



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**PROCESOS DE DEGRADACIÓN Y RECUPERACIÓN EN UNA
ESTEPA ARBUSTIVO-GRAMINOSA DEL NORESTE DE LA REGIÓN
PATAGÓNICA**

FUNK FLAVIA ALEJANDRA

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2016

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, dependiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (CONICET) y de la UNS, durante el período comprendido entre el 01 de diciembre de 2009 y el 23 de marzo de 2016, bajo la dirección de los Profesores Dr. Roberto A. Distel (Profesor Titular del Departamento de Agronomía de la UNS e investigador del CONICET) y de la Dra. Guadalupe Peter (Profesora Asociada de la Escuela de Tecnología, Producción y Medio Ambiente de la Sede Atlántica de la Universidad Nacional de Río Negro, e investigadora del CONICET).

Funk Flavia Alejandra
Bahía Blanca, Marzo de 2016



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. Deseo expresar en primer término mi más profundo agradecimiento a Roberto y a Guadalupe, quienes me iniciaron en el mundo de la investigación, me ayudaron con mucha paciencia y me acompañaron con su inmensa sabiduría durante todo el recorrido de este camino. A mis compañeros de oficina Nilda, Hebe, Lalo y Francisco que me apoyaron todo el tiempo.

A Cristian, quien me acompañó con su gran amor y comprensión durante los últimos años. Gracias por la paciencia, los buenos consejos y el apoyo cuando necesité de tiempo para este trabajo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina, al Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida, a la Universidad Nacional del Sur y a la Universidad Nacional de Río Negro, mi agradecimiento por haberme facilitado los medios para realizar este trabajo. A los dueños de los establecimientos los Sr. Griffiths, Barrosos, Morán y Morón que me permitieron realizar los trabajos de campo.

Quiero expresar mi mayor gratitud a mis padres, mis hermanos y mis amigos, quienes con su afecto y constante aliento hicieron posible que concretara esta tesis. A ellos mi mayor agradecimiento por el amor y apoyo brindados.

Y por último, a todas las personas con quienes compartí horas de trabajo de campo, especialmente Cintia, por toda su ayuda y buena predisposición.

Resumen

En las zonas áridas la vegetación frecuentemente se distribuye en el espacio formando islas arbustivas (islas) dispersas en una matriz de suelo desnudo (interislas), condición que se observa en el noreste de la Región Patagónica. El efecto facilitador de los arbustos sobre otras formas de vida podría explicar la formación de las islas, aunque en ambientes no tan limitados en recursos el origen de las islas podría deberse al pastoreo. En este último caso las islas constituirían igualmente un ambiente favorable para la persistencia de los pastos, particularmente en condiciones de sequía. De esta manera, si la causa de la formación de islas es el pastoreo, es de esperar que su exclusión favorezca la recuperación de la vegetación y del suelo en los espacios interislas. El presente trabajo se realizó en el noreste de la Región Patagónica. Los objetivos fueron 1) determinar las variaciones espaciales de la cobertura vegetal y del microrelieve del suelo en áreas con intensidad de pastoreo alta, moderada o sin pastoreo; 2) comparar el crecimiento de una gramínea perenne y de un arbusto creciendo juntos o en forma separada, y la persistencia de gramíneas perennes creciendo en islas o interislas; 3) evaluar la dinámica del banco de semillas del suelo en islas e interislas; y 4) evaluar la recuperación de la vegetación y de las propiedades fisicoquímicas del suelo en espacios interislas de áreas excluidas al pastoreo por 10 años. Se seleccionaron tres sitios representativos de la región de estudio, y en cada sitio áreas con intensidad de pastoreo alta, media o sin pastoreo. La toma de datos involucró relevamientos de vegetación y ensayos manipulativos a campo. En las áreas con mayor intensidad de pastoreo se observó una menor cobertura de vegetación en los espacios interislas, mayor cobertura de arbustos, y montículos de suelo más elevados en las islas. Con precipitaciones normales la interacción gramínea-arbusto fue neutra o negativa; mientras que, en condiciones de sequía la persistencia de las gramíneas perennes fue similar o menor en las islas que en los interislas. La densidad de semillas en el banco del suelo fue superior en las islas que en los interislas, particularmente en condiciones de sequía y alta intensidad de pastoreo. Luego de 10 años de exclusión del pastoreo se observó recuperación de la vegetación en los espacios interislas, aunque no en las propiedades fisicoquímicas del suelo. Los resultados obtenidos en el noreste de la Región Patagónica fueron consistentes con las hipótesis de que la formación de islas arbustivas es consecuencia del pastoreo del ganado y no del predominio de interacciones positivas arbusto-pasto, que la exclusión del pastoreo promueve una lenta recuperación de la vegetación en los espacios interislas de ambientes degradados, y que las islas arbustivas constituyen ambientes de preservación del banco de semillas del suelo en situaciones de pastoreo y sequía. En

cambio, los resultados no corroboraron la hipótesis de que en situaciones de sequía y pastoreo las islas arbustivas sirven de refugio a las plantas de gramíneas contribuyendo a la persistencia de las mismas.

Abstract

In arid lands the vegetation is frequently arranged in a two-phase mosaic composed of shrub patches with high plant cover interspersed in a low-cover matrix, condition that is observed in the north-eastern of the Patagonia Region. Facilitation between life-forms may explain patchiness, although in less water-limited environments patchiness may originate from livestock grazing. In the last case shrub patches may equally provide favourable conditions for grass persistence, particularly under drought conditions. Thereby, if grazing induces patchiness, then its exclusion should favour vegetation and soil recovery in interpatch spaces. The present work was conducted in the northeastern of the Patagonia Region. The objectives were 1) to determine spatial variations of vegetation cover and soil microrelief on ungrazed areas and areas with high or moderate grazing intensity; 2) to compare the growth of a shrub and a perennial grass in the absence or in the presence of the other life form, and the persistence of perennial grasses growing in shrub patches or in interpatch spaces; 3) to evaluate soil seed bank dynamic in shrub patches and in interpatch spaces; and 4) to evaluate vegetation and soil physicochemical properties recovery in interpatch spaces of 10 years old livestock enclosures. Three representative sites of the study region were selected, and in each of them areas with either no grazing, moderate grazing or severe grazing. Data collection involved vegetation surveys and field manipulative trials. Heavily grazed areas had the lowest interpatch vegetation cover, and the highest shrub cover and soil mound height in shrub patches. With normal rainfall shrub-grass interactions were neutral or negative, whereas under drought conditions perennial grass persistence was similar or lower in shrub patches than in interpatch spaces. Seed density in the soil bank was higher in shrub patches than in interpatch spaces, particularly under drought conditions and heavy grazing. After 10 years of grazing exclusion there was a recovery of vegetation, but not in soil physicochemical properties, in interpatch spaces. The results from the northeastern Patagonia Region were consistent with the hypothesis that vegetation patchiness is induced by livestock grazing rather than by positive interactions between shrub and grasses, that livestock exclusion promotes a slow recovery of interpatch vegetation in degraded sites, and that shrub patches contribute to the preservation of the soil seed bank under drought and grazing conditions. Contrarily, the results did not support the hypothesis that shrub patches constitute associational refuges for perennial grasses contributing to their persistence under drought and grazing conditions.

Índice general

| | |
|---|----|
| Capítulo 1: Introducción General | 1 |
| 1.1 Antecedentes..... | 1 |
| 1.2 Estado de la estepa en el noreste de la Región Patagónica | 2 |
| 1.3 Hipótesis, Predicciones y Objetivos | 3 |
| 1.4 Área de estudio | 4 |
| 1.4.1 <i>Clima</i> | 4 |
| 1.4.2 <i>Relieve y suelos</i> | 6 |
| 1.4.3 <i>Vegetación</i> | 7 |
| 1.4.4 <i>Historia de disturbios</i> | 7 |
| 1.4.5 <i>Sitios de muestreos</i> | 9 |
| Capítulo 2: Efectos del pastoreo sobre la distribución espacial de la vegetación..... | 11 |
| 2.1 Introducción..... | 11 |
| 2.2 Materiales y Métodos..... | 13 |
| 2.2.1 <i>Diseño del muestreo</i> | 13 |
| 2.2.2 <i>Análisis estadístico</i> | 14 |
| 2.3 Resultados | 15 |
| 2.3.1 <i>Otoño</i> | 15 |
| 2.3.2 <i>Primavera</i> | 18 |
| 2.4 Discusión..... | 24 |
| Capítulo 3: Interacciones entre pastos y arbustos | 29 |
| 3.1 Introducción..... | 29 |
| 3.2 Materiales y Métodos..... | 30 |
| 3.2.1 <i>Diseño del muestreo</i> | 30 |
| 3.2.1.a) <i>Persistencia de gramíneas perennes</i> | 30 |
| 3.2.1.b) <i>Crecimiento de gramíneas y arbustos</i> | 31 |
| 3.2.2 <i>Análisis estadístico</i> | 32 |
| 3.3 Resultados | 33 |
| 3.3.1 <i>Persistencia de gramíneas perennes</i> | 33 |
| 3.3.2 <i>Crecimiento de gramíneas y arbustos</i> | 34 |
| 3.4 Discusión..... | 36 |
| Capítulo 4: Banco de semillas bajo diferentes intensidades de pastoreo y sequía..... | 39 |
| 4.1 Introducción..... | 39 |

| | |
|---|----|
| 4.2 Materiales y Métodos..... | 40 |
| 4.2.1 <i>Diseño del muestreo</i> | 41 |
| 4.2.2 <i>Cuantificación del banco de semillas</i> | 41 |
| 4.2.2 <i>Análisis estadístico</i> | 42 |
| 4.3 Resultados | 42 |
| 4.4 Discusión..... | 48 |
| Capítulo 5: Recuperación de ambientes degradados por pastoreo luego de 10 años de exclusión del ganado doméstico..... | 53 |
| 5.1 Introducción..... | 53 |
| 5. 2 Materiales y Métodos..... | 54 |
| 5.2.1 <i>Diseño del muestreo</i> | 55 |
| 5.2.2 <i>Análisis estadístico</i> | 56 |
| 5. 3 Resultados | 57 |
| 5.4 Discusión..... | 60 |
| Capítulo 6: Síntesis y Proyecciones Futuras..... | 65 |
| Bibliografía | 71 |
| Anexo 1..... | 89 |

Índice de Figuras

- Figura 1.1:** Climograma de San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, en el período 1961-1987. El área de estudio está ubicada 80 km al este de la localidad de San Antonio Oeste (<http://www.noaa.gov>). 5
- Figura 1.2:** Precipitación anual registrada en San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, en el período 2000-2012. La línea horizontal representa la media anual histórica (255 mm, período 1900-1994) (Godagnone y Bran, 2009). El área de estudio está ubicada 80 km al este de la localidad de San Antonio Oeste. 6
- Figura 1.3:** Localización y mapa del área de estudio dentro de la provincia de Río Negro. Se muestran los tres establecimientos rurales: “Lote 7”, “La Razón” y “Estación Gral. Lorenzo Vintter”.10
- Figura 2.1:** a) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales. b) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. Sólo se muestran las especies con una correlación mayor a 0,50. SP: áreas sin pastoreo, MIP: áreas con moderada intensidad de pastoreo, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo, LV: Estación Gral. Lorenzo Vintter, LR: Estancia La Razón y L7: Estancia Lote 7. Ld: *Larrea divaricata*, Js: *Junelia seripphoides*, Ly: *Lycium* spp, P la: *Poa lanuginosa*, Pli: *P. ligularis*, Bt: *Baccharis trimera*, Bme: *B. melanopotamica*, Ns: *Noticastrum sericeum*, Ba: *Boopis anthemoides*, Sm: *Senecio melanopotamicum*, Mp: *Margyricarpus pinnatus*, As: *Achyrocline satureioides*, Bl: *Brachyclados lycioides*, Ce: *Chuquiraga erinacea*, Bm: *Bredemeyera microphylla* y Sj: *Schinus johnstonii*. CP: Componente Principal, CC CP: coeficiente de correlación con el CP. En el gráfico se muestran los tres grupos resultantes del ACP. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.22
- Figura 2.2:** a) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales. b) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. SP: áreas sin pastoreo, MIP: áreas con moderada intensidad de pastoreo, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo, LV: Estación Gral. Lorenzo Vintter, LR: Estancia La Razón y L7: Estancia Lote 7. Jp: *Jarava plumosa*, Jn: *J. neaei*, Mr: *Melica rigida*, Nl: *Nassella longiglumis*, Nt: *N. tenuis*, Pc: *Pappophorum caespitosum*, Pla: *Poa lanuginosa*, Pli: *P. ligularis*, Pn: *Piptochaetium napostaense*, Ps: *Pappostipa speciosa*, Sb: *Schismus barbatus*. CP: Componente Principal, CC CP: coeficiente de correlación con el CP. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.23

Figura 2.3: Representación esquemática de las islas de vegetación y los espacios interislas en las tres intensidades de pastoreo (izquierda de la figura). SP: áreas sin pastoreo, MIP: áreas con moderada intensidad de pastoreo, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo. Valores medios de los distintos parámetros medidos y resultados del ANOVA realizado (derecha de la figura). Se muestran valores medios ± 1 E.E. Letras distintas en una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).24

Figura 3.1: Variables de crecimiento medidas en *Chuquiraga erinacea*: a) largo de las ramas, b) número de ramificaciones laterales, y en *Poa ligularis*: c) cobertura basal, d) número de panojas. En a y b el tratamiento es la remoción de gramíneas, y en c y d el tratamiento es la remoción de los arbustos. En el control coexisten arbustos y gramíneas. P: primavera, O: otoño.35

Figura 4.1: Densidad total de semillas en el banco del suelo en los espacios interislas y en las islas de vegetación en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP), medidas en el 2009 (último año de una sequía multianual)(a) y 2011 (luego de dos años con precipitaciones normales)(b). Las líneas sobre las barras indican $1+ E E$. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$) entre ambientes.43

Figura 4.2: Representación proporcional de los grupos florísticos en el banco de semillas del suelo en las islas (a) 2009, (c) 2011 y en los espacios interislas (b) 2009, (d) 2011, GP: gramínea perennes, GA: gramíneas anuales, DH: dicotiledóneas herbáceas, DA: dicotiledóneas arbustivas.44

Figura 4.3: Ordenación de las muestras mediante la representación proporcional de los diferentes grupos florísticos en el banco de semilla del suelo. a) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales, b) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. GAP: gramíneas perennes de alta palatabilidad, GMP: gramíneas perennes de moderada palatabilidad, GBP: gramíneas perennes de baja palatabilidad, SP (■): sin pastoreo, MIP (▲): moderada intensidad de pastoreo, AIP (●): alta intensidad de pastoreo. Los símbolos llenos corresponden a las islas de vegetación y los vacíos a los espacios interislas. Rojo: 2009, Negro: 2011. CP: Componente Principal, CC CP: coeficiente de correlación con el CP. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.....48

Figura 5.1: Porcentaje de cobertura aérea de la vegetación total, gramíneas perennes y especies anuales en las áreas pastoreadas (AP) y clausuradas con 10 años de antigüedad (AC). Las líneas verticales sobre las barras indican $+1 EE$. * $P \leq 0,05$ y ** $P \leq 0,01$ 58

Figura 5.2: Ordenación de las áreas pastoreadas (AP) y clausuradas con 10 años de antigüedad (AC) por composición florística en los espacios interislas mediante análisis de componentes principales. CP: Componente Principal. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.....58

Índice de Tablas

| | |
|---|----|
| Tabla 2.1: Valores medios de cobertura basal en los espacios interislas medidos en el otoño de 2009, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios ± 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). | 16 |
| Tabla 2.2: Valores medios de cobertura basal en las islas de vegetación medidos en el otoño de 2009, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios ± 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). | 17 |
| Tabla 2.3: Valores medios de cobertura basal en los espacio interislas medidos en la primavera de 2010, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios ± 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). | 19 |
| Tabla 2.4: Valores medios de cobertura basal en las islas de vegetación medidos en la primavera de 2010, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios ± 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). | 20 |
| Tabla 3.1: Porcentaje promedio de gramíneas secas en ambientes de isla e interisla en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). Se muestran valores medios ± 1 EE. Letras distintas en una misma columna (minúscula) o fila (mayúscula) indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). | 34 |

| | |
|--|----|
| Tabla 3.2: Relación de las fracciones seca/verde de la biomasa aérea, de la biomasa subterránea, y de la humedad del suelo en los tres tratamientos. Se muestran los valores medios \pm 1 EE. Letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). IC: islas control con arbustos y gramíneas, IG: islas sólo con gramíneas, IA: islas sólo con arbustos..... | 36 |
| Tabla 4.1: Densidad de semillas de diferentes grupos florísticos en el banco del suelo en islas e interislas de áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP), medidas en 2009 (último año de una sequía multianual) y 2011 (luego de dos años con precipitaciones normales). (a) Comparación entre islas e interislas en las distintas intensidades de pastoreo para cada año. (b) Comparación entre las intensidades de pastoreo y entre años para islas e interislas. Se muestran los valores medios \pm 1 EE. Letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$)...... | 46 |
| Tabla 5.1: Valores de cobertura en los espacios interislas y tamaño de las islas de vegetación bajo condiciones de pastoreo (AP) y clausura (AC) (10 años de antigüedad). Se muestran los valores medios \pm 1 EE. | 59 |
| Tabla 5.2: Valores de propiedades fisicoquímicas del suelo en espacios interislas bajo condiciones de pastoreo (AP) y clausura con 10 años de antigüedad (AC). Se muestran los valores medios \pm 1 EE. | 60 |

Capítulo 1: Introducción General

1.1 Antecedentes

Aproximadamente el 30% de los ecosistemas terrestres se encuentran en zonas áridas o semiáridas, en las cuales la precipitación promedio anual representa 5-20% o 20-50% de la evapotranspiración potencial anual, respectivamente (UNEP, 1992). En estos ambientes la vegetación frecuentemente se distribuye formando islas dispersas en una matriz de suelo desnudo o con una escasa cobertura vegetal (Aguilar y Sala, 1999). Las islas comúnmente poseen un estrato arbustivo, debajo del cual crecen gramíneas, dicotiledóneas herbáceas y micrófitas. Se caracterizan además por la formación de un montículo de suelo, producto de la acumulación de sedimentos, y por niveles relativamente altos de nutrientes y agua en comparación con los espacios que las rodean (espacios interislas).

El pastoreo del ganado doméstico ha sido señalado como una de las posibles causas de la formación de islas de vegetación (Kellner y Bosch, 1992; van Auken, 2000; Reynolds *et al.*, 2007). Las defensas antiherbívoro de los arbustos protegerían a los restantes grupos florísticos que crecen en las islas (Milchunas y Noy-Meir, 2002), provocando la concentración de la defoliación y el pisoteo en los espacios interislas. El disturbio por pastoreo en estos sitios facilitaría alteraciones edáficas (compactación, disminución de la infiltración del agua de lluvia, pérdida de nutrientes) y pérdida de cobertura vegetal, llevando a la formación de la matriz de suelo desnudo que rodea las islas de vegetación (Jaksic y Fuentes, 1980; Fuls, 1992a; 1992b).

Una hipótesis alternativa atribuye la formación de las islas de vegetación al efecto facilitador de los arbustos sobre los grupos funcionales que crecen bajo su canopia (Tielbörger y Kadmon, 2000; Tewksbury y Lloyd, 2001). Los arbustos actuarían como plantas nodrizas, ya que el suelo debajo de ellos comúnmente tiene una alta disponibilidad de nutrientes y de agua en comparación con las áreas circundantes, promoviendo el crecimiento de los restantes grupos florísticos presentes en las islas (Domingo *et al.*, 1999; Tirado y Pugnaire, 2003; Pugnaire *et al.*, 2004). Las diferencias en las condiciones abióticas entre islas e interislas serían mayores en los ambientes más pobres en recursos, aumentando el efecto facilitador de los arbustos. No obstante, para un ambiente determinado el balance de la

interacción competencia-facilitación entre los arbustos y los demás grupos funcionales dependería de las condiciones ambientales y variaría temporalmente (Holmgren *et al.*, 1997).

Las hipótesis acerca del origen exógeno (pastoreo del ganado doméstico) o endógeno (interacciones positivas entre las especies) de las islas de vegetación es posible que coincidan con menores o mayores limitaciones en los recursos del ambiente, respectivamente. En ambientes no tan severos (como el estudiado), donde la disponibilidad de recursos posibilita la continuidad del estrato herbáceo, el pastoreo del ganado y las sequías promueven la invasión de arbustos y el incremento de tamaño y conectividad de parches de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal (Bóo *et al.*, 1996; Bond y Keeley, 2005; Ravi *et al.*, 2009). En este estado el sistema es poco productivo, por ineficiencia en la captura de recursos (Briske *et al.*, 2005), y la sola eliminación del disturbio no sería suficiente para volver al estado original (Bestelmeyer *et al.*, 2004). Sin embargo, varios trabajos han mostrado que la exclusión del ganado por periodos de tiempo prolongados (10 o más años) produce cierto grado de recuperación de las propiedades fisicoquímicas del suelo y de la vegetación herbácea en los espacios interislas (Fuhlendorf *et al.*, 2001; Rasmussen *et al.*, 2001; Valone *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2005; Allington y Valone, 2010), lo cual está mayormente afectado por el régimen de precipitaciones (Castellano y Valone, 2007). En ambientes áridos y semiáridos es bien conocido que el agua constituye el factor limitante primario del funcionamiento de los ecosistemas (Sala *et al.*, 1992; Schwinning *et al.*, 2005). La emergencia y supervivencia de las plantas, procesos que controlan la diversidad y productividad del sistema, depende en gran medida de la cantidad y variabilidad de las precipitaciones (Bertiller, 1996; Defossé *et al.*, 1997; Hereford *et al.*, 2006). De este modo, la exclusión del ganado y las lluvias condicionarían la recuperación de la vegetación en los espacios interislas.

1.2 Estado de la estepa en el noreste de la Región Patagónica

Desde fines del siglo XIX y hasta la primera mitad del siglo XX la actividad económica excluyente en el noreste de la Región Patagónica fue la ganadería ovina; posteriormente adquirió cierta importancia la ganadería bovina (Ares *et al.*, 1990). El pastoreo ha ocasionado problemas de degradación de recursos naturales, como la reducción de la cobertura vegetal y de la diversidad de especies, la erosión hídrica y eólica de los suelos y el deterioro fisicoquímico de los mismos (compactación, encostramiento superficial, pérdida de materia

orgánica, etc.). Actualmente, la vegetación se distribuye formando “islas” dispersas en una matriz de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal (Kröpfl, 1999; Coronato y Bertiller, 1997; Bisigato y Bertiller, 1999; Cecchi *et al.*, 2001).

Varios estudios realizados en las estepas arbustivas del noreste de la Región Patagónica sugieren una relación causal entre el pastoreo y los cambios en la estructura y funcionamiento de las mismas. Se ha observado que el pastoreo puede alterar la dinámica del agua superficial (Rostagno, 1989; Bisigato y Lopez Laphitz, 2009), la dinámica y patrón espacial de la vegetación (Bertiller y Bisigato, 1998; Bisigato *et al.*, 2005, Pazos *et al.*, 2007; Bisigato *et al.*, 2009), el banco de semillas del suelo (Bertiller, 1998; Pazos y Bertiller, 2008), la erosión del suelo (Chartier y Rostagno, 2006), entre otros aspectos estructurales y funcionales de las estepas arbustivas en cuestión.

1.3 Hipótesis, Predicciones y Objetivos

Basadas en los antecedentes descriptos se formularon las siguientes hipótesis de trabajo para pastizales de estepa del noreste de la Región Patagónica:

Hipótesis 1. La formación de islas arbustivas es consecuencia del pastoreo, y no del predominio de interacciones positivas entre arbustos y gramíneas perennes. No obstante, en situaciones de sequía las islas arbustivas sirven de refugio a las gramíneas perennes contribuyendo a la persistencia de las mismas.

Hipótesis 2. La exclusión del pastoreo promueve una lenta recuperación de la vegetación y de las propiedades fisicoquímicas del suelo en los espacios interislas.

La Hipótesis 1 implica (1) una mayor cobertura vegetal en los espacios interislas a medida que disminuye la intensidad de pastoreo, (2) un crecimiento mayor o similar de gramíneas perennes y arbustos cuando crecen aislados que cuando crecen juntos, (3) una mayor supervivencia de gramíneas perennes en las islas que en los interislas en condiciones de sequía, y (4) una mayor densidad de semillas del banco del suelo en condiciones de sequía y pastoreo, así como una rápida recuperación del banco de semillas bajo mejores condiciones de humedad en las islas que en los interislas. Mientras que la Hipótesis 2 implica un aumento

en la concentración de nutrientes, la tasa de infiltración de agua del suelo y del establecimiento de gramíneas perennes, así como también una disminución de la compactación del suelo en los espacios interislas, luego de la eliminación del ganado doméstico por un período prolongado de tiempo.

Los objetivos específicos de la tesis fueron los siguientes:

Objetivo 1. Determinar las variaciones espaciales de la cobertura vegetal y de los desniveles del suelo en sitios con intensidad de pastoreo alta, moderada o sin pastoreo.

Objetivo 2. Comparar (1) el crecimiento de una gramínea perenne y de un arbusto creciendo juntos o en forma separada, y (2) la supervivencia de gramíneas perennes establecidas creciendo en islas o en espacios interislas en condiciones de sequía.

Objetivo 3. Evaluar la dinámica del banco de semillas del suelo en islas e interislas en condiciones de sequía y post-sequía.

