazing. The objectives of this thesis were (1) to determine the relationship between grazing intensity and plant diversity, (2) to assess the diversity of the seedbank and the availability of safe sites for seedling emergence in exclosure and grazed areas, and (3) to describe grassland restoration after large herbivores removal. Classical vegetation census techniques were used, complemented by the experimental manipulation to characterize seedling emergence in safe sites. Moderate grazing intensities increased plant diversity, and grazing induced the replacement of palatable grasses by unpalatable grasses and forbs species. Grazing did not generate changes on the total seed density or species richness in the seedbank, but the seed density and richness of grass seeds was reduced by grazing. Competition was the most important factor limiting seedling emergence in exclosure areas, while litter shortage and soil compactation were the limiting factors in grazing areas. Herbivores removal caused a rapid increase in biomass, while reducing species richness. Three years after herbivores removal the botanical composition tended towards the supposed pristine botanical composition, showing a high level of resilience. These results were consistent with those expected, suggesting that Ventania system mountain grasslands are resilient to grazing by large herbivores, showing maximum plant diversity at moderate grazing intensity.

Keywords: Ventania System, mountain grassland, grazing, plant diversity, seedbank, seedling emergence, restoration, resilience

ÍNDICE GENERAL

1. Introducción general

1.1. Descripción del problema	1
1.2. Antecedentes sobre el tema	2
1.3. La situación en el pastizal serrano del Sistema de Ventania	7
1.4. Hipótesis y Objetivos	8
1.5. Área de estudio	
1.5.1. <i>Geología y Suelo</i>	9
1.5.2. <i>Clima</i>	10
1.5.3. <i>Vegetación</i>	11
1.5.4. <i>Herbivoría</i>	11
1.5.5. <i>Área de muestreo</i>	12

2. Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo

2.1. Introducción	15
2.2. Materiales y Métodos	16
2.2.1. <i>Diseño de muestreo y análisis estadístico</i>	17
2.3. Resultados	19
2.4. Discusión	26

3. Banco de semillas bajo condiciones de pastoreo y de clausura

3.1. Introducción	30
3.2. Materiales y Métodos	
3.2.1. <i>Diseño de muestreo</i>	32

3.2.2. <i>Análisis estadístico</i>	33
3.3. Resultados	
3.3.1. <i>Efecto del pastoreo sobre la densidad de semillas y la riqueza de especies en el banco de semillas</i>	35
3.3.2. <i>Similitud entre la vegetación establecida y el banco de semillas</i>	43
3.4. Discusión	46
4. Emergencia de plántulas bajo condiciones de pastoreo y de clausura	
4.1. Introducción	49
4.2. Materiales y Métodos	
4.2.1. <i>Diseño del experimento</i>	51
4.2.2. <i>Análisis estadístico</i>	54
4.3. Resultados	
4.3.1. <i>Área clausurada</i>	56
4.3.2. <i>Área pastoreada</i>	58
4.4. Discusión	60
5. Resiliencia frente al pastoreo	
5.1. Introducción.....	64
5.2. Materiales y Métodos.....	66
5.2.1. <i>Diseño de muestreo</i>	67
5.2.2. <i>Toma de muestras y análisis estadístico</i>	67
5.3. Resultados	
5.3.1. <i>Variaciones temporales de la riqueza de especies y de la biomasa en pie en áreas pastoreadas y en áreas clausuradas</i>	69
5.3.2. <i>Comparación de la riqueza de especies y de la biomasa en pie entre áreas con 3 y 15 años de exclusión del pastoreo</i>	73

5.3.3. <i>Cambios en la composición de la comunidad</i>	73
5.4. Discusión.....	76
6. Síntesis y Proyecciones Futuras	80
Bibliografía	83
Apéndice I – Lista de especies	107

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Diversidad vegetal en pastizales en relación con la intensidad de pastoreo bajo situaciones extremas en un gradiente de disponibilidad de recursos y de historia evolutiva de pastoreo descriptas por Milchunas *et al.* (1988). Los incrementos de diversidad en cada eje son iguales, pero se muestra la respuesta relativa de la diversidad. Las líneas continuas representan el modelo propuesto por Milchunas *et al.* (1988), y las líneas puntuadas representan curvas de equilibrio adicionales postuladas por el modelo de Cingolani *et al.* (2005). Modificado de Milchunas *et al.* (1988) y Cingolani *et al.* (2005)..... 4
- Figura 1.2.** Localización y mapa del Parque Provincial Ernesto Tornquist y zonas aledañas. El recuadro gris marca el área de estudio que comprendió una porción del Parque Provincial E. Tornquist y de la Ea. Palo Alto 13
- Figura 2.1.** Gradientes de intensidad de pastoreo contruidos a partir del análisis de componentes principales. Las flechas señalan las dos áreas de muestreo en la Ea. Palo Alto. El resto de las posiciones corresponden a áreas de muestreo en la Reserva Integral del Parque Provincial Ernesto Tornquist..... 18
- Figura 2.2.** Riqueza de especies a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Se muestran los datos transformados a raíz cuadrada. Los símbolos vacíos representan el total de especies, mientras que los símbolos rellenos sólo las especies nativas..... 20
- Figura 2.3.** Riqueza de especies de los diferentes grupos vegetales a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Se muestran los datos transformados a raíz cuadrada. Se detalla el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad de rechazo par a la curva de regresión. (a) arbustivas, (b) gramínoideas, (c) latifoliadas, (d) pastos invernales, (e) pastos estivales, (f) suculentas..... 21

Figura 2.4. Cobertura de los diferentes grupos vegetales a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Se muestran los datos transformados a arco-seno de la raíz cuadrada. Se detalla el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad de rechazo par a la curva de regresión. (a) arbustivas, (b) gramínoideas, (c) latifoliadas, (d) pastos invernales, (e) pastos estivales, (f) suculentas 22

Figura 2.5. Cobertura de gramíneas a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. (a) *Aristida spgazzinii*, (b) *Briza subaristata*, (c) *Calotheca brizoides*, (d) *Danthonia cirrata*, (e) *Piptochaetium hackelii*, (f) *Piptochaetium medium*, (g) *Piptochaetium montevidense*, (h) *Piptochaetium stipoides*. (i) *Nassella trichotoma*. Se muestran los datos transformados a arco-seno raíz cuadrada. Se detalla el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad de rechazo par a la curva de regresión..... 23

Figura 2.6. Disposición de las áreas muestreadas en el espacio de las dos primeras componentes principales. Las letras representan la correlación entre las variables (especies) y los componentes principales. *Ai*: *Adesmia incana*, *As*: *Aristida spgazzinii*, *Bg*: *Berroa gnaphaloides* *Bs*: *Briza subaristata*, *Cb*: *Calotheca brizoides*, *Ca*: *Carex spp.*, *Cp*: *Chaptalia piloselloides*, *Ch*: *Chevreulia sarmentosa*, *Ds*: *Dichondra sericea*, *En*: *Eryngium nudicaule*, *Ep*: *Eryngium paniculatum*, *Es*: *Evolvulus sericeus*, *Hl*: *Hebertia lahue*, *Hr*: *Hypochoeris radicata*, *Mp*: *Margyricarpus pinnatus*, *Ma*: *Melica argyrea*, *Nf*: *Nassella filiculmis*, *Nm*: *Nassella melanosperma*, *Nt*: *Nassella trichotoma*, *Pb*: *Paronychia brasiliana*, *Pc*: *Pavonia cymbalaria*, *Pg*: *Pfaffia gnaphaloides*, *Ph*: *Piptochaetium hackelii*, *Ps*: *Piptochaetium stipoides*, *Pm*: *Plantago myosuros*, *Pp*: *Plantago patagonica*, *Sa*: *Scleranthus annus*. CP: Componente Principal..... 25

Figura 3.1. Gráficos de interacción entre densidad de semillas en áreas pastoreadas (línea continua) o clausuradas (línea discontinua) y compartimiento del banco de semillas. Gráficos (a) a (d): densidad de semillas de gramíneas, (e) a (h): densidad de semillas de dicotiledóneas. (a) y (e): enero 2008; (b) y (f): abril

2008; (c) y (g): enero 2009; (d) y (h): abril 2009. En el recuadro se consigna la significación del efecto tratamiento (pastoreo/clausura) (T), compartimento del banco de semillas (suelo/mantillo) (M) y de su interacción (T*M). ns= $p > 0,10$, . = $p < 0,10$, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$ 40

Figura 3.2. Gráficos de interacción entre la riqueza de especies en áreas pastoreadas (línea continua) o clausuradas (línea discontinua) y compartimiento del banco de semillas. Gráficos (a) a (d): riqueza de especies de gramíneas, (e) a (h): riqueza de especies de dicotiledóneas. (a) y (e): enero 2008; (b) y (f): abril 2008; (c) y (g): enero 2009; (d) y (h): abril 2009. En el recuadro se consigna la significación del efecto tratamiento (pastoreo/clausura) (T), compartimento del banco de semillas (suelo/mantillo) (M) y de su interacción (T*M). ns= $p > 0,10$, . = $p < 0,10$, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$ 42

Figura 3.3. Diagrama de ordenación NMDS de los censos de vegetación establecida y de la composición del banco de semillas en los compartimentos suelo y mantillo. Se muestran las muestras tomadas en dos años 2008 (en negro) y 2009 (en gris). Los símbolos rellenos representan áreas de clausura y los símbolos vacíos áreas de pastoreo. ○: vegetación establecida, Δ: semillas en el mantillo, □: semillas en el suelo. stress= estrés de Kruskal= 14,06 %..... 44

Figura 4.1. Emergencia acumulada de plántulas de (a) *Nassella trichotoma*, (b) otras gramíneas, (c) dicotiledóneas y (d) total de plántulas (gramíneas + dicotiledóneas) desde abril de 2008 (A08) hasta marzo de 2010 (M10) en el área clausurada al pastoreo. Las flechas indican el momento de mayor reclutamiento a lo largo del estudio. Valores de emergencia acumulada con distintas letras indican diferencias significativas entre las medias. M-CC micrositios con mantillo y con competencia; M-SA micrositios con mantillo y sin competencia aérea; M-SC; micrositios con mantillo y sin competencia; SD-CC micrositios con suelo desnudo y con competencia; SD-SA micrositios con suelo desnudo y sin competencia aérea; SD-SC: micrositios con suelo desnudo y sin competencia..... 57

Figura 4.2. Emergencia acumulada de plántulas de (a) *Nassella trichotoma*, (b) otras gramíneas, (c) dicotiledóneas y (d) total de plántulas (gramíneas + dicotiledóneas) desde abril de 2008 (A08) hasta marzo de 2010 (M10) en el área pastoreada. Las flechas indican el momento de mayor reclutamiento a lo largo del estudio. Valores de emergencia acumulada con distintas letras indican diferencias significativas entre las medias. M: micrositios con cobertura de mantillo; M-R: micrositios con cobertura de mantillo y suelo removido; E: micrositios con estiércol; SD: micrositios con suelo desnudo; SD-R: micrositios con suelo desnudo y removido; V: micrositios con vegetación..... 59

Figura 5.1. Precipitaciones estacionales durante el período 1993-2005 y durante los años de estudio (2006-2009). Las barras de error representan ± 1 error estándar 66

Figura 5.2. Variación temporal de la riqueza de especies total (a), de gramíneas (b) y de dicotiledóneas (c) en los tratamientos clausura (CL) y pastoreo (P). ns: indica diferencias no significativas entre las medias de los tratamiento, *: indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las medias de los tratamientos. Letra diferentes en las barras de cada tratamiento indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en el tiempo desde la exclusión del pastoreo. En mayúsculas se indica la clausura y en minúsculas las áreas bajo pastoreo. Las barras de error representan ± 1 error estándar..... 71

Figura 5.3. Variación temporal de la biomasa en pie en los tratamientos clausura (CL) y pastoreo (P). ns: indica diferencias no significativas entre las medias de los tratamientos, *: indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las medias de los tratamientos, **: indica diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre las medias de los tratamientos. Letras diferentes en las barras de cada tratamiento indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en el tiempo desde la exclusión del pastoreo. En mayúsculas se indica la clausura y en minúsculas para las áreas bajo pastoreo. Las barras de error representan ± 1 error estándar..... 72

Figura 5.4. Riqueza específica (a) y biomasa en pie (b) en clausuras de tres años de antigüedad (CL-3) y en clausuras de 15 años de antigüedad (CL-15). BP: biomasa en pie, RD: riqueza específica de dicotiledóneas, RG: riqueza específica de gramíneas, RT: riqueza específica total, ns: indica diferencias no significativas entre las medias. Las barras de error representan ± 1 error estándar..... 73

Figura 5.5. (a) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. Se indica el porcentaje de varianza explicados por cada componente principal. (b) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales. Los símbolos rellenos indican áreas de clausura y los símbolos vacíos áreas de pastoreo. Los distintos símbolos indican tiempo desde la exclusión del pastoreo, \square : 0 meses, \diamond : 12 meses, \triangle : 24 meses y \circ : 36 meses. El símbolo + representa la clausura de mayor antigüedad. CP: componente principal, CC.CP: coeficiente de correlación con el CP. Ad: *Anemone decapetala*, Ap: *Abutilon pauciflorum*, As: *Aristida spegazzinii*, Bm: *Briza minor*, Bs: *Briza subaristata*, Csa: *Chevreulia sarmentosa*, Csi: *Chaptalia sinuata*, Hb: *Helianthemum brasiliense*, Hl: *Hebertia lahue*, Lm: *Lolium multiflorum*, Mr: *Mimosa rocae*, Nt: *Nassella trichotoma*, Os: *Oxypetalum solanoides*, Ph: *Piptochaetium hackelii*, Pme: *Piptochaetium medium*, Pmo: *Piptochaetium montevidense*, Pq: *Paspalum quadrifarium*, Ps: *Pelletieria serpyllifolia*, Rp: *Rynchosida physocalix*, Sa: *Scleranthus annus*..... 75

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1. Cantidad de semillas en la muestra completa (total), y en los compartimientos suelo y mantillo. C: clausura, P: pastoreo.....	36
Tabla 3.2. Riqueza de especies en la muestra completa (total), y en los compartimientos suelo y mantillo. C: clausura, P: pastoreo.....	37
Tabla 3.3. Composición porcentual promedio (n= 15) para muestras de vegetación en pie (V) y contenido de semillas en el mantillo (M) y suelo (S) en áreas clausuradas y pastoreadas para los años 2008 y 2009. Se presentan las especies más abundantes.....	45
Tabla 4.1. Coeficientes asignados a los tratamientos en los contrastes analizados. SD vs M: comparación entre tratamientos con suelo desnudo (SD) o cubiertos por mantillo (M). CC vs SC: comparación entre los tratamientos con (CC) y sin competencia (SC). +R vs -R: comparación entre los tratamientos con y sin remoción superficial del suelo (R). E: suelo cubierto por estiércol, SA: micrositos sin competencia aérea, V: suelo con vegetación.....	55
Tabla 4.2. Resultados de los ANAVA para los contrastes en áreas clausuradas. SD vs M: comparación entre tratamientos con suelo desnudo o cubiertos por mantillo. CC vs SC: comparación entre los tratamientos con y sin competencia aérea y subterránea.....	58
Tabla 4.3. Resultados de los ANAVA para los contrastes analizados en áreas clausuradas. SD vs M: comparación entre tratamientos con suelo desnudo o cubiertos por mantillo. +R vs -R: comparación entre los tratamientos con y sin remoción superficial del suelo.....	60

CAPÍTULO 1.

Introducción General

1.1 Descripción del Problema

La diversidad vegetal representa una característica fundamental de los ecosistemas tanto por su significado para la conservación de especies, como por su papel en el funcionamiento de los mismos (Naeem *et al.*, 1999, 2000, Hooper *et al.*, 2005). En ecosistemas de pastizales la presencia de grandes herbívoros puede aumentar o disminuir la diversidad vegetal (Milchunas *et al.*, 1988, Olf & Ritchie, 1998), de allí la importancia de su estudio en los casos de interés.

Los ambientes de pie de monte y cerrilladas bajas del Sistema de Ventania en la provincia de Buenos Aires están ocupados por comunidades de pastos bajos (flechillales) en lugares con suelo poco profundo y por comunidades de pastos altos (pajonales) en lugares con mayor profundidad de suelo. Se sabe que el pastoreo de grandes herbívoros modifica la estructura de las comunidades (Scorolli, 1999, Zalba & Cozzani, 2004, de Villalobos & Zalba, 2010), incrementando la abundancia de gramíneas de baja palatabilidad, arbustos y especies exóticas (Frangi & Bottino, 1995, Long & Grassini, 1997, de Villalobos & Zalba, 2010). Sin embargo, se desconoce el efecto de la intensidad de pastoreo sobre el patrón de diversidad vegetal, sobre los procesos subyacentes y el grado de resiliencia de la vegetación frente al disturbio provocado por el pastoreo.

Las preguntas que se intentó responder mediante los estudios que integran esta tesis son las siguientes:

1. ¿Cuál es la relación entre intensidad de pastoreo y diversidad florística en las comunidades de pastos bajos?
2. ¿Cuáles son los procesos subyacentes al patrón observado?
3. ¿Cuál es el grado de resiliencia de la comunidad de pastos bajos respecto del disturbio provocado por el pastoreo de grandes herbívoros?

1.2 Antecedentes sobre el tema

La biodiversidad a distintas escalas (genes, especies, poblaciones, comunidades, ecosistemas) es importante por el aporte de bienes y servicios que satisfacen necesidades básicas del hombre, y por sus implicancias en el funcionamiento y estabilidad de los ecosistemas (Naeem *et al.*, 2000, Tilman, 2000, Hooper *et al.*, 2005). La diversidad vegetal, en particular, cumple un rol importante en la determinación de la productividad primaria, en el ciclado de nutrientes, la invasibilidad y la estabilidad temporal de los ecosistemas (Tilman & Downing, 1994, Hooper & Vitousek, 1999, Hall *et al.*, 2000, Hector *et al.*, 2001, Knops *et al.*, 2001, Loreau *et al.*, 2001, van Ruijven & Berendse, 2003, Fargione & Tilman, 2005, Hooper *et al.*, 2005, Spehn *et al.*, 2005). Dichos roles primarios incrementarían la eficiencia de uso de recursos y estabilizarían el funcionamiento de los ecosistemas frente a cambios ambientales abruptos (Chapin III *et al.*, 2002). También se ha resaltado la importancia de la diversidad de plantas en las relaciones planta-herbívoro (Provenza *et al.*, 2002).

La diversidad vegetal puede evaluarse a través de la cuantificación del número de especies presentes, de su abundancia así como a partir del número y del tipo de grupos funcionales existentes. Esto ha generado controversia respecto a qué tipo de diversidad es responsable de los diferentes atributos de los

ecosistemas (Huston *et al.*, 2000, Hooper *et al.*, 2005). Aún así, la riqueza de especies es el indicador más comúnmente usado en las evaluaciones de diversidad vegetal

Los herbívoros afectarían la diversidad vegetal a través de modificaciones del balance entre la colonización y la extinción localizada de especies (Olf & Ritchie, 1998). La colonización depende de la disponibilidad y diversidad de propágulos en el banco de semillas y de la disponibilidad de sitios seguros para la emergencia y el establecimiento de plántulas (Janecek & Leps, 2005, Kinloch & Friedel, 2005a, b). La exclusión competitiva y la sensibilidad al pastoreo determinan la extinción localizada de especies a bajas y altas intensidades de pastoreo, respectivamente (Milchunas *et al.*, 1988, Olf & Ritchie, 1998).

En ecosistemas de pastizales naturales el pastoreo de grandes herbívoros puede reducir o incrementar la diversidad vegetal de los mismos. El efecto dependería de la intensidad del pastoreo, de la disponibilidad de recursos y de la historia evolutiva del pastizal (Milchunas *et al.*, 1988, Mack, 1989, Hobbs & Huenneke, 1992, Olf & Ritchie, 1998, Proulx & Mazumder, 1998). En uno de los modelos más citados en los estudios sobre el tema (Milchunas *et al.*, 1988), los patrones de diversidad vegetal en función de la intensidad del pastoreo surgen de considerar la combinación de dos niveles de disponibilidad de recursos (alta y baja) y dos niveles de historia evolutiva de pastoreo (larga y corta) (Figura 1.1). Los niveles de disponibilidad de recursos representarían niveles de productividad, independientemente del factor limitante (agua, nutrientes o ambos).

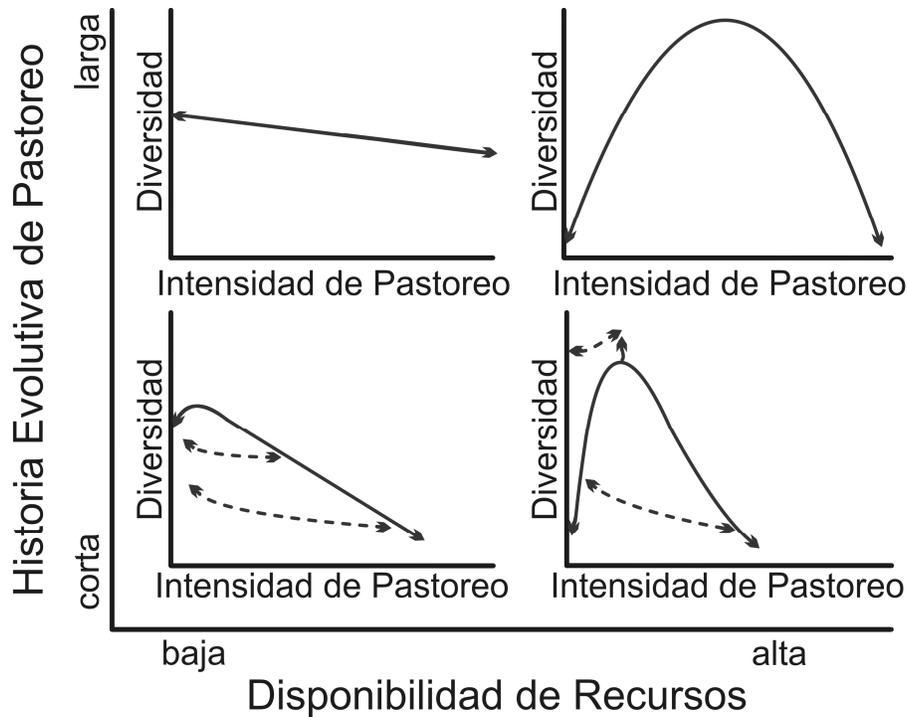


Figura 1.1. Diversidad vegetal en pastizales en relación con la intensidad de pastoreo bajo situaciones extremas en un gradiente de disponibilidad de recursos y de historia evolutiva de pastoreo descritas por Milchunas *et al.* (1988). Los incrementos de diversidad en cada eje son iguales, pero se muestra la respuesta relativa de la diversidad. Las líneas continuas representan el modelo propuesto por Milchunas *et al.* (1988), y las líneas puntuadas representan curvas de equilibrio adicionales postuladas por el modelo de Cingolani *et al.* (2005). Modificado de Milchunas *et al.* (1988) y Cingolani *et al.* (2005).

El modelo de Milchunas *et al.* (1988) propone que en ambientes pobres en recursos que evolucionaron en ausencia o con escasa presencia de grandes herbívoros la diversidad vegetal disminuye en forma marcada con aumentos en la intensidad de pastoreo. Dicho comportamiento es atribuido al escaso desarrollo de

mecanismos de tolerancia o evitación al pastoreo, producto de la falta de presión selectiva y de la escasez de recursos para el rebrote luego de la defoliación. Si bien las especies presentes en ambientes pobres en recursos comúnmente poseen características de resistencia a la sequía y/o a la escasez de nutrientes, que les confieren una cierta resistencia al pastoreo (Coughenour, 1985), bajo condiciones de pastoreo predomina la extinción localizada de especies. El riesgo de invasión por especies exóticas es moderadamente alto en este tipo de ambientes. En cambio, para ambientes con escasez de recursos, pero que evolucionaron con presencia de grandes herbívoros, el modelo propone que la diversidad vegetal disminuye en forma menos marcada con aumentos en la intensidad de pastoreo, por el desarrollo de mecanismos de tolerancia y/o de evasión al pastoreo a lo largo de la historia evolutiva. En este último tipo de ambiente, el pastoreo produciría pequeños cambios en la fisonomía y composición de los pastizales, y habría un riesgo de invasión por especies exóticas moderadamente bajo.

Según el modelo, en ambientes ricos en recursos que evolucionaron en ausencia o con escasa presencia de grandes herbívoros el pastoreo aumenta la diversidad a intensidades relativamente bajas, pero la disminuye en forma marcada a intensidades relativamente altas. Dicho patrón estaría explicado por una disminución en la competencia por luz (Knapp *et al.*, 1999, Liira & Zobel, 2000, Bakker & Olff, 2003) e incrementos localizados de fertilidad del suelo asociados a deposiciones de heces y orina (McNaughton *et al.*, 1997). Esto promueve la colonización de especies y su coexistencia a bajas intensidades de pastoreo, y la extinción localizada de especies sensibles a las defoliaciones severas a altas intensidades de pastoreo. La posibilidad de invasiones biológicas en este tipo de ambientes es alta. Por otra parte, en ambientes ricos en recursos que evolucionaron con presencia de grandes herbívoros el patrón de diversidad vegetal en función a la intensidad de pastoreo tiene forma de campana. A bajas intensidades de pastoreo la diversidad es baja por exclusión competitiva por luz y

espacio, a intensidades de pastoreo intermedias la diversidad vegetal es alta porque está posibilitada la colonización y la coexistencia de especies, mientras que a altas intensidades de pastoreo la diversidad florística es baja nuevamente debido a la extinción localizada de especies sensibles a altas intensidades de defoliación. En estos ambientes el riesgo de invasión por especies exóticas es moderadamente bajo, aunque la presencia de herbívoros de gran talla generaría grandes cambios en la fisonomía y composición de la comunidad (Sala *et al.*, 1986, Cingolani *et al.*, 2003, Altesor *et al.*, 2006, de Villalobos & Zalba, 2010, Loydi *et al.*, 2010).

Recientemente Cingolani *et al.* (2005) propusieron una modificación al modelo sugerido por Milchunas *et al.* (1988), a los efectos de mejorar la generalidad y la convergencia con el modelo de estados y transiciones (Westoby *et al.*, 1989). Este último modelo sugiere la ocurrencia de transiciones irreversibles entre estados de la vegetación y, como consecuencia, la existencia de estados estables alternativos. La modificación introducida por Cingolani *et al.* (2005) tiene que ver con el atributo de resiliencia de los ecosistemas, definido como la capacidad de un sistema natural de recuperarse y volver al estado original luego de haber cambiado por alguna perturbación (Lepš *et al.*, 1982, Tilman & Downing, 1994). Según los autores la resiliencia es un atributo influenciado por la historia evolutiva de pastoreo. Los sistemas con corta historia evolutiva de pastoreo intenso tendrían una escasa resiliencia, resultando más proclives a la ocurrencia de transiciones irreversibles, en comparación con los sistemas con larga historia evolutiva de pastoreo. En consecuencia, los patrones de diversidad vegetal en función de la intensidad de pastoreo para ambientes con baja o alta disponibilidad de recursos, pero con una corta historia evolutiva de pastoreo, estarían representados por más de una curva en razón de las transiciones irreversibles entre estados estables alternativos (Figura 1.1).

1.3 La situación en el pastizal serrano del Sistema de Ventania

Los pastizales del Sistema de Ventania están dominados por gramíneas perennes de crecimiento en mata (Frangi & Bottino, 1995), que forman un estrato vegetal denso que limita el establecimiento de otras especies. La productividad es alta ($\sim 500 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Pérez & Frangi, 2000) y los suelos fértiles (Frangi *et al.*, 1980). El área ha estado sometida al pastoreo de distintos herbívoros nativos (entre ellos guanacos y venado de las pampas), y más recientemente de grandes herbívoros introducidos (Bilenca & Miñarro, 2004, de Villalobos & Zalba, 2010). La presencia de herbívoros durante su historia evolutiva le conferiría al ecosistema una cierta adaptación al disturbio por pastoreo. Más aun, el disturbio por fuego (Barrera & Frangi, 1997) y el estrés por sequía (Barrera, 1991) han estado presentes en la historia evolutiva, y la adaptación de las plantas a ambos factores resultan en exaptaciones al disturbio por pastoreo (Coughenour, 1985).

Olf & Ritchie (1998) proponen que en pastizales con suelos fértiles las especies dominantes tienden a ser palatables y tolerantes a la herbivoría, ya que la alta disponibilidad de recursos permite una rápida reposición de la biomasa perdida por defoliación. En ausencia de disturbios el estrato gramíneo es denso, generando una fuerte competencia por luz y espacio, produciendo la exclusión competitiva de las especies subordinadas (Liira & Zobel, 2000). El disturbio provocado por el pastoreo de grandes herbívoros abre el estrato vegetal, relajando la competencia y promoviendo la diversidad. Además puede estimular la presencia de herbívoros de menor talla, que por su hábito selectivo de alimentación generan nuevos sitios disponibles y promueven la diversidad (Bakker & Olf, 2003). Bajo las condiciones descritas (alta disponibilidad de recursos e historia evolutiva de pastoreo) cabría esperar el desarrollo de resiliencia al disturbio por pastoreo en los pastizales del Sistema de Ventania.

1.4 Hipótesis y Objetivos

En base a los antecedentes descriptos cabría esperar que un grado de disturbio intermedio por pastoreo de grandes herbívoros promoviera la diversidad florística en el pastizal serrano del Sistema de Ventania, y que el mismo mostrara ser resiliente al disturbio por pastoreo. Las hipótesis específicas que guiaron la toma de datos de esta tesis fueron las siguientes:

1. En las comunidades de flechillas, la diversidad es máxima a intensidades de pastoreo intermedias.
2. El pastoreo incrementa la diversidad del banco de semillas y la disponibilidad de sitios seguros para la emergencia de plántulas, favoreciendo la colonización localizada de especies.
3. Las comunidades de flechillas son resilientes al disturbio por pastoreo de grandes herbívoros, tendiendo a la situación original al excluirlos.

En consecuencia se plantearon los siguientes objetivos:

1. Determinar la relación existente entre la intensidad de pastoreo y la diversidad de especies vegetales, y la composición florística de las comunidades.
2. Determinar la diversidad del banco de semillas y la disponibilidad de sitios seguros para la emergencia de plántulas en condiciones de pastoreo y clausura.
3. Determinar la recuperación del pastizal en respuesta a la exclusión del pastoreo por grandes herbívoros.

1.5 Área de Estudio

El área comprendió valles interserranos de las Sierras Australes de la Provincia de Buenos Aires, Sistema de Ventania, Partido de Tornquist, entre los 38° 02' – 38° 03,5' de latitud S y los 61° 57,5' – 62° 00' de longitud W.

1.5.1 Geología y Suelo

El área serrana de estudio está constituida principalmente por rocas devónicas de la Serie Ventana, fuertemente plegadas (Harrington, 1947). Los conglomerados rojos terciarios aparecen principalmente adosados a la parte inferior de los cerros más altos entre los 480-850 msnm.

El área está caracterizada por una divisoria principal de aguas de dirección NW-SE donde se localizan de sur a norte los cerros más altos: Cerro Tres Picos (1243 msnm), Cerro Napostá (1110 msnm), Cerro de la Ventana (1134 msnm) y Cerro Destierro I (1172 msnm). Sobre este eje principal se encuentran divisorias secundarias de aguas, más o menos perpendiculares al mismo. Sobre la roca consolidada de las cumbres y pendientes serranas se han depositado materiales de origen eólico, formando un manto de espesor variable (Vargas Gil & Scoppa, 1973). Los afloramientos rocosos aparecen como pequeñas unidades discretas dispersas entre los suelos serranos o como áreas de mayores dimensiones en cumbres y faldeos.

De acuerdo a Cappannini *et al.* (1971) los suelos dominantes se clasifican como Hapludoles o Argiudoles líticos. Los perfiles descritos en el área de estudio muestran suelos con distintas características de espesor, horizontes, rocas de

base y propiedades físico-químicas derivadas (Frangi *et al.*, 1980). En los valles pedemontanos los suelos son someros a profundos, bien drenados, y con una capacidad de retención de agua de media a elevada. Las texturas son medias a finas, casi siempre con gravillas en los horizontes subsuperficiales, de colores oscuros y bien estructurados. La materia orgánica en los horizontes superficiales puede alcanzar o superar valores del 7%. Se trata de suelos con alto contenido de nitrógeno, desprovistos de calcáreo y con alta capacidad de intercambio catiónico.

1.5.2 Clima

El clima de la región es templado, subhúmedo. La temperatura media anual del aire es de 14°C y el promedio anual de precipitaciones 800 mm (Burgos, 1968). El Sistema de Ventania provoca un efecto de enfriamiento regional. Los inviernos son más fríos y el periodo libre de heladas más corto que en zonas de llanura aledañas. Las lluvias se concentran en primavera y verano, aunque en la estación calurosa del año es común la ocurrencia de déficit hídrico debido a las altas tasas de evapotranspiración. En situaciones normales la vegetación está limitada por temperaturas bajas en invierno y por sequías en verano (Frangi *et al.*, 1980).

Durante el período de estudio las precipitaciones anuales totalizaron 858 mm, 954 mm, 690mm y 621 mm en 2006, 2007, 2008 y 2009, respectivamente

1.5.3 Vegetación

La flora del sitio de estudio corresponde al distrito Pampeano Austral, dentro de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera, 1971). La vegetación dominante es la estepa gramínea constituyendo el pastizal de "flechillas" (géneros *Nassella* y *Piptochaetium*) la comunidad clímax más representativa (Frangi & Bottino, 1995). La nomenclatura utilizada en esta tesis sigue a Zuloaga & Morrone (2007).

En ausencia de pastoreo por grandes herbívoros los ambientes de pie de monte se caracterizan por un pastizal dominado por *Piptochaetium hackelii*, *P. napostaense*, *Nassella melanosperma* y *Briza subaristata* (Frangi & Bottino, 1995). El desarrollo de los pastos puede llegar a los 50-60 cm de altura o más, formando un tapiz herbáceo denso. En los mismos ambientes de pie de monte, pero en lugares con suelos profundos (1 m o más), húmedos, que suelen saturarse durante los períodos lluviosos, el pastizal se encuentra dominado por paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Estos pajonales alcanzan hasta un metro de altura en estado vegetativo, la cobertura de la paja colorada puede representar allí el 80 % o más de la cobertura vegetal total, y se caracterizan por una baja riqueza florística (Frangi & Bottino, 1995).

1.5.4 Herbivoría

Los pastizales del Sistema de Ventania evolucionaron en tiempos modernos con el pastoreo de guanacos (*Lama guanicoe*) y venados de las Pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) (Hudson, 1929, Bilenca & Miñarro, 2004). A esto siguió la introducción del ganado doméstico en el área, que en algunos casos llegó a

asilvestrarse alcanzando tamaños poblacionales considerables (Brailovsky & Foguelman, 1998).

1.5.5 Área de muestreo

El trabajo se llevó a cabo en la Reserva Integral dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET), ubicado en el Sistema Ventania, y en la Estancia Palo Alto (EPA), vecina al PPET (Figura 1.2). El área de muestreo comprendió 190 ha de pastizales, incluyendo 169 ha dentro del PPET y 21 ha en la EPA, y abarcó ambientes de pie de monte con pendientes de 3 a 11 %, y ocasionales afloramientos rocosos. Si bien en el lugar coexisten flechillales y pajonales, los estudios estuvieron limitados a los primeros únicamente, descritos en el trabajo de Frangi & Bottino (1995).

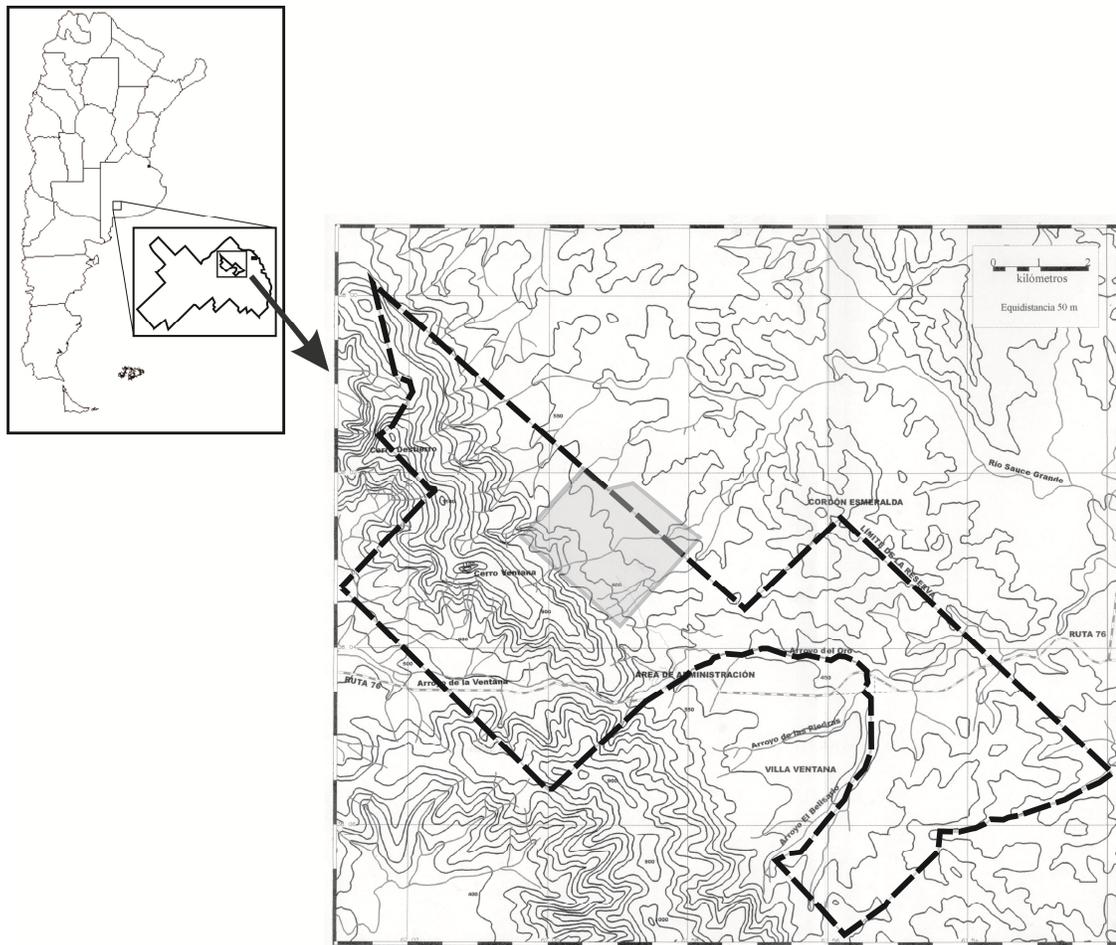


Figura 1.2. Localización y mapa del Parque Provincial Ernesto Tornquist y zonas aledañas. El recuadro gris marca el área de estudio que comprendió una porción del Parque Provincial E. Tornquist y de la Ea. Palo Alto.

Actualmente el PPET alberga una población de caballos cimarrones originada de un grupo de cinco a diez individuos de animales de la raza criolla introducidos en 1942 (Scorrolli & Cazorla, 2010). La población ocupa un área de $\sim 20 \text{ km}^2$, y alcanzó una densidad máxima de 32,5 caballos por km^2 en 2002 (650 individuos en total). Luego la densidad se redujo por una mortandad masiva

ocurrida en noviembre de ese año, desencadenada por un fuerte temporal acompañado de intensas lluvias, y por un retiro planeado de caballos en 2006. En los años 2007 y 2008 la densidad de animales osciló entre 4 y 10 caballos por km² (Smorzeñuk, 2008). Ocasionalmente se observa la presencia de ejemplares aislados o pequeños grupos de otros herbívoros tales como guanacos, burros (*Equus africanus asinus*), búfalos de río (*Bubalus bubalis*), ciervos damas (*Dama dama*), cabras domésticas (*Capra aegagrus hircus*) y gacelas (*Gazella* spp.). También suelen ingresar a la reserva ganado vacuno de estancias vecinas. Por otra parte, en la EPA la densidad del ganado vacuno ha variado históricamente entre 20 a 30 cabezas por km² (Osvaldo Fernández, Administrador de la Ea. Palo Alto, com pers, 2006).

Al inicio de los estudios ya existía en el PPET un área (~28 ha) excluida al pastoreo de caballos cimarrones, de aproximadamente 15 años de antigüedad. La vegetación desarrollada en esta clausura se aproximaría en su composición botánica a la que se supone habría caracterizado al pastizal original (Frangi & Bottino, 1995). Adicionalmente, en noviembre de 2006 se construyeron tres clausuras de 20 x 20 m dentro de la Reserva. Estas se dispusieron en sitios con igual pendiente (ca. 5%) y orientación (E-NE), ocupados por comunidades de flechillas. Las clausuras estuvieron separadas entre sí por una distancia no inferior a los 100 m, ocupando cañadones diferentes.

CAPÍTULO 2.

Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo

2.1 Introducción

La diversidad florística constituye una característica importante de los ecosistemas, tanto por su significado para la conservación de especies como por su rol en el funcionamiento de los mismos (Chapin III *et al.*, 2000, Tilman, 2000, Hooper *et al.*, 2005). La diversidad vegetal comúnmente incrementa la eficiencia de uso de los recursos y contribuye a estabilizar el funcionamiento de los ecosistemas frente a factores de estrés o disturbio (Naeem *et al.*, 2000, Hooper *et al.*, 2005). Por otra parte, si bien una alta diversidad de flora nativa puede ir acompañada por un incremento de especies exóticas, una reducción en la diversidad de las especies nativas aceleraría el proceso de invasión de especies exóticas (Fridley *et al.*, 2007).

En pastizales naturales el disturbio provocado por el pastoreo de grandes herbívoros constituye uno de los principales determinantes de la diversidad florística (Milchunas *et al.*, 1988). El pastoreo afecta la diversidad vegetal a través de modificaciones del balance entre la colonización y la extinción localizada de especies (Olf & Ritchie, 1998). La colonización depende de la disponibilidad y diversidad de propágulos en el banco de semillas del suelo, y de la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas. En tanto la exclusión competitiva y la sensibilidad al pastoreo determinan la extinción localizada de especies a bajas y altas intensidades de pastoreo, respectivamente. Así, en pastizales de regiones sub-húmedas, el pastoreo moderado, en intensidad tal que reduzca la competencia de las especies dominantes sin comprometer la persistencia de las especies menos resistentes a las defoliaciones, incrementaría la diversidad florística. Estos cambios en diversidad afectan no sólo el número de

especies presentes y su abundancia (Pykälä, 2005a, Stockton *et al.*, 2005), sino también la composición específica de las comunidades (Wang *et al.*, 2002, Altesor *et al.*, 2006); favoreciendo ciertos tipos funcionales de plantas sobre otros (Lavorel *et al.*, 1999, Altesor *et al.*, 2006, Díaz *et al.*, 2007).

En pastizales naturales de la Pampa Deprimida el pastoreo incrementa la diversidad vegetal a través de la promoción de especies nativas latifoliadas y de especies exóticas (Sala *et al.*, 1986, Rusch & Oesterheld, 1997, Chaneton *et al.*, 2002), mientras tiende a homogenizar la composición florística y funcional a escala de paisaje (Chaneton *et al.*, 2002). Similarmente, en los pastizales pampeanos serranos del Sistema de Ventania el pastoreo de grandes herbívoros modifica la estructura de las comunidades (Scorolli, 1999, Zalba & Cozzani, 2004), incrementando la abundancia de gramíneas de baja palatabilidad, arbustos y especies exóticas (Long & Grassini, 1997, de Villalobos & Zalba, 2010). Sin embargo, se desconoce el patrón de diversidad vegetal y las modificaciones en la composición florística a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo, en estos pastizales que ocupan grandes extensiones de la región. Comúnmente los trabajos sobre el tema se limitan a comparar áreas clausuradas al pastoreo y áreas vecinas sujetas al pastoreo típico de la zona. En esta tesis se intentó establecer una relación general entre pastoreo y diversidad florística utilizando un gradiente natural construido a partir de nueve sitios con diferente historia reciente de uso pastoril. El objetivo de este capítulo fue evaluar la diversidad y composición florística a diferentes intensidades de pastoreo (IP) por grandes herbívoros: caballos cimarrones y ganado vacuno.

2.2 Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en la Reserva Integral del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Parque Tornquist en adelante) y en una estancia aledaña (Ea. Palo Alto). Ambos lugares han estado históricamente pastoreados por grandes

herbívoros, con predominio de caballos cimarrones en el Parque Tornquist y de ganado vacuno en la Ea. Palo Alto.

2.2.1 Diseño de muestreo y Análisis Estadístico

Las mediciones se realizaron al final de primavera-principios de verano de 2007, en el área de estudio descrita. En base a indicadores de intensidad de pastoreo (IP) se seleccionaron nueve parcelas de muestreo de 1 ha (siete en el Parque Tornquist y dos en la Ea. Palo Alto), representando un gradiente de IP. Para asegurar la independencia de muestreo y aumentar el grado de control en las comparaciones a realizar entre diferentes IP, las parcelas estuvieron separadas entre sí por no menos de 250 m y se ubicaron en sitios con nivel y orientación de pendiente similar (~5% y orientación Norte, respectivamente).

Los indicadores de IP se midieron en sub-parcelas de 1m² (n= 30) distribuidas al azar dentro de cada parcela de muestreo, e incluyeron el porcentaje de suelo desnudo, altura y diámetro basal de matas individuales de flechillas (*Piptochaetium* spp y *Nassella* spp), altura media ponderada de la vegetación tomada a intervalos de 5 cm, y cobertura y frecuencia de aparición de estiércol. Todos estos parámetros son afectados por la intensidad de pastoreo (Cingolani *et al.*, 2003, Teague *et al.*, 2004). Con los datos obtenidos, y mediante análisis de componentes principales (ACP), se obtuvo una variable que representó la IP en cada parcela. Esta nueva variable, representada por el primer componente principal del ACP, explicó un 89% de la varianza total (Figura 2.1). La altura de matas de flechillas, la altura media ponderada de la vegetación y el diámetro basal de las matas de flechillas se correlacionaron negativamente con el primer componente principal ($r = -0,983$, $p < 0,01$; $r = -0,979$, $p < 0,01$; $r = -0,903$, $p < 0,01$, respectivamente); mientras que, las variables asociadas a mayores IP, como la cobertura y frecuencia de aparición del estiércol y el porcentaje de suelo desnudo se correlacionaron positivamente con dicho componente ($r = 0,921$, $p < 0,01$; $r =$

0,954, $p < 0,01$; $r = 0,927$, $p < 0,01$, respectivamente). Las parcelas seleccionadas en la Ea. Palo Alto se ubicaron en el extremo positivo del gradiente de IP (Figura 2.1), junto a tres de las parcelas seleccionadas en el Parque Tornquist. Las restantes parcelas seleccionadas en el Parque Tornquist quedaron ubicadas en el extremo negativo del gradiente de IP.

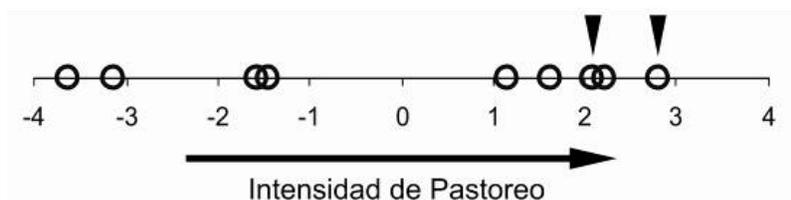


Figura 2.1. Gradientes de intensidad de pastoreo contruidos a partir del análisis de componentes principales. Las flechas señalan las dos áreas de muestreo en la Ea. Palo Alto. El resto de las posiciones corresponden a áreas de muestreo en la Reserva Integral del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

En cada parcela de muestreo se dispusieron aleatoriamente subparcelas de 1m^2 ($n=15$), diferentes a las utilizadas para medir los indicadores de IP, y se estimó visualmente la cobertura aérea de todas las especies presentes. Se utilizó una modificación de la escala de Braun-Blanquet (Sutherland, 1996), con incrementos de 10% para coberturas por encima del 5%. Cabe aclarar que, si bien uno de los parámetros utilizados para definir IP fue el diámetro basal de matas individuales de flechillas (*Piptochaetium* spp y *Nassella* spp), dicha variable no necesariamente se correlaciona con la cobertura aérea a nivel poblacional. El pastoreo comúnmente disminuye el diámetro basal de las matas e incrementa su densidad (Sala *et al.*, 1986), sin afectar o afectando en menor medida la cobertura aérea de las mismas. Los datos obtenidos se analizaron mediante análisis de regresión simple lineal o polinomial (Zar, 1999). Se realizaron regresiones entre riqueza específica y el gradiente de IP. De la misma manera se comparó la

riqueza y cobertura de grupos de especies, tales como arbustivas (arbustos o sub-arbustos con crecimiento secundario), gramínoideas (ciperáceas, lilifloras y juncos), latifoliadas (dicotiledóneas herbáceas), pastos invernales, pastos estivales y suculentas (cactus y afines). Finalmente, la cobertura de las gramíneas más comunes en el pastizal (aparición en al menos 2/3 de las áreas muestreadas) se evaluó a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Pevio a la realización de todos los análisis, los datos de riqueza fueron transformados a raíz cuadrada y los datos de cobertura a arco-seno de la raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Zar, 1999). Por último, mediante ACP se evaluaron las diferencias en la composición florística de las distintas áreas. Los datos fueron transformados previamente a arco-seno de la raíz cuadrada, y el análisis se llevó a cabo utilizando las matrices de covarianza (Legendre & Legendre, 1998). Se realizó un análisis de correlación entre la disposición de las áreas en el gradientes de intensidad de pastoreo y la disposición de estas mismas áreas en el ACP proveniente de los datos de composición. Todos los análisis se realizaron utilizando el programa InfoStat (2008).

2.3 Resultados

La riqueza específica ajustó a un modelo cuadrático, tanto para especies nativas como para el total de especies (nativas + exóticas) ($F_{(1,6)}= 9,60$, $r^2=0,653$, $p<0,05$, y $F_{(1,6)}= 15,59$, $r^2=0,731$, $p<0,01$, respectivamente) (Figura 2.2). La riqueza de especies nativas varió entre 51 y 77 especies. $15m^{-2}$; mientras que el total de especies (i.e. considerando las especies exóticas) osciló entre 56 y 86 especies. $15m^{-2}$.

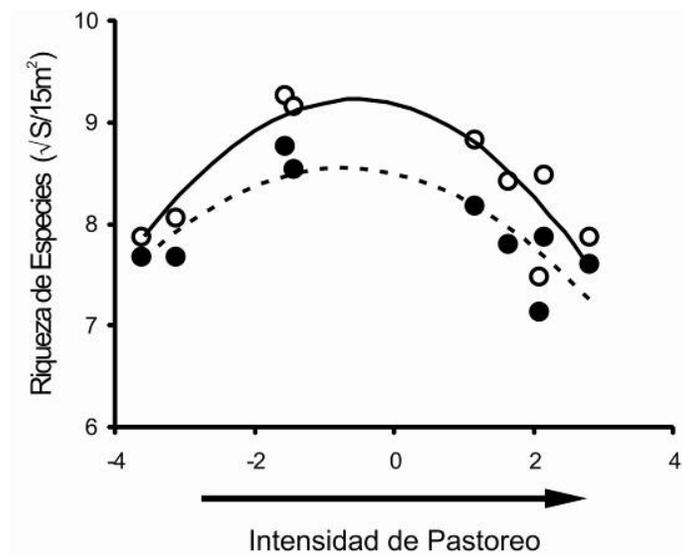


Figura 2.2. Riqueza de especies a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Se muestran los datos transformados a raíz cuadrada. Los símbolos vacíos representan el total de especies, mientras que los símbolos rellenos sólo las especies nativas.

La riqueza de latifoliadas (Figura 2.3c) aumentó a intensidades intermedias de pastoreo ($F_{(2, 6)} = 5,16$, $p < 0,05$), en tanto la riqueza de pastos invernales disminuyó significativamente al aumentar la IP ($F_{(1, 7)} = 10,55$, $p < 0,05$) (Figura 2.3d). La riqueza de los demás grupos de especies vegetales no varió a lo largo del gradiente de IP (Figura 2.3). Por su parte, la cobertura de especies gramínoideas (Figura 2.4b) aumentó al aumentar la IP ($F_{(1, 7)} = 21,25$, $p < 0,01$). La cobertura de latifoliadas (Figura 2.4c) siguió el mismo patrón que la riqueza, resultando en mayores coberturas a intensidades intermedias de pastoreo ($F_{(2, 6)} = 15,12$, $p < 0,01$). Por su parte, en los pastos invernales (Figura 2.4d) se observó una disminución significativa de la cobertura al aumentar la IP ($F_{(1, 7)} = 8,18$, $p < 0,05$). La cobertura de los demás grupos vegetales no varió a lo largo del gradiente de pastoreo (Figura 2.4).

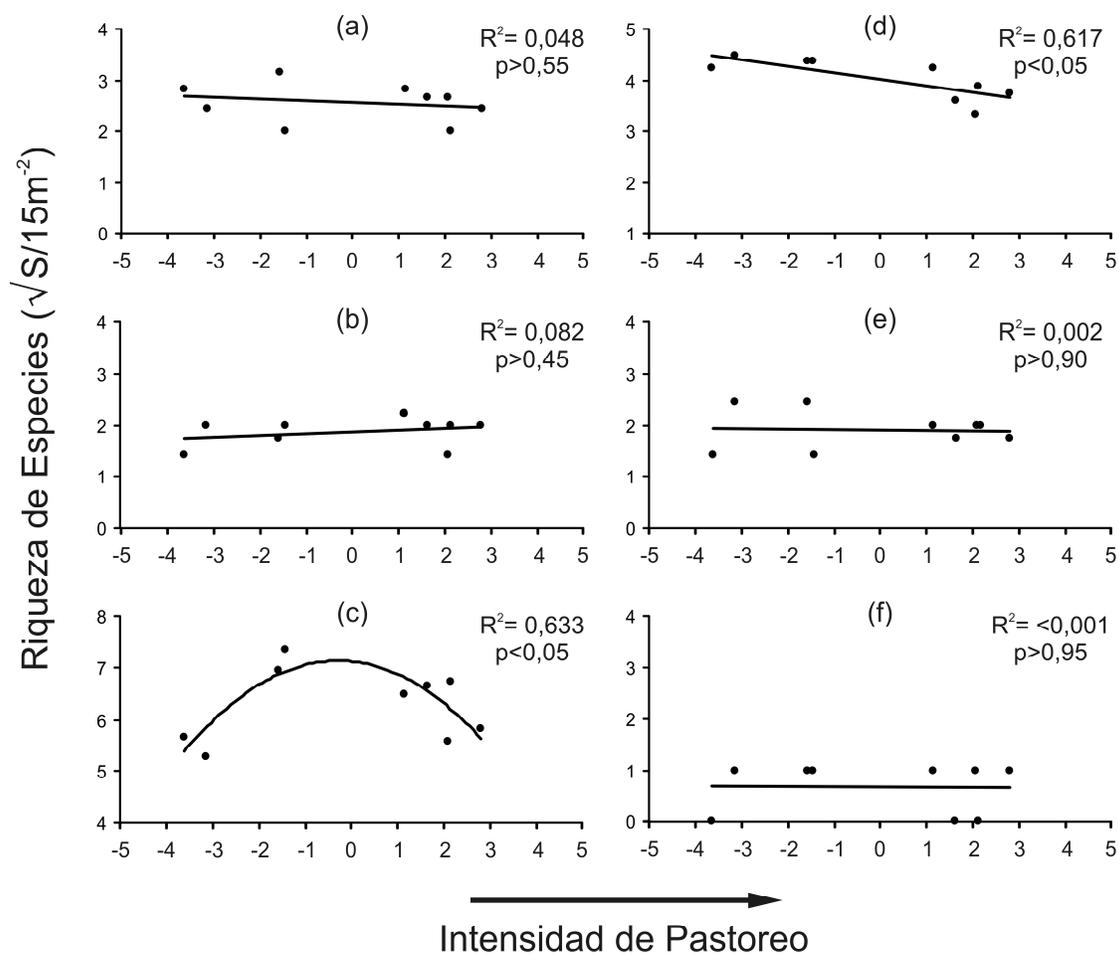


Figura 2.3. Riqueza de especies de los diferentes grupos vegetales a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Se muestran los datos transformados a raíz cuadrada. Se detalla el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad de rechazo par a la curva de regresión. (a) arbustivas, (b) graminoides, (c) latifoliadas, (d) pastos invernales, (e) pastos estivales, (f) suculentas.