Objetivo 4. Evaluar la recuperación de la vegetación y de las propiedades fisicoquímicas del suelo en los espacios interislas de áreas con exclusión del pastoreo por un período de tiempo prolongado (10 años).

La Hipótesis 1 será corroborada en los capítulos 2, 3 y 4, y la Hipótesis 2 en el capítulo 5.

1.4 Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en sitios ubicados en un área que comprende parte de los departamentos de Adolfo Alsina y San Antonio, provincia de Río Negro (40° 41' - 40° 46' S, 64° 06' - 64° 30' O).

1.4.1 Clima

El clima de la región que comprende el área de estudio es templado semiárido. La temperatura media anual del aire es de 14 °C, con temperaturas medias mensuales que varían entre 7 °C en julio y 21 °C en enero. Las precipitaciones promedian 255 mm anuales (C.V. 40%). Las lluvias más abundantes tienen lugar en otoño y primavera (Fig. 1.1). La

evapotranspiración potencial anual ronda los 800 mm. Se registran vientos durante todo el año, aunque con mayor intensidad en primavera y verano, lo que acentúa el déficit hídrico en dichas estaciones (Martin, 2009).

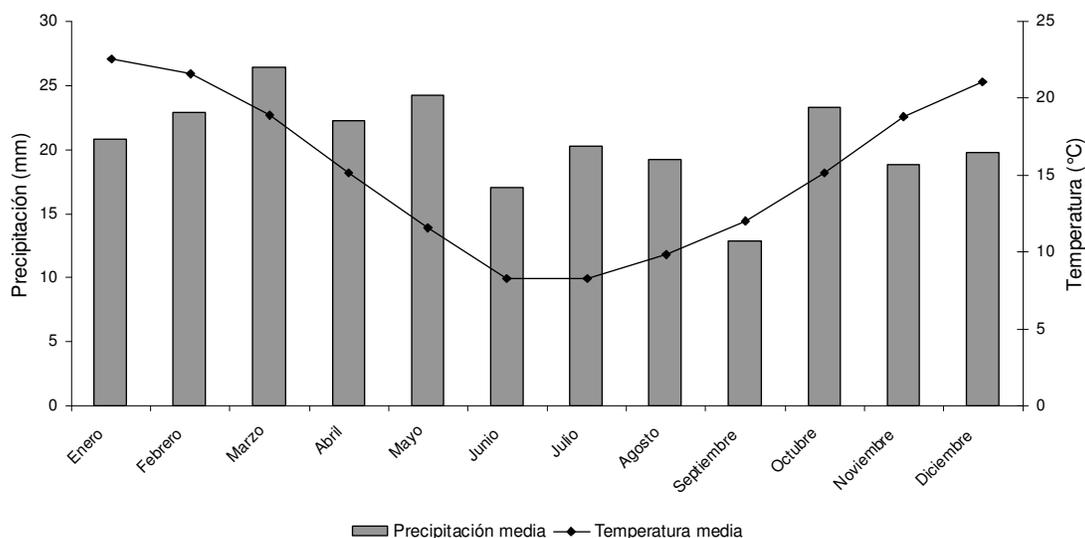


Figura 1.1: Climograma de San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, en el período 1961-1987. El área de estudio está ubicada 80 km al este de la localidad de San Antonio Oeste (<http://www.noaa.gov>).

En años previos y durante el periodo de estudio (2009-2012) alternaron periodos húmedos con periodos secos (Fig. 1.2). En el trienio 2007-2009 la región sufrió una sequía extraordinaria, con registros de precipitaciones anuales que representaron entre el 46% y el 69% de la precipitación anual promedio histórica. Cabe aclarar que el término “sequía extraordinaria” hace referencia a la severidad (grado de escasez de precipitación) y duración (periodo de años) del evento climático, y no a la rareza del mismo. En los tres años siguientes (2010-2012) la situación tendió a revertirse, con registros de precipitaciones anuales cercanas al promedio histórico.

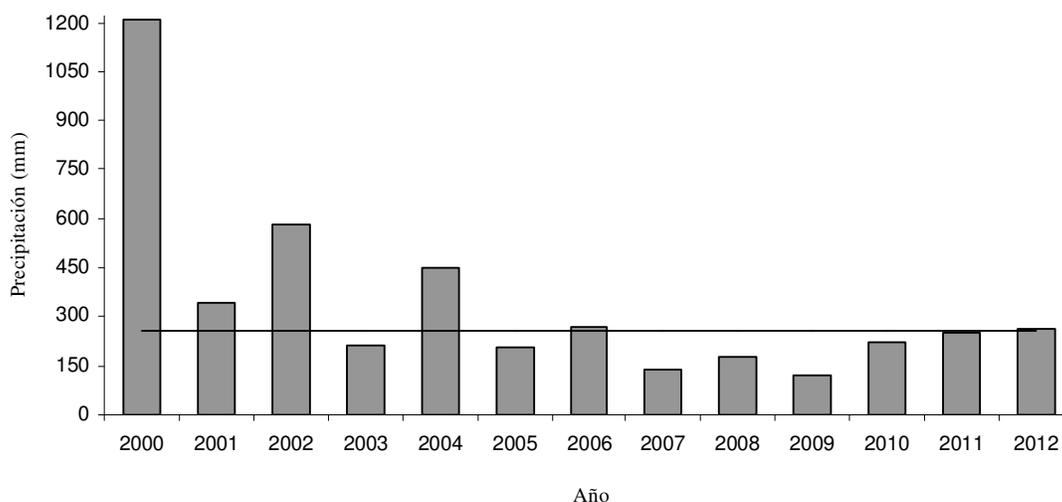


Figura 1.2: Precipitación anual registrada en San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, en el período 2000-2012. La línea horizontal representa la media anual histórica (255 mm, periodo 1900-1994) (Godagnone y Bran, 2009). El área de estudio está ubicada 80 km al este de la localidad de San Antonio Oeste.

1.4.2 *Relieve y suelos*

El relieve del área de estudio es predominante plano. Las alturas máximas corresponden a los relictos de mesetas y superan levemente los 100 m.s.n.m; mientras que, las mínimas corresponden al fondo de depresiones y bajos sin salidas. Los procesos más importantes generadores del relieve fueron los de escurrimiento difuso y concentrado, y complementariamente la erosión eólica. En la región coexisten dos formaciones geológicas. Una formada por areniscas poco consolidadas, con intercalaciones lenticulares de diferentes granulometrías. La restante, de menor antigüedad y acumulada sobre la primera, compuesta por rodados ligados con material arcilloso y calcáreo, que forman desde impregnaciones hasta costras calcáreas duras. En los relieves menos desgastados los rodados se encuentran en capas bien consolidadas; mientras que, en los relieves más desgastados se encuentran sueltos y mezclados con arena. Los suelos predominantes pertenecen a los órdenes Aridisoles (Haplocalcides, Petroargides, Haplocambides fluvénticos y Natrigides ústicos) y Entisoles (Torripsamientos y Torriortentes ústicos) (Godagnone y Bran, 2009).

1.4.3 Vegetación

El área de estudio pertenece a la Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1976), la cual ocupa alrededor de dos terceras partes de la provincia de Río Negro. Según registros históricos la fisonomía original de la vegetación semejaba una estepa gramínea con arbustos bajos y aislados (Villarino, 1972). Dicha estructura habría estado modelada al menos en parte por el fuego (Kröpfl, 1999).

Actualmente, la vegetación presenta una fisonomía de estepa arbustivo-gramínea baja, cuyo estrato herbáceo conforma un pastizal de crecimiento predominantemente otoño-inverno-primaveral. La comunidad se encuentra ampliamente extendida en el este de la provincia de Río Negro, y está dominada por *Chuquiraga erinacea* D. Don, en el estrato arbustivo inferior, *Condalia microphylla* Cav. en el estrato arbustivo superior y *Nassella tenuis* (Phil.) en el estrato herbáceo. Otras especies de arbustos que integran las comunidades son *Prosopis alpataco* Phil., *Senna aphylla* (Cav.) H.S. Irwin & Barneby, *Lycium* spp., *Monttea aphylla* (Miers) Benth. & Hook, *Schinus johnstonii* F.A. Barkley y *Ephedra ochreatea* Miers. El grupo de gramíneas perennes está integrado además por *Poa ligularis* Nees ex Steud., *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack, *Jarava plumosa* (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett, *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romash. y *Nassella longiglumis* (Phil.) Barkworth. Las gramíneas anuales están mayormente representadas por *Bromus mollis* Vahl. y *Schismus barbatus* (L.) Thell., y las dicotiledóneas herbáceas por *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. Ex Aiton (Cabrera, 1971; Sorong *et al.*, 2003). La costra biológica (comunidades de microorganismos como algas, hongos, líquenes, musgos y cianobacterias que se encuentran íntimamente interrelacionados) está dominada por dos especies de musgos: *Syntrichia princeps* (De Not.) Mitt. y *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. Dicha costra biológica puede llegar a cubrir hasta un tercio o más de la superficie del suelo en forma de manchones con alta cobertura (Kröpfl *et al.*, 2013). La vegetación se distribuye en islas que generalmente contienen todas las formas de crecimiento antes referidas, rodeadas por espacios interislas con suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal.

1.4.4 Historia de disturbios

La región que comprende al área de estudio posee una historia variada de disturbios mediados por herbivoría y fuego.

La región posee una baja riqueza de mamíferos autóctonos, especialmente de grandes herbívoros (Eisenberg y Redford, 1992), los cuales se encuentran en baja densidad. Los herbívoros de mayor tamaño son el guanaco (*Lama guanicoe*), la mara (*Dolichotis patagonum*) y la vizcacha (*Lagostomus maximus*) (Bonino *et al.*, 1997; Godagnone y Bran, 2009). El guanaco particularmente sufrió un fuerte desplazamiento por parte del ganado ovino, el cual comenzó a introducirse en la región a fines del siglo XIX. El desarrollo de la ganadería ovina fue rápido durante las primeras décadas desde su introducción, para luego declinar debido a cuestiones económicas, degradación del pastizal y desplazamiento de la actividad hacia otras zonas de la provincia (Lascano *et al.*, 2008; Tagliani, 2009). Así, en el departamento de Adolfo Alsina, el número de cabezas de ganado ovino en 2002 era sólo el 10% de la cantidad de animales a principios de siglo, igualando de esta manera al ganado bovino (Lascano *et al.*, 2008).

El ingreso de animales domésticos en la región, en especial los ovinos, promovió grandes cambios en la vegetación original. La selectividad del ganado doméstico modificó la abundancia relativa de especies, afectando la estructura y funcionamiento del pastizal (Bär Lamas *et al.*, 2013). Lauenroth (1998) argumenta que la vegetación de la estepa Patagónica tuvo una larga historia evolutiva con el pastoreo del guanaco. Sin embargo, los pastos que más abundaban en esta región antes de la colonización, no estaban adaptados a ser consumidos con la intensidad y frecuencia que lo hace el ganado doméstico (Cecchi y Kröpfl, 2002). Además, la densidad de ganado doméstico presente en los campos ha sido mucho mayor a la de herbívoros nativos (Oesterheld *et al.*, 1992). Estos cambios en la vegetación también llevaron a variaciones en las frecuencias e intensidades de los fuegos.

En la porción sur del Monte se pueden identificar tres períodos con diferentes roles del fuego en relación a la dinámica de los ecosistemas (Defoseé *et al.*, 2003; Villagra *et al.*, 2009). Previo a la colonización europea los indígenas de la zona quemaban frecuentemente la vegetación. Luego, con el ingreso del lanar, la frecuencia de fuego disminuyó. El pastoreo continuo con altas cargas reduce marcadamente el material fino de mayor combustibilidad y provoca la desconexión entre parches de vegetación, lo cual afecta en forma negativa la propagación del fuego (Madany y West, 1983; Ravi y D'Odorico, 2009). Más recientemente, y como consecuencia de cierto grado de recuperación del pastizal, la frecuencia de los fuegos en la región ha incrementado.

1.4.5 Sitios de muestreos

Dentro del área de estudio, los sitios de muestreo se eligieron de modo tal que fuesen lo más representativos posible de la estepa arbustivo-graminosa del noreste de la Región Patagónica. Los sitios quedaron ubicados en tres establecimientos rurales: “Lote 7”, “La Razón” y “Estación General Lorenzo Vintter”, separados entre sí por una distancia máxima de 30 km (Fig. 1.3). Los establecimientos poseen una superficie variable (2600 hasta 5000 ha), y en todos predominan los suelos Natrargides ustólicos (<http://geointa.inta.gov.ar>). Los sitios acreditan ~100 años de historia de pastoreo continuo por ganado ovino y vacuno, con un nivel de carga (0,36 EO/ha) usual para la región. Al comienzo del trabajo ya existían áreas excluidas al pastoreo de distinta antigüedad. En “Lote 7” existía una clausura de 1 ha de 10 años de antigüedad. En la “Estación Gral. Lorenzo Vintter” a principios de 2009 se delimitó una superficie de 1 ha en un área excluida al ganado desde el paso del ferrocarril (comienzos de siglo XX), lindante con las vías y el alambrado perimetral del campo aledaño. En el establecimiento “La Razón” la clausura tenía una antigüedad de 30 años y ocupaba una superficie de 100 ha. En este último sitio, a comienzo de 2009 se construyó una clausura de 1 ha de superficie dentro de la clausura original, dado que a fines de 2008 se observó la presencia inesperada de ovinos en el lugar.

Para los muestreos en áreas pastoreadas de cada sitio se utilizaron lotes de 600 ha con una fuente de agua ubicada en uno de los extremos, dentro de los cuales se asumió la intensidad de pastoreo en función de la distancia a la aguada. La justificación del supuesto es la creación de piósferas, lo cual determina un gradiente decreciente de intensidad de pastoreo desde la fuente de agua hacia lugares más alejados (Lange, 1969; Bisigato y Bertiller, 1997). De esta forma quedaron establecidas áreas con alta intensidad de pastoreo (AIP) ubicadas a 600 m aprox. de la aguada, áreas con moderada intensidad de pastoreo (MIP) a 2500 m aprox. de la aguada, y áreas sin pastoreo (SP) de ganado doméstico por ≥ 10 años.



Figura 1.3: Localización y mapa del área de estudio dentro de la provincia de Río Negro. Se muestran los tres establecimientos rurales: “Lote 7”, “La Razón” y “Estación Gral. Lorenzo Vintter”.

Capítulo 2: Efectos del pastoreo sobre la distribución espacial de la vegetación

2.1 Introducción

En los pastizales del noreste de la Región Patagónica la disponibilidad de recursos permitiría una cobertura vegetal del suelo más continua que la observada actualmente. En los pastizales en su condición prístina la fisonomía habría sido la de una estepa gramínea con arbustos aislados (Köpfl, 1982). No obstante, transcurridos alrededor de 100 años desde la introducción de ganado doméstico, la fisonomía predominante es la estepa arbustiva (Ares *et al.*, 1990; Bertiller y Bisigato, 1998). La cobertura vegetal del suelo ha perdido continuidad debido a la formación de islas de vegetación, rodeadas de espacios interislas con escasa o nula cobertura vegetal (Coronato y Bertiller, 1997; Bisigato y Bertiller, 1999; Cecchi *et al.*, 2001).

Es probable, que la distribución espacial actual de la vegetación se deba en buena medida al pastoreo del ganado. La concentración de las defoliaciones y del pisoteo en los espacios interislas produciría inicialmente la pérdida de cobertura herbácea y promovería la arbustización del sistema, favorecida además por una disminución en la frecuencia e intensidad de incendios naturales (Archer, 2009). Por otro lado, la pérdida de cobertura en los espacios interislas se retroalimentaría en forma positiva con la erosión y la degradación del suelo, causando finalmente la formación de islas arbustivas dispersas en una matriz de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal. Consecuentemente, la fisonomía cambia de estepa gramínea a estepa arbustiva (van Auken, 2000; Roques *et al.*, 2001; Briggs *et al.*, 2005), generando una heterogeneidad marcada en la distribución espacial de los recursos dado que estos quedan concentrados en las islas de vegetación (Shlesinger *et al.*, 1996).

El disturbio por pastoreo del ganado a través de la creación de islas, y de la fragmentación de las mismas (Bertiller *et al.*, 2002), afectaría en forma negativa la riqueza y diversidad de especies (Bertiller y Bisigato, 1998; Bisigato *et al.*, 2005). En general, el efecto de los herbívoros sobre la diversidad vegetal depende no sólo del tipo y densidad de herbívoros, sino también del medio abiótico, particularmente de la humedad y fertilidad de los suelos (Landsberg *et al.*, 2003). En el caso particular de ambientes áridos y semiáridos que han evolucionado con baja presión de grandes herbívoros, el pastoreo intenso y continuo tiene un efecto negativo sobre la diversidad y riqueza al incrementar la tasa de extinción local de

especies (Milchunas *et al.*, 1988; Milchunas y Lauenroth, 1993; Olf y Ritchie, 1998). En ambientes con las características descritas comúnmente se observa pérdida de especies herbáceas (dicotiledóneas y gramíneas) y aumento de especies leñosas (arbustos) a lo largo de gradientes de intensidad de pastoreo (Perelman *et al.*, 1997).

Uno de los grupos florísticos más afectados por el pastoreo es el de las gramíneas perennes. De hecho, el efecto del pastoreo sobre la cobertura vegetal se debe, principalmente, a la disminución en densidad y cobertura de las gramíneas perennes más preferidas por el ganado (Noy-Meir, 1990; Beeskow *et al.*, 1995; Bertiller, 1996). Si bien puede existir cierto grado de reemplazo de gramíneas palatables por gramíneas no palatables, este no interferiría en la formación de islas de vegetación (Cipriotti y Aguiar, 2005), aunque sí contribuiría a la sustitución de especies mesófilas por especies xerófilas (Perelman *et al.*, 1997).

En el análisis de los cambios en la vegetación en relación al pastoreo en zonas áridas y semiáridas resulta imprescindible considerar las limitaciones hídricas, que caracterizan a este tipo de ambientes. Las sequías por sí mismas o en combinación con el pastoreo del ganado pueden causar una elevada mortalidad de plantas e inducir grandes cambios en las comunidades vegetales (Alzérreca-Angelo *et al.*, 1998; Miriti *et al.*, 2007; McAuliffe y Hamerlynck, 2010), provocando la degradación del sistema (Bóo *et al.*, 1996; Bond y Keeley, 2005; Ravi *et al.*, 2009). Esta particularidad determina la necesidad de repetir en el tiempo las mediciones sobre la vegetación cuando se pretende evaluar cambios a lo largo de un gradiente de pastoreo, de forma tal de abarcar, en lo posible, un rango amplio de variaciones en la humedad del suelo.

La hipótesis de trabajo abordada en este capítulo establece que la formación de islas de vegetación en las estepas arbustivas de noreste de la Región Patagónica es consecuencia del pastoreo del ganado. De ser así, siguiendo un gradiente decreciente de intensidad de pastoreo cabría esperar una mayor cobertura vegetal en los espacios interislas, una menor proporción del terreno ocupado por islas de vegetación y una menor diferencia de altitud del suelo entre islas e interislas. El objetivo fue caracterizar la estructura de la vegetación y el microrrelieve del suelo a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo. La estructura de la vegetación se evaluó mediante mediciones de cobertura basal dos veces al año durante cuatro años, a los efectos de abarcar variaciones en la humedad del suelo. Complementariamente, y puntualmente en el tiempo, se realizó una medición de cobertura aérea específica a las

distintas intensidades de pastoreo con el fin de lograr una mejor caracterización de la vegetación en términos de dominancia, riqueza y diversidad.

2.2 Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en los tres sitios de muestreo y a las intensidades de pastoreo (sin pastoreo [SP], moderada intensidad de pastoreo [MIP] y alta intensidad de pastoreo [AIP]) descritas en el Capítulo 1.

2.2.1 Diseño del muestreo

En cada intensidad de pastoreo se establecieron cinco transectas permanentes de 20 m de largo. La primer transecta se colocó al azar; mientras que, las restantes se ubicaron en forma paralela a la primera y separadas entre sí por una distancia de 20 m. En otoño y primavera del periodo 2009-2012 se midió sobre las transectas la cobertura basal de gramíneas, arbustos, dicotiledóneas herbáceas, costra biológica, mantillo, pavimento de erosión (suelo desnudo cubierto por canto rodado) y suelo desnudo. En el caso de las gramíneas se discriminó entre gramíneas perennes palatables (*J. plumosa*, *N. longiglumis*, *N. tenuis*, *Poa lanuginosa* Poir., *P. ligularis* y *P. napostaense*), gramíneas perennes no palatables (*P. speciosa*) y gramíneas perennes con todas las macollas secas (de aquí en adelante “gramíneas perennes secas”). Dentro de la categoría de especies anuales se incluyeron gramíneas y dicotiledóneas. Las mediciones se realizaron a un nivel de precisión del orden del cm. Al mismo tiempo se midió la proyección de la canopia de los arbustos, lo cual conjuntamente con la presencia de montículo de suelo se utilizó para discriminar entre islas e interislas. Se consideró como islas a las áreas dominadas por arbustos y comprendidas debajo de su canopia, con acumulación de sedimentos visible en comparación con áreas a su alrededor, y separadas al menos por 20 cm de la islas aledañas. Sobre las mismas transectas se midieron los tamaños (cm) de los espacios interislas y el número de islas interceptadas por las transectas.

En el otoño de 2009, sobre las mismas transectas utilizadas para medir cobertura basal se midió la altitud del suelo a intervalos de 20 cm de distancia, discriminando entre islas e interislas. Las mediciones se realizaron con una regla colocada de forma perpendicular al

suelo, y en referencia a una cuerda tensa nivelada a un metro de altura, a un nivel de precisión del orden del cm.

En la primavera de 2010 se midió la cobertura aérea específica a lo largo del gradiente de pastoreo en los tres sitios. En cada condición se establecieron al azar cinco parcelas de 10x10 m. El tamaño de las parcelas se determinó utilizando el método de área mínima (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Luego, se estimó la cobertura visual de cada especie utilizando una escala modificada de Braun-Blanquet, con intervalos del 10% (Sutherland, 1996). Además, se contó el número de arbustos en cada parcela.

2.2.2 Análisis estadístico

El porcentaje de cobertura basal de cada variable se estimó a nivel de ambiente (islas e interislas) interceptado por la transecta; mientras que, el porcentaje de la cobertura aérea de los arbustos se calculó teniendo en cuenta el largo total de la transecta (20 m). Previo análisis, y con el fin de satisfacer los requerimientos de normalidad, los datos de cobertura fueron transformados con arcoseno de raíz cuadrada, a excepción de los datos de cobertura de gramíneas perennes palatables, no palatables, especies anuales y dicotiledóneas perennes que se transformaron mediante rangos. En la sección Resultados se muestran los datos sin transformar. Los datos se analizaron mediante ANOVA con parcelas divididas en bloques considerando los años como un factor fijo y principal. Los datos de cobertura correspondientes a otoño y primavera, como así también los correspondientes a islas e interislas, se analizaron por separado. Los datos de altitud del suelo y densidad de arbustos se analizaron con ANOVA simple en bloques. Las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Los datos de cobertura aérea específica se utilizaron para determinar el índice de diversidad de Shannon y la riqueza de especies. Para calcular los intervalos de confianza (nivel del 95%) se utilizó la técnica de *bootstrap* (500 repeticiones) y el método de percentiles corregidos por sesgo y aceleración (Pla y Matteucci, 2001). Además se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) usando una matriz de covarianza. Todos los análisis se realizaron con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2009).

2.3 Resultados

2.3.1 Otoño

Las mediciones realizadas en otoño mostraron que en los espacios interislas la cobertura basal total de las plantas vasculares fue menor en las áreas con AIP que en las áreas con MIP o SP (Tabla 2.1); mientras que, en las islas de vegetación no se observaron diferencias significativas entre intensidades de pastoreo para esta variable (Tabla 2.2).

En los espacios interislas (Tabla 2.1) la cobertura basal de gramíneas perennes secas y de gramíneas perennes palatables fue menor en las áreas con AIP que en las áreas SP; mientras que, en las áreas con MIP los valores fueron intermedios y no se diferenciaron de las restantes intensidades de pastoreo. La cobertura de costra biológica fue mayor en las áreas SP que en las áreas con MIP o AIP. Por otra parte, la cobertura de costra biológica y gramíneas perennes secas disminuyó en 2012 en comparación con 2009, mientras que, la cobertura de las especies anuales y la cobertura total de las plantas vasculares aumentó en 2012 en comparación con 2009.

En las islas de vegetación (Tabla 2.2) la cobertura basal de las gramíneas perennes palatables fue mayor en las áreas SP o con MIP que en las áreas con AIP. Contrariamente, el porcentaje de cobertura aérea de los arbustos fue mayor en las áreas con AIP que en las áreas SP o con MIP. La cobertura de dicotiledóneas perennes fue mayor en las áreas con AIP que en las áreas con MIP; mientras que, en las áreas SP el valor fue intermedio y no se diferenció de las restantes intensidades de pastoreo. Por otra parte, la cobertura de especies anuales, de gramíneas perennes palatables y la cobertura total de las plantas vasculares aumentó en 2012 en comparación con 2009; mientras que, la cobertura de gramíneas perennes secas disminuyó en 2012 en comparación con 2009.

Tabla 2.1: Valores medios de cobertura basal en los espacios interislas medidos en el otoño de 2009, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios \pm 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

| Cobertura (%) | SP | MIP | AIP | P | 2009 | 2011 | 2012 | P |
|------------------------|------------------|-------------------|------------------|-----------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|
| <i>Cobertura basal</i> | | | | | | | | |
| Mantillo | 22,25 \pm 2,49 | 21,50 \pm 2,46 | 19,43 \pm 2,55 | 0,6 | 20,65 \pm 2,64 | 25,35 \pm 1,71 | 17,18 \pm 2,28 | 0,3 |
| Suelo desnudo | 47,95 \pm 4,52 | 52,10 \pm 3,80 | 52,56 \pm 6,34 | 0,7 | 49,76 \pm 4,51 | 44,27 \pm 5,78 | 58,58 \pm 3,16 | 0,3 |
| Pavimento | 12,14 \pm 3,99 | 15,56 \pm 3,12 | 20,58 \pm 5,36 | 0,1 | 15,42 \pm 3,49 | 20,65 \pm 5,76 | 12,38 \pm 3,04 | 0,4 |
| GP secas | 2,85 \pm 0,62b | 2,38 \pm 0,57ab | 1,69 \pm 0,31a | <0,05 | 3,86 \pm 0,55c | 1,92 \pm 0,23b | 1,11 \pm 0,15a | <0,001 |
| Costra biológica | 9,11 \pm 2,35b | 3,07 \pm 1,39a | 2,36 \pm 0,87a | <0,05 | 8,58 \pm 2,19b | 4,02 \pm 1,84ab | 1,94 \pm 0,77a | <0,05 |
| GP palatables | 3,84 \pm 0,89b | 3,18 \pm 0,99ab | 1,21 \pm 0,28a | <0,05 | 1,08 \pm 0,47 | 2,59 \pm 0,58 | 4,56 \pm 1,00 | 0,1 |
| GP no palatables | 0,17 \pm 0,08 | 0,34 \pm 0,13 | 0,31 \pm 0,17 | 0,5 | 0,21 \pm 0,13 | 0,31 \pm 0,14 | 0,29 \pm 0,13 | 0,7 |
| Spp A | 0,73 \pm 0,65 | 1,34 \pm 0,60 | 1,15 \pm 0,51 | 0,4 | 0,19 \pm 0,08a | 0,08 \pm 0,03a | 2,95 \pm 0,64b | <0,05 |
| DP | 0,94 \pm 0,37 | 0,54 \pm 0,26 | 0,74 \pm 0,20 | 0,4 | 0,21 \pm 0,04 | 1,02 \pm 0,31 | 1,00 \pm 0,32 | 0,07 |
| Vegetación total | 8,55 \pm 0,75b | 7,79 \pm 1,21b | 5,06 \pm 0,69a | <0,01 | 5,58 \pm 0,69a | 5,95 \pm 0,87a | 9,87 \pm 0,83b | <0,05 |

Tabla 2.2: Valores medios de cobertura basal en las islas de vegetación medidos en el otoño de 2009, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios \pm 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

| Cobertura (%) | SP | MIP | AIP | P | 2009 | 2011 | 2012 | P |
|------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| <i>Cobertura basal</i> | | | | | | | | |
| Mantillo | 39,60 \pm 2,16 | 44,56 \pm 3,49 | 48,20 \pm 3,97 | 0,07 | 41,95 \pm 3,08 | 51,40 \pm 2,74 | 39,01 \pm 3,13 | 0,3 |
| Suelo desnudo | 33,96 \pm 2,30 | 32,51 \pm 2,19 | 30,75 \pm 3,52 | 0,5 | 35,56 \pm 3,55 | 28,98 \pm 1,82 | 32,69 \pm 2,13 | 0,5 |
| Pavimento | 3,16 \pm 0,91 | 2,79 \pm 0,98 | 3,04 \pm 0,96 | 0,9 | 2,68 \pm 0,89 | 3,65 \pm 1,04 | 2,66 \pm 0,87 | 0,8 |
| GP secas | 2,44 \pm 0,59 | 2,06 \pm 0,74 | 1,65 \pm 0,47 | 0,1 | 3,53 \pm 0,72b | 1,63 \pm 0,38ab | 0,99 \pm 0,25a | <0,05 |
| Costra biológica | 10,38 \pm 1,64 | 4,86 \pm 2,11 | 4,46 \pm 1,64 | 0,06 | 10,73 \pm 2,16 | 5,31 \pm 1,62 | 3,66 \pm 1,39 | 0,1 |
| GP palatables | 3,58 \pm 0,79b | 2,71 \pm 0,58b | 1,32 \pm 0,42a | <0,01 | 0,86 \pm 0,22a | 2,65 \pm 0,51ab | 4,11 \pm 0,70b | <0,05 |
| GP no palatables | 0,33 \pm 0,18 | 0,17 \pm 0,08 | 0,54 \pm 0,15 | 0,1 | 0,37 \pm 0,13 | 0,37 \pm 0,19 | 0,31 \pm 0,13 | 0,8 |
| Spp A | 1,98 \pm 1,41 | 4,84 \pm 2,87 | 3,66 \pm 2,02 | 0,3 | 0,18 \pm 0,13a | 0,21 \pm 0,09ab | 10,09 \pm 2,58b | <0,05 |
| DP | 0,55 \pm 0,26ab | 0,31 \pm 0,08a | 1,08 \pm 0,25b | <0,05 | 0,64 \pm 0,15 | 0,51 \pm 0,21 | 0,79 \pm 0,32 | 0,9 |
| Arbustos | 4,53 \pm 0,52 | 5,03 \pm 0,65 | 5,05 \pm 0,93 | 0,9 | 3,52 \pm 0,63 | 5,67 \pm 0,49 | 5,43 \pm 0,78 | 0,06 |
| Vegetación total | 12,94 \pm 1,65 | 15,12 \pm 3,44 | 13,56 \pm 2,82 | 0,7 | 9,09 \pm 1,14a | 10,55 \pm 1,04a | 21,97 \pm 2,83b | <0,01 |
| <i>Cobertura aérea</i> | | | | | | | | |
| Arbustos | 31,69 \pm 2,03a | 29,09 \pm 1,97a | 44,32 \pm 2,74b | <0,001 | 29,92 \pm 2,12 | 36,75 \pm 2,46 | 38,43 \pm 4,06 | 0,1 |

2.3.2 Primavera

Las mediciones realizadas en primavera muestran que en los espacios interislas la cobertura basal total de plantas vasculares fue menor en las áreas con AIP que en las áreas con MIP o SP (Tabla 2.3); mientras que, en las islas de vegetación no se observaron diferencias significativas entre las intensidades de pastoreo para esta variable (Tabla 2.4).

En los espacios interislas (Tabla 2.3) la cobertura de gramíneas perennes palatables y de gramíneas perennes secas fue mayor en las áreas SP o con MIP (solo las gramíneas perennes palatables) que en las áreas con AIP. La cobertura de pavimento de erosión fue mayor en las áreas con AIP que en las áreas SP; mientras que, la cobertura de costra biológica fue mayor en las áreas SP que en las áreas con MIP y similar a estas dos intensidades de pastoreo en las áreas con AIP. Por otra parte, la cobertura de gramíneas perennes secas, de costra biológica y de especies anuales disminuyó en 2012 con respecto a 2010; el porcentaje de suelo denudo aumentó en 2012 en comparación con 2011; la cobertura de pavimento de erosión en 2011 fue mayor que en los otros dos años; y la cobertura de mantillo fue menor en 2011 en comparación a los otros años.

En las islas de vegetación (Tabla 2.4) la cobertura de gramíneas perennes secas y de gramíneas perennes palatables fue menor en las áreas con AIP que en las áreas SP o con MIP (sólo gramíneas perennes palatables), la cobertura de mantillo fue menor en las áreas SP en comparación con las áreas con AIP; mientras que, la cobertura aérea de los arbustos fue menor en las áreas SP o con MIP que en las áreas con AIP. Por otra parte, la cobertura de pavimento de erosión fue menor en 2012 que en 2011; mientras que, la cobertura de especies anuales y de gramíneas perennes secas disminuyó en 2012 en comparación con 2010 y 2011(sólo gramíneas perennes secas).

Tabla 2.3: Valores medios de cobertura basal en los espacio interislas medidos en la primavera de 2010, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios \pm 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

| Cobertura (%) | SP | MIP | AIP | P | 2010 | 2011 | 2012 | P |
|------------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------|--------------------|-------------------|-------------------|-------|
| <i>Cobertura basal</i> | | | | | | | | |
| Mantillo | 24,06 \pm 2,29 | 25,90 \pm 2,36 | 19,96 \pm 2,02 | 0,1 | 25,73 \pm 2,16b | 17,61 \pm 1,22a | 26,58 \pm 2,23b | <0,05 |
| Suelo desnudo | 47,01 \pm 3,06 | 46,48 \pm 3,80 | 48,99 \pm 6,55 | 0,8 | 49,11 \pm 4,65ab | 37,09 \pm 2,16a | 56,29 \pm 4,16b | <0,05 |
| Pavimento | 13,04 \pm 3,21a | 17,55 \pm 4,93ab | 24,40 \pm 5,06b | <0,05 | 12,63 \pm 2,76a | 33,16 \pm 3,30b | 9,21 \pm 2,80a | <0,01 |
| GP secas | 1,54 \pm 0,22b | 0,95 \pm 0,18a | 0,78 \pm 0,22a | <0,01 | 1,24 \pm 0,23b | 1,50 \pm 0,19b | 0,53 \pm 0,11a | <0,01 |
| Costra biológica | 7,15 \pm 2,15b | 1,19 \pm 0,41a | 1,70 \pm 0,56ab | <0,05 | 4,86 \pm 2,12b | 3,35 \pm 1,33ab | 1,82 \pm 1,01a | <0,05 |
| GP palatables | 4,45 \pm 0,76b | 4,73 \pm 0,72b | 1,79 \pm 0,33a | <0,01 | 2,34 \pm 0,42 | 4,44 \pm 0,82 | 4,18 \pm 0,83 | 0,1 |
| GP no palatables | 0,23 \pm 0,12 | 0,19 \pm 0,08 | 0,25 \pm 0,14 | 0,8 | 0,26 \pm 0,13 | 0,24 \pm 0,12 | 0,17 \pm 0,09 | 0,4 |
| Spp A | 0,53 \pm 0,27 | 1,75 \pm 0,73 | 0,83 \pm 0,34 | 0,2 | 2,45 \pm 0,62b | 0,59 \pm 0,21ab | 0,08 \pm 0,06a | <0,05 |
| DP | 2,03 \pm 0,71 | 1,04 \pm 0,20 | 1,32 \pm 0,22 | 0,2 | 1,19 \pm 0,22 | 2,03 \pm 0,68 | 1,17 \pm 0,29 | 0,3 |
| Vegetación total | 8,77 \pm 1,25b | 8,67 \pm 0,79b | 4,95 \pm 0,65a | <0,05 | 7,48 \pm 0,97 | 8,77 \pm 1,23 | 6,13 \pm 0,96 | 0,4 |

Tabla 2.4: Valores medios de cobertura basal en las islas de vegetación medidos en la primavera de 2010, 2011 y 2012, en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). GP: Gramíneas perennes, Spp A: especies anuales, DP: dicotiledóneas perennes. La “vegetación total” es la suma de la cobertura de las plantas vasculares. Se muestran valores medios \pm 1 E.E. A nivel de intensidad de pastoreo y año, letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

| Cobertura (%) | SP | MIP | AIP | P | 2010 | 2011 | 2012 | P |
|------------------------|--------------------|---------------------|--------------------|-----------------|--------------------|--------------------|-------------------|-----------------|
| <i>Cobertura basal</i> | | | | | | | | |
| Mantillo | 47,02 \pm 3,41 a | 51,33 \pm 2,18 ab | 54,40 \pm 1,89 b | <0,01 | 53,29 \pm 2,46 | 45,41 \pm 2,83 | 54,05 \pm 1,88 | 0,1 |
| Suelo desnudo | 29,89 \pm 1,83 | 28,57 \pm 2,94 | 27,45 \pm 2,65 | 0,7 | 26,95 \pm 2,78 | 28,52 \pm 2,78 | 30,44 \pm 1,78 | 0,4 |
| Pavimento | 3,74 \pm 0,97 | 3,95 \pm 1,21 | 4,31 \pm 0,95 | 0,8 | 2,77 \pm 0,68 ab | 7,20 \pm 0,65 b | 2,04 \pm 0,70 a | <0,05 |
| GP secas | 1,58 \pm 0,40 b | 0,92 \pm 0,26 ab | 0,50 \pm 0,14 a | <0,05 | 1,18 \pm 0,36 b | 1,50 \pm 0,31 b | 0,32 \pm 0,08 a | <0,01 |
| Costra biológica | 6,64 \pm 1,93 | 2,53 \pm 1,27 | 3,05 \pm 1,06 | 0,4 | 5,74 \pm 1,85 | 4,57 \pm 1,64 | 1,90 \pm 0,81 | 0,2 |
| GP palatables | 4,66 \pm 0,97 b | 4,13 \pm 0,77 b | 1,63 \pm 0,45 a | <0,01 | 2,02 \pm 0,42 | 3,47 \pm 0,88 | 4,93 \pm 0,95 | 0,08 |
| GP no palatables | 0,55 \pm 0,27 | 0,48 \pm 0,28 | 0,47 \pm 0,20 | 0,6 | 0,58 \pm 0,26 | 0,61 \pm 0,30 | 0,31 \pm 0,17 | 0,3 |
| Spp A | 0,49 \pm 0,19 | 1,37 \pm 0,56 | 0,79 \pm 0,26 | 0,1 | 1,71 \pm 0,52 b | 0,84 \pm 0,18 ab | 0,12 \pm 0,08 a | <0,05 |
| DP | 0,99 \pm 0,36 | 0,81 \pm 0,28 | 1,17 \pm 0,28 | 0,4 | 0,98 \pm 0,26 | 1,39 \pm 0,39 | 0,60 \pm 0,17 | 0,2 |
| Arbustos | 4,45 \pm 0,51 | 5,89 \pm 0,58 | 6,16 \pm 0,62 | 0,2 | 4,76 \pm 0,57 | 6,47 \pm 0,58 | 5,27 \pm 0,57 | 0,1 |
| Vegetación total | 12,73 \pm 1,54 | 13,60 \pm 0,69 | 10,78 \pm 0,71 | 0,07 | 11,28 \pm 1,00 | 14,26 \pm 1,11 | 11,59 \pm 0,99 | 0,4 |
| <i>Cobertura aérea</i> | | | | | | | | |
| Arbustos | 33,97 \pm 2,30 a | 34,49 \pm 1,99 a | 46,62 \pm 2,91 b | <0,01 | 36,83 \pm 2,98 | 38,79 \pm 3,67 | 39,46 \pm 2,79 | 0,6 |

En el ACP realizado con los datos de composición de especies, el primer componente principal explicó un 38% de la varianza total y el segundo componente un 24%, permitiendo la distinción de tres grupos florísticos. El primero comprendió las áreas con MIP y AIP del sitio “Estación Lorenzo Gral. Vintter”, caracterizadas por la dominancia de *Larrea divaricata* Cav., *Junelia seriphioides* (Gillies Hook. ex Hook) Moldenke, *Lycium* spp. y *P. lanuginosa*. El segundo grupo comprendió las áreas SP del mismo sitio, y estuvo caracterizado por la dominancia de *P. ligularis* y la presencia de especies dicotiledóneas como *Baccharis trimera* (Less.) DC., *Baccharis melanopotamica* Speg., *Noticastrum sericeum* (Less.) Less. ex Phil., *Boopis anthemoides* Juss., *Senecio melanopotamicum* Cabrera, *Margyricarpus pinnatus* (Lam.) Kuntze, *Achyrocline satureioides* (Lam.) DC. y *Brachyclados lycioides* D. Don. El restante grupo comprendió todas las intensidades de pastoreo de los sitios “La Razón” y “Lote 7”, y estuvo caracterizado por la abundancia de *C. erinacea*, *Bredemeyera microphylla* (Griseb.) Hieron. y *S. johnstonii* (Fig. 2.1).

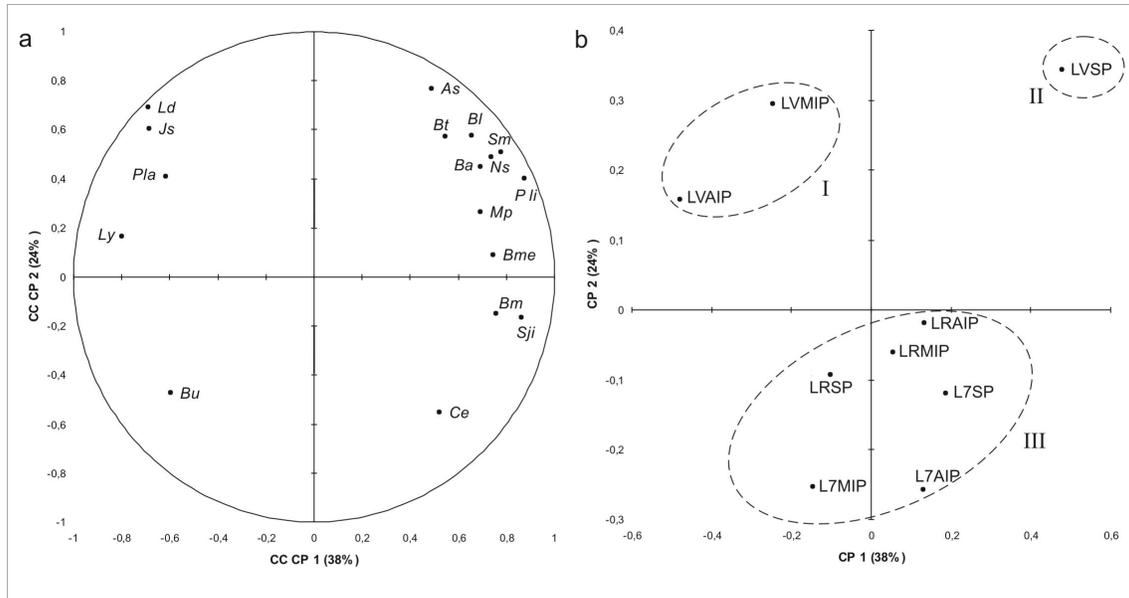


Figura 2.1: a) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales. b) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. Sólo se muestran las especies con una correlación mayor a 0,50. SP: áreas sin pastoreo, MIP: áreas con moderada intensidad de pastoreo, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo, LV: Estación Gral. Lorenzo Vintter, LR: Estancia La Razón y L7: Estancia Lote 7. Ld: *Larrea divaricata*, Js: *Junelia seripphoides*, Ly: *Lycium* spp, Pla: *Poa lanuginosa*, Pli: *P. ligularis*, Bt: *Baccharis trimera*, Bme: *B. melanopotamica*, Ns: *Noticastrum sericeum*, Ba: *Boopis anthemoides*, Sm: *Senecio melanopotamicum*, Mp: *Margyricarpus pinnatus*, As: *Achyrocline satureioides*, Bl: *Brachyclados lycioides*, Ce: *Chuquiraga erinacea*, Bm: *Bredemeyera microphylla* y Sji: *Schinus johnstonii*. CP: Componente Principal, CC CP: coeficiente de correlación con el CP. En el gráfico se muestran los tres grupos resultantes del ACP. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.

Debido a que el ACP realizado con todas las especies vegetales diferenció a los sitios principalmente por la composición de los arbustos, se realizó un análisis sólo con las especies de gramíneas. El primer componente principal explicó un 59% de la varianza total, en tanto el segundo componente explicó un 17%. El análisis mostró que las áreas SP y las áreas pastoreadas del sitio “La Razón” se caracterizaron por la presencia de *P. ligularis* y *N. longiglumis*; mientras que, las restantes áreas pastoreadas junto con el área SP del sitio “La Razón” se caracterizaron principalmente por la presencia de *N. tenuis*, *P. lanuginosa* y *P. napostaense* (Fig. 2.2).

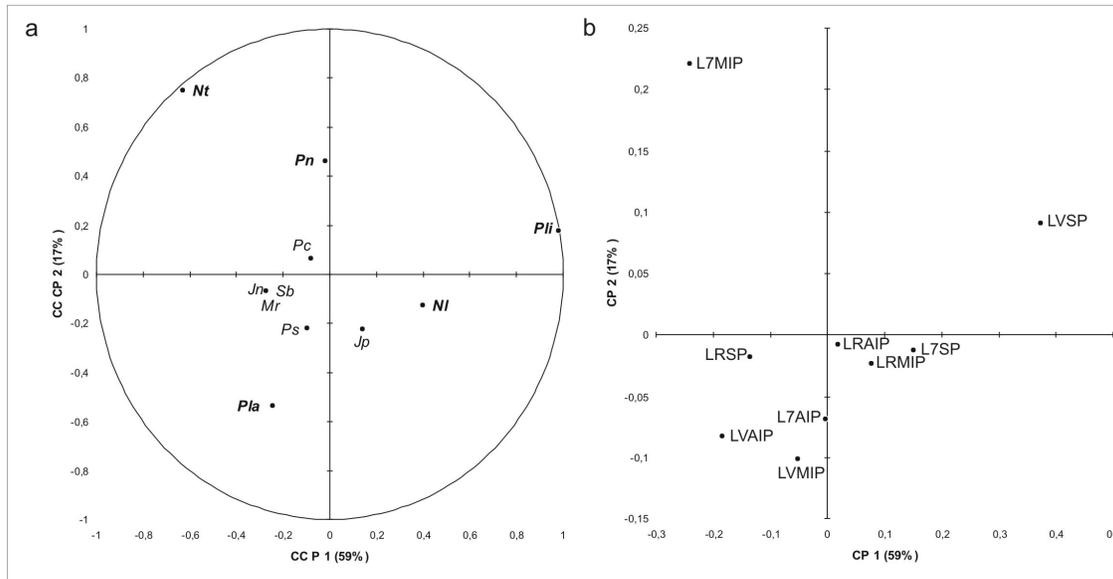


Figura 2.2: a) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales. b) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. SP: áreas sin pastoreo, MIP: áreas con moderada intensidad de pastoreo, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo, LV: Estación Gral. Lorenzo Vintter, LR: Estancia La Razón y L7: Estancia Lote 7. Jp: Jarava plumosa, Jn: J. neaei, Mr: Melica rigida, Nl: Nassella longiglumis, Nt: N. tenuis, Pc: Pappophorum caespitosum, Pla: Poa lanuginosa, Pli: P. ligularis, Pn: Piptochaetium napostaense, Ps: Pappostipa speciosa, Sb: Schismus barbatus. CP: Componente Principal, CC CP: coeficiente de correlación con el CP. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.

La riqueza específica difirió ($P < 0,05$) entre las tres intensidades de pastoreo. Se encontró una mayor riqueza en las áreas SP, una intermedia en las áreas con AIP y una menor riqueza en las áreas con MIP (SP 46, MIP 33 y AIP 35 especies/parcela). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el índice de diversidad de Shannon entre las tres intensidades de pastoreo. En cuanto a la densidad de arbustos no se encontraron diferencias significativas entre las intensidades de pastoreo (SP 0,77, MIP 0,69 y AIP 0,61 individuos/m²).

Se encontró que el tamaño promedio de los espacios interislas fue menor en las áreas SP que en las áreas con MIP; mientras que, las áreas con AIP no se diferenciaron de las restantes intensidades de pastoreo. El número de islas de vegetación fue mayor en las áreas SP que en las áreas con MIP o con AIP. En cuanto al microrelieve se observó una mayor altura de los montículos de suelo en las áreas con AIP respecto a las áreas SP o con MIP (Fig. 2.3).

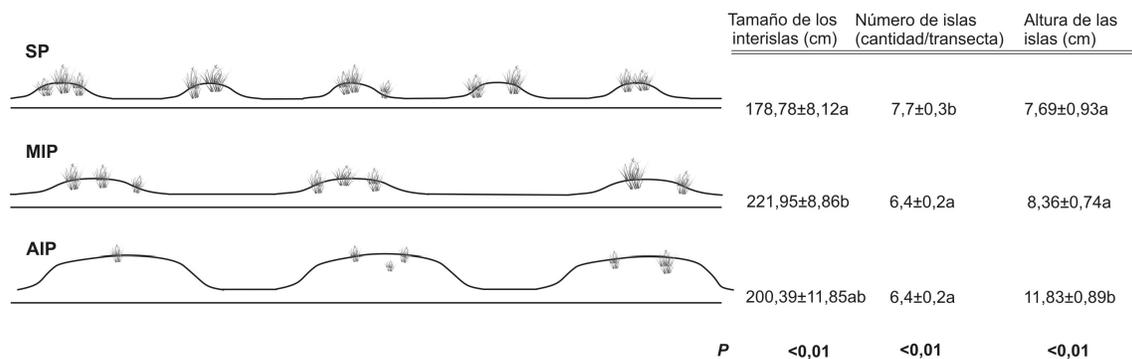


Figura 2.3: Representación esquemática de las islas de vegetación y los espacios interislas en las tres intensidades de pastoreo (izquierda de la figura). SP: áreas sin pastoreo, MIP: áreas con moderada intensidad de pastoreo, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo. Valores medios de los distintos parámetros medidos y resultados del ANOVA realizado (derecha de la figura). Se muestran valores medios \pm 1 E.E. Letras distintas en una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

2.4 Discusión

Los resultados obtenidos fueron consistentes con la hipótesis que la formación de islas de vegetación en las estepas del noreste de la Región Patagónica es consecuencia del sobrepastoreo. En las áreas con una mayor intensidad de pastoreo los espacios interislas mostraron una menor cobertura vegetal en comparación a las áreas con menor intensidad de pastoreo o sin pastoreo, tanto en las mediciones de otoño como en las de primavera. Más aún, los valores promedios abarcaron periodos de baja humedad edáfica (2009, final de una sequía multianual) y de humedad edáfica normal (2010, 2011 y 2012), lo cual fortalece el efecto atribuido al pastoreo sobre la distribución espacial de la vegetación. Asimismo, y en concordancia con lo esperado, en las áreas con mayor intensidad de pastoreo se observó una mayor proporción del terreno cubierto por especies arbustivas y una mayor altura de montículo de suelo que se desarrolla en las mismas.