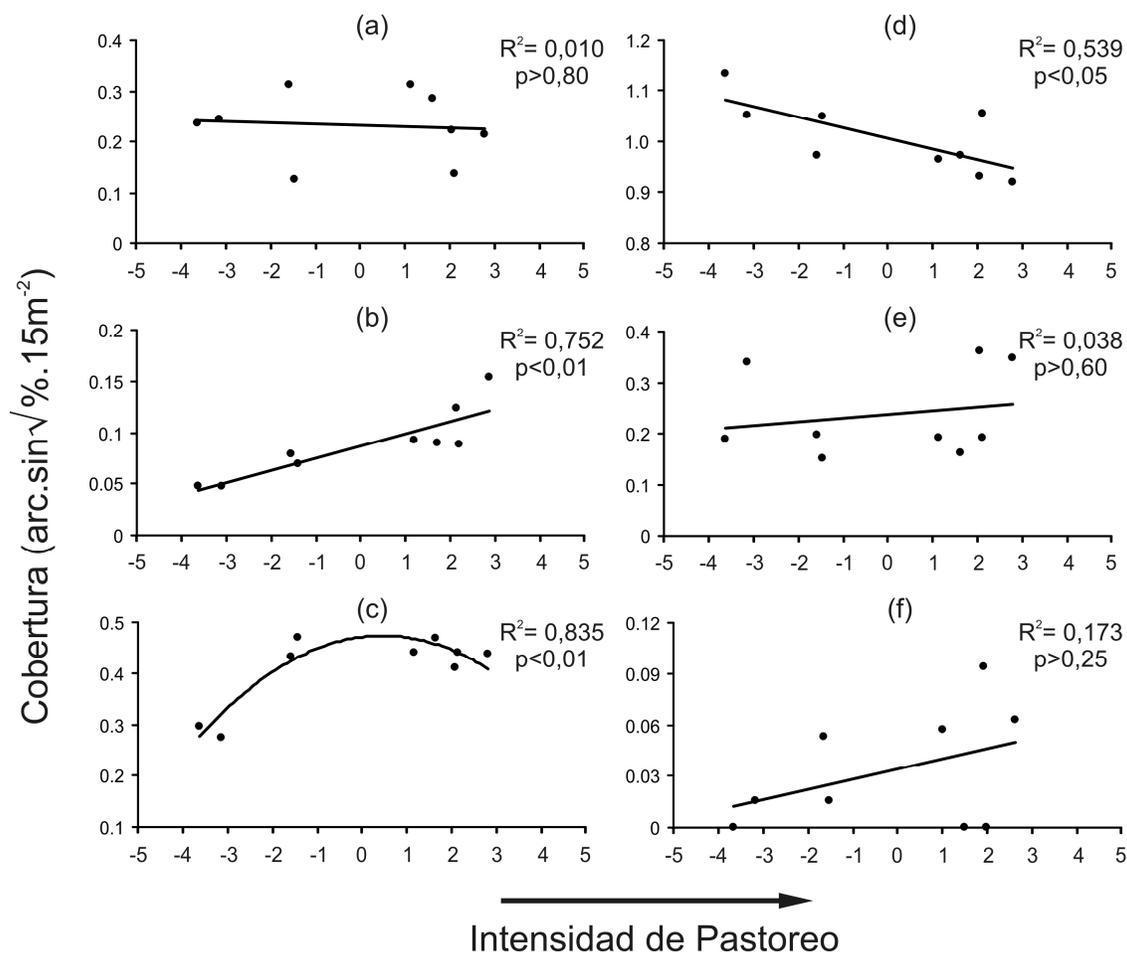


Figura 2.4. Cobertura de los diferentes grupos vegetales a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Se muestran los datos transformados a arco-seno de la raíz cuadrada. Se detalla el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad de rechazo para la curva de regresión. (a) arbustivas, (b) graminoides, (c) latifoliadas, (d) pastos invernales, (e) pastos estivales, (f) suculentas.

Al analizar los cambios en la cobertura de las gramíneas más comunes en el pastizal (Figura 2.5) se observó que el pastoreo aumento la abundancia de *Aristida spagazzinii* ($F_{(1, 7)} = 32,34$, $p < 0,01$), en desmedro de la abundancia de *Calotheca brizoides* ($F_{(1, 7)} = 10,6$, $p < 0,05$), *Piptochaetium hackelii* ($F_{(2,6)} = 36,12$, $p < 0,01$) y *Nassella trichotoma* ($F_{(1, 7)} = 5,67$, $p < 0,05$). El resto de las especies no mostraron cambios estadísticamente significativos en su cobertura a las diferentes IP.

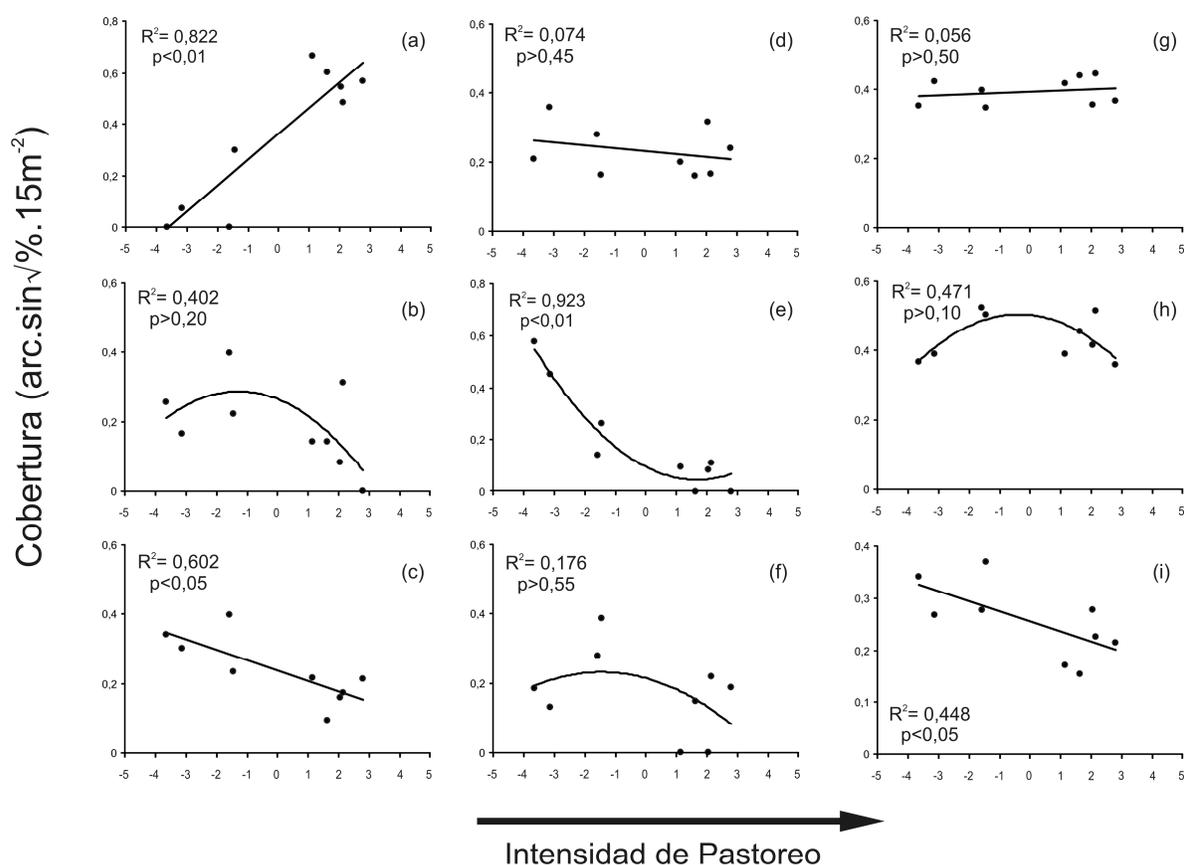


Figura 2.5. Cobertura de gramíneas a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. (a) *Aristida spgazzinii*, (b) *Briza subaristata*, (c) *Calotheca brizoides*, (d) *Danthonia cirrata*, (e) *Piptochaetium hackelii*, (f) *Piptochaetium medium*, (g) *Piptochaetium montevidense*, (h) *Piptochaetium stipoides*. (i) *Nassella trichotoma*. Se muestran los datos transformados a arco-seno raíz cuadrada. Se detalla el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad de rechazo par a la curva de regresión.

Del ACP realizado con los datos de composición de especies, el primer componente principal explicó un 48,8% de la varianza total, en tanto el segundo componente explicó un 21,2%. La disposición de los sitios a lo largo del primer componente principal determinado por los datos de composición de las parcelas

se correlacionó positivamente con el gradiente de pastoreo ($r= 0,928$, $p<0,01$), mostrando que la composición específica de los flechillales varió con la IP (Figura 2.6). A IP bajas dominaron los pastos invernales *Piptochaetium hackelii*, *Nassella melanosperma* y *Nassella filiculmis*, el sub-arbusto *Pavonia cymbalaria* y la latifoliada *Pfaffia gnaphaloides*; a IP intermedias lo hicieron los pastos invernales *Calotheca brizoides* y *Piptochaetium stipoides*, el sub-arbusto *Margyricarpus pinnatus*, y las latifoliadas *Eryngium paniculatum*, *Evolvulus sericeus*, *Hypochaeris radicata*, y *Plantago myosuroides*; mientras que a IP altas dominaron el pasto estival *Aristida spagazzinii*, y las latifoliadas como *Adesmia incana*, *Berroa gnaphaloides*, *Chaptalia piloselloides*, *Chevreulia sarmentosa*, *Eryngium nudicaule*, *Plantago patagonica* y *Scleranthus annuus*. Algunas especies (como los pastos invernales *Briza subaristata*, *Melica argyrea* y *Nassella trichotoma*) mantuvieron su abundancia a IP baja e intermedia, mientras que el pasto invernal *Piptochaetium montevidense* no fue afectado en su abundancia por la IP.

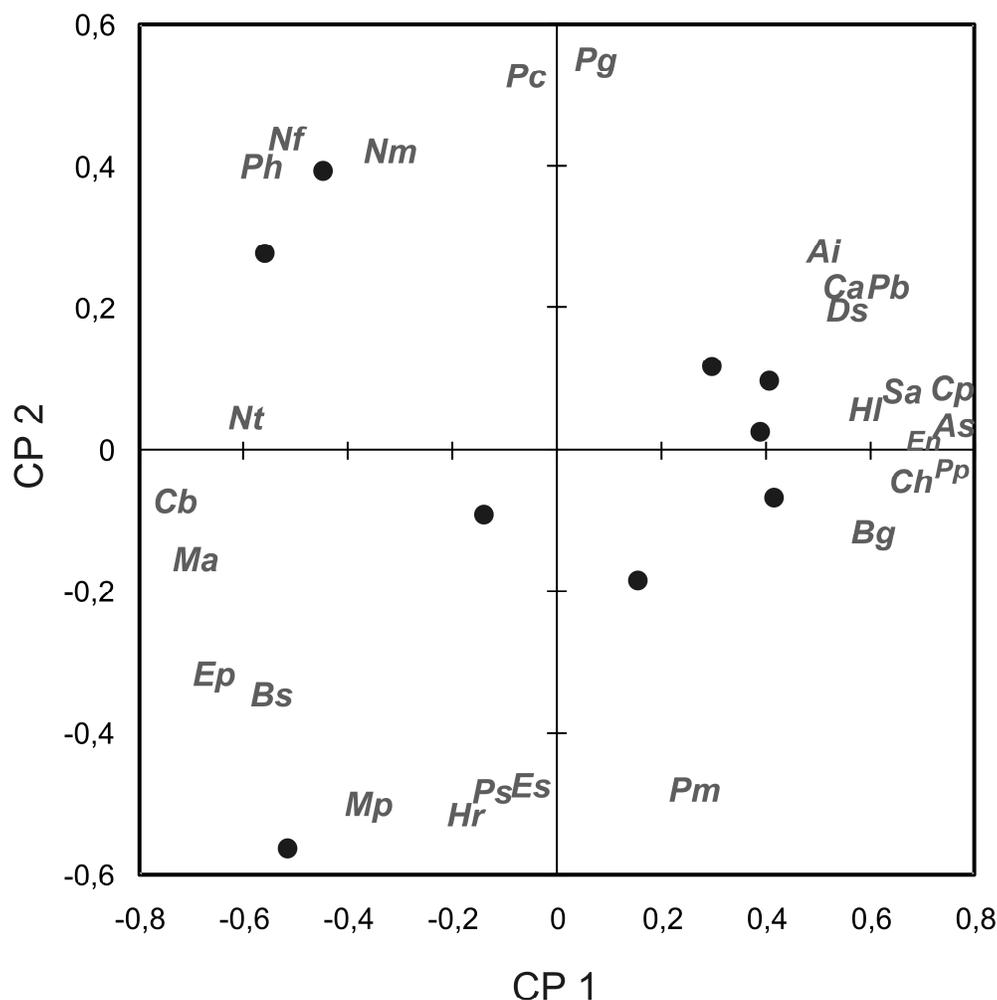


Figura 2.6. Disposición de las áreas muestreadas en el espacio de las dos primeras componentes principales. Las letras representan la correlación entre las variables (especies) y los componentes principales. *Ai*: *Adesmia incana*, *As*: *Aristida spegazzinii*, *Bg*: *Berroa gnaphalioides* *Bs*: *Briza subaristata*, *Cb*: *Calotheca brizoides*, *Ca*: *Carex* spp., *Cp*: *Chaptalia piloselloides*, *Ch*: *Chevreulia sarmentosa*, *Ds*: *Dichondra sericea*, *En*: *Eryngium nudicaule*, *Ep*: *Eryngium paniculatum*, *Es*: *Evolvulus sericeus*, *Hl*: *Hebertia lahue*, *Hr*: *Hypochoeris radicata*, *Mp*: *Margyricarpus pinnatus*, *Ma*: *Melica argyrea*, *Nf*: *Nassella filiculmis*, *Nm*: *Nassella melanosperma*, *Nt*: *Nassella trichotoma*, *Pb*: *Paronychia brasiliana*, *Pc*: *Pavonia cymbalaria*, *Pg*: *Pfaffia gnaphaloides*, *Ph*: *Piptochaetium hackelii*, *Ps*: *Piptochaetium stipoides*, *Pm*: *Plantago myosuuros*, *Pp*: *Plantago patagonica*, *Sa*: *Scleranthus annus*. CP: Componente Principal.

2.4 Discusión

La mayor diversidad florística del pastizal serrano se observó a valores intermedios de IP (Figura 2.2), en consistencia con la “hipótesis del disturbio intermedio” (Connell, 1978) y con modelos de diversidad florística en función del potencial productivo y la historia evolutiva de los pastizales (e.g., Milchunas *et al.*, 1988). Para pastizales productivos de regiones sub-húmedas, tal es el caso del pastizal serrano en estudio (Frangi *et al.*, 1980), estos modelos predicen una diversidad de especies máxima a intensidades de pastoreo intermedias, independientemente de la historia evolutiva. Aumentos en la diversidad florística con el pastoreo se han observado en pastizales de otras regiones sub-húmedas de Argentina (Sala *et al.*, 1986, Pucheta *et al.*, 1998, Nai-Bregaglio *et al.*, 2002) y del mundo (Milchunas *et al.*, 1988, Noy-Meir *et al.*, 1989, Rambo & Faeth, 1999, Rook *et al.*, 2004). No obstante, frecuentemente los trabajos sobre el tema se limitaron a comparar áreas clausuradas al pastoreo con áreas aledañas sujetas al pastoreo típico de la región, sin repeticiones válidas del “tratamiento” pastoreo. Por el contrario, en el presente estudio se intentó establecer una relación general entre pastoreo y diversidad florística utilizando un gradiente natural construido a partir de nueve sitios con diferente historia reciente de uso pastoril. Por otra parte, un patrón unimodal de diversidad similar se observó en especies de aves que habitan el pastizal serrano del Sistema de Ventania (Zalba & Cozzani, 2004).

La variación en la diversidad vegetal a diferentes IP estuvo determinada en gran medida por las variaciones en las latifoliadas y los pastos invernales, de modo similar a lo observado en otros pastizales (Lavorel *et al.*, 1999, Nai-Bregaglio *et al.*, 2002). Los cambios combinados de ambos grupos en riqueza específica y cobertura (Figuras 2.3 y 2.4) explican la maximización de la diversidad a IP intermedias. Dicho nivel de disturbio favorecería la colonización de las latifoliadas mediante el incremento en la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas, y la persistencia de los pastos invernales más preferidas por los grandes herbívoros (Olf & Ritchie, 1998). Por el contrario, a IP

bajas la exclusión competitiva de los pastos invernales dominantes reduciría la riqueza y cobertura de las latifoliadas, mientras que a IP altas la severidad de las defoliaciones reduciría la riqueza y cobertura de los pastos invernales. Además, a IP altas el pisoteo de los animales a través de la compactación del suelo y el daño mecánico reduciría la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas (Harper, 1977).

Estos cambios estructurales en la vegetación llevaron asociados cambios en la composición de especies. A IP altas se observó un aumento en la abundancia de latifoliadas anuales de crecimiento rastrero o en roseta, similar a lo descrito por otros autores (Lavorel *et al.*, 1999, Dupré & Diekmann, 2001, Peco *et al.*, 2005, Pykälä, 2005b). En general, el pastoreo induce el reemplazo parcial de especies perennes por especies anuales (Todd & Hoffman, 1999, Grime, 2001, Osem *et al.*, 2002), pudiendo facilitar además la invasión de especies exóticas (Milchunas *et al.*, 1988, Richardson *et al.*, 2000, Chaneton *et al.*, 2002, Vavra *et al.*, 2007). Sin embargo, en el presente trabajo no hubo diferencia entre el patrón de diversidad florística descrito para especies nativas y el correspondiente al total de especies (nativas y exóticas), sugiriendo que la intensidad de pastoreo no afecta la abundancia de especies exóticas. En un estudio previo realizado en el mismo pastizal se observó que el efecto del pastoreo sobre la abundancia de las especies exóticas fue mayor con pastoreo de caballos que con pastoreo de vacunos (Loydi *et al.*, 2010). Esto ayudaría a explicar la independencia entre abundancia de especies exóticas e IP observada en el presente estudio, ya que las áreas pastoreadas por vacas (n= 2) se dispusieron en la zona de mayor IP. El mencionado bajo impacto del pastoreo vacuno sobre la abundancia de especies exóticas en el pastizal serrano del Sistema de Ventania no se condice con resultados obtenidos en pastizales de otras zonas de la región pampeana, donde se observó un incremento de especies exóticas con el pastoreo vacuno (e.g., Chaneton *et al.*, 2002). Diferencias entre pastizales en factores tales como composición botánica, identidad de las especies invasoras, suelo y clima

contribuirían a explicar el comportamiento diferencial de las especies exóticas en relación al pastoreo.

También es común que el pastoreo provoque el reemplazo de gramíneas perennes de alta palatabilidad por gramíneas perennes de baja palatabilidad (Westoby *et al.*, 1989, West, 1993, Distel & Bóo, 1996, Cingolani *et al.*, 2005, Pykälä, 2005b, Pazos *et al.*, 2007). En este estudio, y siguiendo un gradiente creciente de IP, se observó el reemplazo de gramíneas palatables (principalmente del género *Piptochaetium*) por *Aristida spagazzinii*, gramínea de baja palatabilidad y tamaño de mata reducido (Rúgolo de Agrasar *et al.*, 2005). No obstante, algunas especies del género *Piptochaetium* (e.g. *P. montevidense* o *P. stipoides*) no mostraron cambios significativos de cobertura a lo largo del gradiente de IP. Esto podría atribuirse a la formación de céspedes de pequeñas matas con hojas casi horizontales (A Loydi, observación personal), que les permitiría evadir el pastoreo, de modo similar a lo señalado para otras especies de pastos (Hickey, 1961, Fahnestock & Detling, 2000).

El mantenimiento de la diversidad vegetal a nivel de especies o de grupos funcionales, cumple un rol substancial en el funcionamiento y provisión de servicios ecosistémicos (Díaz & Cabido, 1997, Tilman *et al.*, 1997, Chapin III *et al.*, 2000, Díaz & Cabido, 2001, Loreau *et al.*, 2001), y en la capacidad de respuesta de los ecosistemas frente a factores de estrés o disturbio (Tilman & Downing, 1994, Chapin III *et al.*, 2000, McCann, 2000). Los resultados de esta tesis, al igual que los resultados obtenidos en pastizales de otras regiones sub-húmedas de Argentina y del mundo oportunamente citados, sugieren que el pastoreo moderado de grandes herbívoros favorecería el mantenimiento de la diversidad de especies vegetales nativas en los pastizales serranos del Sistema de Ventania. Sin embargo, el hecho que el muestreo de la vegetación no se replicó en el tiempo, y que las mediciones fueron realizadas al final de un año con precipitaciones por encima del promedio histórico, limita el alcance de las conclusiones. Resulta necesario conocer si el patrón de diversidad descrito se mantiene en años con

diferentes precipitaciones, particularmente durante sequías, dado que la interacción entre ambos factores (pastoreo y sequía) puede influenciar la composición botánica del pastizal (Heitschmidt *et al.*, 2005). Asimismo, resta definir de manera precisa los valores absolutos de IP en términos de la relación demanda:oferta de forraje que favorecen la diversidad florística. El control del pastoreo para promover la diversidad debería ser uno de los objetivos primarios en la planificación del manejo de los pastizales serranos del Sistema de Ventania, tanto para su utilización para la producción ganadera como para su preservación en el sistema de áreas naturales protegidas. En este último caso, el pastoreo controlado de grandes herbívoros exóticos podría suplir la ausencia actual de disturbios naturales (e.g. fuego, grandes herbívoros nativos) y cumplir un rol positivo en la conservación de la biodiversidad, uno de los principales fines de la creación de las reservas naturales.

CAPÍTULO 3.

Banco de semillas bajo condiciones de pastoreo y de clausura

3.1 Introducción

El banco de semillas es un componente clave para la persistencia de las comunidades, particularmente cuando están sujetas a disturbios (Bakker *et al.*, 1996). En las comunidades de pastizales, los disturbios ocurren a escalas espaciales y temporales variadas, y son producidos por la actividad de animales cavadores, el pastoreo de herbívoros, los incendios y las sequías. El banco de semillas tiene importancia en la recolonización posterior a disturbios a gran escala, pero también en la recolonización que sigue a disturbios a menor escala que producen pequeños claros en la vegetación (Thompson, 2000).

El pastoreo afecta la densidad, riqueza y composición del banco de semillas (Watt & Gibson, 1988, Oesterheld & Sala, 1990, Peco *et al.*, 1998), y produce cambios en la abundancia de las especies en la vegetación establecida y en su representación en el banco de semillas (Bertiller, 1992, Milberg, 1995, Márquez *et al.*, 2002). La intensidad y la dirección del efecto estarían relacionados con la respuesta de los pastizales al pastoreo en función de su productividad e historia evolutiva (Milchunas *et al.*, 1988). En pastizales productivos y adaptados al pastoreo, cabría esperar que dicho disturbio aumente la riqueza de especies en la vegetación establecida y en el banco de semillas (Donelan & Thompson, 1980, Gibson & Brown, 1991, McDonald *et al.*, 1996, Marco & Páez, 2000, Haretche & Rodríguez, 2006). Por otra parte, la densidad de semillas del banco puede mantenerse (Milberg & Hansson, 1994, McDonald *et al.*, 1996, Márquez *et al.*, 2002), disminuir (Ortega *et al.*, 1997), o aumentar (Donelan & Thompson, 1980, Marco & Páez, 2000) en respuesta al pastoreo; lo cual dependería en parte de los distintos grupos de especies presentes (Haretche & Rodríguez, 2006). Este tipo de

pastizal (productivo y adaptado al pastoreo) resulta resiliente al pastoreo, pudiendo permanecer dentro de ciertos límites en un estado estable en presencia de dicho disturbio (Cingolani *et al.*, 2005). Por otra parte, en pastizales menos productivos, y menos resilientes, es de esperar una disminución en la diversidad de especies con aumentos en la intensidad de pastoreo, y lo mismo ocurriría con la riqueza y densidad del banco de semillas del suelo (Bertiller, 1992, O'Connor & Pickett, 1992, Sternberg *et al.*, 2003, Aboling *et al.*, 2008). En este tipo de pastizal la recuperación de la vegetación a un estado original es más difícil, pudiendo cambiar a estados estables alternativos (Westoby *et al.*, 1989).

En los pastizales pampeanos el pastoreo incrementa la diversidad vegetal a través de la promoción de distintos grupos de especies (Sala *et al.*, 1986, Rusch & Oesterheld, 1997, Chaneton *et al.*, 2002, de Villalobos & Zalba, 2010). Los pastizales serranos del Sistema de Ventania en particular evolucionaron con pastoreo de herbívoros nativos, tienen una productividad relativamente alta (entre 370 y 580 g.m⁻².año⁻¹ según Pérez & Frangi, 2000), y muestran ser resilientes al disturbio por pastoreo (ver capítulo 5 de esta tesis). Se desconoce la composición y abundancia del banco de semillas en condiciones de pastoreo por grandes herbívoros y su relación con la composición y abundancia de la vegetación establecida, información que sería de utilidad en la toma de decisiones sobre restauración (Fenner, 2000).

Las hipótesis de trabajo abordadas en este capítulo de la tesis establecen (1) una mayor riqueza específica, pero menor densidad de semillas, en áreas pastoreadas que en áreas excluidas del pastoreo y (2) una correspondencia entre la riqueza y la composición florística de la vegetación establecida con la riqueza y composición de especies del banco de semillas en ambas condiciones. El objetivo fue comparar (1) el banco de semillas de áreas pastoreadas con el de áreas excluidas al pastoreo en términos de densidad de semillas y riqueza de especies, y (2) la composición específica de la vegetación establecida con la composición

específica del banco de semillas en condiciones de pastoreo y de exclusión del pastoreo.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Diseño de Muestreo

Los muestreos se realizaron en las tres clausuras (20 x 20 m) establecidas en diciembre de 2006 y en áreas aledañas pastoreadas con alta intensidad de pastoreo, en enero y abril de 2008 y de 2009. Se eligieron estas dos fechas para lograr una mejor caracterización del banco de semillas, dado que las especies invernales dispersan sus semillas a fines de primavera mientras que las estivales lo hacen durante el verano. En cada fecha se tomaron treinta muestras, cinco por cada condición (clausura o pastoreo) en los tres lugares de muestreo. Cada par de parcelas clausura-pastoreo se consideró como un bloque. Las muestras estuvieron integradas por una porción de suelo (10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad), y el mantillo depositado sobre el mismo. Ambos compartimientos se separaron en el campo. Al mismo tiempo se registró la vegetación establecida en parcelas de 1 m², ubicadas en forma adyacente al lugar de muestreo para caracterizar el banco de semillas. Se estimó la cobertura visual de cada especie utilizando una escala modificada de Braun-Blanquet, con intervalos del 10% (Sutherland, 1996).