Resulta necesario interpretar los datos de cobertura vegetal en el contexto de las precipitaciones registradas durante el período de mediciones (2009-2012) y en años previos. Durante dicho lapso de tiempo la región sufrió una sequía multianual (2005 al 2009), luego de la cual las lluvias tendieron a la normalidad (2010 al 2012). Estas sequías multianuales pueden tener un efecto negativo tal sobre la vegetación que sobrepasa los efectos del pastoreo

(Alzérreca-Angelo *et al.*, 1998). Aún así, se detectó un efecto positivo significativo de la reducción o eliminación del pastoreo sobre la cobertura de gramíneas perennes palatables, tanto en los espacios interislas como en las islas, y de costra biológica sólo en los espacios interislas. Ambos grupos florísticos son los que más sufren los efectos directos del pastoreo a través de las defoliaciones selectivas (gramíneas perennes palatables) y del pisoteo (costra biológica) (Bisigato y Bertiller, 1997; Belnap, 2003; Pirk y Fraji-Brener, 2012). Por otra parte, se observó una tendencia creciente en la cobertura de las gramíneas perennes palatables al mejorar las condiciones de humedad, tanto en las islas como en los espacios interislas. Como es de esperar, el aumento de biomasa y reclutamiento de nuevos individuos luego de un período seco es mayor cuando el pastoreo es moderado o inexistente (Webb *et al.*, 2003; Hereford *et al.*, 2006; Swemmer *et al.*, 2007).

A diferencias de las gramíneas perennes palatables, el porcentaje de cobertura de las gramíneas perennes no palatables fue relativamente bajo tanto en las islas de vegetación como en los espacios interislas, y no cambió en función de la intensidad de pastoreo, ni entre años. Esto se correspondería con el hecho que las especies que evitan el pastoreo presentan características xerófitas que les permiten tolerar mejor el estrés hídrico (Perelman *et al.*, 1997). Por otra parte, la cobertura de las especies anuales (gramíneas y dicotiledóneas), fue afectada sólo por las precipitaciones. La estrategia de estas especies es crecer rápidamente en respuesta a los pulsos de agua, y permanecer al estado latente de semilla cuando la humedad del suelo es escasa (Grime, 1977). La misma estrategia les permite evadir el pastoreo durante gran parte del año.

Tal lo esperado, la riqueza (cantidad de especies) y la composición (identidad de las especies) de la vegetación se vieron afectadas por el pastoreo, aunque no así la diversidad (distribución de las abundancias relativas de las especies). En ambientes limitados en recursos y sin historia evolutiva de pastoreo intenso por grandes herbívoros, los incrementos en la intensidad de pastoreo producirían una caída marcada en la riqueza y diversidad de especies vegetales (Milchunas *et al.*, 1988), atribuible a la extinción local de especies y a la disminución en la tasa de recolonización (Olf y Ritchie, 1998). En el presente caso, es posible que las condiciones de sequía extrema que precedieron a la evaluación de la cobertura específica hayan influenciado la abundancia relativa de las especies a punto tal que la determinación de la diversidad florística resultó insensible a la intensidad de pastoreo. Por otra parte, y en relación con los cambios inducidos por el pastoreo en la composición de la

vegetación en el estrato herbáceo, se observó el típico reemplazo de especies de estados serales tardíos (ej. *P. ligularis*) por especies de estados serales intermedios (Ej. *N tenuis*, *P. napostaense*, *P. lanuginosa*) o de estados serales tempranos (especies anuales). Estudios sobre la composición de la vegetación histórica en la región sugieren la participación de *P. ligularis* como dominante en las comunidades en su condición prístina (Gallego *et al.*, 2004). Esta especie es altamente preferida por el ganado (Pisani *et al.*, 2000), lo que sumado a su baja tolerancia a las defoliaciones frecuentes (Semmartin *et al.*, 2004; Rotundo y Aguiar, 2008) determinaría su escasa representación en condiciones de pastoreo intenso. Contrariamente, las especies representativas de estados serales intermedios son más tolerantes al pastoreo continuo e intenso (Pazos y Bertiller, 2007).

Si bien en las áreas no pastoreadas el tamaño medio de los espacios interislas fue menor que en las áreas pastoreadas, la mayor cobertura arbustiva y el menor número de islas en las últimas implican un mayor tamaño de las islas de vegetación en las áreas pastoreadas. Este resultado estaría explicado por un mayor tamaño y agrupamiento de los arbustos en las islas de vegetación de las áreas pastoreadas, ya que la densidad de arbustos fue similar a lo largo del gradiente de pastoreo. Las islas de vegetación de las áreas con mayor intensidad de pastoreo mostraron una cobertura de gramíneas perennes relativamente baja, lo cual relajaría la competencia por recursos a favor del crecimiento arbustivo (Sala *et al.*, 2012). En síntesis, en las áreas pastoreadas se observó menor densidad de islas arbustivas de mayor tamaño, en comparación con las áreas sin pastoreo. Esta observación es consistente con resultados obtenidos en el extremo austral del Monte Patagónico, donde se observó mayor tamaño de parches arbustivos y de suelo desnudo (interisla) a mayor intensidad de pastoreo (Bisigato *et al.*, 2005).

Bisigato y Bertiller (1997) describieron una serie de estados de las islas de vegetación en el extremo sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo. En un primer estado, hacia un gradiente creciente de pastoreo, los parches se caracterizan por ser de gran tamaño, poseer mayor riqueza florística y presentar montículos de suelo relativamente altos. En un segundo estado, cuando la intensidad del pastoreo es mayor, comienza la fragmentación de las islas arbustivas, disminuye la riqueza de especies, y se reduce la altura de los montículos de suelo de las islas. Por último, un tercer estado con islas de vegetación de tamaño más pequeño que en los anteriores estados, dominadas por especies ruderales o arbustos bajos. De acuerdo con este modelo, los sitios

pastoreados del presente estudio se podrían ubicar entre los dos primeros estados, en los que aún no ha habido una fragmentación importante de las islas arbustivas ni una degradación florística y edáfica tan fuerte. Por otra parte, el tamaño reducido de las islas arbustivas y el menor desarrollo del montículo en las mismas observado en las áreas no pastoreadas del presente trabajo, se debería a una alta densidad y cobertura de gramíneas perennes lo que limitaría el crecimiento y el reclutamiento de los arbustos, así como la erosión del suelo que contribuye al desarrollo de los montículos.

En situaciones de escaso o nulo disturbio por pastoreo del ganado, los espacios interislas de las estepas del noreste de la Región Patagónica pueden estar densamente vegetados. Así ha sido observado en situaciones de exclusión del pastoreo por periodos prolongados de tiempo (Kröpfl *et al.*, 2013), en áreas quemadas y mantenidas sin pastoreo (Rostagno *et al.*, 2006), y a través de simulación espacialmente explícita (Bisigato *et al.*, 2002). Los resultados del presente trabajo comparando diferentes intensidades de pastoreo, con réplicas verdaderas y abarcando periodos secos y con lluvias promedio, fortalecen la argumentación del origen exógeno (sobrepastoreo) de la formación de islas de vegetación distribuidas en una matriz de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal en las estepas del noreste de la Región Patagónica. Los cambios inducidos por el pastoreo en la distribución de la vegetación retroalimentan la erosión del suelo en los espacios interislas (Schlesinger *et al.*, 1996; Bisigato *et al.*, 2005), y la formación de “islas de fertilidad” por la transferencia de material hacia las islas de vegetación (Reynolds *et al.*, 1999; Ridolfi *et al.*, 2008; Allington y Valone, 2014).

Capítulo 3: Interacciones entre pastos y arbustos

3.1 Introducción

Las interacciones planta-planta son determinantes importantes de la estructuración y organización de las comunidades vegetales (Roughgarden y Diamond, 1986; Pugnaire *et al.*, 2011). En los ambientes áridos y semiáridos pueden existir, principalmente dos tipos de interacción entre los arbustos y las especies herbáceas, en particular las gramíneas (pastos). Una positiva (facilitación) y otra negativa (competencia), estas interacciones operan al mismo tiempo dentro de la comunidad vegetal, incluso entre los mismos individuos (Callaway y Walker, 1997; Maestre *et al.*, 2003a). Ambos tipos de interacciones coexisten en un balance que puede cambiar hacia un lado o el otro tanto en el espacio como en el tiempo (Holzapfel y Mahall, 1999; Callaway y Pugnaire, 2007). El modelo de Bertness y Callaway (1994) predice el predominio de competencia por recursos en ambientes productivos con bajo nivel de herbivoría, y de facilitación en ambientes poco productivos sujetos a un nivel alto de herbivoría. Un buen ejemplo de lo último son las denominadas plantas nodrizas, que mejoran el ambiente de crecimiento de las plantas asociadas a las mismas (Armas y Pugnaire, 2005).

En el caso particular de comunidades integradas por arbustos y gramíneas en zonas semiáridas, los arbustos ejercerían un efecto de facilitación sobre las gramíneas, particularmente en situaciones de sequía y alto nivel de herbivoría, debido a la reducción del estrés abiótico y a la protección contra los herbívoros (Raffaele y Veblen, 1998; Soliveres *et al.*, 2012). Dicho efecto sería más marcado en ecosistemas degradados por el pastoreo, donde los espacios entre arbustos representan ambientes limitados en recursos y altamente disturbados por las defoliaciones y el pisoteo del ganado. Esta situación determina un escaso desarrollo de la parte aérea y subterránea de las plantas, lo cual aumenta la probabilidad de mortandad por sequía (Fuhlendorf, 2001). Es así que la protección que brindan los arbustos contra la defoliación y el pisoteo del ganado tendería a evitar la extinción local de especies de gramíneas en condiciones de sequía intensa. Contrariamente, en condiciones no degradadas, de bajo nivel de herbivoría y con disponibilidad normal de recursos, los arbustos tendrían un efecto nulo o negativo sobre las gramíneas que crecen bajo su canopia (Callaway y Walker, 1997; Callaway y Pugnaire, 2007). El efecto nulo se daría en condiciones de partición en el uso de recursos (Walter, 1971; Sala *et al.*, 1989), donde las gramíneas utilizarían los recursos

disponibles en las capas superficiales del suelo y los arbustos los disponibles en las capas más profundas del suelo. En tanto, el efecto negativo se daría cuando ambas formas de vida utilizan el mismo “pool” de recursos (Rodríguez *et al.*, 2007; Bucci *et al.*, 2011).

Las hipótesis de trabajo abordadas en este capítulo de la tesis establecen (1) el predominio de interacciones neutras o negativas entre arbustos y gramíneas en ausencia de pastoreo, y (2) que en condiciones de sequía y pastoreo los arbustos favorecen la persistencia de las gramíneas. Por lo tanto, se esperaba observar (1) un crecimiento mayor o similar de gramíneas y arbustos cuando crecen aislados en comparación a cuando crecen juntos, y (2) un menor porcentaje de gramíneas secas en las islas de vegetación que en los espacios interislas en condiciones de sequía y pastoreo. El objetivo fue comparar a través del tiempo (1) el crecimiento de *Poa ligularis* y *Chuquiraga erinacea* creciendo juntos o separados, y (2) el porcentaje de gramíneas secas en islas de vegetación y en espacios interislas sujetos a las tres intensidades de pastoreo establecidas (SP, MIP y AIP).

3.2 Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en los tres sitios de muestreo y a las intensidades de pastoreo (sin pastoreo [SP], moderada intensidad de pastoreo [MIP] y alta intensidad de pastoreo [AIP]) descriptas en el Capítulo 1.

3.2.1 Diseño del muestreo

3.2.1. a) Persistencia de gramíneas perennes

En el otoño de 2009, se marcaron todas las plantas de gramíneas perennes a lo largo de las transectas de muestreo indicadas en el Capítulo 2, discriminando por ambiente de crecimiento (isla o interisla) y entre plantas que tenían una o más macollas verdes y plantas con todas las macollas secas (gramíneas secas). Luego, en otoño y primavera hasta 2012, se siguió el destino de cada planta marcada registrando los cambios ocurridos: en el caso de las plantas con macollas verdes si seguían en esa condición o presentaban solo macollas secas, y en el caso de las plantas con todas las macollas secas si seguían en esa condición o presentaban una o más macolla verde (rebrotadas). El número de individuos se mantuvo

constante durante todo el muestreo. Es decir, no se marcaron nuevas plantas establecidas luego del otoño de 2009. De esta manera, los cambios periódicos en la cantidad de gramíneas secas se debieron a la presencia de macollas verdes en plantas que al comienzo del periodo tenían solo macollas secas o a la ausencia de macollas verdes en plantas que al comienzo del periodo presentaban macollas verdes.

3.2.1.b) Crecimiento de gramíneas y arbustos

En las áreas clausuradas de los tres sitios de estudio, en la primavera de 2010 se seleccionaron al azar nueve islas arbustivas, de similar tamaño, altura de montículo y composición florística. En todas las islas de vegetación el arbusto dominante fue *C. erinaceae*, cuya cobertura aérea fue de 80-90%. Tres de estas islas permanecieron intactas (islas control, IC), en otras tres se removieron las gramíneas (islas de arbustos, IA), y en las restantes tres se removieron los arbustos (islas de gramíneas, IG). En todos, los casos la remoción de las plantas se realizó de forma manual, y de manera tal de preservar la forma y altura de las islas. Para controlar el rebrote de arbustos o gramíneas se aplicó herbicida sobre los tocones de los arbustos o las coronas de las gramíneas. Se utilizó Togar® BT al 30% (diluido con gasoil) como herbicida, el mismo se aplicó a lo largo del ensayo en forma local mediante un pincel.

Al momento de la aplicación de los tratamientos, en cada IA se eligió al azar un individuo de *C. erinacea* y se seleccionaron en forma aleatoria cinco ramas jóvenes, las que se identificaron por medio de un precinto plástico numerado colocado en la base de las mismas. A continuación se midió la longitud y se registró el número de ramificaciones laterales de cada rama. Las mediciones se repitieron en el otoño y primavera de 2011 y 2012 y en el otoño de 2013. En el caso de las gramíneas se eligió *P. ligularis* para las mediciones, especie que tiende a dominar en condiciones de exclusión del pastoreo. En cada IG se eligieron al azar tres individuos de *P. ligularis* los cuales fueron marcados con cables de colores. En cada individuo se midió la cobertura basal y se contó el número de panojas reproductivas. Las mediciones se realizaron en las fechas indicadas para *C. erinacea*.

Al final del período experimental (otoño 2013), se realizó un muestreo destructivo con el fin de cuantificar la biomasa aérea y subterránea de ambas formas de vida. Para estandarizar la evaluación de la biomasa aérea de los arbustos se ubicó una parcela de 25x25 cm en la

parte central y superior de cada arbusto y se recolectó toda la biomasa por debajo de la proyección de la parcela. En el caso de los pastos, se utilizó una parcela de 20x50 cm, que se ubicó al azar dentro de las IG y de las IC. En el laboratorio se separó la biomasa verde de la seca (tejido seco y amarillo) en ambos grupos. Previo a ser pesado, el material se secó en estufa a 70° C durante 48 hs. Para estandarizar la cuantificación de biomasa subterránea se tomaron muestras de suelo mediante un cilindro de 5 cm de diámetro y 30 cm de largo, insertado sobre la corona de un individuo de *C. erinacea* o *P. ligularis* previamente cosechado. Las muestras se lavaron y filtraron con tamices con reticulado de 1 mm² y de 0,5 mm², y previo a ser pesadas se secaron en estufa a 70 °C durante 48 hs. En las muestras tomadas en las IC (islas con arbustos y gramíneas) la presencia de raíces del arbusto en las muestras destinadas a cuantificar la biomasa radical de la gramínea, y viceversa, fue posible de detectar y controlar por la diferente coloración de las mismas. Además, en el momento del muestreo destructivo también se tomaron muestras de suelo para determinar el contenido de agua por gravimetría, con el fin de comparar entre las islas con los diferentes tratamientos.

3.2.2 Análisis estadístico

Para evaluar el efecto del pastoreo y la sequía sobre la persistencia de las gramíneas perennes en ambientes de islas e interislas los datos de porcentaje de gramíneas secas se analizaron según un diseño de parcelas subdivididas en bloques, considerando los años como un factor fijo. Debido a la interacción significativa entre ambiente de crecimiento (islas o interislas) e intensidad de pastoreo ($P < 0,05$), ambos factores se analizaron de manera independiente. Se realizó un ANOVA con parcelas divididas en bloque, considerando los años como un factor fijo y principal, separando los datos de islas e interislas. Luego se realizó un ANOVA con parcelas divididas en bloque, considerando los años como un factor fijo y principal, separando los datos de acuerdo a las intensidades de pastoreo. Además, al final del muestreo (primavera 2012) se comparó el porcentaje de rebrote de las plantas que al comienzo del muestreo (otoño 2009) poseían sólo macollas secas. Se realizó un ANOVA con parcelas divididas en bloque. Las medias se compararon mediante prueba de Tukey para comparaciones múltiples. Previo análisis, y para satisfacer los requerimientos del ANOVA, los datos de porcentaje de plantas secas se transformaron mediante la función arcoseno de raíz cuadrada. En la sección Resultados se presentan los porcentajes sin transformar.

Para evaluar el crecimiento de arbustos y pastos creciendo juntos o en forma aislada se realizó un ANOVA con medidas repetidas con dos factores: tiempo (con medias repetidas) y tratamientos (control y remoción de arbustos o gramíneas). Las variables analizadas para el arbusto fueron el largo de las ramas y el número de ramificaciones, y para la gramínea el área basal y el número de panojas por planta. Para analizar el crecimiento se sumaron los cambios positivos en cada fecha de muestreo, de manera acumulativa. Se realizaron comparaciones múltiples mediante la prueba de Bonferroni, las comparaciones se realizaron entre pares de fechas y dentro de cada fecha de muestreo entre tratamientos. La relación de la fracción seca/verde de biomasa aérea, la biomasa subterránea y la humedad del suelo se analizaron mediante ANOVA con un diseño en bloques. Para analizar la biomasa aérea se utilizó la relación entre la fracción seca/verde con el fin de minimizar la variación debido al tamaño inicial de los arbustos y la escasa cantidad de muestras. Previo análisis, y para satisfacer los requerimientos del ANOVA, los datos de biomasa de la gramínea se transformaron mediante rango. En la sección Resultados se presentan los datos sin transformar.

Los análisis se realizaron mediante los programas InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2009) e IBM SPSS Statistics versión 19.

3.3 Resultados

3.3.1 Persistencia de gramíneas perennes

El porcentaje de gramíneas secas no difirió significativamente entre los años de muestreo. Comparando entre ambientes de crecimiento (isla o interisla), el porcentaje de gramíneas secas fue similar en las áreas SP y con MIP; mientras que, fue mayor en las islas que en los espacios interislas en las áreas con AIP. Comparando entre intensidades de pastoreo, no se encontraron diferencias significativas en los espacios interislas mientras que en las islas de vegetación el porcentaje de gramíneas secas fue mayor en las áreas con AIP que en las áreas SP o con MIP (Tabla 3.1). Por otra parte, el porcentaje de rebrote de gramíneas secas al comienzo del muestreo no difirió entre las islas de vegetación y espacios interislas ($27,79 \pm 6,23\%$ y $28,76 \pm 6,59\%$ respectivamente, $P=0,9$), ni entre las intensidades de pastoreo (SP: $35,41 \pm 4,52\%$, MIP: $31,16 \pm 9,97\%$ y AIP: $18,25 \pm 6,76\%$, $P=0,4$).

Tabla 3.1: Porcentaje promedio de gramíneas secas en ambientes de isla e interisla en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP). Se muestran valores medios \pm 1 EE. Letras distintas en una misma columna (minúscula) o fila (mayúscula) indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

| Intensidad de pastoreo | Islas | Interislas | |
|------------------------|---------------------|--------------------|-----------------|
| | Gramíneas secas (%) | | P |
| SP | 50,76 \pm 4,67 a | 62,58 \pm 3,88 | 0,09 |
| MIP | 61,18 \pm 2,35 a | 63,23 \pm 2,72 | 0,6 |
| AIP | 80,95 \pm 3,45 bB | 71,67 \pm 1,93 A | <0,01 |
| P | <0,001 | 0,3 | |

3.3.2 Crecimiento de gramíneas y arbustos

El crecimiento de las ramas y el número de ramificaciones en *C. erinacea* no variaron entre los tratamientos, aunque sí difirieron entre las fechas de muestreo, excepto entre la primavera de 2011 y el otoño de 2012 (crecimiento) y entre el otoño y la primavera de 2012 (ramificaciones). Similarmente, el área basal de *P. ligularis* no varió entre los tratamientos, pero sí entre las fechas de muestreo, excepto entre la primavera de 2012 y el otoño de 2013. Por otra parte, el número de panojas por individuo de *P. ligularis* varió significativamente entre tratamientos y en el tiempo, factores que interactuaron en forma significativa. Los tratamientos difirieron sólo en la primavera de 2012 y otoño de 2013, encontrándose menor número de panojas en el control. En cuanto a las estaciones, la primavera de 2012 y otoño de 2013 difirieron significativamente del resto (Fig. 3.1).

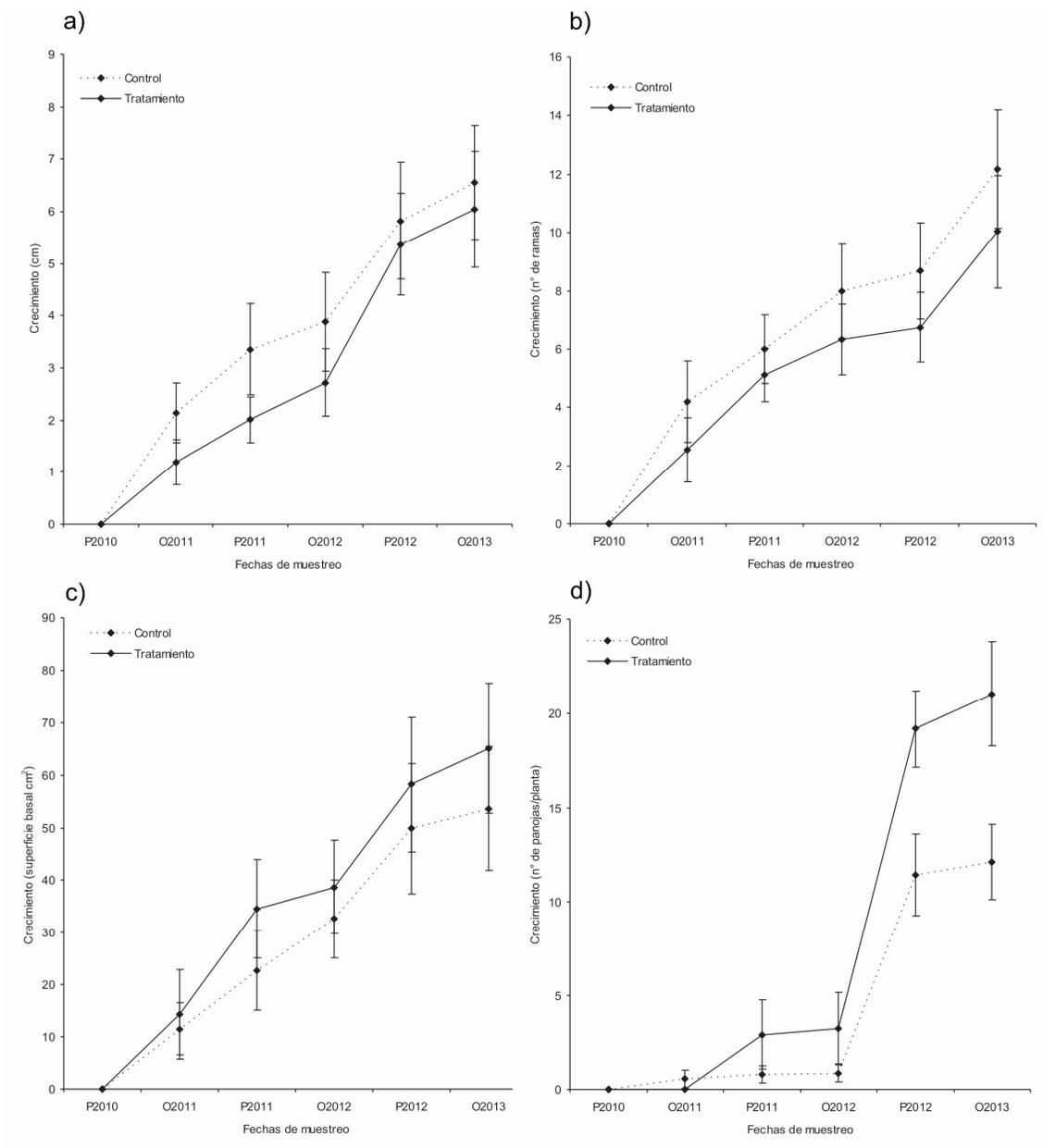


Figura 3.1: Variables de crecimiento medidas en *Chuquiraga erinacea*: a) largo de las ramas, b) número de ramificaciones laterales, y en *Poa ligularis*: c) cobertura basal, d) número de panojas. En a y b el tratamiento es la remoción de gramíneas, y en c y d el tratamiento es la remoción de los arbustos. En el control coexisten arbustos y gramíneas. P: primavera, O: otoño.