En el laboratorio, las muestras se secaron al aire durante 20 días, y se almacenaron hasta su procesamiento. En el caso de las muestras de suelo este consistió en sumergirlas en una solución de alta densidad (Malone, 1967) y filtrar a través de una serie de cuatro tamices con malla de 1 mm (N° 18), 0,71 mm (N° 25), 0,5 mm (N° 35) y 0,25 mm (N° 60). El procedimiento se repitió (3 a 6 veces) hasta que la totalidad del suelo hubiera pasado a través de los tamices (Gross, 1990). El uso de tamices de distinto tamaño permitió separar las semillas y otros

materiales, evitando su obstrucción. Los tubérculos, rizomas y piedras retenidos en cada tamiz fueron separados y eliminados. Después del lavado las muestras se secaron al aire durante 72 h, y se procedió al conteo de semillas bajo lupa binocular. Cada semilla fue reconocida hasta el nivel de especie, con la ayuda de un catálogo de referencia constituido por semillas recolectadas de las plantas en pie en el área de muestreo. Las semillas se clasificaron en dos categorías: (1) semillas potencialmente viables, que incluyó semillas con embrión entero que resistían una ligera presión aplicada con la pinza de disección (Roberts & Ricketts, 1979, D'Angela *et al.*, 1988), y semillas germinadas (con radícula visible); y (2) semillas dañadas, que incluyó a todas aquellas con embriones incompletos, quemadas, vacías o muertas (semillas enteras que no resistieron la presión aplicada con la pinza de disección). Para el análisis estadístico sólo se consideraron las semillas viables.

3.2.2 Análisis Estadístico

Para evaluar el efecto del pastoreo sobre el banco de semillas se comparó el contenido de semillas y la riqueza de especies de las muestras completas (suelo + mantillo), y las muestras de suelo y de mantillo por separado, mediante un análisis de la varianza (ANAVA) en bloque simple ($n=3$) para cada fecha de muestreo. Por otro lado, y con el fin de evaluar la respuesta de la densidad y riqueza de semillas en cada tipo de muestra (mantillo y suelo) y de las distintas categorías de semillas (pastos y dicotiledóneas), se realizaron análisis de la varianza anidados en bloque con los distintos factores intrasujetos. Los bloques funcionaron como una réplica verdadera ($n=3$). Cada muestra tomada se subdividió categóricamente en cuatro niveles: (1) tratamiento: clausura o pastoreo, (2) sub-muestra: cinco sub-muestras tomadas en cada tratamiento, (3) compartimiento tomado: suelo o mantillo, (4) tipo de semilla: gramíneas o dicotiledóneas. Estos factores fueron considerados fijos, excepto por el nivel de sub-muestras (2) que no fue analizado por ser aleatorio.

Cuando hubo interacciones significativas entre los distintos factores fijos, estos se separaron y los análisis de la varianza se realizaron de manera separada. Para esto se analizaron las interacciones desde los factores de menor jerarquía (tipo de semilla) hasta los de mayor jerarquía (tratamiento). En todos los casos los datos se transformaron por rangos y se testeó la normalidad con gráficos de probabilidad normal y la homocedasticidad con la prueba de Bartlett (Zar, 1999).

Para evaluar las diferencias existentes entre la cobertura de la vegetación en pie y la densidad específica en el banco de semillas del mantillo y del suelo, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMS, *Non-metric Multidimensional Scaling*) (Legendre & Legendre, 1998). Para esto los valores de densidad de semillas se convirtieron en proporciones, las que previo al análisis, y junto a las proporciones de cobertura, se transformaron a arco-seno de la raíz cuadrada. El NMS se realizó sobre estos datos usando el índice de distancia de Sørensen, calculando dos dimensiones, con una configuración de inicio aleatoria y hasta 50 iteraciones. La representación gráfica de las muestras está asociada a un nivel de estrés de Kruskal (Kruskal's stress) que representa la bondad de ajuste del modelo, relacionado con la pérdida de información de los datos al representarlos en un número menor de dimensiones. Valores de estrés aceptable son aquellos menores al 15% (Clarke, 1993), aunque esto depende del número de variables y dimensiones calculadas (Legendre & Legendre, 1998).

En todos los análisis se utilizó el programa estadístico R para los análisis estadísticos univariados (R Development Core R Development Core Team, 2010). En tanto, para los análisis estadísticos multivariados se utilizó el paquete para R *vegan* 1.17-2 (Oksanen *et al.*, 2010).

3.3 Resultados

3.3.1. Efecto del pastoreo sobre la densidad de semillas y la riqueza de especies en el banco de semillas

El análisis de las muestras completas (suelo + mantillo) del banco de semillas mostró como valor máximo cantidades superiores a las 56000 semillas por metro cuadrado y como valor mínimo cifras cercanas a las 2400 semillas por metro cuadrado. El pastoreo no afectó significativamente el número de semillas de las muestras completas a lo largo del período estudiado, ni tampoco en los compartimentos suelo o mantillo, excepto en enero de 2008 cuando la densidad de semillas en el suelo fue menor con el pastoreo (Tabla 3.1).

Durante el período de estudio se encontraron semillas pertenecientes a 103 especies vegetales. De éstas 98 especies (95% del total) pudieron ser determinadas. En general la riqueza de especies hallada en las muestras no varió entre las áreas pastoreadas y clausuradas, excepto en enero de 2009 cuando la riqueza de especies para la muestra total resultó mayor en clausura que en pastoreo (Tabla 3.2). La riqueza osciló entre un valor mínimo de 19 y un máximo de 52 especies por muestra.

Tabla 3.1. Cantidad de semillas en la muestra completa (total), y en los compartimientos suelo y mantillo. C: clausura, P: pastoreo.

	Total		F _(1,2)	p	Suelo		F _(1,2)	p	Mantillo		F _(1,2)	p
	C	P			C	P			C	P		
	Semillas.m ⁻²				Semillas.m ⁻²				Semillas.m ⁻²			
Enero 2008	19353	11205	16,90	>0,05	6366	4813	18,96	<0,05	12987	6392	6,96	>0,10
Abril 2008	14396	12164	1,12	>0,40	10347	8947	1,74	>0,30	4049	3217	0,66	>0,50
Enero 2009	30719	18691	5,56	>0,10	14447	10856	8,20	>0,10	16272	7835	3,54	>0,20
Abril 2009	14753	16866	0,15	>0,70	12333	13556	1,81	>0,30	2419	3310	0,03	>0,85

Tabla 3.2. Riqueza de especies en la muestra completa (total), y en los compartimentos suelo y mantillo. C: clausura, P: pastoreo.

	Total		F _(1,2)	p	Suelo		F _(1,2)	p	Mantillo		F _(1,2)	p
	C	P			C	P			C	P		
	Semillas.muestra ⁻¹				Semillas.muestra ⁻¹				Semillas.muestra ⁻¹			
Enero 2008	47,3	44,0	0,92	>0,40	35,7	33,0	0,84	>0,45	37,0	30,7	7,37	>0,10
Abril 2008	44,0	41,3	4,00	>0,15	39,7	34,0	3,66	>0,15	31,0	27,7	1,10	>0,40
Enero 2009	52,3	44,3	21,33	<0,05	45,3	36,3	11,57	>0,05	32,7	29,0	17,29	>0,05
Abril 2009	46,7	42,0	2,48	>0,25	42,3	39,0	1,10	>0,40	19,3	21,7	0,21	>0,65

Al considerar los distintos factores anidados dentro de cada tratamiento se encontraron diferencias entre los tratamientos (pastoreo/clausura) y dentro de éstos (suelo/mantillo y gramíneas/dicotiledóneas). Las interacciones entre tipo de semillas (gramíneas/dicotiledóneas), compartimientos del banco de semillas (suelo/mantillo) y tratamientos (pastoreo/clausura) fueron significativas en todas las fechas de muestreo, indicando que las gramíneas y las dicotiledóneas se comportaron de manera diferente bajo los distintos tratamientos y según el compartimento del banco de semillas analizado. Debido a las interacciones señaladas los análisis subsiguientes se realizaron considerando gramíneas y dicotiledóneas por separado. En estos análisis no se encontraron interacciones significativas entre tratamiento y compartimento del banco de semillas (excepto en abril de 2009), lo que significa que las gramíneas se comportaron de igual manera en el mantillo que en el suelo. Lo mismo ocurrió con las dicotiledóneas. A partir de estos resultados se realizaron ANAVAs con el factor compartimento del banco de semillas (suelo/mantillo) anidado dentro del tratamiento (pastoreo/clausura), y se sacaron conclusiones de estos análisis para ambos factores.

La densidad de semillas de gramíneas fue mayor en las clausuras que en las áreas pastoreadas en todas las fechas de muestreo ($F_{(1,2)}= 28,8$, $p<0,05$ y $F_{(1,2)}= 21,9$, $p<0,05$ para enero y abril de 2008, y $F_{(1,2)}= 13,5$, $p<0,10$ y $F_{(1,2)}= 29,4$, $p<0,05$ para enero y abril de 2009) (Figura 3.1 a a d). La densidad de semillas de gramíneas en el mantillo fue significativamente mayor en enero de 2008 ($F_{(1,28)}= 43,9$, $p<0,01$), y resultó mayor en el suelo en abril de 2008 y 2009 ($F_{(1,28)}= 44,9$, $p<0,01$ y $F_{(1,28)}= 136,9$, $p<0,01$, para los años 2008 y 2009 respectivamente). En enero de 2009 no se encontraron diferencias en la densidad de semillas de gramíneas entre el mantillo y el suelo ($F_{(1,28)}= 1,38$, $p>0,20$). Por otro lado, la densidad de semillas de dicotiledóneas no varió entre las áreas pastoreadas y las áreas clausuradas a lo largo de todo el período de estudio ($F_{(1,2)}= 0,01$, $p>0,90$ y $F_{(1,2)}= 0,24$, $p>0,65$ para enero y abril de 2008, y $F_{(1,2)}= 1,77$, $p>0,30$ y $F_{(1,2)}= 11,1$,

$p > 0,05$ para enero y abril de 2009) (Figura 3.1 e a h), y fue siempre mayor en el suelo que en el mantillo, excepto enero de 2008 cuando no hubo diferencias entre compartimentos ($F_{(1,28)} = 1,07$, $p > 0,30$ y $F_{(1,28)} = 82,03$, $p < 0,01$ para enero y abril de 2008, y $F_{(1,28)} = 36,3$, $p < 0,01$ y $F_{(1,28)} = 209,1$, $p < 0,01$ para enero y abril de 2009).

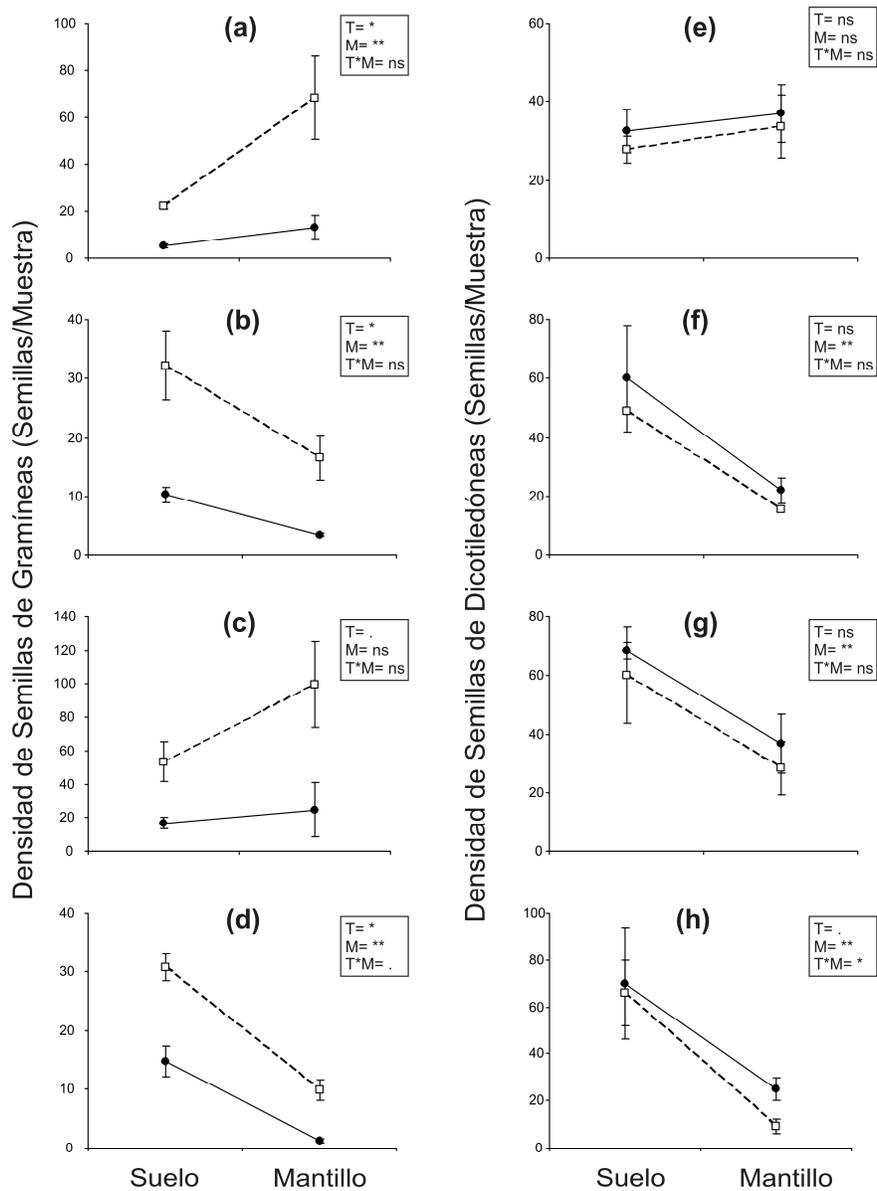


Figura 3.1. Gráficos de interacción entre densidad de semillas en áreas pastoreadas (línea continua) o clausuradas (línea discontinua) y compartimiento del banco de semillas. Gráficos (a) a (d): densidad de semillas de gramíneas, (e) a (h): densidad de semillas de dicotiledóneas. (a) y (e): enero 2008; (b) y (f): abril 2008; (c) y (g): enero 2009; (d) y (h): abril 2009. En el recuadro se consigna la significación del efecto tratamiento (pastoreo/clausura) (T), compartimiento del banco de semillas (suelo/mantillo) (M) y de su interacción (T*M). ns= $p > 0,10$, .= $p < 0,10$, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$.

La riqueza de gramíneas en el banco de semillas fue mayor en condiciones de clausura que en condiciones de pastoreo en todas las fechas de muestreo ($F_{(1,2)} = 125,3$, $p < 0,01$ y $F_{(1,2)} = 38,3$, $p < 0,05$ para enero y abril de 2008, y $F_{(1,2)} = 56,9$, $p < 0,05$ y $F_{(1,2)} = 1236,9$, $p < 0,01$ para enero y abril de 2009) (Figura 3.2 a a d). A su vez, la riqueza de gramíneas fue superior en las muestras de mantillo con respecto a las de suelo en enero de 2008 ($F_{(1,28)} = 5,6$, $p < 0,05$); mientras que, en el resto de las fechas analizadas la riqueza fue siempre mayor en el suelo que en el mantillo ($F_{(1,28)} = 6,5$, $p < 0,05$ para abril de 2008 y $F_{(1,28)} = 30,3$, $p < 0,01$ y $F_{(1,28)} = 105,4$, $p < 0,01$, para enero y abril de 2009 respectivamente). Contrariamente, la riqueza de dicotiledóneas en el banco de semillas no difirió entre las condiciones de clausura y pastoreo en ninguna fecha de muestreo ($F_{(1,2)} = 0,47$, $p > 0,55$ y $F_{(1,2)} = 1,65$, $p > 0,30$ para enero y abril de 2008, y $F_{(1,2)} = 0,28$, $p > 0,65$ y $F_{(1,2)} = 7,76$, $p > 0,10$ para enero y abril de 2009) (Figura 3.2 e a h). En general, la riqueza de dicotiledóneas fue mayor en el banco de semillas del suelo que en el banco de semillas del mantillo, excepto en enero de 2008 ($F_{(1,28)} = 0,98$, $p > 0,30$ y $F_{(1,28)} = 75,23$, $p < 0,01$ para enero y abril de 2008, y $F_{(1,28)} = 90,8$, $p < 0,01$ y $F_{(1,28)} = 322,5$, $p < 0,01$ para enero y abril de 2009).

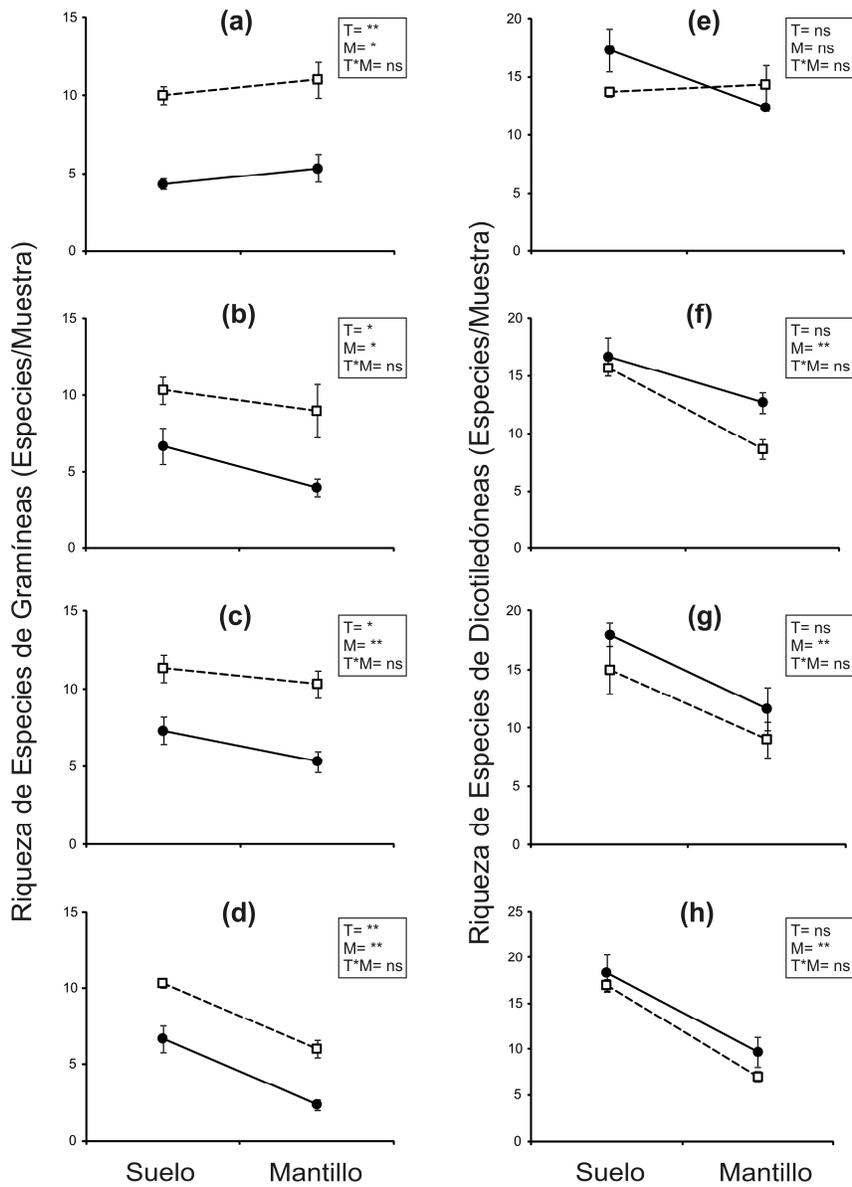


Figura 3.2. Gráficos de interacción entre la riqueza de especies en áreas pastoreadas (línea continua) o clausuradas (línea discontinua) y compartimiento del banco de semillas. Gráficos (a) a (d): riqueza de especies de gramíneas, (e) a (h): riqueza de especies de dicotiledóneas. (a) y (e): enero 2008; (b) y (f): abril 2008; (c) y (g): enero 2009; (d) y (h): abril 2009. En el recuadro se consigna la significación del efecto tratamiento (pastoreo/clausura) (T), compartimiento del banco de semillas (suelo/mantillo) (M) y de su interacción (T*M). ns= $p > 0,10$, . = $p < 0,10$, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$.

3.3.2. Similitud entre la vegetación establecida y el banco de semillas

La ordenación de las muestras de vegetación establecida y del banco de semillas por medio del NMS (Figura 3.3) mostró diferencias en los dos años muestreados (2008 y 2009), tanto bajo condiciones de pastoreo como de clausura. No obstante, las muestras del banco de semillas de las áreas clausuradas se ubicaron entre las muestras de banco de semillas de las áreas pastoreadas y las muestras de vegetación establecida, en ambos compartimentos. La vegetación establecida en las áreas clausuradas y pastoreadas no mostró diferencias en 2008, pero sí en 2009. Sin embargo, los cambios reflejados en la vegetación en pie durante el estudio no se reflejaron en cambios similares en el banco de semillas, cuya disimilitud con la vegetación establecida se mantuvo.

En la Tabla 3.3 se consignan valores porcentuales medios de composición para los distintos compartimentos analizados. Se observó que especies como *Piptochaetium montevidense* y *P. stipoides*, fueron abundantes en la vegetación en pie y en el banco de semillas, tanto en áreas pastoreadas como en áreas clausuradas. En cambio hubo especies como *Piptochaetium hackelii* y *Briza subaristata* que abundaron en áreas clausuradas solamente, tanto en vegetación en pie como en el banco de semillas. *Aristida spagazzinii* fue particularmente abundante en la vegetación en pie en áreas pastoreadas, aunque no estuvo representada de igual forma en el banco de semillas. También se observó que especies como *Apium leptophyllum*, *Eleusine trystachya*, *Helianthemum brasiliense*, *Oxalis articulata*, *Pelletiera verna*, *Petrorraghia nanteullii*, *Rumex acetosella*, *Scleranthus agnus* y *Silene gallica*, tuvieron una escasa representación en la vegetación en pie, pero se encontraron frecuentemente representadas en el banco de semillas tanto en áreas pastoreadas como clausuradas. En el caso particular de *Abutilon pauciflorum*, *Mimosa rocae* y *Soliva pterosperma* fueron halladas más frecuentemente en el banco de semillas de áreas pastoreadas que en el de áreas clausuradas. *Vulpia* spp constituyeron las especies más abundante

en el banco de semillas en el segundo año de estudio, siendo también abundantes en la vegetación en pie tanto en áreas de clausura como de pastoreo.

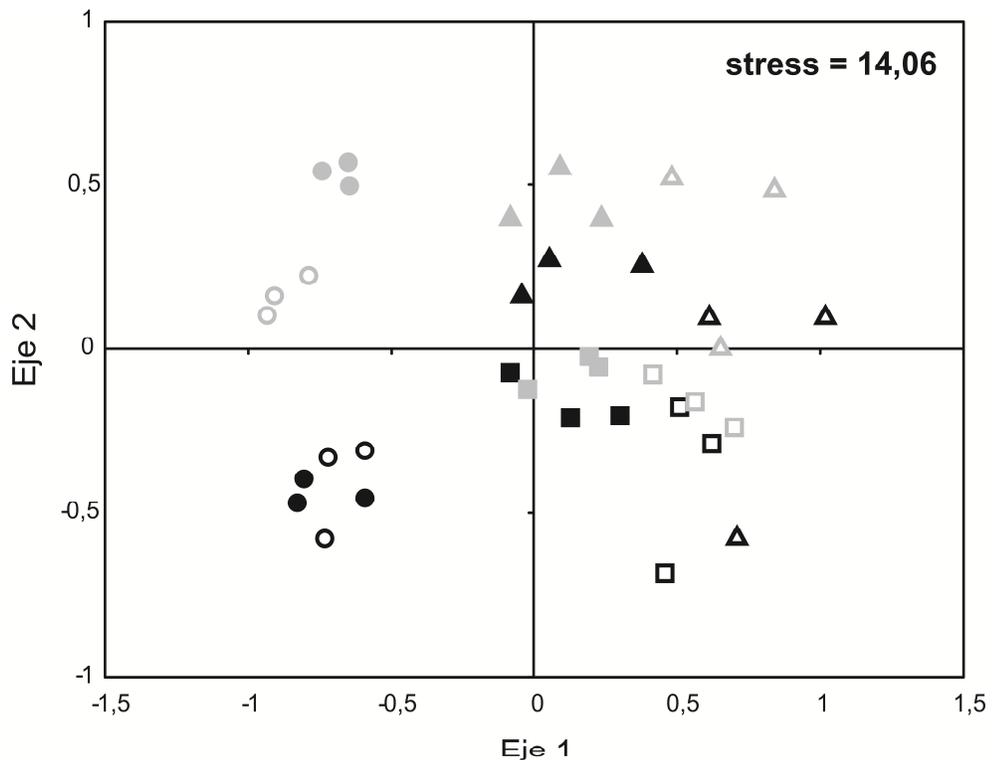


Figura 3.3. Diagrama de ordenación NMS de los censos de vegetación establecida y de la composición del banco de semillas en los compartimentos suelo y mantillo. Se muestran las muestras tomadas en dos años 2008 (en negro) y 2009 (en gris). Los símbolos rellenos representan áreas de clausura y los símbolos vacíos áreas de pastoreo. ○: vegetación establecida, △: semillas en el mantillo, □: semillas en el suelo. stress= estrés de Kruskal= 14,06 %.

Tabla 3.3. Composición porcentual promedio (n= 15) para muestras de vegetación en pie (V) y contenido de semillas en el mantillo (M) y suelo (S) en áreas clausuradas y pastoreadas para los años 2008 y 2009. Se presentan las especies más abundantes.

	2008						2009					
	Clausura			Pastoreo			Clausura			Pastoreo		
	V	M	S	V	M	S	V	M	S	V	M	S
<i>Abutilon pauciflorum</i>	0,1	1,3	1,0	0,2	4,1	5,8	0	0,2	1,2	1,7	3,8	6,7
<i>Apium leptophyllum</i>	0,3	1,8	3,4	0,4	2,7	1,6	0,1	1,1	3,4	0	0,3	0,8
<i>Aristida spegazzinii</i>	2,9	0	0	8,5	0	0	0,7	0	0	14,7	0,4	0
<i>Briza subaristata</i>	0,05	6,0	1,0	0	0,3	0,8	15,2	2,8	1,2	2,8	0,1	0,2
<i>Calotheca brizoides</i>	0,1	3,4	1,2	0,1	0,8	0,3	5,6	1,4	0,8	0	0,3	0,02
<i>Danthonia cirrata</i>	0,04	7,6	0,3	0	1,8	0,1	2,9	1,5	0,1	2,6	0,9	0,03
<i>Daucus pusillus</i>	0,6	1,9	1,0	0,5	3,9	2,0	0,8	5,4	2,5	0,3	0,8	0,6
<i>Eleusine trystachya</i>	0	1,4	2,3	0	0,7	1,8	0	0,1	0,8	0	1,4	6,6
<i>Helianthemum brasiliense</i>	0,6	3,4	11,7	0,6	2,2	8,0	0	0,2	8,4	0	1,6	10,7
<i>Hypochaeris variegata</i>	15,4	0	0,1	3,2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mimosa rocae</i>	0	0	0,1	0,1	2,3	5,8	0	0	0,03	0,8	0,5	3,7
<i>Oxalis articulata</i>	1,0	6,4	6,7	0,5	10,0	5,5	0	0,8	2,3	0	0,6	1,2
<i>Pavonia cymbalaria</i>	1,5	0	0	2,6	0,4	2,6	0,03	0	0,2	5,3	1,5	0,6
<i>Pelletiera verna</i>	4,2	2,0	3,9	5,3	5,4	10,0	0	1,4	5,4	0	2,4	4,8
<i>Petrorraghia nanteulii</i>	1,8	2,6	2,0	1,1	1,9	4,1	0,2	1,5	4,5	0,1	0,8	1,0
<i>Pfaffia gnaphalioides</i>	8,4	0	0	5,0	0	0	0	0	0	0,9	0	0
<i>Piptochaetium hackelii</i>	8,6	1,4	3,0	4,0	0	0,1	21,5	1,0	2,5	0	0	0,5
<i>P. medium</i>	3,1	0,4	2,6	9,6	0	0	1,4	0,5	0,8	5,7	0	0,2
<i>P. montevidense</i>	14,5	5,6	10,0	15,7	1,5	3,4	6,7	1,6	8,3	11,9	0,4	3,9
<i>P. stipoides</i>	12,4	12,3	12,2	14,8	4,0	3,2	13,7	5,5	8,2	13,0	0,5	1,5
<i>Rumex acetosella</i>	0	0	2,9	0	1,4	2,5	0	0,1	3,5	0	0,3	3,2
<i>Scleranthus annus</i>	0	2,2	2,6	0	2,8	3,0	0	1,5	2,3	0,6	7,1	4,3
<i>Silene gallica</i>	0	1,0	2,5	0	2,3	7,2	0	1,0	4,9	0,04	1,4	3,9
<i>Soliva pterosperma</i>	0	8,8	5,1	0	32,2	11,8	0	5,0	6,5	0	37,8	24,2
<i>Vulpia spp.</i>	0	4,4	1,0	0	1,3	0,1	14,2	54,8	10,4	22,1	21,1	2,1
Total (%)	75,6	73,9	76,7	72,1	81,9	79,8	83,0	87,6	78,2	82,5	83,9	80,7

3.4 Discusión

El pastizal estudiado mostró rangos de contenido de semillas similares o levemente superiores a los hallados en otros pastizales naturales o semi-naturales de Argentina (Bertiller, 1992, Marco & Páez, 2000, Márquez *et al.*, 2002, Haretche & Rodríguez, 2006) y del mundo (Kalamees & Zobel, 1998, Sternberg *et al.*, 2003, Jakobsson *et al.*, 2006, Aboling *et al.*, 2008).