Los tratamientos no produjeron cambios en la relación de las fracciones seca/verde de la biomasa aérea, ni en la biomasa subterránea, en ambas formas de vida. Por otra parte, el contenido de agua del suelo, al final del período de mediciones, fue mayor en las islas

integradas sólo por gramíneas que en las islas control y las integradas sólo por arbustos (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Relación de las fracciones seca/verde de la biomasa aérea, de la biomasa subterránea, y de la humedad del suelo en los tres tratamientos. Se muestran los valores medios \pm 1 EE. Letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$). IC: islas control con arbustos y gramíneas, IG: islas sólo con gramíneas, IA: islas sólo con arbustos.

| | IC | IG | IA | P |
|--|------------------|-------------------|------------------|-----------------|
| Biomasa aérea relación seco/verde | | | | |
| Arbustos | 4,38 \pm 0,79 | ---- | 5,52 \pm 1,26 | 0,5 |
| Gramíneas | 5,91 \pm 1,32 | 5,38 \pm 1,83 | ---- | 0,7 |
| Biomasa subterránea (g/dm ³) | | | | |
| Arbustos | 1,75 \pm 0,19 | ---- | 1,57 \pm 0,21 | 0,7 |
| Gramíneas | 0,81 \pm 0,21 | 0,84 \pm 0,07 | ---- | 0,9 |
| Humedad del suelo (%) | 9,51 \pm 1,18a | 12,06 \pm 1,45b | 9,61 \pm 1,36a | <0,05 |

3.4 Discusión

Los resultados obtenidos fueron consistentes con la hipótesis de la inexistencia de relaciones positiva entre arbustos y gramíneas, pero no así con la hipótesis que en situaciones de sequías las islas arbustivas sirven de refugio a las gramíneas perennes contribuyendo a la persistencia de las mismas.

En un período con precipitaciones cercanas a las normales (fines 2010-comienzos 2013), tanto los individuos de *C. erinacea* como los de *P. ligularis* crecieron de manera similar o mejor (crecimiento reproductivo de *P. ligularis* en la primavera de 2012) aislados que juntos, contradiciendo la idea del predominio de interacciones positivas entre ambas formas de vida. Esta falta de respuesta de la remoción de una forma de vida sobre la otra, en el caso de la gramínea podría deberse a que el efecto positivo del microclima (temperatura, humedad, viento) creado por la presencia del arbusto se compensa por la relajación de la competencia por agua en ausencia del arbusto. A diferencia de lo que ocurriría en regiones con estacionalidad marcada en las precipitaciones, en la región de estudio las raíces de las

especies arbustivas pueden explorar los horizontes superficiales del suelo (Rodríguez *et al.*, 2007), y competirían por agua y nutrientes con las gramíneas. En el caso particular de *C. erinacea* los datos presentados (Tabla 3.2), conjuntamente con observaciones realizadas a partir de la excavación de individuos en el campo (datos no presentados), sugieren un sistema radical que explora los horizontes superficiales del suelo. Más aún, la canopia de los arbustos intercepta agua de lluvia y la canaliza a través de las ramas y troncos a horizontes profundos del suelo, particularmente cuando las lluvias son de baja intensidad (Cecchi *et al.*, 2006). En tanto la insensibilidad del arbusto a la presencia o ausencia de la gramínea podría deberse al acceso a fuentes de agua profundas, a las cuales las gramíneas no tienen acceso (Sala *et al.*, 1989; Golluscio *et al.*, 1998).

El mayor crecimiento reproductivo de *P. ligularis* en ausencia de *C. erinacea* podría deberse a una mayor disponibilidad de agua a principios de primavera, factor crítico para la reproducción de las gramíneas en las zonas áridas y semiáridas (Schwinning y Sala, 2004; Sala *et al.*, 2012). Los arbustos a través de la intercepción del agua de lluvia y de la competencia por el agua disponible en el suelo pueden afectar de manera negativa la reproducción de las gramíneas (Maestre *et al.*, 2003b; Bellot *et al.*, 2004; Pugnaire *et al.*, 2011). Esta argumentación es consistente con la mayor humedad del suelo medida en las islas con remoción de *C. erinacea* (Tabla 3.2). Por otra parte, en presencia de arbustos la floración puede estar en parte limitada por sombreado, debido a una disminución en la radiación fotosintéticamente activa (Casper, 1996).

Contrariamente a lo esperado, se observó que el porcentaje de gramíneas secas fue similar o mayor en las islas que en los espacios interislas, esto último a altas intensidades de pastoreo. Hasta cierto nivel de estrés es posible que las islas arbustivas constituyan ambientes más favorables que los espacios interislas para la supervivencia de las plantas de gramíneas perennes. Debajo de los arbustos el ambiente es menos estresante y está menos disturbado por la herbivoría, en comparación con los espacios entre arbustos (Fuentes *et al.*, 1986; Pugnaire *et al.*, 1996). Pero excedido el mismo, la competencia comenzaría a prevalecer (Pugnaire *et al.*, 2011), atenuando la diferencia entre ambos tipos de ambientes. En el sistema de estudio, caracterizado por lluvias sin estacionalidad marcada, los arbustos dominantes poseen raíces superficiales (Rodríguez *et al.*, 2007) que competirían fuertemente por el agua en condiciones de sequía extrema. Por lo tanto, la severa sequía multianual (2007 al 2009) que ocurrió inmediatamente antes y al comienzo del período de estudio podría explicar, en buena medida,

el alto porcentaje de gramíneas secas y el bajo porcentaje de rebrote de las mismas (25% en promedio), tanto a nivel de islas como de interislas.

Asimismo, se esperaba un mayor porcentaje de gramíneas secas a medida que aumentara la intensidad de pastoreo en los espacios interislas. Pero no fue así, más aún, en las áreas con alta intensidad de pastoreo se observó un mayor porcentaje de gramíneas secas en las islas de vegetación que en los espacios interislas. Una explicación posible es que a medida que progresó la sequía multianual los arbustos perdieron el rol protector contra la herbivoría, debido a que los animales están cada vez más forzados a pastorear dentro de las islas. De esta forma, las plantas de gramíneas perennes que crecen en los ambientes de isla quedarían sujetas a la defoliación y a una fuerte competencia por agua con los arbustos, lo cual podría explicar la mayor proporción de gramíneas secas en las islas en comparación con los espacios interislas a altas intensidades de pastoreo.

Capítulo 4: Banco de semillas bajo diferentes intensidades de pastoreo y sequía

4.1 Introducción

El banco de semillas del suelo cumple un papel esencial en la regeneración de las comunidades vegetales (Harper, 1977). Dicho reservorio se puede caracterizar mediante la densidad de semillas, la composición específica y la diversidad (Fenner y Thompson, 2005). Además, las semillas de las distintas especies o grupos de especies varían en el grado de persistencia en el suelo, desde transitorias (la mayoría de las semillas persiste un año o menos tiempo), persistentes a corto plazo (las semillas persisten hasta 5 años) a persistentes a largo plazo (las semillas persisten más de 5 años) (Thompson *et al.*, 1997). Las gramíneas perennes comúnmente tienen un banco de semillas persistente a corto plazo, a diferencia de las especies anuales que comúnmente presentan un banco de semillas persistente a largo plazo (Williams, 1984; Graham y Hutchings, 1988). La persistencia de las semillas en el suelo es particularmente relevante para la regeneración de comunidades perturbadas por la acción del pastoreo y/o sequía (Thompson y Grime, 1979; López-Mariño *et al.*, 2000).

El pastoreo del ganado puede afectar la densidad, composición, riqueza y diversidad del banco de semillas del suelo (Bertiller, 1992; Milberg, 1995; Peco *et al.*, 1998). El efecto puede ocurrir de manera directa a través de la disminución en la producción de semillas de las especies preferidas (O'Connor y Pickett, 1992; Pol *et al.*, 2014), o indirecta mediante cambios en la composición de especies (Cingolani *et al.*, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004; Moreno García *et al.*, 2014). La intensidad y dirección de los cambios en el banco de semillas en respuesta al pastoreo dependería de la historia evolutiva, nivel de herbivoría y disponibilidad de recursos (Milchunas *et al.*, 1988). Según este modelo, en ambientes con baja disponibilidad de recursos y con historia reciente de pastoreo continuo por grandes herbívoros (tal el caso del sistema en estudio) cabe esperar cambios en la composición y disminuciones en la densidad de semillas, riqueza y diversidad, a medida que aumente la intensidad de pastoreo. En los ambientes áridos las altas intensidades de pastoreo comúnmente disminuyen la riqueza y la diversidad de semillas (Sternberg *et al.*, 2003), favoreciendo a las dicotiledóneas y a las gramíneas anuales en detrimento de las gramíneas perennes (Kinucan y Smeins, 1992; O'Connor y Pickett, 1992).

Las sequías causan una disminución más o menos marcada en la producción de semillas de las distintas especies que integran la comunidad, provocando cambios en la composición, densidad, riqueza y diversidad del banco de semillas del suelo (Pakeman *et al.*, 1999; Fenner y Thompson, 2005; Del Cacho y Lloret, 2012). La producción de semillas de las gramíneas perennes es particularmente sensible al estrés hídrico (Schwinning y Sala, 2004). Como consecuencia, en situaciones de sequía quedan (las gramíneas perennes) más pobremente representadas en el banco de semillas del suelo en comparación con las gramíneas y dicotiledóneas anuales (O'Connor, 1991; Gutiérrez *et al.*, 2000).

En el sistema en estudio, por acción del viento los materiales (entre ellos las semillas) tienden a acumularse en las islas de vegetación. Por otra parte, en estos ambientes las plantas que crecen debajo de los arbustos están comúnmente sujetas a un menor estrés abiótico y gozan de protección contra los herbívoros, en comparación con las que crecen en los espacios entre arbustos (Pazos y Bertiller, 2007; Soliveres *et al.*, 2012). Ambas cosas, aporte externo de semillas y un ambiente más favorable para el crecimiento, determinan que las islas de vegetación sean los lugares donde se acumula la mayor parte de las semillas (Aguiar y Sala, 1997; Bertiller, 1998; Kinloch y Friedel, 2005). Por lo dicho, la distribución espacial en parches del banco de semillas del suelo se acentuaría en condiciones de pastoreo y sequía actuando en conjunto.

Las hipótesis de trabajo abordadas en este capítulo de la tesis establecen para las estepas arbustivas pastoreadas del noreste de la Región Patagónica (1) que las islas arbustivas constituyen ambientes de preservación del banco de semillas en situaciones de sequía, y (2) que la reconstitución del banco de semillas luego de una sequía multianual es más rápida en las islas que en los espacios interislas. El objetivo fue cuantificar el banco de semillas persistente del suelo en ambientes de islas e interislas bajo diferentes intensidades de pastoreo al final de una sequía multianual y luego de dos años con lluvias normales.

4.2 Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en los tres sitios de muestreo y a las intensidades de pastoreo (sin pastoreo [SP], moderada intensidad de pastoreo [MIP] y alta intensidad de pastoreo [AIP]) descriptas en el Capítulo 1.

4.2.1 *Diseño del muestreo*

En septiembre de 2009 (último año de un periodo de sequía multianual) y 2011 (luego de dos años con precipitaciones normales) se recolectaron muestras para cuantificar el banco de semillas del suelo. Las muestras de suelo se tomaron inmediatamente antes de la dispersión de semillas de la mayoría de las especies integrantes de las comunidades del área de estudio, con la finalidad de evaluar principalmente el banco de semillas persistente (Thompson y Grime, 1979). Las muestras se tomaron en islas e interislas aledañas a las transectas permanentes utilizadas para caracterizar la vegetación a lo largo de un gradiente de pastoreo (Capítulo 2). En cada fecha, se tomaron 90 muestras al azar, diez por intensidad de pastoreo y por sitio, de las cuales cinco correspondieron al ambiente de isla y las restantes cinco al ambiente de interisla. Las muestras de suelo se recolectaron con un sacabocados de 10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad, se trasladaron al laboratorio donde se secaron al aire, y se almacenaron a temperatura ambiente y en oscuridad hasta su procesamiento.

4.2.2 *Cuantificación del banco de semillas*

Durante el procesamiento las muestras de suelo se lavaron y filtraron a través de una serie de tres tamices con malla de 1 mm (N° 18), 0,71 mm (N° 25) y 0,5 mm (N° 35). El procedimiento se repitió (3 a 5 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. Después del lavado las muestras se secaron al aire durante 72 h, y posteriormente 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 directamente de las plantas de especies presentes en el área de estudio. 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 y Ricketts, 1979; D'Angela *et al.*, 1988), o 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).

4.2.2 Análisis estadístico

Para comparar la densidad de semillas de diferentes grupos florísticos entre ambientes (islas e interislas) bajo diferentes intensidades de pastoreo y condiciones climáticas (sequía y humedad normal) se utilizó una prueba de Wilcoxon (no paramétrica), debido a que los datos no presentaban una distribución normal. Por otra parte, para evaluar el efecto del pastoreo y la sequía sobre la densidad de semillas se comparó el contenido de semillas de las muestras mediante ANOVA, según un diseño de parcelas subdivididas en bloques, considerando los años de muestreo como un factor fijo y principal. Debido a la existencia de interacción entre ambiente, intensidad de pastoreo y año de muestreo, los efectos se analizaron de manera independiente. Se realizó un ANOVA con parcelas divididas en bloques para cada ambiente con el fin de comparar la densidad de semillas de diferentes grupos florísticos: arbustos, dicotiledóneas herbáceas, gramíneas anuales y gramíneas perennes. Previo análisis, y para satisfacer requerimientos del ANOVA, los datos de densidad de semillas fueron transformados con la función raíz cuadrada más uno ($\sqrt{x+1}$). Para el análisis estadístico sólo se consideraron las semillas potencialmente viables. En la sección Resultados se muestran los datos sin transformar. Las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Se calculó la proporción de cada grupo florístico en las muestras y se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) usando una matriz de covarianza. Para realizar el ACP las gramíneas perennes se dividieron en tres categorías: palatabilidad alta (*P. ligularis*, *J. plumosa*, *N. longiglumis*), palatabilidad media (*N. tenuis* y *P. napostaense*) y palatabilidad baja (*P. speciosa*). Se calcularon además los índices de diversidad de Shannon y de riqueza, y se compararon los intervalos de confianza corregidos por sesgo y aceleración obtenidos mediante *bootstrap* (500) (Pla y Matteucci, 2001).

Los análisis se realizaron con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2009).

4.3 Resultados

La densidad total de semillas fue mayor ($P < 0,01$) en las islas de vegetación que en los espacios interislas a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo en ambos años de muestreo (Fig. 4.1). En situación de sequía (2009), la densidad de semillas en las islas de

vegetación triplicó, quintuplicó y octuplicó la densidad de semillas en los espacios interislas en las áreas SP, con MIP y AIP, respectivamente. Luego de dos años de lluvias normales (2011) la densidad de semillas en las islas triplicó y decuplicó la densidad de semillas en los espacios interislas en las áreas SP y con MIP o AIP, respectivamente.

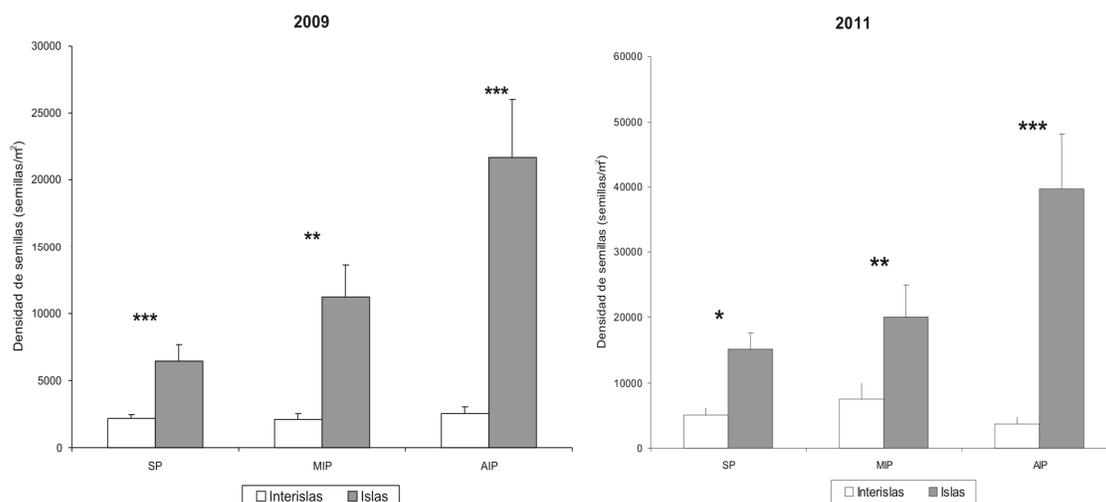


Figura 4.1: Densidad total de semillas en el banco del suelo en los espacios interislas y en las islas de vegetación en áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP), medidas en el 2009 (último año de una sequía multianual)(a) y 2011 (luego de dos años con precipitaciones normales)(b). Las líneas sobre las barras indican 1+ E E. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas (*: $P \leq 0,05$; **: $P \leq 0,01$; ***: $P \leq 0,001$) entre ambientes.

Tanto en las islas como en los espacios interislas el banco de semillas persistente del suelo estuvo representado mayormente por dicotiledóneas herbáceas y dicotiledóneas arbustivas (Fig. 4.2).

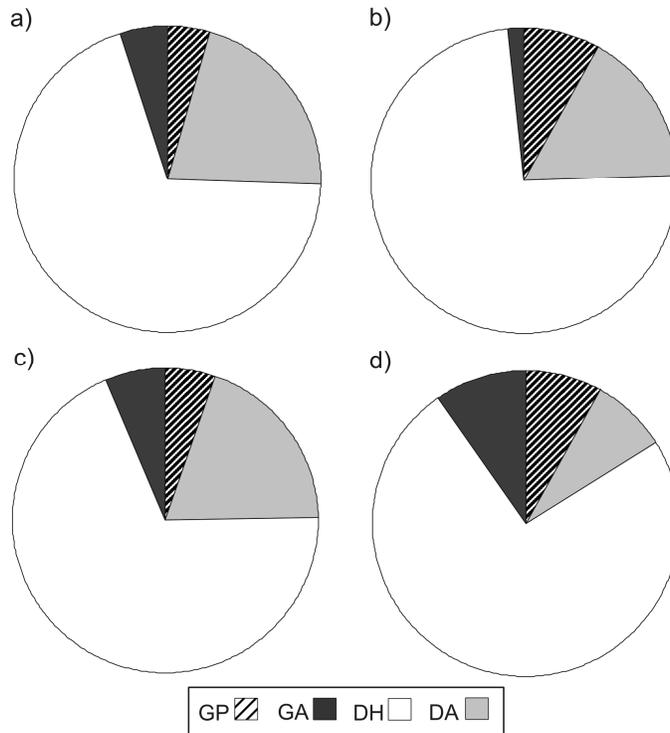


Figura 4.2: Representación proporcional de los grupos florísticos en el banco de semillas del suelo en las islas (a) 2009, (c) 2011 y en los espacios interislas (b) 2009, (d) 2011, GP: gramínea perennes, GA: gramíneas anuales, DH: dicotiledóneas herbáceas, DA: dicotiledóneas arbustivas.

La Tabla 4.1 contiene los datos de densidad de semillas discriminada por grupo florístico. En el año 2009 (condiciones de sequía) la densidad de semillas de todos los grupos florísticos fue mayor en las islas de vegetación que en los espacios interislas, en todas las intensidades de pastoreo (excepto la similitud en la densidad de semillas de gramíneas perennes entre las áreas SP). En el año 2011 (condiciones de precipitaciones normales) la densidad de semillas de especies arbustivas fue mayor en las islas que en los espacios interislas en todas las intensidades de pastoreo, la densidad de semillas de dicotiledóneas herbáceas fue mayor en las islas que en los interislas sólo en las áreas con pastoreo (MIP y AIP); mientras que, la densidad de semillas de gramíneas perennes y anuales fue mayor en las islas en las zonas SP y con AIP. Dentro de los espacios interislas la densidad de semillas de los distintos grupos florísticos no varió a lo largo del gradiente de pastoreo, y la densidad total de semillas y de las dicotiledóneas herbáceas fue mayor en 2011 que en 2009. En las islas de vegetación la densidad de semillas de dicotiledóneas herbáceas fue mayor a medida

que aumentó la intensidad de pastoreo; mientras que, la densidad total de semillas fue mayor en las áreas con AIP que en las áreas SP y con MIP; sin variaciones entre los años.

Tabla 4.1: Densidad de semillas de diferentes grupos florísticos en el banco del suelo en islas e interislas de áreas sin pastoreo (SP), con moderada intensidad de pastoreo (MIP) y con alta intensidad de pastoreo (AIP), medidas en 2009 (último año de una sequía multianual) y 2011 (luego de dos años con precipitaciones normales). (a) Comparación entre islas e interislas en las distintas intensidades de pastoreo para cada año. (b) Comparación entre las intensidades de pastoreo y entre años para islas e interislas. Se muestran los valores medios \pm 1 EE. Letras distintas en una misma fila indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$).

a)

| Grupos florísticos | SP | | | MIP | | | AIP | | |
|---|-----------------------|-----------------------|---------|------------------------|-----------------------|---------|------------------------|----------------------|---------|
| | Islas | Interislas | P | Islas | Interislas | P | Islas | Interislas | P |
| Densidad de semillas (semillas/m ²) | | | | | | | | | |
| 2009 | | | | | | | | | |
| D. arbustivas | 2095,95 \pm 611,58 | 479,91 \pm 149,23 | <0,05 | 1708,26 \pm 508,68 | 190,98 \pm 67,41 | <0,001 | 1709,78 \pm 516,71 | 227,36 \pm 120,26 | <0,001 |
| D. herbáceas | 3809,92 \pm 894,58 | 1410,36 \pm 326,99 | <0,0001 | 7713,71 \pm 1899,05 | 1644,60 \pm 385,64 | <0,01 | 17216,02 \pm 3675,40 | 1855,29 \pm 372,94 | <0,0001 |
| G. anuales | 97,94 \pm 48,15 | 0 | <0,0001 | 360,75 \pm 173,69 | 31,83 \pm 31,83 | <0,01 | 1064,06 \pm 418,38 | 45,47 \pm 28,65 | <0,0001 |
| G. perennes | 156,71 \pm 38,56 | 127,32 \pm 40,78 | 0,8 | 519,91 \pm 177,63 | 95,49 \pm 44,67 | <0,01 | 318,31 \pm 109,05 | 172,79 \pm 59,10 | <0,01 |
| 2011 | | | | | | | | | |
| D. arbustivas | 3137,63 \pm 969,82 | 163,70 \pm 45,12 | <0,0001 | 2908,86 \pm 1009,04 | 215,47 \pm 44,16 | <0,0001 | 4042,54 \pm 1510,11 | 244,04 \pm 86,49 | <0,0001 |
| D. herbáceas | 9094,57 \pm 2694,89 | 4192,59 \pm 1053,79 | 0,2 | 14583,49 \pm 4694,16 | 3447,54 \pm 1261,55 | <0,05 | 34398,69 \pm 8101,03 | 3193,71 \pm 974,78 | <0,0001 |
| G. anuales | 372,88 \pm 241,53 | 136,41 \pm 76,05 | <0,05 | 773,74 \pm 355,91 | 1596,44 \pm 1097,71 | 0,9 | 222,82 \pm 96,77 | 74,27 \pm 36,61 | <0,05 |
| G. perennes | 1073,16 \pm 412,62 | 227,36 \pm 84,60 | <0,01 | 499,50 \pm 126,88 | 303,62 \pm 107,44 | 0,3 | 445,63 \pm 127,80 | 74,27 \pm 29,14 | <0,001 |

b)

| Grupos florísticos | SP | MIP | AIP | P | 2009 | 2011 | P |
|--------------------|---|-------------------------|-------------------------|--------|------------------------|------------------------|-------|
| | Densidad de semillas (semillas/m ²) | | | | | | |
| Interislas | | | | | | | |
| D. arbustivas | 298,15 \pm 107,08 | 184,97 \pm 30,69 | 249,34 \pm 75,33 | 0,7 | 282,47 \pm 84,13 | 205,84 \pm 25,04 | 0,1 |
| D. herbáceas | 2751,26 \pm 992,09 | 2415,62 \pm 803,43 | 2415,71 \pm 576,30 | 0,9 | 1628,80 \pm 306,98a | 3492,92 \pm 714,83b | <0,05 |
| G. anuales | 74,27 \pm 33,27 | 713,01 \pm 662,38 | 188,86 \pm 154,42 | 0,4 | 25,46 \pm 15,30 | 625,30 \pm 435,68 | 0,3 |
| G. perennes | 166,58 \pm 40,34 | 216,45 \pm 70,74 | 133,69 \pm 24,10 | 0,4 | 142,88 \pm 24,73 | 201,59 \pm 49,68 | 0,5 |
| Semillas totales | 3531,12 \pm 983,71 | 4459,52 \pm 2226,44 | 3410,16 \pm 589,13 | 0,9 | 2247,97 \pm 329,45a | 5352,56 \pm 1399,02b | <0,05 |
| Islas | | | | | | | |
| D. arbustivas | 2564,87 \pm 282,43 | 2422,34 \pm 454,51 | 2942,59 \pm 646,58 | 0,7 | 1948,99 \pm 298,27 | 3337,54 \pm 309,97 | 0,06 |
| D. herbáceas | 6786,37 \pm 1700,66a | 11818,85 \pm 2271,80b | 24026,03 \pm 4724,93c | <0,001 | 9837,19 \pm 2084,42 | 18583,64 \pm 4077,99 | 0,1 |
| G. anuales | 244,74 \pm 108,69 | 835,03 \pm 377,56 | 659,26 \pm 188,83 | 0,1 | 700,05 \pm 245,36 | 459,31 \pm 175,09 | 0,2 |
| G. perennes | 580,03 \pm 203,58 | 976,15 \pm 517,86 | 420,17 \pm 66,65 | 0,5 | 660,43 \pm 364,11 | 657,13 \pm 109,27 | 0,2 |
| Semillas totales | 11000,79 \pm 2154,69a | 14113,86 \pm 3545,86a | 29127,48 \pm 5038,49b | <0,001 | 12007,36 \pm 2813,51 | 24154,06 \pm 4033,78 | 0,08 |

En las islas de vegetación la riqueza del banco de semillas difirió significativamente ($P<0,05$) entre los tres tratamientos, incrementándose a medida que aumentó la intensidad de pastoreo (SP: 23, MIP: 30, AIP: 31 especies/muestra) en el último año de la sequía multianual (2009). Sin embargo, la riqueza fue menor a medida que disminuyó la intensidad de pastoreo (SP: 31, MIP: 30, AIP: 27 especies/muestra) luego de dos años con lluvias normales (2011). Por otra parte, en los espacios interislas la riqueza del banco de semillas fue similar en las áreas pastoreadas y no pastoreadas (SP: 24, MIP: 22, AIP: 20 especies/muestra) en el muestreo de 2009; mientras que, fue mayor ($P<0,05$) en las áreas con MIP, intermedias en las áreas SP y menor en las áreas con AIP (SP: 24, MIP: 26, AIP: 19 especies/muestra) en el muestreo de 2011. En cuanto a la diversidad del banco de semillas, sólo se encontraron diferencias ($P<0,05$) en los espacios interislas durante el año de sequía, cuando en las áreas con MIP el índice de diversidad fue menor en comparación a las otras dos intensidades de pastoreo (SP: 2,65; MIP: 2,37; AIP: 2,58).