Los resultados sobre densidad y riqueza del banco de semillas en condiciones de clausura y de pastoreo no fueron consistentes con la hipótesis de una mayor riqueza específica, pero menor densidad de semillas, en áreas pastoreadas que en áreas excluidas del pastoreo. Sin embargo, al considerar los diferentes componentes de la vegetación sí se observaron cambios en la densidad de semillas y en su riqueza. En particular, en el caso de las gramíneas se observó una mayor densidad de semillas y mayor riqueza de especies en las áreas clausuradas. Este grupo es ampliamente dominante en la vegetación de áreas clausuradas (de Villalobos & Zalba, 2010), quedando esto reflejado de igual forma en el banco de semillas. Las semillas de gramíneas abundaron en principio en el mantillo (muestreo de enero) para luego disminuir su contenido hacia fines de verano (muestreo de abril). Esto podría deberse a la predación comúnmente observada en este tipo de pastizales durante el verano (Murillo *et al.*, 2007), o a su incorporación al suelo; aunque las especies de gramíneas perennes suelen no formar bancos de semillas permanentes (Fenner & Thompson, 2005). Contrariamente, el contenido de semillas y la riqueza específica de dicotiledóneas no varió entre áreas pastoreadas y clausuradas. Por otra parte, el contenido de semillas de dicotiledóneas fue entre dos y tres veces mayor en el suelo que en el mantillo. Muchas de las especies dicotiledóneas presentes en el área tienen semillas pequeñas y más o menos isodiamétricas (A. Loydi, observación personal), lo que les conferiría la posibilidad de enterrarse en el suelo y formar bancos de semillas permanentes (Bekker *et al.*, 1998, Thompson *et al.*, 1998, Funes *et al.*, 1999).

Los datos recolectados no sustentaron la hipótesis de una correspondencia entre la composición del banco de semillas y la de la vegetación establecida. En general, el parecido entre las muestras de banco de semillas y de la vegetación en pie fue bajo, tal cual lo observado en pastizales similares (Peco *et al.*, 1998, Funes *et al.*, 2001). Sin embargo, la composición del banco de semillas permitió diferenciar los tratamientos y grupos de vegetación estudiados. Las muestras tomadas en las áreas clausuradas tuvieron una mayor abundancia de semillas de las especies de gramíneas dominantes, aumentando la similitud con la vegetación establecida. Contrariamente, en las áreas pastoreadas las gramíneas no palatables dominantes estuvieron ausentes en el banco de semillas. En el caso de las dicotiledóneas, mayormente herbáceas y anuales, tuvieron una representación mayor en el banco de semillas que en la vegetación establecida, probablemente debido a la alta producción de semillas (Grime, 2001) y a su escasa biomasa al estado adulto.

Lo argumentado anteriormente quedó evidenciado en algunas respuestas observadas a nivel de especie. Por ejemplo, *Aristida spgazzinii* es una gramínea no palatable (Rúgolo de Agrasar *et al.*, 2005) que domina ampliamente en presencia de pastoreo (capítulo 2 de esta tesis); sin embargo, su presencia en el banco de semillas fue prácticamente nula. Otras especies, como *Vulpia* spp., gramíneas anuales, fueron muy abundantes en el banco de semillas de áreas pastoreadas y clausuradas aunque fue menos abundante en la vegetación en pie. Otras especies de este género han mostrado comportamientos similares (Lunt, 1990, Ghermandi, 1997). *Vulpia fasciculatus* forma un banco de semillas transitorio durante el verano, pero su representación en la vegetación establecida depende de la creación de pequeños claros que reúnan condiciones favorables para su desarrollo (Thompson & Grime, 1979). *Soliva pterosperma* es una dicotiledónea nativa, anual, frecuente en pastizales degradados (Cabrera, 1963). Su presencia en el banco de semillas fue importante, alcanzando alta abundancia en las áreas pastoreadas. Sin embargo, en este trabajo no se registró ningún

ejemplar de esta especie en las parcelas censadas, aunque se han observado ejemplares en el área de estudio (A. Loydi, observación personal). De manera similar, algunas especies de dicotiledóneas mostraron valores bajos de cobertura en la vegetación, pero su presencia en el banco de semillas es importante (e.g. especies de los géneros *Apium*, *Helianthemum*, *Oxalis*, *Pelleteria*, *Petrorraghia*). Todas estas especies coinciden en dos aspectos de su desarrollo: su tamaño adulto es en general pequeño, pero producen una gran cantidad de semillas. Otras especies que merecen ser destacadas son *Piptochaetium montevidense* y *P. stipoides*, ya que ambas especies tuvieron abundancias similares en la vegetación en pie en condiciones de pastoreo y clausura (ver capítulo 2 de esta tesis); y su presencia en el banco de semillas fue importante en ambas áreas.

El pastoreo en los pastizales serranos del Sistema de Ventania no sólo afecta la vegetación establecida (de Villalobos & Zalba, 2010), sino también el banco de semillas. En particular se reduce la abundancia de semillas de gramíneas dominantes en las condiciones menos degradadas. Esto en principio podría limitar la velocidad de recuperación del pastizal, sobre todo en áreas donde se han producido extinciones localizadas de especies (Suding *et al.*, 2004). Sin embargo, poco tiempo después del retiro de los animales la disponibilidad de semillas de estas especies aumentó. La respuesta observada demuestra el potencial de recuperación del pastizal serrano, ya mencionado en otros casos (Loydi & Zalba, 2009, de Villalobos & Zalba, 2010).

CAPÍTULO 4.

Emergencia de plántulas bajo condiciones de pastoreo y de clausura

4.1 Introducción

El establecimiento de nuevos individuos representa un periodo crítico para la perpetuación de las especies vegetales que se reproducen sexualmente (Janecek & Leps, 2005), y depende de la disponibilidad de semillas y de un ambiente favorable para la emergencia y supervivencia de las plántulas. Grubb (1977) definió las condiciones necesarias para la emergencia y supervivencia como el nicho de regeneración; constituyendo éstos los sitios seguros para el establecimiento de plántulas (Harper, 1967). Los sitios seguros reúnen condiciones abióticas (temperatura, humedad, luz) y bióticas (herbivoría, cobertura vegetal, acumulación de mantillo, competencia) favorables para el establecimiento de plántulas (Kinloch & Friedel, 2005a).

El efecto del mantillo sobre el establecimiento de las plántulas dependería de la magnitud de su acumulación (Donath & Eckstein, 2008), pudiendo variar desde negativo a levemente positivo en ecosistemas de pastizales (Xiong & Nilsson, 1999). En situaciones de estrés (e.g. sequía) la presencia de mantillo puede mejorar las condiciones abióticas de los micrositos (i.e. temperatura y humedad) favoreciendo el establecimiento de plántulas (Eckstein & Donath, 2005). La competencia con la vegetación establecida es otro factor importante en el establecimiento de plántulas. En general, la competencia con la vegetación establecida tiene un efecto negativo sobre el establecimiento de plántulas (Foster & Gross, 1997, Moretto & Distel, 1998, Hagenah *et al.*, 2009), aunque su cobertura aérea puede favorecer el establecimiento en condiciones climáticas adversas al mejorar las condiciones microclimáticas (Ryser, 1993, Xiong *et al.*, 2003, Donath *et al.*, 2006).

Los disturbios a diferentes escalas espaciales y temporales son importantes determinantes de la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas. En los ecosistemas de pastizal, el pastoreo constituye uno de los disturbios más comunes, y su efecto en el establecimiento de plántulas es variable. El pastoreo comúnmente disminuye el efecto competitivo de la vegetación establecida (Hulme, 1996) y la acumulación excesiva de mantillo (Altesor *et al.*, 2006), favoreciendo el reclutamiento de algunas especies (Bertness & Callaway, 1994). La presencia de estiércol provocaría un efecto similar (Dai, 2000, Bakker & Olf, 2003). Asimismo, la herbivoría puede provocar remoción del suelo superficial, generando sitios apropiados para el establecimiento de plántulas (Bakker & Olf, 2003, Bassett *et al.*, 2005). Por otra parte, el pastoreo puede disminuir el reclutamiento al consumir semillas (Malo & Suárez, 1995, Hulme, 1996, Crawley, 2000) o plántulas (Fenner & Thompson, 2005), o por la destrucción directa de los sitios seguros para el establecimiento (Kinloch & Friedel, 2005a). La creación de parches de suelo desnudo (Bakker & Olf, 2003, de Villalobos & Zalba, 2010) y la compactación del suelo por el pastoreo (Drewry *et al.*, 2008) generan micrositios con menor disponibilidad de agua y nutrientes (Kirby, 2007), disminuyendo las chances de establecimiento de nuevas plantas (Bassett *et al.*, 2005, Alameda & Villar, 2009).

En los pastizales serranos del Sistema de Ventania el pastoreo por caballos cimarrones provoca un aumento en la diversidad de especies (capítulo 2 de esta tesis); favoreciendo en particular a especies de arbustos, especies con crecimiento en roseta, dicotiledóneas anuales y gramíneas no palatables (de Villalobos & Zalba, 2010). Contrariamente, la exclusión del pastoreo favorece la presencia de gramíneas perennes palatables (de Villalobos & Zalba, 2010), dominantes en la condición prístina del pastizal (Frangi & Bottino, 1995). Por su parte, el banco de semillas de dicotiledóneas es abundante en ambas condiciones (con y sin pastoreo de caballos cimarrones); mientras que, la disponibilidad de semillas de gramíneas es mayor en las áreas sin pastoreo (capítulo 3). La diversidad de

especies en presencia o ausencia de pastoreo reflejaría la disponibilidad de semillas y de sitios seguros para la emergencia y posterior supervivencia de plántulas bajo ambas condiciones (Olf & Ritchie, 1998).

La ausencia de pastoreo intensifica la competencia por recursos y la acumulación de mantillo (Moretto & Distel, 1998, Liira & Zobel, 2000, Altesor *et al.*, 2006); mientras que, en su presencia las condiciones abióticas de los micrositios se tornarían más limitantes. La hipótesis de trabajo de este capítulo de la tesis establece que la emergencia de plántulas en el pastizal en estudio está controlada en forma significativa por factores bióticos (competencia, mantillo) bajo condiciones de exclusión del pastoreo, y por factores abióticos (suelo desnudo, compactación, fertilidad) bajo condiciones de pastoreo. El objetivo fue determinar el efecto sobre la emergencia de plántulas (1) de la competencia aérea y subterránea y la acumulación de mantillo en áreas sin pastoreo, y (2) de la cobertura vegetal, la remoción del suelo superficial y el agregado de mantillo o estiércol en áreas pastoreadas.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Diseño del Experimento

Se comparó la emergencia de plántulas de gramíneas y dicotiledóneas en distintos micrositios de un área clausurada al ganado equino desde hace al menos 15 años y en un área sometida a alta intensidad de pastoreo por caballos cimarrones. Dado que la colonización de los sitios seguros para el establecimiento de plántulas depende primariamente de la disponibilidad de semillas, en cada micrositio se sembraron 50 semillas de *Nassella trichotoma* de manera tal de asegurar que la disponibilidad de semillas no constituyera un factor limitante para la emergencia de plántulas. Así, la respuesta de esta especie a los distintos micrositios se esperaba que se correspondiera sólo con la calidad de los

micrositios evaluados. *N. trichotoma* es una gramínea perenne nativa, factible de reconocer en el estadio de plántula. La especie está escasamente representada en el banco de semillas, si bien se encuentran ejemplares adultos en zonas pastoreadas y clausuradas. Se tuvo especial cuidado en no disponer parcelas en cercanías (< 1 m) de matas de esta especie. Se realizó un ensayo de germinación en condiciones controladas de invernáculo (temperatura: 25/15°C y fotoperíodo de 12 hrs) durante un mes, utilizando cajas de petri (n= 10) con 50 semillas cada una. Se determinó que las semillas usadas poseían un poder germinativo promedio del 30%, con lo cual se esperaba que nacieran hasta 15 plántulas de *N. trichotoma* por parcela. Todos los micrositios consistieron en parcelas circulares de 10 cm de diámetro, y se instalaron en marzo de 2008. A partir de entonces la emergencia de plántulas se registró mensualmente hasta marzo de 2010, resultando en 23 fechas de muestreo. En cada oportunidad las plántulas emergidas se marcaron con anillos de alambre de cobre, sin ser removidas. Todas las parcelas se instalaron aleatoriamente en un área homogénea de aproximadamente 1 ha dentro de la zona pastoreada y en un área de igual tamaño dentro del área clausurada.

En el área clausurada se establecieron micrositios con distinto nivel de competencia y de mantillo, resultando en seis tratamientos en total. La mitad de ellos presentaron suelo desnudo (SD), y la otra mitad suelo cubierto por mantillo (M). Dentro de cada uno de estos dos niveles, un tratamiento consistió en micrositios naturales con competencia aérea y subterránea (CC), otro en micrositios sin competencia aérea (SA), y un tercer tratamiento consistió en micrositios sin competencia aérea ni subterránea (SC).

Los tratamientos con suelo desnudo se generaron removiendo la cubierta natural de mantillo sin dañar el suelo. En tanto para los tratamientos con suelo cubierto por mantillo se procedió de la misma manera que en el caso anterior, pero luego las parcelas se cubrieron con material recolectado de plantas en pie, sin semillas. El material se recolectó y se dejó secar al aire en condiciones de laboratorio. Luego se cortó en trozos de 2 cm de largo y se dispuso a razón de 2 g

por parcela, formando una capa de ca. 1cm de espesor. La cantidad de mantillo agregado representó 250 g.m^{-2} , y se aproxima a lo medido en condiciones naturales dentro del área excluida al pastoreo. Por otra parte, los tratamientos sin competencia aérea se lograron cortando periódicamente la biomasa aérea hasta el nivel del suelo en un área circular de 30 cm de radio centrada en cada parcela, y los tratamientos sin competencia subterránea enterrando en el suelo tubos metálicos de 10 cm de diámetro y 30 cm de largo. Las semillas de *N. trichotoma* se situaron sobre el suelo luego de establecidos los tratamientos. En los tratamientos con agregado de mantillo, se lo aplicó inmediatamente después de la colocación de las semillas, cubriéndolas totalmente. Cada tratamiento se replicó ocho veces, excepto el tratamiento de suelo desnudo con competencia aérea y subterránea (SD-CC) que estuvo replicado siete veces, y el tratamiento de suelo cubierto por mantillo y sin competencia aérea (B-SA) que estuvo replicado nueve veces. El total de parcelas fue de 48. En todos los tratamientos existió una parcela donde no se sembraron semillas de *N. trichotoma*, sirviendo como control para estimar su emergencia natural.

En el área pastoreada se establecieron seis tratamientos. Uno de los tratamientos consistió en micrositios naturales con vegetación, pastoreados por caballos cimarrones (V). Dos de los tratamientos restantes presentaron suelo desnudo (SD) y otros dos suelo cubierto por mantillo (M), en uno de cada uno de ellos se removió superficialmente el suelo (R). Un último tratamiento consistió en parches de suelo desnudo cubiertos con estiércol (E).

Los micrositios con vegetación se seleccionaron en sectores cubiertos por gramíneas, alejados ($> 1 \text{ m}$) de arbustos o rocas. Adicionalmente se eligieron áreas sin cobertura vegetal, donde se removió el mantillo en caso de estar presente. En estos sitios se localizaron las parcelas de los demás tratamientos. En los tratamientos con agregado de mantillo se procedió de la manera indicada para los tratamientos aplicados dentro del área clausurada. La remoción del suelo se realizó utilizando una pala de jardín, con la cual se removieron (sin rotar) los 2 cm

superficiales de suelo, simulando la remoción de suelo producida por animales pequeños en el área (i.e. roedores, liebres, peludos) y por el pisoteo de los caballos. Los tratamientos con cobertura de estiércol se lograron esparciendo estiércol de caballo (seco al aire y disgregado) sobre las parcelas en capas de 1 cm de espesor, lo cual representó aproximadamente 3 g de peso (ca. 380 g.m⁻²). Como se desconocía el contenido de semillas del estiércol, en estos tratamientos no se contabilizaron aquellas plántulas que estaban claramente enraizadas en el estiércol. En todos los casos se establecieron 15 parcelas, pero debido a las actividades de los caballos cimarrones y de otros animales, algunas parcelas fueron destruidas en distintos momentos del experimento. Al final de la experiencia éste resultó en un total de 14 parcelas para los tratamientos de suelo desnudo (SD) y suelo con vegetación (V), 13 parcelas para el tratamiento de suelo desnudo y removido (SD-R), y 11 parcelas para los tratamientos con suelo cubierto por mantillo y removido (M-R), suelo cubierto por mantillo (M) y suelo cubierto por estiércol (E). En total se conservaron intactas 74 parcelas de las 90 establecidas. Todos los tratamientos incluyeron dos parcelas sin agregado de semillas de *N. trichotoma* que sirvieron como controles de reclutamiento natural de esta especie. Algunas de estas parcelas se perdieron, quedando dos parcelas control en los tratamientos con suelo desnudo y suelo con vegetación, y una parcela en los demás tratamientos.

4.2.2 Análisis Estadístico

Se evaluó la emergencia acumulada de plántulas de *N. trichotoma*, de otras gramíneas, de dicotiledóneas y del total de plántulas emergidas naturalmente, a través de análisis de varianza completamente aleatorizado. Este último valor (total de plántulas) representa la emergencia natural de plántulas sin considerar las plántulas de *N. trichotoma*. Todos los datos fueron transformados por rangos para alcanzar normalidad y homocedasticidad (Zar, 1999). Se compararon las medias

de los tratamientos con pruebas de Tukey con una probabilidad de error global del 5%. Todos los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa InfoStat (2008)

Se realizaron contrastes *a priori* para la emergencia natural de gramíneas y dicotiledóneas con el objetivo de detectar diferencias en el conjunto de los micrositios (Tabla 4.1). Para el área de clausura se comparó el establecimiento promedio de plántulas entre áreas con competencia aérea y subterránea y sin competencia aérea y subterránea, independientemente de la cobertura del suelo; para detectar efectos de la competencia en el establecimiento. Lo mismo se hizo entre parcelas con suelo desnudo y parcelas cubiertas por mantillo, independientemente de su nivel de competencia, buscando detectar efectos del mantillo en el establecimiento. Con igual intensidad, en el área pastoreada se realizaron contrastes para comparar áreas con suelo desnudo y áreas cubiertas por mantillo, independientemente de la remoción del suelo; y entre las parcelas con y sin remoción de suelo, independientemente del agregado de mantillo.

Tabla 4.1. Coeficientes asignados a los tratamientos en los contrastes analizados. SD vs M: comparación entre tratamientos con suelo desnudo (SD) o cubiertos por mantillo (M). CC vs SC: comparación entre los tratamientos con (CC) y sin competencia (SC). +R vs -R: comparación entre los tratamientos con y sin remoción superficial del suelo (R). E: suelo cubierto por estiércol, SA: micrositios sin competencia aérea, V: suelo con vegetación.

Clausura	SD-CC	SD-SA	SD-SC	M-CC	M-SA	M-SC
CC vs SC	1	0	-1	1	0	1
SD vs M	1	1	1	-1	-1	-1

Pastoreo	V	SD	SD-R	M	M-R	E
SD vs M	0	1	1	-1	-1	0
-R vs +R	0	1	-1	1	-1	0

4.3 Resultados

4.3.1 Área Clausurada

Durante el período analizado se registró un total de 521 plántulas (12% de *N. trichotoma*, 57% de otras gramíneas y 31% de dicotiledóneas). El pico de emergencia ocurrió en el mes de marzo con 112 plántulas. Las plántulas de *N. trichotoma* emergidas alcanzaron un 10% del total de plántulas esperadas (63 de 630), registrándose sólo una plántula de *N. trichotoma* en las parcelas control; por lo que se consideró despreciable la emergencia natural de esta especie.

La emergencia de plántulas se diferenció de acuerdo al nivel de competencia en los diferentes microsítios (Figura 4.1). La emergencia acumulada de plántulas a lo largo de 24 meses resultó mayor en los tratamientos sin competencia con respecto a aquellos con competencia aérea y subterránea ($F_{(5, 42)} = 3,08$, $p < 0,05$). Los tratamientos sin competencia aérea mostraron valores intermedios entre estos, sin ser estadísticamente diferentes a ninguno de ellos. En el caso de las semillas de *N. trichotoma*, se encontró una mayor emergencia en los tratamientos sin competencia ($F_{(5, 36)} = 3,16$, $p < 0,05$), y lo mismo ocurrió con las semillas de gramíneas emergidas naturalmente ($F_{(5, 42)} = 4,43$, $p < 0,01$). La emergencia de semillas de dicotiledóneas no varió entre los distintos tratamientos ($F_{(5, 42)} = 0,68$, $p > 0,60$).

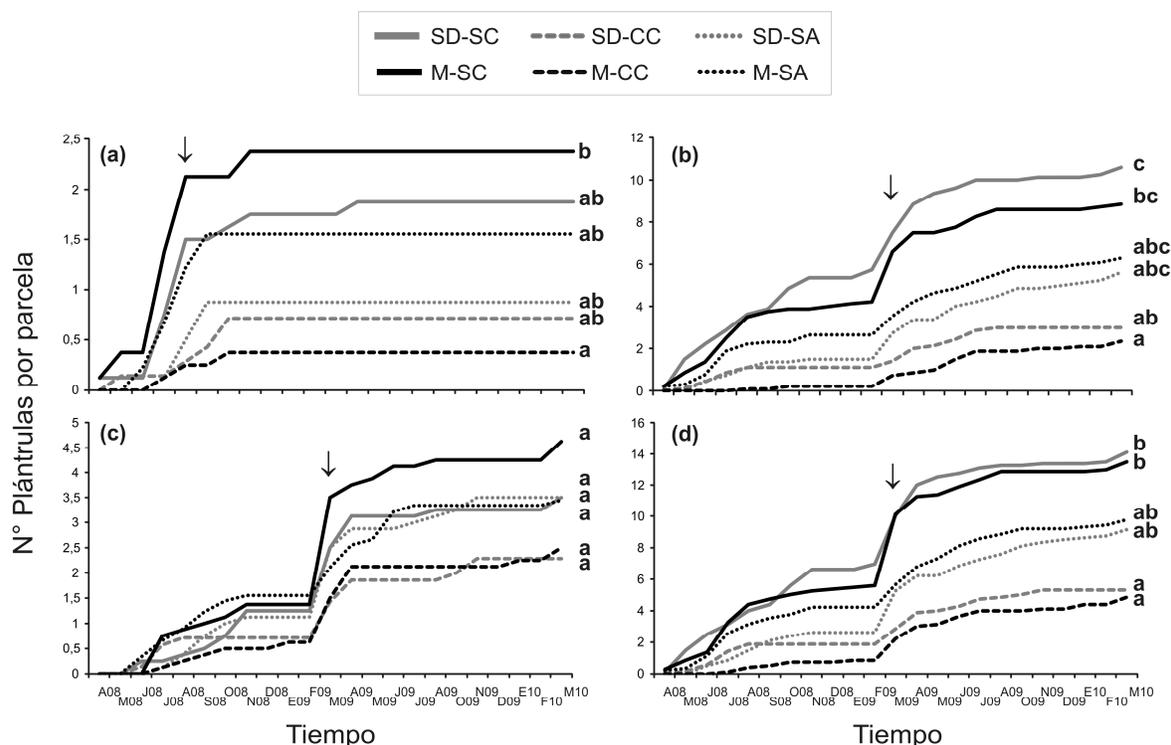


Figura 4.1. Emergencia acumulada de plántulas de (a) *Nassella trichotoma*, (b) otras gramíneas, (c) dicotiledóneas y (d) total de plántulas (gramíneas + dicotiledóneas) desde abril de 2008 (A08) hasta marzo de 2010 (M10) en el área clausurada al pastoreo. Las flechas indican el momento de mayor reclutamiento a lo largo del estudio. Valores de emergencia acumulada con distintas letras indican diferencias significativas entre las medias. M-CC micrositios con mantillo y con competencia; M-SA micrositios con mantillo y sin competencia aérea; M-SC; micrositios con mantillo y sin competencia; SD-CC micrositios con suelo desnudo y con competencia; SD-SA micrositios con suelo desnudo y sin competencia aérea; SD-SC: micrositios con suelo desnudo y sin competencia.

En general, exceptuando a las dicotiledóneas, se encontró un efecto positivo de la disminución de la competencia en la emergencia de plántulas (Contraste 1, Tabla 4.2). En cambio, el agregado de mantillo sobre el suelo no favoreció la emergencia de ningún tipo de plántula (Contraste 2, Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Resultados de los ANAVA para los contrastes en áreas clausuradas. SD vs M: comparación entre tratamientos con suelo desnudo o cubiertos por mantillo. CC vs SC: comparación entre los tratamientos con y sin competencia aérea y subterránea.

		Total		<i>N. trichotoma</i>		Gramíneas		Dicotiledóneas	
		$F_{(1, 42)}$	p	$F_{(1, 36)}$	p	$F_{(1, 42)}$	p	$F_{(1, 42)}$	p
Contraste 1	CC vs SC	14,80	p< 0,01	7,34	p< 0,05	20,89	p< 0,01	1,91	p> 0,15
Contraste 2	SD vs M	<0,001	p> 0,95	2,16	p> 0,15	0,59	p> 0,40	0,32	p> 0,55

4.3.2 Área Pastoreada

Se registraron 1293 plántulas a lo largo de todo el experimento (3,3% de *N. trichotoma*, 10,4% de otras gramíneas y 86,3% de dicotiledóneas). El mes con mayor emergencia fue marzo de 2008 con 550 plántulas. Las plántulas de *N. trichotoma* representaron un 4,3% del total de semillas viables (43 de 990 semillas), sin registrarse plántulas en las parcelas control

Los diferentes micrositios creados experimentalmente resultaron en valores de emergencia de plántulas diferentes (Figura 4.2). La emergencia natural total de plántulas resultó mayor en áreas con suelo removido y cubierto por mantillo con respecto a aquellas áreas con suelo sin remover o cubierto por vegetación. Las áreas con suelo desnudo y removido o cubiertas por estiércol mostraron valores de reclutamiento intermedio. Este mismo patrón se encontró para las plántulas de *N. trichotoma*, para el resto de las gramíneas y dicotiledóneas, todas ellas mostrando valores mayores de reclutamiento en áreas con suelo removido y cubierto por mantillo. En todos los casos el menor reclutamiento se encontró en las parcelas con vegetación intacta, aunque en general este valor no se diferenció estadísticamente del reclutamiento hallado en parcelas con suelo cubierto por estiércol y suelo desnudo.

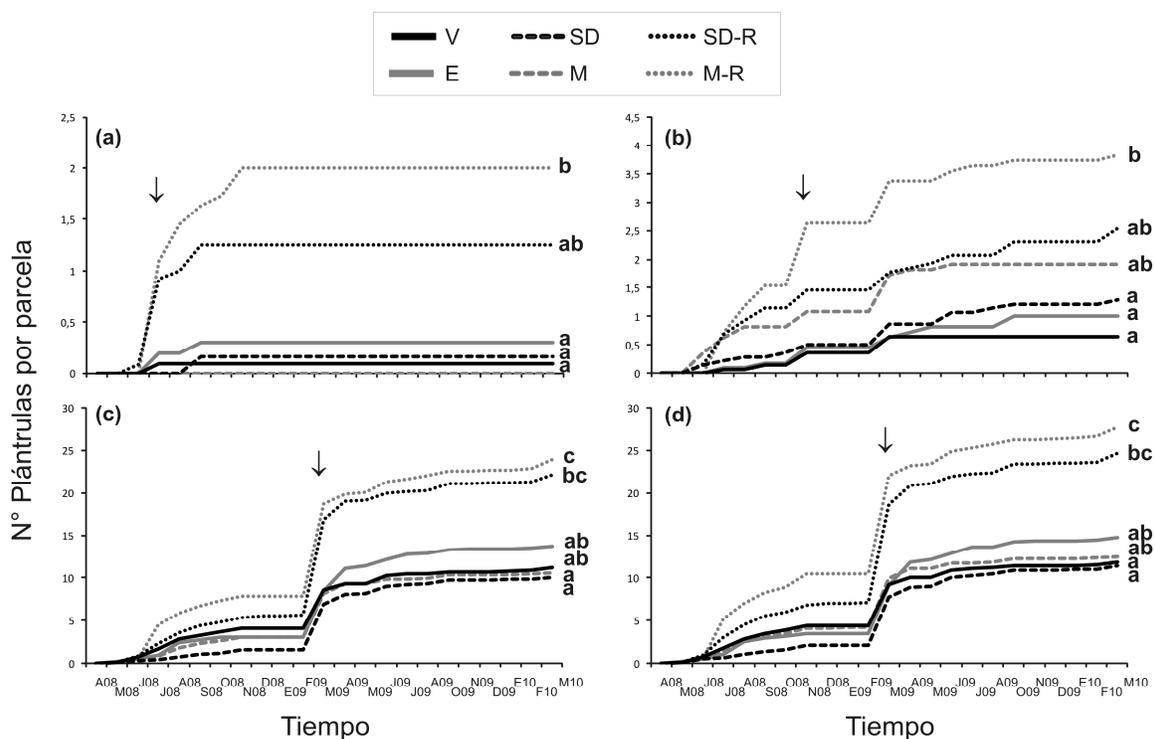


Figura 4.2. Emergencia acumulada de plántulas de (a) *Nassella trichotoma*, (b) otras gramíneas, (c) dicotiledóneas y (d) total de plántulas (gramíneas + dicotiledóneas) desde abril de 2008 (A08) hasta marzo de 2010 (M10) en el área pastoreada. Las flechas indican el momento de mayor reclutamiento a lo largo del estudio. Valores de emergencia acumulada con distintas letras indican diferencias significativas entre las medias. M: micrositos con cobertura de mantillo; M-R: micrositos con cobertura de mantillo y suelo removido; E: micrositos con estiércol; SD: micrositos con suelo desnudo; SD-R: micrositos con suelo desnudo y removido; V: micrositos con vegetación.

En general, la aplicación de mantillo sobre el suelo sólo favoreció la emergencia de plántulas de gramíneas (Contraste 1, Tabla 4.3). Mientras que la remoción superficial del suelo aumentó significativamente el reclutamiento de todos los tipos de plántulas evaluados (Contraste 2, Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Resultados de los ANAVA para los contrastes analizados en áreas clausuradas. SD vs M: comparación entre tratamientos con suelo desnudo o cubiertos por mantillo. +R vs -R: comparación entre los tratamientos con y sin remoción superficial del suelo.

		Total		<i>N. trichotoma</i>		Gramíneas		Dicotiledóneas	
		F _(1, 68)	P	F _(1, 49)	p	F _(1, 68)	p	F _(1, 68)	p
Contraste 1	SD vs M	1,15	p> 0,25	0,09	p> 0,75	4,90	p< 0,05	0,86	p> 0,35
Contraste 2	+R vs -R	24,50	p< 0,01	16,92	p< 0,01	4,30	p< 0,05	26,25	p< 0,01

4.4 Discusión

Los resultados obtenidos fueron parcialmente consistentes con la hipótesis que proponía que la emergencia de plántulas en áreas clausuradas está controlada por factores bióticos. Tanto la emergencia natural de gramíneas como la emergencia de *N. trichotoma* resultaron beneficiadas por la disminución de la competencia con la vegetación establecida, respuesta no observada en el caso de las dicotiledóneas. Para especies de gramíneas se ha observado que la competencia con la vegetación establecida disminuye la emergencia de plántulas (Moretto & Distel, 1998, Haugland & Tawfig, 2001, Liu & Han, 2007, Liu *et al.*, 2008) y, en general, la competencia con la vegetación establecida disminuye la emergencia y supervivencia de plántulas de distintas especies (Gordon *et al.*, 1989, Harrington, 1991, Adams *et al.*, 1992, Foster & Gross, 1997). En el caso de las especies dicotiledóneas, éstas parecen tener un banco de semillas persistente, y su presencia fue abundante en las áreas clausuradas (capítulo 3 de esta tesis). Sin embargo, su abundancia en la vegetación en pie disminuye significativamente en condiciones de clausura (capítulo 2 de esta tesis). Bajo dichas condiciones la emergencia de dicotiledóneas resultó mucho menor sin que se incrementara por la

disminución de la competencia ni por la aplicación de mantillo. Posiblemente estas especies requieran de disturbios de mayor intensidad que estimulen la germinación y emergencia de plántulas. La reproducción por semillas en pastizales dominados por especies perennes es importante a partir de disturbios severos (Grime, 2001). En el área se encuentra un número importante de especies oportunistas (i.e. anuales, exóticas) que podrían requerir disturbios de mayor magnitud que les permitan completar su ciclo, resultando incapaces de germinar y establecerse cuando la vegetación dominante no ha desaparecido.

El agregado de mantillo en las áreas clausuradas no afectó la emergencia de plántulas. En general, el principal efecto que tiene la presencia de mantillo es mejorar las condiciones microclimáticas de temperatura y humedad (Fowler, 1986, Donath & Eckstein, 2008), favoreciendo la emergencia de plántulas. Pero en las áreas clausuradas, la presencia de un estrato vegetal denso de la vegetación produce un efecto similar (Kruk *et al.*, 2006), protegiendo la superficie del suelo o disminuyendo la velocidad de circulación del aire sobre éste. Probablemente, este efecto de la vegetación en pie sobre o cercana a los micrositios reemplace el efecto positivo del mantillo aplicado sobre la superficie del suelo, contribuyendo a explicar la falta de respuesta al agregado de mantillo observada en la clausura.

En el área pastoreada, el mejoramiento de las características abióticas de los micrositios aumentó la emergencia de plántulas, lo cual resultó consistente con la hipótesis propuesta. La emergencia de gramíneas fue beneficiada por la presencia de mantillo. Este mejora las características de los micrositios, disminuyendo la amplitud térmica y aumentando la humedad en el suelo (Facelli & Pickett, 1991, Fenner & Thompson, 2005, Donath & Eckstein, 2008). En general, el mantillo inhibe en mayor medida a las especies de semillas pequeñas (Everham *et al.*, 1996, Fenner & Thompson, 2005); y muchas de las gramíneas del área poseen semillas de tamaño relativamente grande comparado con el *pool* total de semillas (A Loydi, observación personal). Por otra parte, la remoción de la capa

superficial del suelo fue el factor que más aumentó el reclutamiento de todos los grupos de especies estudiados. La remoción del suelo favorece el anclaje de las semillas y mejora la estructura del suelo, facilitando la infiltración del agua de lluvia, la aireación y la penetración de las raíces (Bassett *et al.*, 2005), lo que habría favorecido la germinación y emergencia de plántulas. La compactación elevada de los suelos por pisoteo del ganado favorece la erosión (Kirby, 2007), disminuyendo la disponibilidad de agua y oxígeno (Bassett *et al.*, 2005) y el reclutamiento de nuevos individuos (Bassett *et al.*, 2005, Alameda & Villar, 2009, Skinner *et al.*, 2009). Esto sugiere que la compactación asociada al sobrepastoreo podría poner un límite a la colonización por semillas. No obstante, la actividad de remoción del suelo superficial causada por distintos animales genera micrositios apropiados para la emergencia de plántulas de diversas especies (Grubb, 1976, Hobbs & Mooney, 1985). De esta forma, el pastoreo beneficia la emergencia de plántulas al remover el suelo, pero también la limita al disminuir la acumulación de mantillo y al crear micrositios con suelo desnudo no removido, que mostraron los menores valores de emergencia en este trabajo.

La colonización de los sitios seguros para el establecimiento de plántulas depende de la disponibilidad de semillas (Fenner & Thompson, 2005). La siembra realizada con semillas de *N. trichotoma* intentó superar esta potencial limitación en la emergencia de plántulas. En líneas generales la emergencia de esta especie se comportó de manera similar a la emergencia de los otros grupos (i.e. beneficiada por la disminución de la competencia en condiciones de clausura y por la remoción del suelo bajo condiciones de pastoreo), lo que muestra que la escasez por semillas podría ser un factor que limite la emergencia de las especies, pero que la disponibilidad de sitios seguros tiene un rol clave en el proceso de establecimiento de nuevos individuos.

En pastizales naturales dominados por especies de reproducción sexual, la disponibilidad de semillas y de sitios seguros para el establecimiento de plántulas

constituyen determinantes primarios en la regeneración de las especies. El pastoreo, puede afectar en forma negativa la disponibilidad de semillas (ver capítulo 3 de esta tesis, Bertiller, 1992, O'Connor & Pickett, 1992, Ortega *et al.*, 1997, Sternberg *et al.*, 2003) y de sitios seguros para el establecimiento de plántulas (Bullock, 2000, Kinloch & Friedel, 2005a). No obstante, la exclusión del disturbio por pastoreo puede tener un efecto similar, particularmente en lo referente a la disponibilidad de sitios seguros. La solución de compromiso para los pastizales serranos del Sistema de Ventania sería un grado de disturbio tal que no limite la regeneración por semillas, ya sea por escasez de las mismas o falta de sitios seguros, favoreciendo de este modo la expresión máxima de diversidad vegetal (capítulo 2 de esta tesis).

CAPÍTULO 5.

Resiliencia frente al pastoreo

5.1 Introducción

El concepto de resiliencia resulta central en el análisis teórico de la respuesta de los ecosistemas a los disturbios (Gunderson, 2000), definiéndose como la capacidad del sistema de retornar a su estado inicial luego de un disturbio (Lepš *et al.*, 1982, Tilman & Downing, 1994). Cuanto mayor es la intensidad del disturbio que un sistema puede soportar regresando al estado original, mayor es su resiliencia. Un atributo de la resiliencia es la elasticidad, que se refiere a la velocidad de regreso hasta el estado original luego de un disturbio temporal (Grimm & Wissel, 1997). Así la resiliencia es la habilidad del sistema de mantener su integridad, estructural y funcional, cuando está sujeto a un disturbio (Holling, 1973). Pero los cambios estructurales y funcionales son reversibles hasta cierto umbral de disturbio, sobrepasado el cual el sistema pierde su integridad, cambiando a un estado estable alternativo (Westoby *et al.*, 1989, Carpenter *et al.*, 2001, Briske *et al.*, 2008).

El concepto de resiliencia y de umbral de disturbio adquieren relevancia en la planificación del manejo para la conservación (Díaz *et al.*, 2005) o la restauración de estados deseables (Mitchell *et al.*, 2000, Suding & Hobbs, 2009). Si la cantidad de disturbio no ha superado el umbral de transición a un nuevo estado estable, la restauración de la integridad estructural y funcional podría solo requerir de una disminución de la intensidad del disturbio. Por el contrario, si la cantidad de disturbio ha superado dicho umbral originando un nuevo estado

estable, la restauración requeriría de la aplicación de técnicas que permitan superar el umbral de transición hacia el estado deseable (Hobbs & Norton, 1996). Ejemplos de dichas técnicas incluyen el enriquecimiento del banco de semillas (Bakker & Berendse, 1999, Distel *et al.*, 2008, Schmiede *et al.*, 2009, Török *et al.*, 2010), el trasplante de ejemplares de la vegetación original (Middleton *et al.*, 2010), la fertilización (Klaudisová *et al.*, 2009, Spiegelberger *et al.*, 2010) y la realización de quemas controladas (Bóo *et al.*, 1997, Rostagno *et al.*, 2006, Ravi *et al.*, 2009).

La resiliencia al disturbio por pastoreo estaría determinada principalmente por la productividad del sistema y por su historia evolutiva con grandes herbívoros (Milchunas *et al.*, 1988, Cingolani *et al.*, 2005). Los modelos citados predicen mayor resiliencia en sistemas productivos que evolucionaron con grandes herbívoros, y menor resiliencia en sistemas poco productivos y sin historia evolutiva con grandes herbívoros. De ser así, la probabilidad de sobrepasar umbrales de transición entre estados estables alternativos es mayor en los últimos que en los primeros. Cualquiera fuese el caso, resulta imprescindible el monitoreo de los cambios en la vegetación luego de suprimido el disturbio, para conocer la necesidad de implementar estrategias de restauración específicas (Cuevas & Zalba, 2010).

Los pastizales serranos del Sistema de Ventania han evolucionado en su historia reciente bajo la influencia de condiciones climáticas y edáficas favorables para el crecimiento de los pastos, lo cual queda reflejado en la alta productividad de este componente de la vegetación (Pérez & Frangi, 2000). Por otra parte, habrían evolucionado bajo pastoreo por camélidos silvestres (Lauenroth, 1998), representados por guanaco (*Lama guanicoe*) principalmente, y sometidos a sequías y fuegos recurrentes. Es conocido que adaptaciones a la sequía y al fuego pueden resultar en exaptaciones en respuesta al pastoreo (Coughenour, 1985). Para este tipo de pastizal los modelos teóricos predicen una alta resiliencia

al pastoreo. El objetivo de este capítulo de la tesis fue evaluar dicha predicción mediante la comparación de la riqueza específica, la biomasa en pie y la composición botánica de la comunidad, entre áreas pastoreadas y áreas con distinta antigüedad de supresión del pastoreo.

5.2 Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en la Reserva Integral del Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET). Durante el período de estudio, las precipitaciones totalizaron 858 mm, 954 mm, 690 mm y 621 mm, en 2006, 2007, 2008 y 2009, respectivamente, de acuerdo a los registros diarios tomados por el cuerpo de guardaparques en un pluviómetro establecido en el área. En los cuatro años las precipitaciones se concentraron en primavera y verano (Figura 5.1).

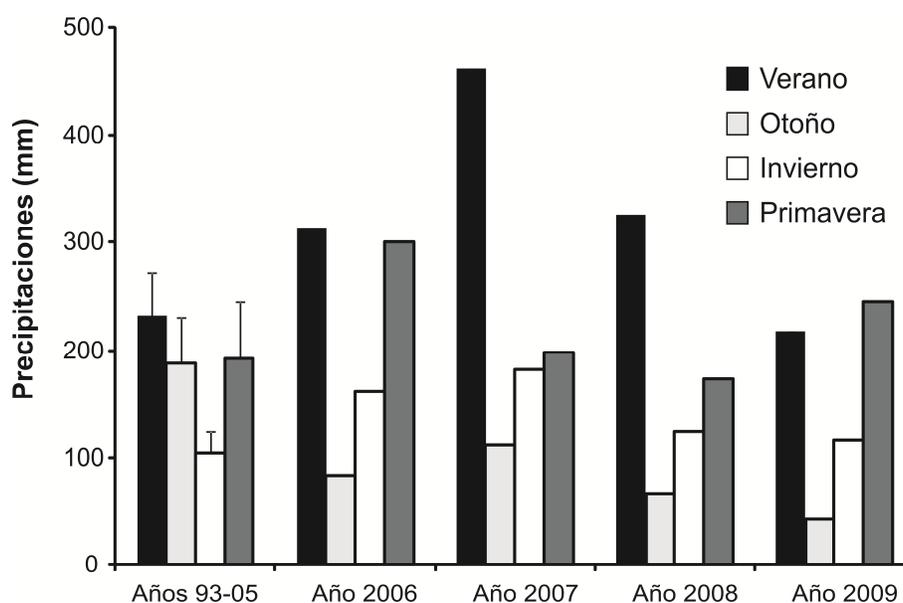


Figura 5.1. Precipitaciones estacionales durante el período 1993-2005 y durante los años de estudio (2006-2009). Las barras de error representan ± 1 error estándar.

5.2.1 Diseño de muestreo

En noviembre de 2006 se construyeron tres clausuras de 20 x 20 m en tres sitios diferentes, separados por una distancia de 250 m o más uno de otro, de similar orientación, pendiente y altura. En cada sitio se eligieron áreas estructuralmente homogéneas, sin salientes rocosas ni dominancia de arbustos. Cada clausura y la zona pastoreada adyacente constituyeron un bloque. Los muestreos de vegetación se realizaron a la fecha de construcción de las clausuras (diciembre 2006), y a los 12 (diciembre 2007), 24 (diciembre 2008) y 36 meses (diciembre 2009). En diciembre de 2009 también se realizaron muestreos de la vegetación en una clausura de aproximadamente 28 ha y 15 años de exclusión al pastoreo, próxima a los sitios antes referidos. Los muestreos se realizaron en tres áreas de 20 x 20 m, con orientación, altura y pendiente similares a las áreas clausuradas en 2006. Para asegurar la independencia de muestreo y atenuar problemas de pseudoréplica, las áreas estuvieron separadas entre sí por no menos de 250 m.

5.2.2 Toma de muestras y análisis estadístico

El muestreo de la vegetación para evaluar los cambios temporales en la riqueza y composición de especies se realizó en parcelas ($n=5$) de 1 m² distribuidas al azar dentro de las áreas excluidas al pastoreo o en área pastoreada aledañas, según correspondiera. En cada parcela se estimó visualmente la cobertura de todas las especies presentes. Para ello se utilizó una modificación de la escala de Braun-Blanquet (Sutherland, 1996), con incrementos de 10% para coberturas por encima del 5%. Con los datos obtenidos en las clausuras construidas en 2006 y en las áreas pastoreadas aledañas se evaluó el cambio en

la riqueza de especies a lo largo del tiempo a través de un análisis de medidas repetidas (InfoStat, 2008). Cuando la interacción tiempo por tratamiento (con y sin pastoreo) resultó significativa, ambos factores se analizaron por separado. En dicho caso, el efecto del tratamiento se analizó mediante prueba t para muestras apareadas, mientras que el efecto del tiempo (0/12/24/36 meses) dentro de cada tratamiento se evaluó mediante un análisis de la varianza anidado en bloque. Previo a la realización de todos los análisis, los datos fueron transformados a raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Zar 1999). En todos los casos las comparaciones múltiples se realizaron mediante la Prueba de Tukey, con una probabilidad de error global del 5%. Adicionalmente, en diciembre de 2009 se comparó mediante un análisis de la varianza simple la riqueza específica en situaciones de tres y 15 años de exclusión al pastoreo. Posteriormente, con el conjunto total de datos y mediante análisis de componentes principales (ACP) se evaluaron los cambios en la composición florística entre 2006 y 2009 y se compararon con la composición florística de la clausura de mayor antigüedad. Para ello se eliminaron aquellas variables (especies) que aparecieron en menos del 25% de los censos, ya que no aportaban una varianza importante a los datos (aproximadamente 10%). El análisis se realizó utilizando matrices de covarianza (Legendre & Legendre, 1998), previa transformación de los datos a arco-seno de la raíz cuadrada. Para facilitar la interpretación, sólo se consideraron las variables con un porcentaje de reconstrucción superior al 50% en el espacio definido por los dos primeros componentes principales.

Para evaluar los cambios temporales en la biomasa en pie se cosecharon a nivel del suelo muestras elegidas al azar dentro de las áreas excluidas al pastoreo y en áreas pastoreadas aledañas, las que se combinaron para constituir una muestra compuesta (0,2 m²) por tratamiento en cada bloque. En el laboratorio las muestras se lavaron bajo canilla para eliminar contaminantes y se secaron en estufa a 70°C hasta alcanzar peso constante (aproximadamente 72 h). El análisis de los cambios en biomasa se realizó de la misma manera que para la evaluación

de la riqueza de especies. En los casos en que se registró una interacción significativa entre tratamiento y tiempo, ambos factores se analizaron por separado. Se utilizaron pruebas t apareadas para evaluar el efecto del tratamiento (clausura/pastoreo) y análisis de la varianza anidado en bloque para evaluar el efecto del tiempo. Previo análisis, los datos se transformaron mediante logaritmo natural para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Zar, 1999). Las comparaciones múltiples se realizaron mediante prueba de Tukey. En diciembre de 2009 se comparó además mediante un análisis de la varianza simple la biomasa en pie en situaciones de tres y 15 años de exclusión al pastoreo. Todos los análisis se realizaron utilizando el programa InfoStat (2008).

5.3 Resultados

5.3.1 Variaciones temporales de la riqueza de especies y de la biomasa en pie en áreas pastoreadas y en áreas clausuradas

La riqueza total, y la riqueza de gramíneas y de dicotiledóneas en particular, se comportaron diferente a lo largo del tiempo en los distintos tratamientos, resultando significativas las interacciones entre ambos factores para la riqueza total ($F_{(3,14)} = 8,59$, $p < 0,01$), para la riqueza de pastos ($F_{(3,14)} = 3,47$, $p < 0,05$) y para la riqueza de dicotiledóneas ($F_{(3,14)} = 17,61$, $p < 0,01$). También la biomasa en pie mostró interacciones significativas entre tratamiento y tiempo ($F_{(3,14)} = 123,76$, $p < 0,01$). Habiendo resultado las interacciones entre tratamiento y tiempo significativas, se analizó el efecto de ambos factores por separado en todos los casos.

La riqueza total, y de gramíneas y dicotiledóneas en particular, resultaron

similares entre tratamientos (pastoreo y clausura) al inicio del experimento y a los 12 meses (Figura 5.2). A los 24 meses y a los 36 meses, la riqueza total y la riqueza de dicotiledóneas fueron mayores en las áreas pastoreadas, mientras que la riqueza de gramíneas fue mayor en las áreas clausuras a los 24 meses, únicamente.

En las áreas clausuradas la riqueza total disminuyó a la mitad a los 24 meses, y se mantuvo así hasta los 36 meses de exclusión del pastoreo (Figura 5.2). La riqueza de dicotiledóneas mostró el mismo patrón; mientras que, la riqueza de gramíneas no disminuyó significativamente en el período experimental. En las áreas pastoreadas, la riqueza de especies (total, de gramíneas y de dicotiledóneas) mostró una caída significativa a los 24 meses del periodo experimental.

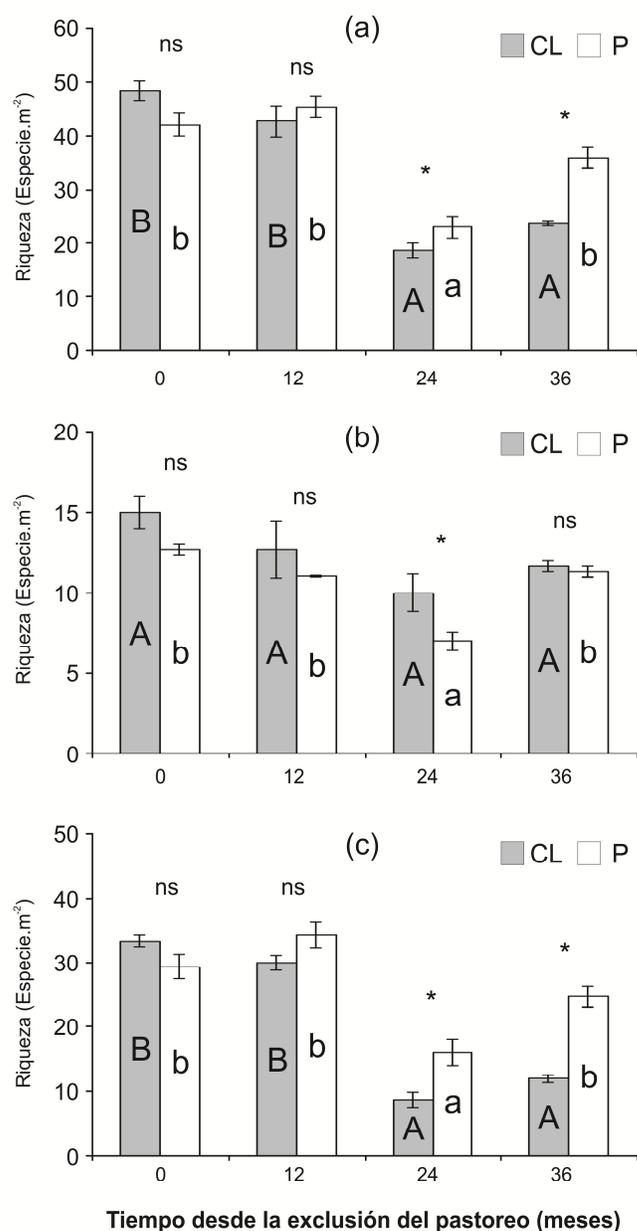


Figura 5.2. Variación temporal de la riqueza de especies total (a), de gramíneas (b) y de dicotiledóneas (c) en los tratamientos clausura (CL) y pastoreo (P). ns: indica diferencias no significativas entre las medias de los tratamientos, *: indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las medias de los tratamientos. Letra diferentes en las barras de cada tratamiento indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en el tiempo desde la exclusión del pastoreo. En mayúsculas se indica la clausura y en minúsculas las áreas bajo pastoreo. Las barras de error representan ± 1 error estándar.

La biomasa en pie del pastizal fue similar entre tratamientos (pastoreo y clausura) al inicio del experimento, resultando superior en las áreas clausuradas a los 12, 24 y 36 meses (Figura 5.3). En estas últimas, la biomasa en pie mostró un incremento significativo al cabo de los primeros 12 meses de exclusión del pastoreo, luego se mantuvo sin cambios significativos hasta el final del período estudiado. Contrariamente, en las áreas pastoreadas la biomasa en pie mostró una caída significativa a los 24 y 36 meses del periodo experimental.

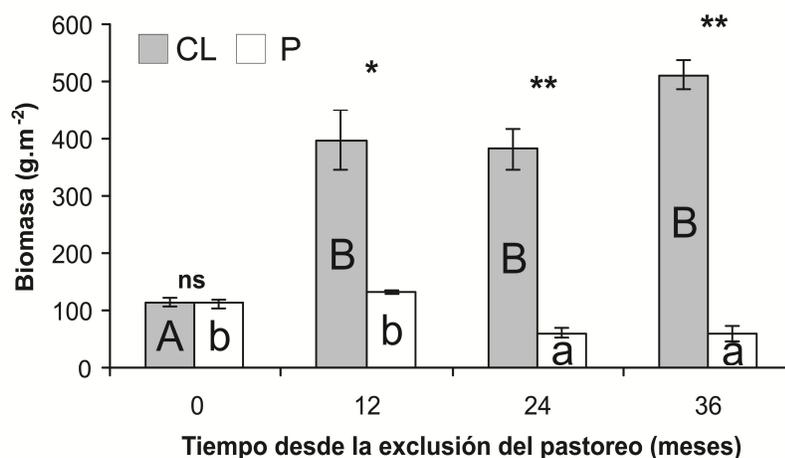


Figura 5.3. Variación temporal de la biomasa en pie en los tratamientos clausura (CL) y pastoreo (P). ns: indica diferencias no significativas entre las medias de los tratamientos, *: indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las medias de los tratamientos, **: indica diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre las medias de los tratamientos. Letras diferentes en las barras de cada tratamiento indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en el tiempo desde la exclusión del pastoreo. En mayúsculas se indica la clausura y en minúsculas para las áreas bajo pastoreo. Las barras de error representan ± 1 error estándar.