En el ACP realizado con las proporciones de los diferentes grupos florísticos en el banco de semillas del suelo, los dos primeros componentes principales explicaron un 74% de la varianza total. El análisis permitió establecer que en condiciones de sequía (2009) los ambientes (islas e interislas) se caracterizaron por poseer una mayor proporción de semillas de gramíneas perennes de media y baja palatabilidad, mientras que en condiciones de humedad normal (2011) los espacios interislas se caracterizaron por poseer una mayor proporción de semillas de gramíneas anuales y de gramíneas perennes de alta palatabilidad. Por otra parte, las islas e interislas de las áreas sin pastoreo se caracterizaron por poseer una mayor proporción de semillas de arbusto; mientras que, las áreas con pastoreo se caracterizaron por poseer una mayor proporción de semillas de dicotiledóneas herbáceas (Fig. 4.3).

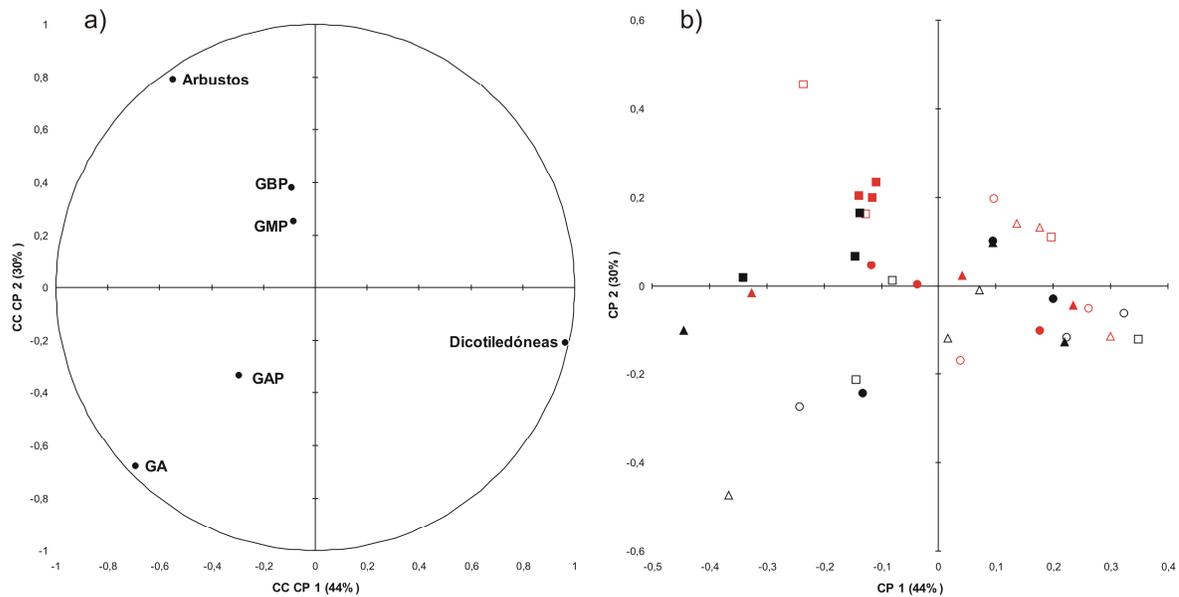


Figura 4.3: Ordenación de las muestras mediante la representación proporcional de los diferentes grupos florísticos en el banco de semilla del suelo. a) Círculo de correlaciones entre las variables y los dos primeros componentes principales, b) Distribución de las muestras en el espacio de los dos primeros componentes principales. GAP: gramíneas perennes de alta palatabilidad, GMP: gramíneas perennes de moderada palatabilidad, GBP: gramíneas perennes de baja palatabilidad, SP (■): sin pastoreo, MIP (▲): moderada intensidad de pastoreo, AIP (●): alta intensidad de pastoreo. Los símbolos llenos corresponden a las islas de vegetación y los vacíos a los espacios interislas. Rojo: 2009, Negro: 2011. CP: Componente Principal, CC CP: coeficiente de correlación con el CP. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.

4.4 Discusión

Los resultados obtenidos fueron consistentes con la idea que las islas de vegetación constituyen ambientes de preservación del banco de semillas del suelo en situaciones de sequía multianuales. En cambio, los resultados no corroboraron la hipótesis de una reconstitución post-sequía más rápida del banco de semillas en las islas que en los espacios interislas.

La mayor conservación del banco de semillas del suelo en las islas de arbustos en situaciones de sequía multianuales, acentuada en condiciones de pastoreo, podría atribuirse en parte a la reducción del estrés abiótico y a la protección contra los herbívoros. Ambos factores en conjunto favorecen el crecimiento de las plantas y el aporte de semillas al banco del suelo. Restablecidos los niveles normales de humedad del suelo, la mayor disponibilidad de semillas

y las condiciones más favorables para el establecimiento y el crecimiento de las plantas en las islas explicarían la mayor concentración del banco de semillas del suelo en estos ambientes. Por otro lado, las islas de arbustos actúan como destino de semillas producidas en los espacios interislas (Aguilar y Sala, 1997; Bochet y García-Fayos, 2004; Rey, 2004; Aerts *et al.*, 2006). En estos últimos sitios, aún cuando la abundancia de la lluvia de semillas es igual a las islas de vegetación (Leder *et al.*, 2015), la erosión hídrica y eólica, la remoción de biomasa y el pisoteo de los animales crean un ambiente poco propicio para el desarrollo del banco de semillas del suelo.

Las dicotiledóneas herbáceas dominaron en el banco persistente de semillas del suelo, independientemente de las condiciones de pastoreo, humedad y ambiente de crecimiento. Este resultado coincide con lo observado en diversos tipos de pastizales (Bertiller, 1992; Gutiérrez y Meserve, 2003; Solomon *et al.*, 2006). Es conocido que muchas especies de dicotiledóneas herbáceas poseen semillas de tamaño pequeño (tal el caso del presente estudio) y cubiertas seminales duras, lo cual facilita la penetración en el suelo y la persistencia por períodos de tiempo prolongados (Sternberg *et al.*, 2003; Fenner y Thompson, 2005). No obstante, en términos generales, el pastoreo, el ambiente de islas y el aumento en la humedad del suelo aumentaron la representación de este grupo florístico en el banco de semillas. Numerosos trabajos previos han informado incrementos en la densidad de semillas de dicotiledóneas herbáceas en el banco de semillas del suelo en áreas pastoreadas en comparación con áreas sin pastoreo (Kinucan y Smeins, 1992; O'Connor y Pickett, 1992; Russi *et al.*, 1992). Por su parte, las dicotiledóneas arbustivas siguieron a las dicotiledóneas herbáceas en cuanto a la contribución de semillas al banco persistente del suelo. Si bien estuvieron mejor representadas en las islas que en los espacios interislas, en estos últimos sitios de áreas pastoreadas los arbustos pueden encontrar condiciones más propicias para el establecimiento de nuevos individuos (Bisigato y Bertiller, 1999), contribuyendo a la arbustización del sistema.

Las gramíneas perennes estuvieron mucho menos representadas que las dicotiledóneas en el banco persistente de semillas del suelo. La estrategia de persistencia de las mismas está basada en parte en la propagación vegetativa y en la elevada longevidad que pueden alcanzar las plantas establecidas, lo cual las hace menos dependiente del banco de semillas en comparación con las especies anuales (Milberg, 1995; Caballero *et al.*, 2008). Además, las semillas de las gramíneas perennes poseen un ciclo de vida relativamente corto, lo cual limita la formación de un banco de semillas persistente (Bertiller y Aloia, 1997; Peco *et al.*, 1998;

Sternberg *et al.*, 2003). El banco de semillas de las gramíneas perennes sufre una gran depredación por parte de insectos (en especial hormigas), roedores y aves (Mayor *et al.*, 2003; Pazos y Bertiller, 2007). No obstante, las gramíneas perennes mantuvieron cierta representación en el banco de semillas persistente del suelo, mayor en las islas que en las interislas al final de la sequía multianual (2007-2009) que afectó la región donde se halla el área de estudio. Dado que las sequías multianuales producen una elevada mortandad de plantas de gramíneas perennes (Capítulo 3), el banco de semillas en cuestión cumpliría un papel importante en la regeneración de las poblaciones de gramíneas perennes. Por otro lado, las gramíneas anuales (representadas principalmente por *Schismus barbatus*, Anexo I) respondieron al pastoreo y a la sequía en forma similar a las gramíneas perennes. Este resultado se contradice con trabajos que muestran un aumento de las gramíneas anuales en ambientes disturbados (Brooks y Esque, 1999; Sternberg *et al.*, 2003). Es posible que la densidad de semillas de *S. barbatus* haya sido subestimada, ya que esta gramínea posee semillas de tamaño pequeño (0,08 mg) (Pake y Venable, 1996) y quizás la técnica para la determinación del banco de semillas empleada en el presente estudio no haya sido la adecuada para este tipo de especies.

Contrario a lo esperado, no se observó una recomposición más rápida del banco de semillas en las islas que en los interislas, en particular bajo alta intensidad de pastoreo. Este resultado fue consistente con la mayor proporción de gramíneas con todas las macollas secas observadas en las islas de las áreas con alta intensidad de pastoreo (Capítulo 3). En condiciones de un estrés hídrico acentuado, es de esperar que la competencia con los arbustos comprometa fuertemente el aporte de semillas al banco del suelo. Por otro lado, es posible que el tiempo de recuperación de dos años haya sido insuficiente para la mayoría de los grupos florísticos. Las plantas que sobreviven a las sequías pueden tardar varios años en recuperarse y aportar semillas al banco del suelo (García y Zamora, 2003; Caballero *et al.*, 2008). Por otra parte, con mejores condiciones de humedad, particularmente en los ambientes de islas, es de esperar que parte de las semillas del banco del suelo se conviertan en plántulas (Marone *et al.*, 2000).

La riqueza de especies en el banco de semillas del suelo disminuyó en las áreas con alta intensidad de pastoreo en el año húmedo en ambos ambientes. Las variaciones referidas se debieron principalmente a la disminución en el número de especies de dicotiledóneas herbáceas y gramíneas perennes en las áreas pastoreadas, coincidiendo con resultados de

trabajos similares llevados a cabo en ambientes áridos o semiáridos (Kinucan y Smeins, 1992; Sternberg *et al.*, 2003; Snyman, 2004; Tessema *et al.*, 2012). Por otra parte, en términos de contribución al banco de semillas del suelo, el análisis de componentes principales destacó a las gramíneas perennes de media a baja palatabilidad al final de la sequía multianual, y a las gramíneas perennes de alta palatabilidad y gramíneas anuales en años con lluvias normales. La respuesta observada sugiere una mayor tolerancia a la sequía en las gramíneas de palatabilidad media y baja y/o una mayor persistencia de sus semillas en el banco del suelo. En general, las gramíneas de media a baja palatabilidad presentan características xerófitas que confieren resistencia al estrés hídrico (Perelman *et al.*, 1997).

Capítulo 5: Recuperación de ambientes degradados por pastoreo luego de 10 años de exclusión del ganado doméstico.

5.1 Introducción

En los ambientes áridos y semiáridos el sobrepastoreo del ganado doméstico es el principal factor de desertificación, transformando ambientes dominados por gramíneas perennes en ambientes dominados por arbustos con suelo desnudo o baja cobertura vegetal en los espacios entre arbustos (Milchunas y Lauenroth, 1993; Whitford, 1997; Allington y Valone, 2011). Dichas modificaciones estructurales comúnmente alteran procesos fundamentales de los ecosistemas, tales como el ciclado de nutrientes, el flujo de agua y la productividad primaria (Reynolds *et al.*, 1999). En general, se propone que el disturbio del ganado puede ser el disparador de alteraciones persistentes en la hidrología del suelo, como la disminución de la tasa de infiltración y el aumento de la escorrentía, convirtiendo a los ecosistemas disfuncionales en términos de eficiencia de uso del agua, nutrientes y radiación (Bestelmeyer *et al.*, 2004; Briske *et al.*, 2005). La reducción en la disponibilidad de nutrientes y la degradación de las propiedades físicas del suelo es provocada primariamente por la pérdida de gramíneas perennes y el pisoteo del ganado, lo que limita el establecimiento y desarrollo de nuevas plántulas (Bisigato y Bertiller, 2004).

Cuando las alteraciones estructurales y funcionales superan un umbral crítico de degradación, el sistema cambiaría a un estado estable alternativo, generándose una transición irreversible en términos del sólo control del disturbio que lo originó (Walker *et al.*, 1981; Le Houerou, 1989; Bestelmeyer *et al.*, 2004). Así, cuando en los ambientes áridos y semiáridos un pastizal se convierte en arbustal, la reversión de la transición no podría lograrse a corto plazo sin una intervención mucho mayor que el simple control del pastoreo (Westoby *et al.*, 1989; Laycock 1991; Valone *et al.*, 2002; Stringham *et al.*, 2003). La disminución de la cobertura de las gramíneas favorecería la compactación del suelo, reduciendo la tasa de infiltración del agua e incrementando la erosión del suelo (Rostagno, 1989). Este mecanismo de degradación mantiene o refuerza las comunidades vegetales degradadas y limita el retorno hacia la comunidad original (Scheffer *et al.*, 2001; van de Koppel *et al.*, 2002). No obstante, algunos resultados sugieren que la exclusión del pastoreo podría disparar la recuperación de la vegetación y de las propiedades del suelo en los espacios entre arbustos (Fuhlendorf *et al.*,

2001; Valone *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2005). Con el paso del tiempo, y dependiendo del régimen de precipitaciones, la compactación del suelo iría disminuyendo, favoreciendo así la infiltración del agua y el restablecimiento de vegetación (Castellano y Valone, 2007; Allington y Valone, 2011). Debido a que el agua constituye el principal factor limitante para el crecimiento de las plantas en los sistemas áridos y semiáridos, el aumento de la tasa de infiltración del agua en el suelo resultaría esencial para la recuperación del sistema (Walker *et al.*, 1981). Más aún, el establecimiento de plantas promovería la infiltración del agua en el suelo, produciéndose una retroalimentación positiva entre cobertura vegetal y tasa de infiltración (van de Koppel *et al.*, 2002).

En el noreste de la Región Patagónica argentina el sobrepastoreo del ganado doméstico ha provocado una fuerte reducción de la cobertura de gramíneas perennes, el aumento de la erosión hídrica y eólica en los parches de suelo desnudo y el deterioro fisicoquímico de los suelos (Kröpfl, 1999; Rostagno y del Valle, 1988; Bisigato y Bertiller, 1997). La hipótesis puesta a prueba establece que la exclusión del pastoreo promueve una lenta recuperación de la vegetación en los espacios interislas. El objetivo fue evaluar la recuperación de la vegetación y del suelo en los espacios interislas en un sitio representativo del sistema en estudio luego de 10 años de exclusión del pastoreo, mediante la comparación de la cobertura y las propiedades fisicoquímicas del suelo entre áreas clausuradas al pastoreo de animales domésticos y áreas pastoreadas. Dado que la limitante principal para la recuperación del ambiente estaría dada por la disponibilidad de agua, se espera que al excluir el ganado (10 años) la compactación del suelo producida por el pisoteo disminuya y por lo tanto aumente la tasa de infiltración del agua. Este aumento en la infiltración facilitaría el establecimiento de las gramíneas perennes y el incremento de la concentración de nutrientes del suelo en los espacios interislas.

5. 2 Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en el establecimiento “Lote 7”. Las mediciones se realizaron en cuatro áreas de 20x10 m excluidas al pastoreo ovino por un alambrado a mediados del año 2000 [AC] y en cuatro áreas de las mismas dimensiones y apareadas con las anteriores, que continuaron ininterrumpidamente bajo pastoreo ovino [AP]. Los cuatro pares estaban separados entre sí por una distancia de aproximadamente 20 m y distanciados por 900 m de la aguada más cercana.

5.2.1 Diseño del muestreo

Se evaluaron la cobertura y las propiedades fisicoquímicas del suelo en los espacios interislas entre agosto de 2010 y noviembre de 2011. La cobertura aérea de la vegetación se determinó a nivel de especie. Se utilizaron parcelas de muestreo de 1x1 m (n=5 por área, N=40), ubicadas en espacios interislas elegidos al azar dentro de cada área clausurada y en el área pastoreada adena correspondiente. La cobertura se estimó en forma visual empleando la escala de coberturas de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1972). La cobertura de pavimento de erosión (presencia de canto rodado en la superficie), costra biológica, suelo desnudo y broza se determinó de igual forma que la cobertura aérea de la vegetación, pero utilizando parcelas de 0,25x0,25 m subdivididas en 100 cuadrículas (n=15 por área, N=120). Dichas parcelas se ubicaron al azar entre matas de gramíneas perennes en los espacios entre arbustos. El tamaño de las islas de vegetación se midió sobre transectas lineales de 10 m de longitud (n=2 por área, N=16) ubicadas al azar en las AC y en las AP. Se definió como “isla” al área dominada por arbustos, incluyendo el área debajo de la proyección de la canopia al suelo, que comúnmente presenta una acumulación de sedimento visiblemente mayor al área circundante (Capítulo 2).

Las mediciones de infiltración del agua en el suelo de los espacios interislas de las AC y de las AP se efectuaron entre matas de vegetación herbácea evitando disturbar la superficie del suelo, en dos oportunidades: agosto de 2010 y noviembre de 2011. Las fechas se seleccionaron de modo tal de uniformar el contenido inicial de humedad del suelo, dada su influencia en la tasa de infiltración. En la primera fecha de medición se emplearon infiltrómetros de doble anillo (Anillo de Munz, con diámetro del anillo interno y externo de 30 y 45 cm, respectivamente; n=1 por área, N=8); mientras que, en la segunda fecha de medición se emplearon infiltrómetros de anillos simples (32 cm de diámetro; n=2 por área, N=16). Ambos tipos de infiltrómetros suministran mediciones comparables (Johnson, 1991; Verbist *et al.*, 2010). Además, en el presente estudio el interés primario fue la comparación de la tasa de infiltración básica entre las AC y las AP. Para las mediciones de infiltración se utilizó la metodología habitual (Sepúlveda, 1999). En ambas fechas de muestreo, todas las mediciones se realizaron durante el mismo día. Se efectuaron tres lecturas por cada intervalo de tiempo considerado: 5, 10, 20 y 30 minutos (12 lecturas en total). Además, se tomaron muestras de suelo (n=5 por área, N=40) para determinar el contenido de agua por gravimetría, con el fin de comparar el estado hídrico del suelo entre AC y AP.

La caracterización del suelo de los espacios interislas en las AC y en las AP se hizo mediante determinaciones de textura, densidad aparente y del contenido de materia orgánica, nitrógeno total y fósforo extractable. Las muestras de suelo fueron recolectadas en lugares elegidos al azar en marzo de 2011. Para los análisis de textura se tomaron muestras compuestas (cada una integrada por cinco submuestras provenientes de espacios interislas) de los primeros 5 cm del suelo (n=2 por área, N=16), separando la costra física superficial del suelo subyacente. Dicha costra física es la capa superficial de suelo, comúnmente de menos de 1 cm de espesor, estructuralmente diferente al material que se encuentra inmediatamente debajo de ellas (Belnap *et al.*, 2001). En ambas fracciones de suelo se determinó el porcentaje de arcilla, limo y arena por el método del densímetro de Bouyoucos. Para la determinación de la densidad aparente se tomaron muestras de suelo sin disturbar (n=5 por área, N=40) empleando cilindros de acero de 5 cm de diámetro por 5 cm de profundidad (100 cm³), luego fueron secadas a 100°C en estufa hasta peso constante y se determinó la relación peso/volumen. Para los análisis químicos se tomaron muestras compuestas, usando la misma metodología que para el análisis de textura, de los primeros 5 cm de suelo (n=1 por área, N=8). La materia orgánica se obtuvo por combustión seca mediante un Analizador Automático de Carbono (LECO modelo CR12) y utilizando el factor de corrección de van Bemmelen (%MO = %C x 1,724), el N total por el método semimicro Kjeldahl, y el P extractable por el método de Bray-Kurtz.

5.2.2 Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron mediante pruebas *t* de Student para muestras apareadas, excepto la cobertura de gramíneas perennes. Esta última variable se analizó con la prueba de Wilcoxon (no paramétrica), debido a que los datos no seguían una distribución normal. Previo análisis, los datos de cobertura de especies anuales, suelo desnudo y de pavimento de erosión fueron transformados al arcoseno de su raíz cuadrada para cumplir el supuesto de normalidad; mientras que, el tamaño de las islas se transformó con recíproca. En la sección de Resultados se muestran los valores sin transformar. Para la ordenación de los sitios de acuerdo a su composición florística se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) empleando matrices de covarianza. Los valores de la tasa de infiltración básica fueron obtenidos mediante el modelo de Kostikov (Hillel, 1998). Todos los análisis se realizaron mediante el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2009).

5.3 Resultados

La cobertura aérea vegetal total en los espacios interislas fue mayor ($P < 0,05$) en las AC que en las AP. La cobertura de gramíneas perennes fue mayor ($P < 0,01$) en las AC que en las AP (27% y 0,17%, respectivamente); mientras que, la cobertura de especies anuales fue mayor ($P < 0,05$) en las AP que en las AC (Fig. 5.1). Los dos primeros componentes principales explicaron el 56% de la varianza total. El primer componente principal diferenció las AC de las AP por la identidad de las especies dominantes. Las AC estuvieron caracterizadas por la dominancia de *P. ligularis*, mientras que las AP estuvieron caracterizadas por la dominancia de *S. barbatus* y *E. cicutarium*. El segundo componente principal separó las parcelas excluidas del pastoreo de acuerdo a la identidad de los subarbustos presentes en las mismas. En un grupo de parcelas predominaron *Baccharis ulicina* Hook. & Arn. y *S. aphylla*, y en otro grupo *B. melanopotamica* y *B. microphylla* (Fig. 5.2).