5.3.2 Comparación de la riqueza de especies y de la biomasa en pie entre áreas con 3 y 15 años de exclusión del pastoreo

Las áreas clausuradas con tres y 15 años de antigüedad no se diferenciaron en la riqueza de especies (Figura 5.4a) ni en la biomasa en pie (Figura 5.4b).

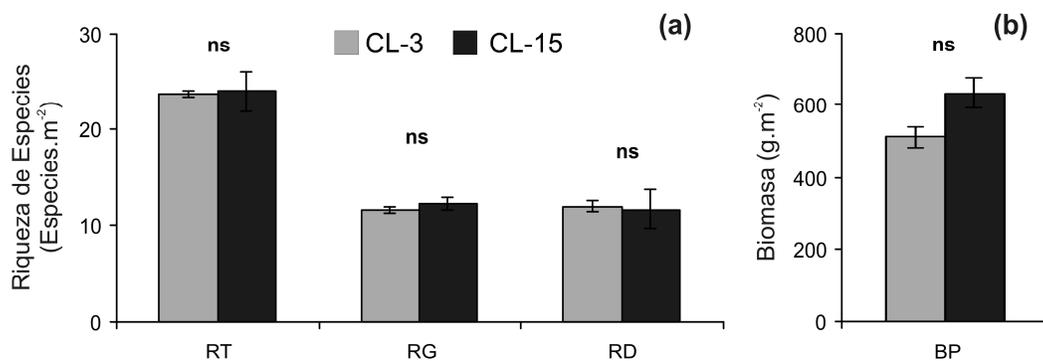


Figura 5.4. Riqueza específica (a) y biomasa en pie (b) en clausuras de tres años de antigüedad (CL-3) y en clausuras de 15 años de antigüedad (CL-15). BP: biomasa en pie, RD: riqueza específica de dicotiledóneas, RG: riqueza específica de gramíneas, RT: riqueza específica total, ns: indica diferencias no significativas entre las medias. Las barras de error representan ± 1 error estándar.

5.3.3 Cambios en la composición de la comunidad

Los dos primeros componentes principales del ACP, realizados con 64 variables (especies), explicaron un 48% de la varianza total de los datos. La composición botánica varió a lo largo del tiempo, pudiéndose detectar tres grupos (Figura 5.5). El grupo I comprendió los censos realizados en el año 2006, al

comienzo del experimento, y los censos realizados en las áreas pastoreadas en los años 2008 y 2009 (24 y 36 meses del periodo experimental, respectivamente). Este grupo se caracterizó por la abundancia de *Aristida spgazzinii*, *Chevreulia sarmentosa*, *Hebertia lahue*, *Mimosa rocae* y *Scleranthus annus*. Un segundo grupo (grupo II) comprendió los censos realizados a los 12 meses de iniciado el experimento (2007), en áreas pastoreadas y clausuradas. Este grupo se caracterizó por la dominancia de gramíneas como *Briza minor*, *Lolium multiflorum*, *Piptochaetium medium*, *Piptochaetium montevidense* y *Paspalum quadrifarium*, y dicotiledóneas como *Abutilon pauciflorum*, *Anemone decapetala*, *Chaptalia sinuata*, *Helianthemum brasiliense*, *Oxypetalum solanoides*, *Pelletieria verna* y *Rynchosida physocalix*. Un tercer grupo (grupo III) reunió los censos realizados en áreas con 24 y 36 meses de clausura y en áreas ubicadas en la clausura de mayor antigüedad (15 años). Este grupo se caracterizó básicamente por la dominancia de tres especies de gramíneas perennes: *Briza subaristata*, *Nassella trichotoma* y *Piptochaetium hackelii*.

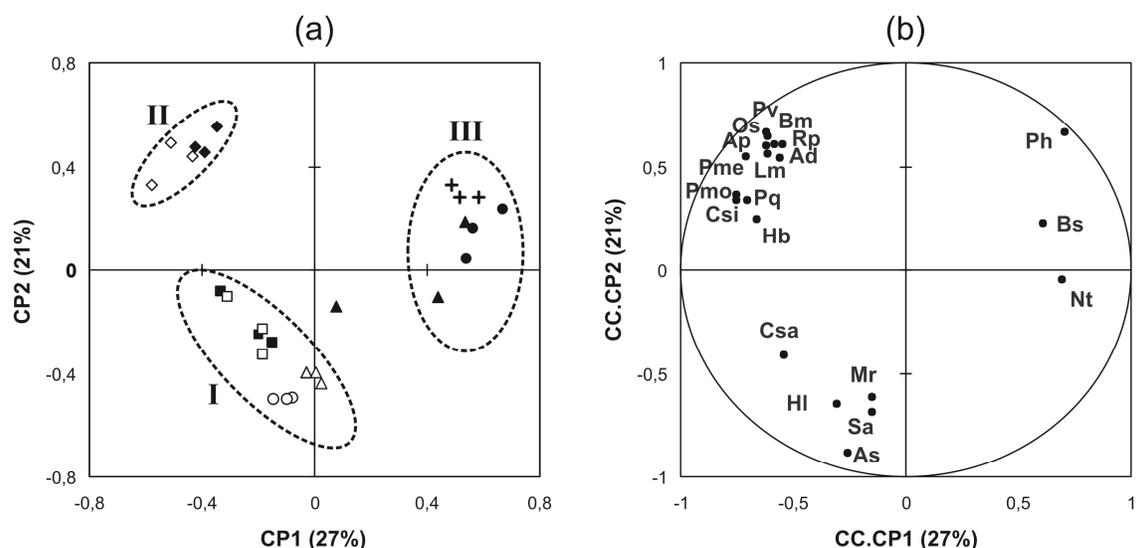


Figura 5.5. (a) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. Se indica el porcentaje de varianza explicados por cada componente principal. (b) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales. Los símbolos rellenos indican áreas de clausura y los símbolos vacíos áreas de pastoreo. Los distintos símbolos indican tiempo desde la exclusión del pastoreo, □: 0 meses, ◇: 12 meses, △: 24 meses y ○: 36 meses. El símbolo + representa la clausura de mayor antigüedad. CP: componente principal, CC.CP: coeficiente de correlación con el CP. Ad: *Anemone decapetala*, Ap: *Abutilon pauciflorum*, As: *Aristida spgazzinii*, Bm: *Briza minor*, Bs: *Briza subaristata*, Csa: *Chevreulia sarmentosa*, Csi: *Chaptalia sinuata*, Hb: *Helianthemum brasiliense*, HI: *Hebertia lahue*, Lm: *Lolium multiflorum*, Mr: *Mimosa rocae*, Nt: *Nassella trichotoma*, Os: *Oxypetalum solanoides*, Ph: *Piptochaetium hackelii*, Pme: *Piptochaetium medium*, Pmo: *Piptochaetium montevidense*, Pq: *Paspalum quadrifarium*, Pv: *Pelletieria verna*, Rp: *Rynchosida physocalix*, Sa: *Scleranthus annus*.

5.4 Discusión

Tal lo supuesto, el pastizal pampeano serrano mostró ser resiliente y elástico al disturbio provocado por el pastoreo de grandes herbívoros. Al cabo de tres años de exclusión al pastoreo las variables estructurales (biomasa en pie, composición florística y riqueza de especies) mostraron un alto grado de recuperación, como lo indica su acercamiento a los valores medidos en la clausura de 15 años de antigüedad y su alejamiento de los valores correspondientes a las áreas que se mantuvieron bajo pastoreo. Más aun, la composición florística del pastizal cambió en dirección a la que se supone representaría la comunidad dominante en la condición prístina (Frangi & Bottino, 1995). No obstante, es necesario reconocer que la recuperación observada haya estado en parte relacionada con la disminución en la densidad de caballos ocurrida en 2002 como consecuencia de una mortandad masiva por un temporal de lluvia (Scorolli et al., 2006), y desde 2006 por el retiro programado de caballos de la reserva (Smorzeñuk, 2008). Este reconocimiento igualmente no debilita la prueba de la hipótesis, ya que en un periodo relativamente corto de tiempo (<10 años, considerando desde el momento de la caída brusca en la densidad de caballos) el pastizal pampeano serrano mostró una alta capacidad de recuperación.

La supresión del pastoreo produjo una disminución en la riqueza de especies del pastizal, particularmente atribuible a la reducción de especies dicotiledóneas. Estos resultados coinciden con observaciones previas en el mismo ecosistema (ver capítulo 2 de esta tesis) y en pastizales similares de otras partes del mundo (Pykälä, 2005a, Stockton *et al.*, 2005, Altesor *et al.*, 2006). La mayor habilidad competitiva de las matas de pastos excluidas al pastoreo (Distel *et al.*, 1996, Dickson & Busby, 2009, Yelenik & Levine, 2010) representaría el proceso subyacente a la exclusión de dicotiledóneas. En coincidencia con lo argumentado, la biomasa en pie mostró una rápida recuperación en respuesta a la exclusión del pastoreo, alcanzando valores hasta tres veces mayores a los iniciales

transcurridos los primeros 12 meses de clausura. Al cabo de tres años de clausura los valores de biomasa en pie fueron similares a los valores de biomasa medidos en la clausura de 15 años de antigüedad y a valores previamente informados para el mismo pastizal en condiciones de clausura (Frangi *et al.*, 1980). Una posible explicación de la rápida recuperación de la biomasa en pie en este tipo de pastizal es que si bien el pastoreo de mediana intensidad disminuye el diámetro basal de las matas de pasto, incrementa la densidad de las mismas (Sala *et al.*, 1986), facilitando una rápida recuperación de la cobertura de estas por reproducción vegetativa, en condiciones de exclusión del pastoreo. Esta vía de recuperación es particularmente importante en condiciones de sequía, cuando la producción de semillas y su disponibilidad en el banco del suelo resultan escasas. La recolonización a partir de semillas del banco del suelo en sitios desprovistos de vegetación podría cobrar importancia en un plazo de tiempo mayor. La recolonización desde el banco de semillas o la lluvia de semillas y el crecimiento de individuos persistentes al disturbio constituyen vías posibles de recuperación a disturbios (Suding *et al.*, 2004, Cuevas & Zalba, 2010). Importante de destacar es el hecho que la recuperación de la biomasa del pastizal estaría evidenciando la recuperación de su capacidad funcional.

La composición florística del pastizal cambió más lentamente que los demás parámetros analizados. La composición de especies fue variando temporalmente en áreas clausuradas y pastoreadas, hasta llegar a diferenciarse por completo. En las áreas clausuradas comenzaron a dominar especies de gramíneas características de etapas serales tardías (Frangi & Bottino, 1995), cuya abundancia es mayor a intensidades bajas de pastoreo (capítulo 2 de esta tesis), tan pronto como a dos y tres años de cerradas al pastoreo. Por su parte, las áreas pastoreadas mantuvieron una composición muy diferente de las áreas clausuradas, siendo dominadas por especies de gramíneas no palatables como *Aristida spagazzinii* (Rúgolo de Agrasar *et al.*, 2005), y por varias especies de dicotiledóneas comúnmente presentes en sitios disturbados.

Durante el período estudiado, el pastizal se vio sometido a un período de sequía moderada desde mediados de 2008 hasta fines de 2009. Los efectos de la sequía se manifestaron de manera diferencial en las áreas pastoreadas y en las clausuras. Las áreas pastoreadas sufrieron más la sequía, perdiendo parte de la escasa biomasa presente y evidenciando una pérdida transitoria de especies. Contrariamente, en el mismo periodo las áreas clausuradas mantuvieron niveles relativamente altos de biomasa, aunque también perdieron especies dicotiledóneas, lo que posiblemente aceleró el proceso de pérdida de especies comúnmente observado en estos pastizales al excluir el pastoreo.

Las adaptaciones de las gramíneas al fuego resultan en exaptaciones al pastoreo (Coughenour, 1985), y la alta disponibilidad de recursos facilita la recuperación luego de la defoliación (Ferraro & Oesterheld, 2002). Por ende, la resiliencia del pastizal pampeano serrano al disturbio por pastoreo, tendría que ver con su historia evolutiva con pastoreo y fuego, y con la relativamente alta disponibilidad de recursos en el área. El alto grado de resiliencia facilita la recuperación retirado el disturbio, a diferencia de lo indicado para pastizales menos resilientes que requieren del desarrollo y aplicación de estrategias activas de restauración (Bakker *et al.*, 1996, Holmes & Cowling, 1997, Pywell *et al.*, 2002, Warren *et al.*, 2002). No obstante, en situaciones de utilización del pastizal para la producción ganadera, el hecho que sea resiliente no justifica su sobreutilización, que puede conducir a la extinción localizada de especies (O'Connor, 1991). En el otro extremo, la exclusión del disturbio por pastoreo y/o fuego en áreas naturales reducirían la diversidad florística por exclusión competitiva de las especies dominantes. En una y otra situación (uso ganadero o preservación del pastizal) el pastoreo moderado de grandes herbívoros favorecería el mantenimiento de la diversidad de especies vegetales nativas, sin comprometer la persistencia de las especies más pastoreadas. En las áreas naturales protegidas, el pastoreo moderado de grandes herbívoros exóticos podría suplir la ausencia de disturbios naturales (e.g. fuego, grandes herbívoros nativos) y cumplir un rol positivo en la

conservación de la biodiversidad.

Capítulo 6

Síntesis y Proyecciones Futuras

El presente trabajo de tesis tuvo entre sus principales soportes conceptuales a los modelos propuestos por Milchunas *et al.* (1988) y Cingolani *et al.* (2005). Según estos modelos, para pastizales productivos que evolucionaron con el pastoreo de grandes herbívoros cabe esperar que un grado de disturbio intermedio por pastoreo promueva la diversidad florística, y que los pastizales sean resilientes a este disturbio.

El pastizal serrano del Sistema de Ventania reúne características de pastizal productivo y, tal cual lo predicho, la mayor diversidad florística se observó a intensidades intermedias de pastoreo. La parte de la tesis que así lo demostró (capítulo 2) tuvo la particularidad de hacerlo a lo largo de un gradiente de pastoreo, a diferencia de estudios previos que se limitan en comparar áreas no pastoreadas con áreas pastoreadas. Además, se profundizó en el conocimiento mediante la exploración de mecanismos sospechados de subyacer el patrón de diversidad observado (Olf & Ritchie, 1998). Este último respondería en parte a la dinámica del banco de semillas (capítulo 3), y en parte a la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas (capítulo 4). Se observó que la abundancia y riqueza de semillas de dicotiledóneas resultó ser independiente del grado de disturbio por pastoreo, mientras que la densidad y riqueza de semillas de gramíneas fue máxima en condiciones de exclusión de herbívoros. Se espera que el comportamiento de ambos grupos florísticos en conjunto determinara una abundancia y riqueza de semillas relativamente alta a intensidades intermedias de

pastoreo, lo cual contribuiría a explicar en parte el patrón de diversidad florística observado. Por otra parte, los resultados mostraron que la emergencia de plántulas estuvo limitada por la competencia de la vegetación establecida en condiciones de clausura y por el suelo desnudo y compactado en condiciones de pastoreo. Ambas limitantes en los extremos opuestos del gradiente de pastoreo explicarían en forma complementaria (con la abundancia y riqueza de semillas en el banco) la mayor diversidad florística a intensidades intermedias de pastoreo.

La incertidumbre acerca del grado de resiliencia al pastoreo del pastizal serrano del Sistema de Ventania resultaba mayor, ya que su historia de herbivoría en tiempos evolutivos recientes no es del todo bien conocida. Las suposiciones varían desde una baja (Milchunas *et al.*, 1988) a una relativamente alta intensidad de disturbio por grandes herbívoros (Cingolani *et al.*, 2005). En caso de haber ocurrido lo último, el pastoreo habría sido protagonizado principalmente por el guanaco y el venado de las pampas, que se conoce tenían una amplia distribución en el país antes de la llegada del hombre europeo (Hudson, 1929, Lauenroth, 1998). Por otro lado, la sequía y el fuego habrían recurrido históricamente en el pastizal (Barrera & Frangi, 1997), y es conocido que adaptaciones a ambos factores pueden resultar en exaptaciones al pastoreo (Coughenour, 1985). En conjunto, podría asumirse cierta presión evolutiva para la selección de adaptaciones asociadas con la resistencia al pastoreo y el desarrollo de resiliencia al disturbio causado por el mismo. Esto quedó demostrado por la rápida recuperación de la integridad estructural y funcional al suprimir el pastoreo.

Desde el punto de vista de la conservación de los recursos, los resultados obtenidos permiten sugerir intensidades intermedias de pastoreo por grandes herbívoros como herramienta de manejo para promover la diversidad vegetal en el pastizal serrano del Sistema de Ventania. La seguridad de tal práctica tendría respaldo en el alto grado de resiliencia al pastoreo de este ecosistema.

Este trabajo de tesis genera nuevas preguntas y alumbra potenciales líneas de investigación para el futuro. En primer lugar, y dado el plazo perentorio de un trabajo de tesis, sería importante continuar indagando los cambios estructurales y funcionales en las áreas excluidas del pastoreo al inicio de la tesis para profundizar en el entendimiento de la resiliencia del pastizal al disturbio por pastoreo. Por otra parte, la caracterización del banco de semillas realizada debería continuarse para encontrar respuestas a preguntas sobre la persistencia del banco de semillas de especies y grupos funcionales claves, y los requerimientos para el establecimiento de plántulas. También surgen interrogantes sobre el comportamiento particular de especies claves del pastizal en relación al pastoreo. Especies dominantes en condiciones de exclusión del pastoreo tienden a extinguirse localmente en presencia del mismo, como es el caso de *Piptochaetium hackelii*. Sería importante conocer si dicho comportamiento está relacionado con la falta de tolerancia al pastoreo o si más bien obedece a una alta preferencia y selectividad de los herbívoros.

En lo que respecta a potenciales líneas de investigación sobre el tema, dos que parecen relevantes serían el estudio de la diversidad vegetal a diferentes escalas espaciales (diversidad alfa, beta y gama) y su relación con diferentes tipos de disturbio y con su combinación (e.g. pastoreo y fuego). También en el caso particular de la utilización del pastizal para la producción ganadera resultaría importante describir y entender los efectos de la carga animal y del sistema de pastoreo sobre la diversidad vegetal, teniendo en cuenta su relación con la productividad y la estabilidad temporal de los mismos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aboling, S., Sternberg, M., Perevolotsky, A. y Kigel, J. (2008) Effects of cattle grazing timing and intensity on soil seed banks and regeneration strategies in a Mediterranean grassland. *Community Ecology*, 9: 97-106.
- Adams, T.E., Sands, P.B., Weitkamp, W.H. y McDougald, N.K. (1992) Oak seedling establishment on California rangelands. *Journal of Range Management*, 45: 93-98.
- Alameda, D. y Villar, R. (2009) Moderate soil compaction: Implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species. *Soil and Tillage Research*, 103: 325-331.
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R.B., Sarasola, M. y Paruelo, J.M. (2006) Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17: 323-332.
- Bakker, E.S. y Olff, H. (2003) Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14: 465-474.
- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M. y Thompson, K. (1996) Seeds banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461-490.
- Bakker, J.P. y Berendse, F. (1999) Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 63-68.

- Barrera, M. (1991) *Estudios ecológicos en las comunidades con arbustos de la Sierra de la Ventana*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Barrera, M.D. y Frangi, J.L. (1997) Modelo de estados y transiciones de la arbustificación de pastizales de Sierra de la Ventana, Argentina. *Ecotrópicos*, 10: 161-166.
- Bassett, I.E., Simcock, R.C. y Mitchell, N.D. (2005) Consequences of soil compaction for seedling establishment: implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology*, 30: 827-833.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K. y Willems, J.H. (1998) Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12: 834-842.
- Bertiller, M.B. (1992) Seasonal variation in the seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. *Journal of Vegetation Science*, 3: 47-54.
- Bertness, M.D. y Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 191-193.
- Bilenca, D. y Miñarro, F. (2004) *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVP) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bóo, R.M., Peláez, D.V., Bunting, S.C., Mayor, M.D. y Elía, O.R. (1997) Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments*, 35: 87-94.

- Brailovsky, A.E. y Foguelman, D. (1998) *Memoria Verde. Historia ecológica de la Argentina*. Sudamericana, Buenos Aires.
- Briske, D.D., Bestelmeyer, B.T., Stringham, T.K. y Shaver, P.L. (2008) Recommendations for development of resilience-based state-and-transition models. *Rangeland Ecology and Management*, 61: 359-367.
- Bullock, J.M. (2000) Gaps and seedling colonization. En: *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities* (ed M. Fenner), pp. 375-395. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Burgos, J. (1968) El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. En: *Flora de la provincia de Buenos Aires* (ed A.L. Cabrera), pp. 33-100. Colección Científica INTA, Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. (1963) Flora de la Provincia de Buenos Aires. Parte IV. Compuestas. En. Colección Científica del I.N.T.A., Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14: 1-42.
- Cappannini, D., Scoppa, C.O. y Vargas Gil, J. (1971) Suelos de las Sierras Australes de la Provincia de Buenos Aires. *Reunión Sobre Geología de las Sierras Australes Bonaerenses*, pp. 203-234. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J.M. y Abel, N. (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems*, 4: 765-781.
- Chaneton, E.J., Perelman, S.B., Omacini, M. y León, R.J.C. (2002) Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions*, 4: 7-24.

- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. y Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Chapin III, F.S., Matson, P.A. y Mooney, H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Cingolani, A.M., Cabido, M.R., Renison, D. y Solís Neffa, V. (2003) Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14: 223-232.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I. y Díaz, S. (2005) Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15: 757-773.
- Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 199: 1302-1310.
- Coughenour, M.B. (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 852-863.
- Crawley, M.J. (2000) Seed predators and plant population dynamics. En: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd. ed. (ed M. Fenner), pp. 167-182. CABI International, Wallingford, UK.
- Cuevas, Y.A. y Zalba, S.M. (2010) Recovery of native grasslands after removing invasive pines. *Restoration Ecology*, 18: 711-719.

- D'Angela, E., Facelli, J.M. y Jacobo, E. (1988) The role of permanent soil seed bank in early stages of a post-agricultural succession in the Inland Pampa, Argentina. *Vegetatio*, 74: 39-45.
- Dai, X. (2000) Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, 11: 715-724.
- Díaz, S. y Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463-474.
- Díaz, S. y Cabido, M. (2001) Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 646-655.
- Díaz, S., Tilman, D., Fargione, J., III, F.S.C., Dirzo, R., Kitzberger, T., Gemmill, B., Zobel, M., Vilá, M., Mitchell, C., Wilby, A., Daily, G.C., Galetti, M., Laurance, W.F., Pretty, J., Naylor, R.L., Power, A. y Harvell, D. (2005) Biodiversity regulation of ecosystem services. En: *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends (ed. Millennium Ecosystem Assessment)*, pp. 297-329. Island Press, Washington, DC.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. y Campbell, B.D. (2007) Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology*, 13: 313-341.
- Dickson, T.L. y Busby, W.H. (2009) Forb species establishment increases with decreased grass seeding density and with increased forb seeding density in a Northeast Kansas, U.S.A., experimental prairie restoration. *Restoration Ecology*, 17: 597-605.

- Distel, R. y Bóo, R.M. (1996) Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. *Proceedings of the Fifth International Rangeland Congress*, pp. 117-118. Salt Lake City, Utah, USA.
- Distel, R.A., Peláez, D.V., Boó, R.M., Mayor, M.D. y Elía, O.R. (1996) Growth of *Prosopis caldenia* seedlings in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. *Journal of Arid Environments*, 32: 251-257.
- Distel, R.A., Pietragalla, J., Rodríguez Iglesias, R.M., Didoné, N.G. y Andrioli, R.J. (2008) Restoration of palatable grasses: A study case in degraded rangelands of central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 72: 1968-1972.
- Donath, T.W., Hölzel, N. y Otte, A. (2006) Influence of competition by sown grass, disturbance and litter on recruitment of rare flood-meadow species. *Biological Conservation*, 130: 315-323.
- Donath, T.W. y Eckstein, R.L. (2008) Grass and oak litter exert different effects on seedling emergence of herbaceous perennials from grasslands and woodlands. *Journal of Ecology*, 96: 272-280.
- Donelan, M. y Thompson, K. (1980) Distribution of buried viable seeds along successional series. *Biological Conservation*, 17: 297-311.
- Drewry, J.J., Cameron, K.C. y Buchan, D. (2008) Pasture yield and soil physical property responses to soil compaction from treading and grazing - a review. *Australian Journal of Soil Research*, 46: 237-256.
- Dupré, C. y Diekmann, M. (2001) Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, 24: 275-286.

- Eckstein, R.L. y Donath, T.W. (2005) Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. *Journal of Ecology*, 93: 807-816.
- Everham, E.M., Myster, R.W. y Van De Genachte, E. (1996) Effect of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. *American Journal of Botany*, 83: 1063-1068.
- Facelli, J. y Pickett, S. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57: 1-32.
- Fahnestock, J.T. y Detling, J.K. (2000) Morphological and physiological responses of perennial grasses to long-term grazing in the Pryor Mountains, Montana. *American Midland Naturalist*, 143: 312-320.
- Fargione, J. y Tilman, D. (2005) Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters*, 8: 604-611.
- Fenner, M. (2000) Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Fenner, M. y Thompson, K. (2005) *The ecology of seed*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ferraro, D.O. y Oosterheld, M. (2002) Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98: 125-133.
- Foster, B.L. y Gross, K.L. (1997) Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology*, 78: 2091-2104.
- Fowler, N.L. (1986) Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist*, 115: 131-145.

- Frangi, J.L., Sánchez, N.E., Ronco, M.G., Rovetta, G. y Vicari, R. (1980) Dinámica de la biomasa y productividad primaria aérea neta de un pastizal de "flechillas" de sierra de La Ventana (Bs. As., Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 19: 203-228.
- Frangi, J.L. y Bottino, O.J. (1995) Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 71: 93-133.
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D. y Von Holle, B. (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88: 3-17.
- Funes, G., Basconcelo, S., Díaz, S. y Cabido, M. (1999) Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research*, 9: 341-345.
- Funes, G., Basconcelo, S., Díaz, S. y Cabido, M. (2001) Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Austral Ecology*, 26: 205-212.
- Ghermandi, L. (1997) Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 35: 215-224.
- Gibson, D.J. y Brown, V.K. (1991) The effects of grazing on local colonisation and extinction during early succession. *Journal of Vegetation Science*, 2: 291-300.
- Gordon, D.R., Menke, J.M. y Rice, K.J. (1989) Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia*, 74: 533-541.
- Grime, J.P. (2001) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd Edition*. John Wiley and Sons, LTD, Chichester, UK.

- Grimm, V. y Wissel, C. (1997) Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109: 323-334.
- Gross, K.L. (1990) A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology*, 78: 1079-1093.
- Grubb, P.J. (1976) A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. *Biological Conservation*, 10: 53-76.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52: 107-145.
- Gunderson, L.H. (2000) Ecological resilience - In theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 425-439.
- Hagenah, N., Munkert, H., Gerhardt, K. y Olf, H. (2009) Interacting effects of grass height and herbivores on the establishment of an encroaching savanna shrub. *Plant Ecology*, 201: 553-566.
- Hall, S.J., Gray, S.A. y Hammett, Z.L. (2000) Biodiversity-productivity relations: an experimental evaluation of mechanisms. *Oecologia*, 122: 545-555.
- Haretche, F. y Rodríguez, C. (2006) Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecologia Austral*, 16: 105-113.
- Harper, J.L. (1967) A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55: 247-270.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Harrington, G.N. (1991) Effects of soil moisture on shrub seedling survival in a semi-arid grassland. *Ecology*, 72: 1138-1149.

- Harrington, H.J. (1947) Explicación de las Hojas Geológicas 33m (Sierra de Curamalal) y 34m (Sierra La Ventana). Provincia de Buenos Aires. *Boletín de la Dirección de Minería y Geología*, 61: 1-43.
- Haugland, E. y Tawfig, M. (2001) Root and shoot competition between established grass species and newly sown seedlings during spring growth. *Grass and Forage Science*, 56: 193-199.
- Hector, A., Dobson, K., Minns, A., Bazeley-White, E. y Lawton, J.H. (2001) Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research*, 16: 819-831.
- Heitschmidt, R.K., Klement, K.D. y Haferkamp, M.R. (2005) Interactive effects of drought and grazing on Northern Great Plain rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 58: 11-19.
- Hickey, W.C. (1961) Growth form of crested wheatgrass as affected by site and grazing. *Ecology*, 42: 173-176.
- Hobbs, R.J. y Mooney, H.A. (1985) Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia*, 67: 342-335.
- Hobbs, R.J. y Huenneke, L.F. (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, 6: 324-337.
- Hobbs, R.J. y Norton, D.A. (1996) Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 4: 93-110.
- Holmes, P. y Cowling, R. (1997) Diversity, composition and guild structure relationships between soil stored seed banks and mature vegetation in alien plant invaded South African shrublands. *Plant Ecology*, 133: 107-122.

- Holling, C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- Hooper, D.U. y Vitousek, P.M. (1999) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277: 1302-1305.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. y Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Hudson, W.H. (1929) *The naturalist in La Plata*. M Dent & Sons, London.
- Hulme, P.E. (1996) Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology*, 84: 609-615.
- Huston, M.A., Aarsen, L.W., Austin, M.P., Cade, B.S., Fridley, J.D., Garnier, E., Grime, J.P., Hodgson, J., Lauenroth, W.K., Thompson, K., Vandermeer, J. y Wardle, D.A. (2000) No consistent effect of plant diversity on productivity. Technical comment. *Science*, 289: 1255.
- InfoStat (2008) *InfoStat, versión 2008. Manual del usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Editorial Brujas Argentina, Córdoba.
- Jakobsson, A., Eriksson, O. y Bruun, H.H. (2006) Local seed rain and seed bank in a species-rich grassland: effects of plant abundance and seed size. *Canadian Journal of Botany*, 84: 1870-1881.
- Janecek, S. y Leps, J. (2005) Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecologica*, 28: 141-147.

- Kalamees, R. y Zobel, M. (1998) Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia. *Acta Oecologica*, 19: 175-180.
- Kinloch, J.E. y Friedel, M.H. (2005a) Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 2: availability of 'safe sites'. *Journal of Arid Environments*, 60: 163-185.
- Kinloch, J.E. y Friedel, M.H. (2005b) Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: seed bank and vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments*, 60: 133-161.
- Kirby, M. (2007) Whither soil compaction research? *Soil and Tillage Research*, 93: 472-475.
- Klaudisová, M., Hejzman, M. y Pavlů, V. (2009) Long-term residual effect of short-term fertilizer application on Ca, N and P concentrations in grasses *Nardus stricta* L. and *Avenella flexuosa* L. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 85: 187-193.
- Knapp, A.K., Blair, J.M., Briggs, J.M., Collins, S.L., Hartnett, D.C., Johnson, L.C. y Towne, E.G. (1999) The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *BioScience*, 49: 39-50.
- Knops, J.M.H., Wedin, D. y Tilman, D. (2001) Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia*, 126: 429-433.
- Kruk, B., Insausti, P., Razul, A. y Benech-Arnold, R. (2006) Light and thermal environments as modified by a wheat crop: effects on weed seed germination. *Journal of Applied Ecology*, 43: 227-236.
- Lauenroth, W.K. (1998) Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecologia Austral*, 8: 211-215.

- Lavorel, S., McIntyre, S. y Grigulis, K. (1999) Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: how many functional groups? *Journal of Vegetation Science*, 10: 661-672.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Lepš, J., Osbornová-Kosinová, J. y Rejmánek, M. (1982) Community stability, complexity and species life history strategies. *Plant Ecology*, 50: 53-63.
- Liira, J. y Zobel, K. (2000) Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecology*, 146: 185-195.
- Liu, G., Mao, P., Wang, Y. y Han, J. (2008) Effects of adult neighbour and gap size on seedling emergence and early growth of *Bromus inermis* Leyss. *Ecological Research*, 23: 197-205.
- Liu, G.X. y Han, J.G. (2007) Influence of grassland gap on seedling establishment of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. *Rangeland Ecology and Management*, 60: 624-631.
- Long, M.A. y Grassini, C.M. (1997) Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Informe final Convenio Ministerio de Asuntos Agrarios -Universidad Nacional del Sur. pp. 257. Bahía Blanca, Argentina.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. y Wardle, D.A. (2001) Ecology: biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804-808.

- Loydi, A. y Zalba, S. (2009) Feral horses dung piles as potential invasion windows for alien plant species in natural grasslands. *Plant Ecology*, 201: 471-480.
- Loydi, A., Distel, R.A. y Zalba, S.M. (2010) Large herbivore grazing and non-native plant invasions in montane grasslands of central Argentina. *Natural Areas Journal*, 30: 148-155.
- Lunt, I.D. (1990) The soil seed bank of a long-grazed *Themeda triandra* grassland in Victoria. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 102: 53-57.
- Mack, R.N. (1989) Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: Characteristics and consequences. En: *Biological Invasions: A Global Perspective*. (eds J.A. Drake, et al.), pp. 155-179.
- Malo, J.E. y Suárez, F. (1995) Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia*, 104: 246-255.
- Malone, C. (1967) A rapid method for enumeration of viable seeds in soil. *Weeds*, 15: 381-382.
- Marco, D.E. y Páez, S.A. (2000) Soil seed banks on argentine seminatural mountain grasslands after cessation of grazing. *Mountain Research and Development*, 20: 254-261.
- Márquez, S., Funes, G., Cabido, M. y Pucheta, E. (2002) Efectos del pastoreo sobre el banco de semillas germinable y la vegetación establecida en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 327-337.
- McCann, K.S. (2000) The diversity-stability. *Nature*, 405: 228-233.
- McDonald, A., Bakker, J.P. y Vegelin, K. (1996) Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science*, 7: 157-164.

- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. y McNaughton, M.M. (1997) Promotion of the cycling of diet enhancing nutrients by African grazers. *Science*, 278: 1798-1800.
- Middleton, E.L., Bever, J.D. y Schultz, P.A. (2010) The effect of restoration methods on the quality of the restoration and resistance to invasion by exotics. *Restoration Ecology*, 18: 181-187.
- Milberg, P. y Hansson, M.L. (1994) Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, 4: 35-42.
- Milberg, P. (1995) Soil seed bank after eighteen years succession from grassland to forest. *Oikos*, 72: 3-13.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132: 87-106.
- Mitchell, R.J., Auld, M.H.D., Le Duc, M.G. y Robert, M.H. (2000) Ecosystem stability and resilience: a review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3: 142-160.
- Moretto, A.S. y Distel, R.A. (1998) Requirement of vegetation gaps for seedling establishment of two unpalatable grasses in a native grassland of central Argentina. *Austral Ecology*, 23: 419-423.
- Murillo, N., Littera, P. y Monterubbianesi, G. (2007) Post-dispersal granivory in a tall-tussock grassland: a positive feedback mechanism of dominance? *Journal of Vegetation Science*, 18: 799-806.
- Naeem, S., Chapin III, F.S., Costanza, R., Ehrlich, P.R., Golley, F.B., Hooper, D.U., Lawton, J.H., O'Neill, R.V., Mooney, H.A., Sala, O.E., Symstad, A.J. y

- Tilman, D. (1999) *Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes*. Ecological Society of America, Washington D.C.
- Naeem, S., Knops, J.M.H., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T. y Gale, S. (2000) Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*, 91: 97-108.
- Nai-Bregaglio, M., Pucheta, E. y Cabido, M. (2002) El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 613-623.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. y Kaplan, Y. (1989) Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77: 290-310.
- O'Connor, T.G. y Pickett, G.A. (1992) The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 29: 247-260.
- O'Connor, T.G. (1991) Local extinction in perennial grasslands: a life-history approach. *American Naturalist*, 137: 753-773.
- Oosterheld, M. y Sala, O.E. (1990) Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe site availability. *Journal of Vegetation Science*, 1: 353- 358.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. y Wagner, H. (2010) *vegan*: Community ecology package. R package version 1.17-2. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olf, H. y Ritchie, M.E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 261-265.

- Ortega, M., Levassor, C. y Peco, B. (1997) Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 24: 177-195.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. y Kigel, J. (2002) Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: Interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology*, 90: 936-946.
- Pazos, G.E., Bisigato, A.J. y Bertiller, M.B. (2007) Abundance and spatial patterning of coexisting perennial grasses in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Journal of Arid Environments*, 70: 316-328.
- Peco, B., Ortega, M. y Levassor, C. (1998) Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science*, 9: 815-828.
- Peco, B., De Pablos, I., Traba, J. y Levassor, C. (2005) The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: The case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 6: 175-183.
- Pérez, C.A. y Frangi, J.L. (2000) Grassland biomass dynamics along an altitudinal gradient in the Pampa. *Journal of Range Management*, 53: 518-528.
- Proulx, M. y Mazumder, A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 79: 2581-2592.
- Provenza, F.D., Villalba, J.J. y Bryant, J.P. (2002) Making the match: from biochemical diversity to landscape diversity. En: *Landscape ecology and resource management: making the match* (eds J.A. Bissonette y I. Storch), pp. 387-421. Island Press, New York.

- Pucheta, E., Cabido, M., Díaz, S. y Funes, G. (1998) Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19: 97-105.
- Pykälä, J. (2005a) Plant species responses to cattle grazing in mesic semi-natural grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108: 109-117.
- Pykälä, J. (2005b) Cattle grazing increases plant species richness of most species trait groups in mesic semi-natural grasslands. *Plant Ecology*, 175: 217-226.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Hopkins, A., Walker, K.J., Sparks, T.H., Burke, M.J.W. y Peel, S. (2002) Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *Journal of Applied Ecology*, 39: 294-309.
- R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. URL <http://www.R-project.org>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambo, J.L. y Faeth, S.H. (1999) Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conservation Biology*, 13: 1047-1054.
- Ravi, S., D'Odorico, P., Wang, L., White, C.S., Okin, G.S., Macko, S.A. y Collins, S.L. (2009) Post-fire resource redistribution in desert grasslands: A possible negative feedback on land degradation. *Ecosystems*, 12: 434-444.
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S.J. y Rejmanek, M. (2000) Plant invasions - The role of mutualisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75: 65-93.
- Roberts, H.A. y Ricketts, M.E. (1979) Quantitative relationships between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil. *Weed Research*, 19: 269-275.

- Rook, A.J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M.F., Parente, G. y Mills, J. (2004) Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review. *Biological Conservation*, 119: 137-150.
- Rostagno, C.M., Defossé, G.E. y Del Valle, H.F. (2006) Postfire vegetation dynamics in three rangelands of Northeastern Patagonia, Argentina. *Rangeland Ecology and Management*, 59: 163-170.
- Rúgolo de Agrasar, Z.E., Steibel, P.E. y Troiani, H.O. (2005) *Manual ilustrado de las gramíneas de la provincia de La Pampa*. Editorial de la Universidad Nacional de La Pampa - Editorial de la Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Argentina.
- Rusch, G.M. y Oesterheld, M. (1997) Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*, 78: 519-526.
- Ryser, P. (1993) Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, 4: 195-202.
- Sala, O.E., Oesterheld, M., León, R.J.C. y Soriano, A. (1986) Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67: 27-32.
- Scorolli, A.L. (1999) *Demografía y áreas de actividad de una población de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional del Sur.
- Scorolli, A.L., Lopez Cazorla, A.C. y Telera, L.A. (2006) Unusual mass mortality of feral horses during a violent rainstorm in Parque Provincial Tornquist, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 13: 255-258.

- Scorolli, A.L. y Cazorla, A.L. (2010) Demography of feral horses (*Equus caballus*): a long-term study in Tornquist Park, Argentina. *Wildlife Research*, 37: 207-214.
- Schmiede, R., Donath, T.W. y Otte, A. (2009) Seed bank development after the restoration of alluvial grassland via transfer of seed-containing plant material. *Biological Conservation*, 142: 404-413.
- Skinner, A.K., Lunt, I.D., Spooner, P. y McIntyre, S. (2009) The effect of soil compaction on germination and early growth of *Eucalyptus albens* and an exotic annual grass. *Austral Ecology*, 34: 698-704.
- Smorzeñuk, M.N. (2008) *Fidelidad al área de actividad de las tropas-harenes de caballos cimarrones en el Parque Tornquist luego de un manejo poblacional*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Spehn, E.M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Koricheva, J., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, I.A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Palmborg, C., Pereira, J.S., Pfisterer, A.B., Prinz, A., Read, D.J., Schulze, E.D., Siamantziouras, A.S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. y Lawton, J.H. (2005) Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. *Ecological Monographs*, 75: 37-63.
- Spiegelberger, T., Deléglise, C., DeDanieli, S. y Bernard-Brunet, C. (2010) Resilience of acid subalpine grassland to short-term liming and fertilisation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 137: 158-162.

- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A. y Kigel, J. (2003) Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science*, 14: 375-386.
- Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J. y Martin, J.-L. (2005) A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation*, 126: 118-128.
- Suding, K.N., Gross, K.L. y Houseman, G.R. (2004) Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 46-53.
- Suding, K.N. y Hobbs, R.J. (2009) Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 271-279.
- Sutherland, W. (1996) *Ecological census techniques. A handbook*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Teague, W.R., Dowhower, S.L. y Waggoner, J.A. (2004) Drought and grazing patch dynamics under different grazing management. *Journal of Arid Environments*, 58: 97-117.
- Thompson, K. y Grime, J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M. y Hodgson, J.G. (1998) Ecological correlates of seed persistence in soil in the NW European flora. *Journal of Ecology*, 86: 163-169.
- Thompson, K. (2000) The functional ecology of soil seed banks. En: *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities* (ed M. Fenner), pp. 215-236. CABI Publishing, Wallingford, UK.

- Tilman, D. y Downing, J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363-365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. y Siemann, E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Tilman, D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405: 208-211.
- Todd, S.W. y Hoffman, M.T. (1999) A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology*, 142: 169-178.
- Török, P., Deák, B., Vida, E., Valkó, O., Lengyel, S. y Tóthmérész, B. (2010) Restoring grassland biodiversity: sowing low-diversity seed mixtures can lead to rapid favourable changes. *Biological Conservation*, 143: 806-812.
- van Ruijven, J. y Berendse, F. (2003) Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters*, 6: 170-175.
- Vargas Gil, J.R. y Scoppa, C.O. (1973) Suelos de la Provincia de Buenos Aires. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 10: 57-79.
- Vavra, M., Parks, C.G. y Wisdom, M.J. (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: the good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management*, 246: 66-72.
- de Villalobos, A.E. y Zalba, S.M. (2010) Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica*, 36: 514-519.
- Wang, Y., Shiyomi, M., Tsuiki, M., Tsutsumi, M., Yu, X. y Yi, R. (2002) Spatial heterogeneity of vegetation under different grazing intensities in the

- Northwest Heilongjiang Steppe of China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 90: 217-229.
- Warren, J., Christal, A. y Wilson, F. (2002) Effects of sowing and management on vegetation succession during grassland habitat restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 93: 393-402.
- Watt, T.A. y Gibson, C.W.D. (1988) The effects of the sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland. *Vegetatio*, 78: 91-98.
- West, N.E. (1993) Biodiversity of rangelands. *Journal of Range Management*, 46: 2-13.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. (1989) Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42: 266-274.
- Xiong, S. y Nilsson, C. (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87: 984-994.
- Xiong, S., Johansson, M.E., Hughes, F.M.R., Hayes, A., Richards, K.S. y Nilsson, C. (2003) Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology*, 91: 976-986.
- Yelenik, S.G. y Levine, J.M. (2010) Processes limiting native shrub recovery in exotic grasslands after non-native herbivore removal. *Restoration Ecology*, en prensa. Doi: 10.1111/j.1526-100X.2009.00598.x
- Zalba, S.M. y Cozzani, N.C. (2004) The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation*, 7: 35-44.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Zuloaga, F.O. y Morrone, O. (2007) Flora del Conosur. Catálogo de plantas vasculares. Instituto de Botánica Darwinion .
<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>. Último acceso 01 de Noviembre de 2010.

APÉNDICE I - LISTA DE ESPECIES

Especies halladas durante el desarrollo de este trabajo de tesis. Se detalla el grupo vegetal al que pertenecen de acuerdo a los descriptos en el capítulo 2; así como también su aparición en los censos de vegetación en pie (Veget.) o en muestras del banco de semillas (Banco) y su estatus de procedencia (Proced.). E: especies exóticas; N: especies nativas.

	Especie	Familia	Grupo Vegetal	Veget.	Banco	Proced.
1	<i>Abutilon pauciflorum</i>	Malvaceae	Arbustiva	X	X	N
2	<i>Abutilon terminale</i>	Malvaceae	Arbustiva		X	N
3	<i>Achyrocline satureioides</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
4	<i>Acmella decumbens</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
5	<i>Adesmia incana</i>	Fabaceae	Latifoliada	X	X	N
6	<i>Adesmia muricata</i>	Fabaceae	Latifoliada	X		N
7	<i>Ambrosia tenuifolia</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
8	<i>Anemone decapetala</i>	Ranunculaceae	Latifoliada	X	X	N
9	<i>Apium leptophyllum</i>	Apiaceae	Latifoliada	X	X	E
10	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Caryophyllaceae	Latifoliada	X	X	E
11	<i>Aristida murina</i>	Poaceae	Pasto Estival	X		N
12	<i>Aristida pallens</i>	Poaceae	Pasto Estival	X		N
13	<i>Aristida spagazzinii</i>	Poaceae	Pasto Estival	X	X	N
14	<i>Arjona tuberosa</i>	Schoepfiaceae	Latifoliada		X	N
15	<i>Asclepias campestris</i>	Asclepiadaceae	Latifoliada	X		N
16	<i>Baccharis articulata</i>	Asteraceae	Arbustiva	X		N
17	<i>Baccharis crispa</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
18	<i>Baccharis stenophylla</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
19	<i>Baccharis ulicina</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
20	<i>Berroa gnaphalioides</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
21	<i>Botriochloa laguroides</i>	Poaceae	Pasto Estival	X	X	N
22	<i>Bouteloua spp</i>	Poaceae	Pasto Estival	X		N
23	<i>Brachystele dilatata</i>	Orchidaceae	Latifoliada	X		N
24	<i>Briza subaristata</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
25	<i>Bromus mollis</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		E
26	<i>Bromus uniolooides</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		E
27	<i>Calotheca brizoides</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
28	<i>Carex spp.</i>	Cyperaceae	Graminoide	X	X	N

	Especie	Familia	Grupo Vegetal	Veget.	Banco	Proced.
29	<i>Chaptalia pilloseloides</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
30	<i>Chaptalia sinuata</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
31	<i>Chevreulia sarmentosa</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
32	<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		E
33	<i>Convolvulus hermaniae</i>	Convolvulaceae	Latifoliada	X	X	N
34	<i>Conyza blakei</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
35	<i>Conyza bonariensis</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
36	<i>Cuphea glutinosa</i>	Lythraceae	Latifoliada	X	X	N
37	<i>Cynosorus echinatus</i>	Poaceae	Pasto Estival	X		E
38	<i>Dantonía cirrata</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
39	<i>Daucus pusillus</i>	Apiaceae	Latifoliada	X	X	N
40	<i>Dichondra mycrocalyx</i>	Convolvulaceae	Latifoliada	X	X	N
41	<i>Dichondra sericea</i>	Convolvulaceae	Latifoliada	X	X	N
42	<i>Discaria americana</i>	Rhamnaceae	Arbustiva	X		N
43	<i>Echium plantagineum</i>	Boraginaceae	Latifoliada	X	X	E
44	<i>Eleusine tristachya</i>	Poaceae	Pasto Estival	X	X	N
45	<i>Elionurus muticus</i>	Poaceae	Pasto Estival	X		N
46	<i>Eragrostis lugens</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
47	<i>Erodium cicutarium</i>	Geraniaceae	Latifoliada		X	E
48	<i>Eryngium nudicaule</i>	Apiaceae	Latifoliada	X	X	N
49	<i>Eryngium paniculatum</i>	Apiaceae	Latifoliada	X	X	N
50	<i>Euphorbia spp.</i>	Euphorbiaceae	Latifoliada	X		N
51	<i>Evolvulus sericeus</i>	Convolvulaceae	Latifoliada	X	X	N
52	<i>Galactia marginalis</i>	Fabaceae	Latifoliada	X		N
53	<i>Gamochaeta spp.</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
54	<i>Geranium dissectum</i>	Geraniaceae	Latifoliada	X	X	E
55	<i>Glandularia peruviana</i>	Verbenaceae	Latifoliada	X		N
56	<i>Glandularia pulchella</i>	Verbenaceae	Latifoliada	X	X	N
57	<i>Gomphrena perennis</i>	Amaranthaceae	Latifoliada	X		N
58	<i>Gymnocalycium spp.</i>	Cactaceae	Suculenta	X		N
59	<i>Habranthus spp.</i>	Amaryllidaceae	Graminoide	X		N
60	<i>Hebertia lahue</i>	Iridaceae	Graminoide	X	X	N
61	<i>Hedeoma medium</i>	Lamiaceae	Latifoliada	X		N
62	<i>Helenium radianum</i>	Asteraceae	Arbustiva	X	X	N
63	<i>Helianthemum brasiliense</i>	Cistaceae	Latifoliada	X	X	N
64	<i>Heliotropium amplexicaule</i>	Boraginaceae	Latifoliada	X		N
65	<i>Holocheilus brasiliensis</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
66	<i>Hordeum spp.</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
67	<i>Hordeum stenostachys</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		N
68	<i>Hybanthus parviflorus</i>	Violaceae	Latifoliada	X	X	N

	Especie	Familia	Grupo Vegetal	Veget.	Banco	Proced.
69	<i>Hypochaeris pampasica</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
70	<i>Hypochaeris radicata</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	E
71	<i>Hypochaeris variegata</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
72	<i>Hysterionica spp.</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
73	<i>Jarava juncooides</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		N
74	<i>Jarava plumosa</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
75	<i>Juncus imbricatus</i>	Juncaceae	Graminoide	X	X	N
76	<i>Juncus tenuis</i>	Juncaceae	Graminoide	X		N
77	<i>Lactuca serriola</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		E
78	<i>Lathyrus subulatus</i>	Fabaceae	Latifoliada	X	X	N
79	<i>Lepidium spp.</i>	Brassicaceae	Latifoliada	X		N
80	<i>Linum sellaginoides</i>	Linaceae	Latifoliada	X	X	N
81	<i>Lolium multiflorum</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		E
82	<i>Lucilia acutifolia</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		N
83	<i>Lupinus spp</i>	Fabaceae	Latifoliada		X	N
84	<i>Margyricarpus pinnatus</i>	Rosaceae	Arbustiva	X	X	N
85	<i>Medicago minima</i>	Fabaceae	Latifoliada	X	X	E
86	<i>Melica argyrea</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
87	<i>Microchloa indica</i>	Poaceae	Pasto Estival		X	N
88	<i>Mimosa rocae</i>	Fabaceae	Arbustiva	X		N
89	<i>Nassella megapotamica</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		N
90	<i>Nassella filiculmis</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
91	<i>Nassella melanosperma</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
92	<i>Nassella nessiana</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
93	<i>Nassella tenuissima</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
94	<i>Nassella tricotoma</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
95	<i>Nothoscordum spp</i>	Alliaceae	Graminoide		X	N
96	<i>Oenothera spp.</i>	Oenotheraceae	Arbustiva	X	X	N
97	<i>Oxalis articulata</i>	Oxalidaceae	Latifoliada	X	X	N
98	<i>Oxalis conorrhiza</i>	Oxalidaceae	Latifoliada	X	X	N
99	<i>Oxypetalum solanoides</i>	Apocynaceae	Latifoliada		X	N
100	<i>Panicum bergii</i>	Poaceae	Pasto Estival	X	X	N
101	<i>Setaria spp</i>	Poaceae	Pasto Estival		X	N
102	<i>Paronichia brasiliiana</i>	Caryophyllaceae	Latifoliada	X	X	N
103	<i>Paspalum quadrifarium</i>	Poaceae	Pasto Estival	X	X	N
104	<i>Pavonia cymbalaria</i>	Malvaceae	Arbustiva	X	X	N
105	<i>Pelletiera verna</i>	Primulaceae	Latifoliada	X	X	N
106	<i>Petrorraghia nanteulli</i>	Caryophyllaceae	Latifoliada	X	X	E
107	<i>Pfaffia gnaphalioides</i>	Amaranthaceae	Latifoliada	X		N
108	<i>Piptochaetium haeckelii</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N

	Especie	Familia	Grupo Vegetal	Veget.	Banco	Proced.
109	<i>Piptochaetium leopodium</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
110	<i>Piptochaetium medium</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
111	<i>Piptochaetium montevidense</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
112	<i>Piptochaetium stipoides</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
113	<i>Plantago myosurus</i>	Plantaginacea	Latifoliada	X	X	N
114	<i>Plantago patagonica</i>	Plantaginacea	Latifoliada	X	X	N
115	<i>Poa ligularis</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		N
116	<i>Podocoma spp.</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
117	<i>Polygala linoides</i>	Polygalaceae	Latifoliada	X	X	N
118	<i>Polygonum spp</i>	Polygonaceae	Latifoliada		X	N
119	<i>Ranunculus spp</i>	Ranunculaceae	Latifoliada		X	N
120	<i>Relbunium richardianum</i>	Rubiaceae	Latifoliada	X	X	N
121	<i>Rinchosia senna</i>	Fabaceae	Latifoliada	X	X	N
122	<i>Rostraria cristata</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X		E
123	<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	Latifoliada	X	X	E
124	<i>Schyzachirrium spicatum</i>	Poaceae	Pasto Estival	X	X	N
125	<i>Scleranthus annus</i>	Caryophyllaceae	Latifoliada	X	X	E
126	<i>Silene gallica</i>	Caryophyllaceae	Latifoliada	X	X	E
127	<i>Solidago chilensis</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
128	<i>Soliva pteorsperma</i>	Asteraceae	Latifoliada		X	N
129	<i>Sommerfeltia spinulosa</i>	Asteraceae	Arbustiva	X	X	N
130	<i>Sonchus spp.</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		E
131	<i>Sorgastrum pellitum</i>	Poaceae	Pasto Estival	X		N
132	<i>Stevia spp</i>	Asteraceae	Latifoliada		X	N
133	<i>Sylibum marianum</i>	Asteraceae	Latifoliada		X	E
134	<i>Sysirinchium spp.</i>	Iridaceae	Graminoide	X	X	N
135	<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae	Latifoliada	X		E
136	<i>Tragia geranifolia</i>	Euphorbiaceae	Latifoliada	X	X	N
137	<i>Tragia pinnata</i>	Euphorbiaceae	Latifoliada	X	X	N
138	<i>Turnera sidoides</i>	Turneraceae	Latifoliada	X		N
139	<i>Vittadina trifurcata</i>	Asteraceae	Latifoliada	X	X	N
140	<i>Vulpia spp.</i>	Poaceae	Pasto Invernal	X	X	N
141	<i>Wahlenberghia linaroides</i>	Campanulaceae	Latifoliada	X	X	N
142	Semilla 1				X	
143	Semilla 2				X	
144	Semilla 3				X	
145	Semilla 4				X	
146	Semilla 5				X	