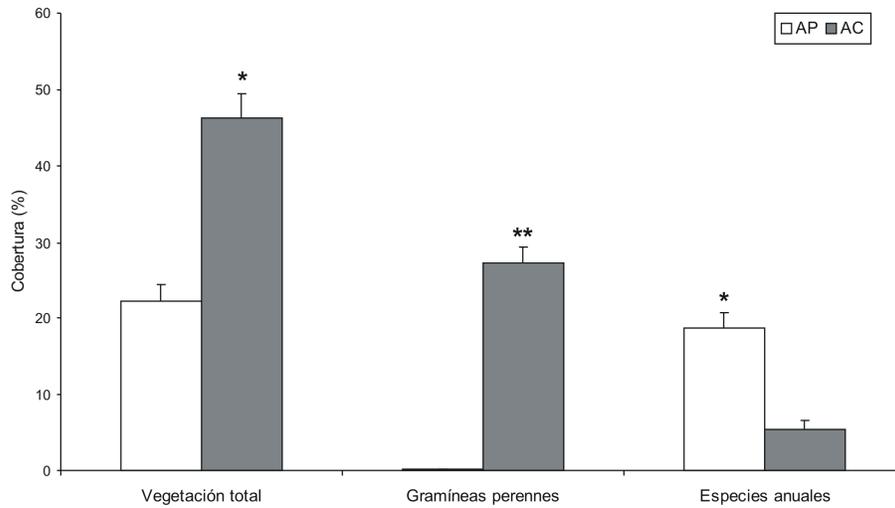


Figura 5.1: Porcentaje de cobertura aérea de la vegetación total, gramíneas perennes y especies anuales en las áreas pastoreadas (AP) y clausuradas con 10 años de antigüedad (AC). Las líneas verticales sobre las barras indican +1 EE. * $P \leq 0,05$ y ** $P \leq 0,01$

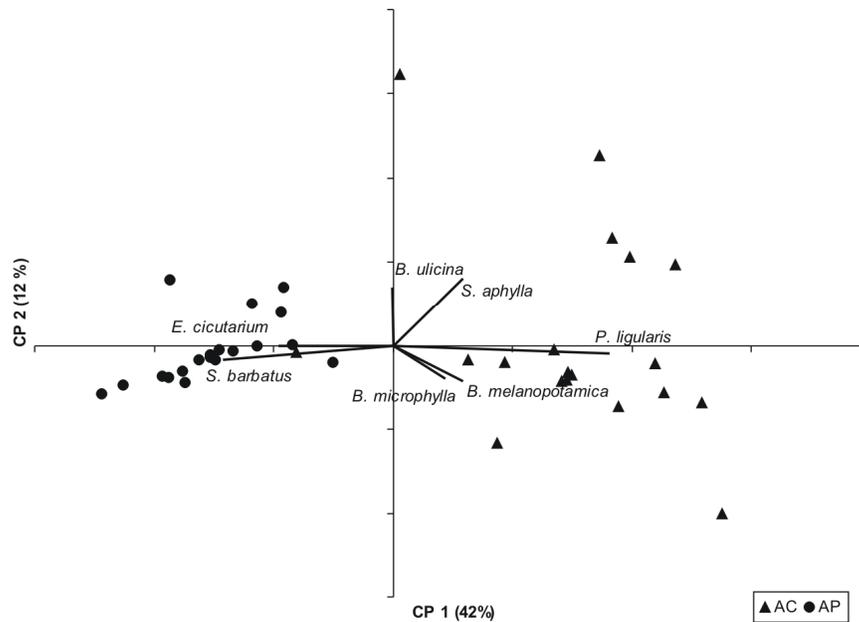


Figura 5.2: Ordenación de las áreas pastoreadas (AP) y clausuradas con 10 años de antigüedad (AC) por composición florística en los espacios interislas mediante análisis de componentes principales. CP: Componente Principal. Los valores entre paréntesis indican la varianza explicada por cada eje.

La cobertura de pavimento de erosión en los espacios interislas fue mayor en las AP que en las AC; mientras que, la cobertura de costras biológicas fue mayor en las AC (Tabla 5.1). El porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de broza fue similar en ambas condiciones (pastoreo y clausura). El tamaño promedio de las islas de vegetación fue mayor en las AC que en las AP (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Valores de cobertura en los espacios interislas y tamaño de las islas de vegetación bajo condiciones de pastoreo (AP) y clausura (AC) (10 años de antigüedad). Se muestran los valores medios \pm 1 EE.

| Variab les | AP | AC | P |
|-------------------------|------------------|------------------|-----------------|
| Cobertura (%) | | | |
| Pavimento de erosión | 57,95 \pm 1,47 | 12,08 \pm 2,49 | <0,01 |
| Costra biológica | 3,05 \pm 0,22 | 45,41 \pm 2,57 | 0,01 |
| Suelo desnudo | 32,16 \pm 1,35 | 34,74 \pm 3,15 | 0,3 |
| Broza | 6,83 \pm 0,19 | 7,76 \pm 0,97 | 0,4 |
| Tamaño de las islas (m) | 1,22 \pm 0,16 | 3,11 \pm 0,86 | <0,05 |

Las tasas de infiltración básica registradas en las condiciones de clausura y pastoreo resultaron similares ($P>0,05$), tanto cuando las mediciones se realizaron con infiltrómetros de doble anillo (media \pm EE: 54,46 \pm 18,06 mm/h y 33,03 \pm 8,9 mm/h, respectivamente), como cuando se realizaron con infiltrómetros de anillo simple (media \pm EE: 32,76 \pm 2,88 mm/h y 33,45 \pm 2,85 mm/h, respectivamente). Al momento de realizar las mediciones de infiltración la humedad gravimétrica promedio del suelo fue del 4% (agosto 2010) y 8% (noviembre 2011), sin diferenciarse ($P>0,05$) entre las condiciones de pastoreo y clausura en ambas fechas.

No se observaron diferencias texturales en los espacios interislas entre las AC y las AP, excepto que la costra superficial fue más arcillosa en las AC y más arenosa en las AP (Tabla 5.2). La densidad aparente fue 7% menor en las AC que en las AP. En cuanto a las propiedades químicas del suelo, no difirieron significativamente entre pastoreo y clausura (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Valores de propiedades fisicoquímicas del suelo en espacios interislas bajo condiciones de pastoreo (AP) y clausura con 10 años de antigüedad (AC). Se muestran los valores medios \pm 1 EE.

| Variables | AP | AC | P |
|--|------------------|------------------|-----------------|
| Costras físicas | | | |
| Arena (%) | 63 \pm 1,73 | 60 \pm 0,81 | 0,05 |
| Limo (%) | 20,25 \pm 0,63 | 20,50 \pm 1,26 | 0,4 |
| Arcilla (%) | 16,25 \pm 1,43 | 19,50 \pm 0,50 | 0,05 |
| Suelo | | | |
| Arena (%) | 63 \pm 1,73 | 63 \pm 1,30 | 0,5 |
| Limo (%) | 18,50 \pm 0,50 | 20 \pm 0,81 | 0,1 |
| Arcilla (%) | 18,50 \pm 1,90 | 17 \pm 1,30 | 0,1 |
| Densidad aparente (g/cm ³) | 1,36 \pm 0,02 | 1,27 \pm 0,04 | <0,01 |
| Materia orgánica (%) | 1,36 \pm 0,26 | 1,55 \pm 0,09 | 0,3 |
| Nitrógeno total (%) | 0,06 \pm 0,01 | 0,07 \pm 0,003 | 0,3 |
| Fósforo extractable (ppm) | 15,15 \pm 1,90 | 18,07 \pm 3,41 | 0,3 |

5.4 Discusión

Los resultados obtenidos pusieron de manifiesto cierto grado de recuperación de la vegetación herbácea en los espacios interislas al cabo de 10 años de exclusión del pastoreo. Dicha respuesta no tuvo correlato con una mejora en las propiedades fisicoquímicas del suelo, las que permanecieron sin cambios significativos durante el periodo de estudio excepto por una disminución en la densidad aparente del suelo en las áreas sin pastoreo. El restablecimiento de gramíneas perennes y de costra biológica en las áreas clausuradas resulta particularmente significativo; más aún, considerando la escasez de precipitaciones durante la segunda mitad del periodo de exclusión al pastoreo. En regiones áridas y semiáridas de otras partes del mundo la recuperación de la vegetación herbácea en áreas excluidas al pastoreo tardó entre 20 y 40 años, a diferencia del caso en estudio, y estuvo acompañada de mejoras en las propiedades fisicoquímicas del suelo, como el aumento en la tasa de infiltración del agua, la concentración de nutrientes y la disminución en la compactación del suelo (Valone *et al.*, 2002; Castellano y Valone, 2007; Seymour *et al.*, 2010; Allington y Valone, 2010; 2011).

La recuperación de la cobertura de gramíneas perennes en los espacios interislas en respuesta a la exclusión al pastoreo podría estar explicada por un efecto facilitador de las costras biológicas (Bowker, 2007), en particular por actuar como trampa de semilla y proveer de sitios seguros para el establecimiento de plántulas (Evans y Johansen, 1999). Las costras biológicas pueden recuperarse en pocos años en ausencia de pastoreo (Read *et al.*, 2011) y

favorecerían el establecimiento de gramíneas perennes en los espacios interislas (Bertiller y Ares, 2011). La recuperación observada también podría deberse a mejoras de las propiedades del suelo a una escala espacial menor a la correspondiente a las mediciones realizadas. Es posible que la localización de los muestreos de suelo y de infiltración en los espacios entre matas de pastos, cuya finalidad fue estandarizar las comparaciones entre las áreas con y sin pastoreo, haya disminuido la posibilidad de detectar cambios edáficos positivos. Es de esperar que el restablecimiento de la vegetación en los espacios interislas genere una retroalimentación positiva con la fertilidad del suelo y con la tasa de infiltración del agua en la proximidad de las plantas establecidas (Thurow *et al.*, 1988; Tongway *et al.*, 2003).

Entre las gramíneas perennes que se restablecieron en los espacios interislas de las áreas excluidas al pastoreo cabe destacar la preponderancia de *P. ligularis*, especie dominante en las comunidades prístinas de las estepas del sistema en estudio (Bertiller y Bisigato, 1998; Gallego *et al.*, 2004). Se trata de una especie de alta palatabilidad para el ganado y cuya cobertura decrece a medida que aumenta la intensidad del pastoreo (Perelman *et al.*, 1997; Bertiller y Bisigato, 1998). La recuperación de esta especie está posiblemente relacionada con el rol de refugio biótico que cumplen las islas arbustivas en los ambientes áridos y semiáridos (Milchunas y Noy-Meir, 2002), tal como quedó demostrado en el Capítulo 4, donde se observa que las islas presentaron una mayor densidad de semillas en el banco del suelo. Las plantas protegidas del pastoreo por los arbustos proveen propágulos para el reclutamiento de nuevos individuos en los ambientes más disturbados.

El menor tamaño de las islas de vegetación en las zonas pastoreadas podría atribuirse a pérdida de arbustos, menor crecimiento de los individuos presentes y/o una disminución en el reclutamiento de las especies arbustivas bajo condiciones de pastoreo severo, y/o a la proliferación del estrato arbustivo en las áreas clausuradas al pastoreo. Trabajos recientes han puesto de manifiesto que la exclusión del pastoreo del ganado doméstico puede favorecer la proliferación de las especies leñosas (más cobertura, más densidad), en comparación con áreas aledañas a las clausuras que permanecen sometidas al pastoreo del ganado doméstico (Browning y Archer, 2011; Cesa y Paruelo, 2011; Cipriotti y Aguiar, 2012). Estos resultados se contraponen a los reportados en el Capítulo 2. Sin embargo, como se explicó anteriormente, los parches son dinámicos y pueden cambiar de estado dependiendo de la intensidad y frecuencia del disturbio (Bisigato y Bertiller, 1997). En estados de alta

degradación, tal la situación en este estudio, aumenta la fragmentación de los parches lo cual disminuye el tamaño de los mismos.

La similitud entre las áreas con y sin pastoreo en la tasa de infiltración y en las propiedades fisicoquímicas del suelo medidas en los espacios entre matas de pastos coincidió con resultados informados por Castellano y Valone (2007) para una estepa semiárida (suroeste de los Estado Unidos) con similar tiempo de exclusión al pastoreo (10 años). Las mejoras en la infiltración y en las propiedades fisicoquímicas del suelo en los espacios entre matas se han observado comúnmente luego de un mayor tiempo (≥ 20 años) de exclusión al pastoreo (Drewry, 2006; Steffens *et al.*, 2008; Allington y Valone, 2010; 2011). De todos modos, vale destacar la disminución de la densidad aparente del suelo y el mayor valor absoluto de las propiedades químicas del suelo en los espacios interislas de áreas sin pastoreo en comparación con las áreas pastoreadas. No obstante, el tiempo de exclusión al pastoreo requerido para la recuperación de las propiedades fisicoquímicas del suelo es de esperar varíe con el clima, suelo, tipo de vegetación e historia de pastoreo previa a la exclusión del mismo (Castellano y Valone, 2007; Bisigato *et al.*, 2008).

El disturbio de los pastizales por pastoreo (en interacción con sequía y fuego) comúnmente genera estados estables alternativos en los ecosistemas (Westoby *et al.*, 1989; Briske *et al.*, 2005). La transición entre estados no es abrupta, sino que se irían atravesando umbrales de distinto tipo (patrón, proceso, degradación; *sensu* Bestelmeyer, 2006). Una vez atravesado un umbral de degradación, la sola eliminación del disturbio que lo indujo no resultaría suficiente para la reversión al estado original (Stringham *et al.*, 2003). En el noreste de la Región Patagónica, la estepa arbustivo-graminosa actual, caracterizada por la formación de islas arbustivas dispersas en una matriz con escasa cobertura vegetal (espacios interislas), constituiría un estado estable que habría derivado de la estepa graminoso-arbustiva prístina (Bertiller y Bisigato, 1998). Numerosos trabajos han propuesto que la sola exclusión del pastoreo no sería suficiente para revertir los cambios estructurales y funcionales de la vegetación, debido particularmente a la alta estabilidad del componente arbustivo (Walker *et al.*, 1981; Westoby *et al.*, 1989; Laycock, 1991; Valone *et al.*, 2002). Sin embargo, la recuperación de los pastos y de la costra biológica en los espacios interislas observada luego de 10 años de exclusión del pastoreo sugiere que la degradación de estos ambientes es potencialmente reversible suprimiendo el disturbio que lo provocó. Cabe destacar que en este trabajo no se han examinado directamente los umbrales de degradación del sistema, los cuales

generalmente son difíciles de determinar (Radford *et al.*, 2005; Bestelmeyer, 2006), así como tampoco la recuperación bajo diferentes historias de uso de la tierra. No obstante, la supresión del pastoreo por periodos prolongados de tiempo representaría una alternativa potencial para la recuperación de los pastizales degradados del noreste de la Región Patagónica, aunque poco viable desde el punto de vista de la utilización para la producción ganadera.

Capítulo 6: Síntesis y Proyecciones Futuras

La recolección de datos del sistema analizado, ubicado en el noreste de la Provincia de Río Negro, se llevó a cabo entre los años 2009 y 2012, siendo 2009 el último año de una sequía multianual que se prolongó por tres años (2007 a 2009). Esta situación fue en parte negativa ya que la influencia del estrés hídrico sobre la dinámica de la vegetación puede sobrepasar el efecto del pastoreo, que constituyó el foco del trabajo de tesis. Pero en gran medida fue positiva porque realzó la significancia de los efectos del pastoreo observados y permitió conocer aspectos importantes del funcionamiento del sistema (interacciones arbusto-pasto, funcionamiento del banco de semillas) bajo sequía, fenómeno ambiental que caracteriza el clima de la región. Por otra parte, el sistema posee una gran heterogeneidad espacial lo que hace difícil su estudio y la elaboración de conclusiones que abarquen las variaciones espaciales y temporales del mismo. Es por esto que se utilizaron sitios de muestreos localizados en tres campos distintos, con el fin de abarcar más de la variabilidad ambiental y mejorar la representatividad de los resultados.

Los resultados obtenidos fueron consistentes con las hipótesis que plantean que la formación de islas arbustivas inmersas en una matriz de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal es consecuencia del pastoreo del ganado doméstico (origen exógeno) y no del predominio de interacciones arbusto-pasto positivas (origen endógeno), que las islas de vegetación constituyen ambientes de preservación del banco de semillas del suelo particularmente en situaciones de pastoreo y sequía, y que la exclusión del pastoreo promueve una lenta recuperación de la vegetación en los espacios interislas de ambientes degradados. En cambio los resultados no corroboraron la hipótesis que sostiene que en situaciones de sequía las islas arbustivas sirven de refugio a las plantas de gramíneas perennes establecidas contribuyendo a la persistencia de las mismas.

Existió una marcada diferencia en la cobertura de la vegetación en los espacios interislas, en especial de especies de gramíneas perennes, entre las intensidades de pastoreo consideradas. En los espacios interislas de áreas sin pastoreo o con pastoreo moderado la cobertura basal de la vegetación total y la de las gramíneas perennes fue en promedio un 70% y un 100% mayor en comparación con la de áreas con alta intensidad de pastoreo, respectivamente. En las áreas con alta intensidad de pastoreo una mayor proporción del terreno estuvo cubierto por especies arbustivas, y se observó una mayor altura de los

montículos de suelo en las islas de vegetación. Por otra parte se observaron interacciones neutras o negativas entre arbustos y gramíneas perennes. Hasta cierto nivel de estrés hídrico es posible que las interacciones entre ambas formas de vida sean neutras o aún positivas. Pero sobrepasado el mismo, la competencia entre arbustos y gramíneas comenzaría a prevalecer, afectando en forma negativa a las gramíneas particularmente en condiciones de pastoreo. A medida que progresa una sequía multianual los animales estarían cada vez más forzados a pastorear dentro de las islas. De esta forma las plantas de gramíneas perennes que crecen en los ambientes de isla quedaría sujetas a defoliación y a una fuerte competencia por agua con los arbustos. La cobertura espacial más homogénea de la vegetación en condiciones de exclusión del pastoreo, y la prevalencia de interacciones neutras o negativas entre arbustos y gramíneas perennes, ponen de manifiesto el rol causal del pastoreo del ganado doméstico en la distribución espacial de la vegetación en las estepas arbustivas del noreste de la Región Patagónica.

Se observó que las islas de vegetación constituyen ambientes de preservación del banco de semillas del suelo en situaciones de sequía y pastoreo. Si bien como se mencionara prevalecerían interacciones neutras o negativas entre arbustos y gramíneas, la evitación o atenuación del pastoreo en las islas arbustivas en comparación con los espacios interislas contribuiría a explicar el efecto observado. Estos resultados sugieren que las islas arbustivas representan sitios de refugio para las especies herbáceas en condiciones de sequías y pastoreo, contribuyendo a la persistencia de las mismas.

Luego de 10 años de exclusión al pastoreo se observó la recuperación de la vegetación herbácea en los espacios interislas, en especial el restablecimiento de gramíneas perennes y de costra biológica. Si bien no hubo una mejora en las propiedades fisicoquímicas del suelo (infiltración del agua, concentración de nutrientes), la recuperación de los espacios interislas constituye un hecho significativo, más aún considerando el relativamente corto periodo de tiempo de exclusión del ganado y las sequías que afectaron la zona durante el dicho periodo.

Los resultados de la presente tesis y de numerosos trabajos realizados por otros autores sugieren firmemente que en condiciones de baja o moderada intensidad y frecuencia de los disturbios los espacios entre arbustos están densamente vegetados por especies herbáceas en las estepas del noreste de la Región Patagónica. Según registros históricos, la fisonomía original de la vegetación se asemejaba a una **estepa graminosa** con arbustos bajos y aislados

(Villarino, 1972), estructura que habría estado en buena medida modelada por el fuego (Kröpfl, 1999; Kröpfl *et al.*, 2007). El análisis de fitolitos en el perfil del suelo reveló la dominancia de *Poa ligularis* en la condición prístina (Gallegos *et al.*, 2004). Antes de la colonización europea prevaleció el pastoreo del guanaco (Godagnone y Bran, 2009), aunque con un grado de impacto en el sistema muy inferior al del ganado doméstico introducido a principios del siglo pasado (Lascano *et al.*, 2008). Dado que estos tipos de ambientes, limitados en recursos (agua, nutrientes) y sin una larga historia de herbivoría nativa, son sensibles a las altas intensidades de pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988), las elevadas cargas de ganado doméstico mantenidas sin cambios a través del tiempo han causado una fuerte degradación de la vegetación y del suelo.

Varios trabajos realizados en diferentes zonas de la Región Patagónica han puesto de manifiesto la sensibilidad de *P. ligularis* al sobrepastoreo (Klich *et al.*, 1996; Bisigato y Bertiller, 1997; Souto *et al.*, 2004; Didoné y Distel, 2006; Rotundo y Aguiar, 2008; Gittins *et al.*, 2010; Busso *et al.*, 2011). En situaciones de alta intensidad de pastoreo *P. ligularis* es reemplazada por gramíneas perennes menos palatables, grupo representado mayoritariamente por *Nassella tenuis* (Pazos *et al.*, 2007). Esta especie posee mecanismos de evitación (porte bajo, bajo ángulo de inserción de las macollas) y de tolerancia (alta densidad de macollas) a las defoliaciones, y elevado esfuerzo reproductivo, que en conjunto le confieren una alta resistencia al pastoreo (Distel y Klich, 1996; Becker *et al.*, 1997). No obstante, la persistencia de pastoreo continuo e intenso reduce las poblaciones de gramíneas perennes y aumenta la proporción de suelo desnudo y la abundancia de especies anuales. Estas últimas resisten el pastoreo y la sequía mediante mecanismos de evitación (crecimiento postrado, rápido crecimiento durante condiciones ambientales favorables, alto esfuerzo reproductivo, formación de bancos de semilla persistentes) (Grime, 1977; Pugnaire y Lázaro, 2000; Facelli *et al.*, 2005).

El reemplazo de comunidades dominadas por *P. ligularis* por comunidades dominadas por *N. tenuis*, y el de estas últimas por comunidades de especies anuales con la intensificación del pastoreo puede explicarse mediante el modelo sucesional clásico (Sampson, 1919). Las transiciones entre las comunidades dominadas por estos grupos florísticos serían reversibles en función de la regulación en la intensidad del disturbio que las ocasionó (i.e. pastoreo). No obstante, frente a la continuidad del sobrepastoreo y en combinación con sequía, la estepa graminosa es comúnmente invadida por especies leñosas (Reynolds *et al.*, 1997; Bertiller y

Bisigato, 1998). El aumento de las poblaciones de especies leñosas representa un cambio florístico que sobrepasa el poder explicativo del modelo sucesional clásico, dado la discontinuidad e irreversibilidad del mismo (Westoby *et al.*, 1989). Este tipo de cambio en la vegetación y de las propiedades del suelo ajusta a una concepción diferente de la dinámica de los ecosistemas en respuesta al disturbio, tal como la que propone estados estables alternativos para un mismo sitio ecológico (Holling, 1973; Noy-Meir, 1975; May, 1977). Basado en esta idea, la invasión de arbustos y la distribución espacial de la vegetación en forma de islas dispersas en una matriz de suelo desnudo conformaría un nuevo estado estable, el de **estepa arbustiva**.

El modelo de estados estables alternativos es frecuentemente utilizado para describir a la dinámica de la vegetación (Ej.: Friedel, 1991; Bertiller y Bisigato, 1998; Beisner *et al.*, 2003; Suding *et al.*, 2004; Chartier y Rostagno, 2006). Propone un conjunto de condiciones bióticas y abióticas que caracterizan a cada estado. La transición de un estado a otro requiere de fuerzas impulsoras, que pueden ser disturbios naturales (cambios climáticos, fuego, herbivoría por animales nativos) o antrópicos (herbivoría por el ganado doméstico, quemadas) (Briske *et al.*, 2005). El modelo asume la existencia de umbrales ecológicos (cambios abruptos en las propiedades de los ecosistemas), que una vez sobrepasados implican el cambio a un nuevo estado estable. Según Bestelmeyer (2006) los umbrales se podrían clasificar en tres: de patrón (fragmentación de hábitat, pérdida de cobertura de gramíneas perennes), de proceso (aumento de la erosión del suelo, disminución de la tasa de infiltración de agua en el suelo) y degradación (pérdida de suelo, pérdida de nutrientes, pérdida de hábitat). Con el sucesivo traspaso de un tipo de umbral a otro es más difícil la recuperación del sistema o la recuperación lleva a un estado muy diferente del original (Suding y Hobbs, 2009).

Existe una compleja relación entre las actividades humanas y los procesos naturales que moldean la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Comúnmente varios factores (fuego, clima, pastoreo, intervención antrópica) interactúan y generan un determinado patrón de vegetación (Briske *et al.*, 2005). Esta complejidad a menudo dificulta la interpretación de resultados y la toma de decisiones de manejo adecuadas (Villagra *et al.*, 2009). En este sentido, la comprensión del modelo de estados estables y umbrales ecológicos, puede ser una herramienta muy útil para el manejo de los ecosistemas. Permitiría la previsión de cambios indeseables en la vegetación y el suelo, y mediante la aplicación de acciones de manejo preventivas evitar la degradación de los sistemas (Scheffer *et al.*, 2001; Bestelmeyer, 2006).

Debido a la situación actual de degradación de las estepas del noreste de la Región Patagónica resulta importante analizar posibles alternativas de restauración. Los resultados del Capítulo 5 y de otros trabajos en ecosistemas similares (Valone *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2005) indican que, excluyendo el ganado, con el transcurrir de los años se observa la recuperación de la vegetación y del suelo en los espacios interislas. La limitante de esta alternativa es que requiere de una cantidad de años que excede plazos de tiempo a escala temporal de manejo para la producción ganadera. Además, cruzando ciertos umbrales de degradación, difícilmente la simple eliminación del pastoreo alcance para lograr la recuperación del sistema (Bestelmeyer *et al.*, 2004). Se ha propuesto que las quemadas controladas pueden ser una herramienta útil para acelerar la recuperación de la vegetación en los espacios interislas. En la región de estudio (Rostagno, 1999; Kröpfl *et al.*, 2013) y en otras regiones áridas del mundo (Ravi *et al.*, 2009; Ravi y D'Odorico, 2009) se ha observado que la erosión (eólica, hídrica) post-fuego de las islas arbustivas redistribuye espacialmente los recursos (semillas, sedimentos, nutrientes) concentrados en las mismas, favoreciendo la revegetación de los espacios interislas (Rostagno *et al.*, 2006). Por otra parte, el fuego disminuye la cobertura de arbustos, reduciendo la competencia y liberando espacios ocupados por los mismos (Cook *et al.*, 1994). Esta alternativa cobra relevancia cuando se tiene en cuenta la magnitud de la superficie a restaurar y los costos asociados a otras alternativas, como por ejemplo la remoción mecánica de la vegetación leñosa o el rolado (Adema, 2006). En las situaciones más extremas de degradación y arbustización, con insuficiente biomasa fina para producir la quema, la alternativa de restauración quedaría limitada a la remoción o disturbio mecánico (Ansley *et al.*, 2006; Kunst *et al.*, 2012). Por último, cualquiera sea el disturbio empleado para controlar las especies leñosas y promover el establecimiento de gramíneas perennes en las áreas interislas, el éxito de la restauración dependerá del manejo posterior de la carga animal y del pastoreo (Distel, 2013).

En lo que respecta a futuras líneas de trabajo, dado el régimen hídrico marcadamente variable en la región, sería interesante indagar en profundidad el impacto de la interacción entre pastoreo y sequía sobre la vegetación y el suelo. Otro tema de investigación relevante apuntaría a una mejor comprensión del rol de la costra biológica en el reclutamiento de la vegetación en los espacios interislas. La costra biológica es un grupo sensible a la presencia de ganado, aunque muestra una rápida recuperación luego de eliminar el disturbio. Las costras pueden mejorar las condiciones microambientales (disponibilidad de agua y nutrientes) y acumular semillas de especies herbáceas. De esta forma, este grupo facilitaría la recuperación

de la cobertura vegetal en los espacios interislas. Otro tema relevante en función del grado de degradación de los pastizales de la región sería investigar sobre el impacto del fuego en la recuperación del sistema. Sobre todo, comprender el proceso de redistribución de recursos post-fuego desde las islas de vegetación hacia los espacios interislas y la posterior recuperación de la vegetación.

Bibliografía

- Adema E.O. 2006. Recuperación de pastizales mediante rolado en el Caldenal y en el Monte Occidental. *Publicación Técnica* N° 65. Ed. INTA Anguil
- Aerts R., Maes W., November E., Behailu M., Poesen J., Deckers J., Hermy M. y Muys B. 2006. Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena*, 65: 61-70.
- Aguiar M.R. y Sala O.E. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology*, 78: 93-100.
- Aguiar M.R. y Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 273-277.
- Allington G.R.H. y Valone T.J. 2010. Reversal of desertification: the role of physical and chemical soil properties. *Journal of Arid environments*, 74: 973-977.
- Allington G.R.H. y Valone T.J. 2011. Long-term livestock exclusion in an arid grassland alters vegetation and soil. *Rangeland Ecology & Management*, 64: 424-428.
- Allington G.R. y Valone T.J. 2014. Islands of fertility: a byproduct of grazing?. *Ecosystems*, 17: 127-141.
- Alzérreca-Angelo H., Schupp E.W. y Kitchen S.G. 1998. Sheep grazing and plant cover dynamics of a shadscale community. *Journal of Range Management*, 51: 214-222.
- Ansley R.J., Wiedemann H.T., Castellano M.J. y Slosser J.E. 2006. Herbaceous restoration of juniper dominated grasslands with chaining and fire. *Rangeland Ecology & Management*, 59: 171-178.
- Archer S.R. 2010. Rangeland conservation and shrub encroachment: New perspectives on an old problem. In: *Wild rangelands: Conserving wildlife while maintaining livestock in semi-arid ecosystems*, ed: du Toit J., Kock R. y Deutsch J. Blackwell Publishing, pp: 53-97
- Ares J., Beeskow A.M., Bertiller M.B., Rostagno C.M, Irisarri M.P., Anchorena J., Defossé G. y Merino C. 1990. Structural and dynamic characteristics of overgrazed lands of northern Patagonia, Argentina. *Ecosystems of the World*, 17: 149-175.
- Armas C. y Pugnaire F.I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93: 978-989.
- Bär Lamas M.I., Larreguy C., Carrera A.L. y Bertiller M.B. 2013. Changes in plant cover and functional traits induced by grazing in the arid Patagonian Monte. *Acta Oecologica*, 51: 66-73.

- Becker G.F., Busso C.A. y Montani T. 1997. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: axillary bud viability and growth. *Journal of arid environments*, 35: 233-250.
- Beeskow A.M., Elissalde N.O. y Rostagno C.M. 1995. Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, 48: 517-522
- Beisner B.E., Haydon D.T. y Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 376-382.
- Bellot J., Maestre F.T., Chirino E., Hernández N. y Ortiz de Urbina J. 2004. Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, 25: 7-15.
- Belnap J. 2003. Biological soil crusts in deserts: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. *Algological Studies*, 109: 113-126.
- Belnap J., Rosentreter R., Leonard S., Kaltnecker J.H, Williams J. y Eldridge D. 2001. Biological soil crusts: ecology and management. US Department of Interior Bureau of Land Management. Denver, Co. Technical Reference 1730-2. pp. 7.
- 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.
- Bertiller M.B. 1996. Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: The state and dynamics of the soil seed bank. *Environmental Management*, 20: 123-132.
- Bertiller M.B. 1998. Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Science Research*, 8: 39-46.
- Bertiller M.B. y Aloia D.A. 1997. Seed bank strategies in Patagonian semi-arid grasslands in relation to their management and conservation. *Biodiversity & Conservation*, 6: 639-650.
- Bertiller M.B. y Ares J.O. 2011. Does sheep selectivity along grazing paths negatively affect biological crusts and soil seed banks in arid shrublands? A case study in the Patagonian Monte, Argentina. *Journal Environmental Management*, 92: 2091-2096.
- Bertiller M.B., Ares J.O. y Bisigato A.J. 2002. Multiscale indicators of land degradation in the Patagonian Monte, Argentina. *Environmental Management*, 30: 704-715
- Bertiller M.B. y Bisigato A.J. 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8: 191-199.
- Bertness M.D. y Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 191-193.

- Bestelmeyer B.T. 2006. Threshold concepts and their use in rangeland management and restoration: The Good, the Bad, and the Insidious. *Restoration Ecology*, 14: 325-329.
- Bestelmeyer B.T., Herrick J.E., Brown J.R., Trujillo D.A. y Havstad K.M. 2004. Land management in the American Southwest: a state-and-transition approach to ecosystem complexity. *Environmental Management*, 34:38-51.
- Bisigato A.J., Ares J.O. y Bertiller M.B. 2002. Assessment of pristine vegetation structure in semiarid shrublands based on spatial explicit modeling. *Phytocoenologia*, 32: 581-594.
- Bisigato A.J. y Bertiller M.B. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environment*, 36: 639-653.
- Bisigato A.J. y Bertiller M.B. 1999. Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonian Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 10: 335-342.
- Bisigato A.J. y Bertiller M.B. 2004. Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal of Range Management*, 57: 191-196.
- Bisigato A.J., Bertiller M.B., Ares J.O. y Pazos G.E. 2005. Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, 28: 561-572.
- Bisigato A.J. y Lopez Laphitz R.M. 2009. Ecohydrological effects of grazing-induced degradation in the Patagonian Monte, Argentina. *Austral Ecology*, 34: 545-557
- Bisigato A.J., Lopez Laphitz R.M y Carrera, A.L. 2008. Non-linear relationships between grazing pressure and conservation of soil resources in Patagonian Monte shrublands. *Journal of Arid environments*, 72:1464-1475.
- Bisigato A.J., Villagra P.E., Ares J.O. y Rossi B.E. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments*, 73: 182-191.
- Bochet E. y García-Fayos P. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12: 166-174.
- Bond W.J. y Keeley J.E. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 20: 387-394.
- Bonino N., Sbriller A., Manacorda M.M. y Larosa F. 1997. Food partitioning between the mara (*Dolichotis patagonum*) and the introduced hare (*Lepus europaeus*) in the Monte Desert, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 32: 129-134.
- Bóo R.M., Peláez D.V., Bunting S.C., Elías O.R. y Mayor M.D. 1996. Effect of fire on grasses in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments*, 32: 259-269.
- Bowker M.A. 2007. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology*, 15: 13-23.

- Braun-Blanquet J. 1972. *Plant Sociology: the Study of Plant Communities*. Hafner Publishing Company. New York. pp 25-47.
- Briggs J.M., Knapp A.K., Blair J.M., Heisler J.L., Hoch G.A., Lett M.S. y McCarron J.K. 2005. An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience*, 55: 243–254.
- Briske D.D., Fuhlendorf S.D. y Smeins F.E. 2005. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology & Management*, 58:1-10.
- Brooks M.L. y Esque T. 1999. Alien grasses in the Mojave and Sonoran deserts. In: *Proceedings of the California Exotic Pest Council Symposium*, 5: 39-44.
- Browning D.M. y Archer S.R. 2011. Protection from livestock fails to deter shrub proliferation in a desert landscape with a history of heavy grazing. *Ecological Applications*, 21:1629-1642.
- Bucci S.J., Scholz F.G., Iogna P.A. y Goldstein G. 2011. Economía del agua de especies arbustivas de las Estepas Patagónicas. *Ecología austral*, 2: 43-60.
- Busso C.A., Gittins C., Becker G.F. y Ghermandi L. 2011. Tiller hierarchy and defoliation frequency determine bud viability in the grass *Poa ligularis*. *Ecological research*, 26: 985-997.
- Caballero I., Olano J.M., Loidi J. y Escudero A. 2008. A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos*, 117: 1788-1795.
- Cabrera AL. 1971. Fitogeografía de la Republica Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 16:1-42.
- Callaway R.M y Pugnaire F.I. 2007. Facilitation in Plant Communities. In: *Functional Plant Ecology*, ed.: Pugnaire F.I. y Valladares F. CRC Press Taylor & Francis Group. pp: 235-255.
- Callaway R.M. y Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- Casper B.B. 1996. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: effects of density, associations with shrubs, and plant size. *Oecologia*, 106: 144-152.
- Castellano M.J. y Valone T.J. 2007. Livestock, soil compaction and water infiltration rate: evaluating a potential desertification recovery mechanism. *Journal of Arid Environments*, 71: 97-108.

- Cecchi G.A., Distel R.A. y Kröpfl A.I. 2001. Islas de vegetación en el monte austral: formaciones naturales o consecuencia del pastoreo?. *XXª Reunión Argentina de Ecología*, Bariloche.
- Cecchi G.A. y Kropfl A. I. 2002. Lo nuevo y lo viejo en los campos de monte. 2 da. parte. Los campos de monte luego de la introducción del ovino. *Comunicaciones. publicación del Valle Inferior*, 12. .
- Cecchi G.A., Kröpfl A.I., Villasuso N.M. y Distel R.A. 2006. Stemflow and soil water redistribution in intact and disturbed plants of *Larrea divaricata* in southern Argentina. *Arid land research and management*, 20: 209-217.
- Cesa A y Paruelo J.M. 2011. Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *Journal of Arid Environments*, 75:1129-1135.
- Chartier M.P. y Rostagno C.M. 2006. Soil erosion thresholds and alternative states in northeastern Patagonian rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 59: 616-624.
- Cipriotti P.A. y Aguiar M.R. 2012. Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semi-arid Patagonian steppes. *Applied Vegetation Science*, 15: 35-47.
- 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.
- Cipriotti P.A. y Aguiar M.R. 2005. Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic *Journal of Vegetation Science*, 16: 57-66.
- Cook J.G., Hershey T.J. y Irwin L.L. 1994. Vegetative response to burning on Wyoming mountain-shrub big game ranges. *Journal of Range Management*, 47: 296-302.
- Coronato F.R. y Bertiller M.B. 1997. Climatic controls of soil moisture dynamics in an arid steppe of northern Patagonia, Argentina. *Arid Land Research and Management*, 11: 277-288.
- 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.
- Defossé G.E., Robberecht R. y Bertiller M.B. 1997. Seedling dynamics of *Festuca* spp. in a grassland of Patagonia, Argentina, as affected by competition, microsites, and grazing. *Journal of Range Management*, 50: 73-79.
- Defossé G., Rostagno C.M., Del Valle H.F. y Dentoni M.C. 2003. El fuego en la porción austral de la región del Monte. In: *Fuego en los ecosistemas argentinos*, ed.: Kunst R.,

- Bravo S. y Panigatti J.L. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), pp. 167–179.
- Del Cacho M. y Lloret F. 2012. Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biology*, 14: 458-466.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Didoné N.G. y Distel R.A. 2006. Producción de biomasa aérea de *Poa ligularis* en respuesta a distinta frecuencia de cortes. *XXII Reunión Argentina de Ecología*. Córdoba Capital.
- Distel R.A. 2013. Manejo del pastoreo en pastizales de zonas áridas y semiáridas. *Revista Argentina de Producción Animal*, 33: 53-64
- Distel R.A. y Klich M.G. 1996. Vegetative and reproductive characteristics in two *Stipa* species differing in grazing tolerance. In: *Proceedings of the Fifth International Rangeland Congress*. Society for Range Management, 119-120.
- Domingo F., Villagarcía L., Brenner A.J. y Puigdefábregas J. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrublands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 95: 67–84.
- Drewry J.J. 2006. Natural recovery of soil physical properties from treading damage of pastoral soils in New Zealand and Australia: a review. 2006. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114: 159-169.
- Eisenberg J.F. y Redford K.H. 1992. Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. *University of Chicago Press*. pp.: 408-409.
- Evans R.D. y Johansen J.R. 1999. Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18:183-225.
- Facelli J.M., Chesson P. y Barnes N. 2005. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology*, 86: 2998-3006.
- Fenner M. y Thompson K. 2005. The ecology of seeds. *Cambridge University Press*.
- Friedel M.H. 1991. Range condition assessment and the concept of thresholds: a viewpoint. *Journal of Range Management*, 44: 422-426.
- Fuentes E.R., Hoffmann A.J., Poiani A. y Alliende M.C. 1986. Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia*, 68: 358-366.
- Fuhlendorf S.D., Briske D.D. y Smeins F.E. 2001. Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: the relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science*, 4:177-188.

- Fuls E.R. 1992a. Ecosystem modification created by patch-overgrazing in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environment*, 23: 59-69.
- Fuls E.R. 1992b. Semi-arid and arid rangelands: a resource under siege due to patch-selective grazing. *Journal of Arid Environment*, 22: 191-193.
- Gallego L., Distel R.A., Camina R. y Rodríguez Iglesias R.M. 2004. Soil phytoliths as evidence for species replacement in grazed rangelands of central Argentina. *Ecography*, 27: 725-732.
- García D. y Zamora R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, 14: 921-926.
- GeoInta. Mapas de Suelo de la Republica Argentina. <http://geointa.inta.gov.ar>. (Consultado marzo 2013)
- Gittins C., Busso C.A., Becker G., Ghermandi L., y Siffredi G. 2010. Defoliation frequency affects morphophysiological traits in the bunchgrass *Poa ligularis*. *Phyton*, 79(1): 55-68.
- Godagnone R.E. y Bran D.E. 2009. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de Río Negro. *INTA*. Buenos Aires. pp. 392
- Golluscio R.A., Sala O.E. y Lauenroth W.K. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 115: 17-25.
- Graham D.J. y Hutchings M.J. 1988. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *Journal of Applied Ecology*, 25: 241-252.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Gross K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology*, 78: 1079-1093.
- Gutiérrez J.R., Arancio G. y Jaksic F.M. 2000. Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Science*, 11: 641-648.
- Gutiérrez J.R. y Meserve P.L. 2003. El Niño effects on soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia*, 134: 511-517.
- Harper J.L. 1977. Population biology of plants. *Population biology of plants*. Academic Press. London. pp. 822.

- Hereford R., Webb R.H. y Longpre C.I. 2006. Precipitation history and ecosystem response to multidecadal precipitation variability in the Mojave Desert region, 1893–2001. *Journal of Arid Environments*, 67: 13-34.
- Hillel D. 1998. *Environmental Soil Physics*. Academic Press, San Diego. pp. 129-260.
- Holling C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:1–23.
- Holmgren M., Scheffer M. y Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78: 1966–1975.
- Holzappel C. y Mahall B.E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80: 1747-1761.
- Jaksic F.M. y Fuentes E.R. 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?. *Journal of Ecology*, 68: 665-669.
- Johnson A.I. 1991. A field method for measurement of infiltration. U.S.Geological Survey, Water-supply paper 1544-F.
- Kellner K. y Bosch O.J.H. 1992. Influence of patch formation in determining the stocking rate for southern African grasslands. *Journal of Arid Environments*, 22: 99-105.
- Kinloch J.E y Friedel M.H. 2005. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 2: availability of ‘safe sites’. *Journal of Arid Environments*, 60: 163-185.
- Kinucan R.J. y Smeins F.E. 1992. Soil seed bank of a semiarid Texas grassland under three long-term (36-years) grazing regimes. *American Midland Naturalist*, 128: 11-21.
- Klich M.G., Perez Mauri A.D. y Brededan R.E. 1996. Defoliation and regrowth in *Poa ligularis*. In: *Proceedings of the Fifth International Rangeland Congress*. Society for Range Management, 294-295.
- Kröpfl A.I. 1999. Efecto del pastoreo y otros disturbios sobre la estructura y la dinámica de la vegetación de una estepa arbustiva semiárida. Tesis Magíster, Facultad de Agronomía. UBA. Buenos Aires.
- Kröpfl A.I., Cecchi G.A., Villasuso N.M. y Distel R.A. 2013. Degradation and recovery processes in semi-arid patchy rangelands of northern Patagonia, Argentina. *Land Degradation & Development*, 24: 393-399.
- Kröpfl A.I., Deregibus V.A., Cecchi G.A. 2007. Disturbios en una estepa arbustiva del Monte: Cambios en la vegetación. *Ecología Austral*, 17: 257–268.
- Kunst C., Ledesma R., Bravo S., Albanesi A., Anriquez A., van Meer H. y Godoy J. 2012. Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): Responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering*, 42: 42-53.

- Landsberg J., James C.D., Morton S.R., Müller W.J. y Stol J. 2003. Abundance and composition of plant species along grazing gradients in Australian rangelands. *Journal of Applied Ecology*, 40: 1008-1024.
- Lange R.T. 1969. The piosphere: sheep track and dung patterns. *Journal of Range Management*, 22: 396-400.
- Lascano O., Villegas M., Tagliani P. 2008. Desarrollo agropecuario en el Departamento Adolfo Alsina de la Provincia de Río Negro. *I Jornadas Nacionales de Investigadores de las Economías Regionales IX Encuentro Nacional de la Red de Economías Regionales*. Universidad Nacional del Centro, Tandil
- Lauenroth W.K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral*, 8: 211-215.
- Laycock W.A. 1991. Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Journal of Range Management*, 44: 427-433.
- Leder C.V., Peter G. y Funk F.A. 2015. Seed rain alteration related to fire and grazing history in a semiarid shrubland. *Journal of Arid Environments*, 121: 32-39.
- Le Houerou H.N. 1989. The grazing land ecosystems of the Africa Sahel. *Ecological Studies*. Vol. 75. Springer, Berlin. pp. 65-112.
- López-Mariño A., Luis-Calabuig E., Fillat F. y Bermudez F.F. 2000. Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78: 273-282.
- Loucougaray G., Bonis A. y Bouzille J.B. 2004. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation*, 116: 59-71.
- Marone L., Horno M.E. y Solar R.G.D. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology*, 88: 940-949.
- Martin D.M. 2009. Estadísticas climáticas del Valle de Viedma. *Información Técnica N° 27*. Ed. INTA Río Negro.
- Mayor M.D, Bóo R.M, Pelaéz D.V. y Elías O.R. 2003. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover. *Journal of Arid Environments*, 53: 467-477.
- McAuliffe J.R y Hamerlynck E.P. 2010. Perennial plant mortality in the Sonoran and Mojave deserts in response to severe, multi-year drought. *Journal of Arid Environments*, 74: 885-896

- Madany M.H. y West N.E. 1983. Livestock grazing-fire regime interactions within montane forests of Zion National Park, Utah. *Ecology*, 64: 661-667.
- Maestre F.T., Bautista S. y Cortina J. 2003a. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84: 3186-3197.
- Maestre F.T., Cortina J., Bautista S. y Bellot J. 2003b. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations?. *Forest Ecology and Management*, 176: 147-160.
- May R. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269:471-477.
- Milberg P. 1995. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*, 72: 3-13.
- Milchunas D.G. y Lauenroth W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327-366.
- Milchunas D.G. y Noy-Meir I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos*, 99:113-130.
- Milchunas D.G., Sala O.E. y Lauenroth W. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132: 87-106.
- Miriti M.N., Rodríguez-Buriticá S., Wright S.J. y Howe H.F. 2007. Episodic death across species of desert shrubs. *Ecology*, 88: 32-36.
- Moreno García C.A., Schellberg J., Ewert F., Brüser K., Canales-Prati P., Linstädter A., Oomen R.J., Ruppert J.C. y Perelman, S.B. 2014. Response of community-aggregated plant functional traits along grazing gradients: insights from African semi-arid grasslands. *Applied vegetation science*, 17: 470-481.
- Mueller-Dombois D y Ellenberg D. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, NY: Wiley. pp. 48-58.
- National Oceanic and Atmospheric Administration. <http://www.noaa.gov>. (Consultado septiembre 2016).
- Noy-Meir I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *The Journal of Ecology*, 63: 459-481.
- Noy-Meir I. 1990. Responses of two semiarid rangeland communities to protection from grazing. *Israel Journal of Botany*, 39: 431-442.
- O'Connor T.G. 1991. Local extinction in perennial grasslands: a life-history approach. *American Naturalist*, 137: 753-773.

- 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.
- Oesterheld M., Sala O.E. y McNaughton S.J. 1992. Effects of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature*, 356: 234-236.
- Olf H. y Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Tree*, 13: 261-265.
- Pake C.E. y Venable D.L. 1996. Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, 77: 1427-1435.
- Pakeman R.J., Cummins R.P., Miller G.R. y Roy D.B. 1999. Potential climatic control of seedbank density. *Seed Science Research*, 9: 101-110.
- Pazos G.E. y Bertiller M.B. 2007. Spatial patterns of the germinable soil seed bank of coexisting perennial-grass species in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Plant Ecology*, 198: 111-120
- Peco, B., Ortega, M., & Levassor, C. (1998). Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science*, 9(6), 815-828.
- Perelman S.B., León R.J. y Bussacca J.P. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography*, 20: 400-406.
- Pirk G.I. y Farji-Brener A.G. 2012. Foliar herbivory and its effects on plant growth in native and exotic species in the Patagonian steppe. *Ecological research*, 27: 903-912.
- Pisani J.M., Distel R.A y Bontti E.E. 2000. Diet selection by goats on a semi-arid shrubland in central Argentina. *Ecología Austral*, 10:103-108.
- Pla L. y Matteucci S. 2001. Intervalos de confianza bootstrap del índice de biodiversidad de Shannon. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 18: 222-234.
- Pol R.G., Sagario M.C. y Marone L. 2014. Grazing impact on desert plants and soil seed banks: implications for seed-eating animals. *Acta Oecologica*, 55: 58-65.
- Pugnaire F.I., Armas C. y Maestre F.T. 2011. Positive plant interactions in the Iberian Southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments*, 75: 1310-1320.
- Pugnaire F.I., Armas C. & Valladares F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15: 85–92.
- Pugnaire F.I., Haase P. y Puigdefabregas J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77: 1420-1426.

- Pugnaire F.I. y Lázaro R. 2000. Seed bank and understory species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany*, 86: 807-813.
- Radford J.Q., Bennett A.F. y Cheers G.J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, 124: 317-337.
- Raffaele E. y Veblen T.T. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 9: 693-698.
- Rasmussen K., Fog B. y Madsen J.E. 2001. Desertification in reverse? Observations from northern Burkina Faso. *Global Environmental Change*, 11: 271-282.
- Ravi S. y D'Odorico P. 2009. Post-fire resource redistribution and fertility island dynamics in shrub encroached desert grasslands: a modeling approach. *Landscape ecology*, 24: 325-335.
- 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.
- Read C.F., Duncan D.H., Vesk P.A. y Elith J. 2011. Surprisingly fast recovery of biological soil crusts following livestock removal in southern Australia. *Journal of Vegetation Science*, 22: 905-916.
- Rey F. 2004. Effectiveness of vegetation barriers for marly sediment trapping. *Earth Surface Processes and Landforms*, 29: 1161-1169.
- Reynolds H.L., Hungate B.A., Chapin F.S. y D'Antonio C.M., 1997. Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. *Ecology*, 78: 2076-2090.
- Reynolds J.F., Stafford Smith D.M., Lambin E.F., Turner II B.L., Mortimore M., Batterbury S.P.J., Downing T.E., Dowlatabadi H., Fernández R.J., Herrick J.E., Huber-Sannwald E., Jiang H., Leemans R., Lynam T., Maestre F.T., Ayarza M. y Walker B. 2007. Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316: 847-851.
- Reynolds J.F., Virginia R.A., Kemp P.R., De Soyza A.G. y Tremmel D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 69: 69-106.
- Ridolfi L., Laio F. y D'Odorico P. 2008. Fertility island formation and evolution in dryland ecosystems. *Ecology and Society*, 13: 5.
- 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.

- Rodríguez M.V., Bertiller M.B. y Bisigato A. 2007. Are fine roots of both shrubs and perennial grasses able to occupy the upper soil layer? A case study in the arid Patagonian Monte with non-seasonal precipitation. *Plant and Soil*, 300: 281-288.
- Roques K.G, O'Connor T.G. y Watkinson A.R. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology*, 38:268–280.
- Rostagno C.M. 1989. Infiltration and sediment production as affected by soil surface conditions in a shrubland of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, 42: 382-385.
- Rostagno C.M. 1999. La erosión eólica en un área quemada del NE de Chubut. *Actas XIX Reunión Argentina de Ecología*. Tucumán, Argentina. pp. 49.
- Rostagno C.M., Defossé G.E. y del Valle H.F. 2006. Post-fire vegetation dynamics in three rangelands of north-eastern Patagonia, Argentina. *Rangeland Ecology and Management*, 59: 163-170.
- Rostagno C.M. y del Valle H.F.1988. Mounds associated with shrubs in aridic soils of northeastern Patagonia: characteristics and probable genesis. *Catena*, 15:347-359.
- Rotundo J.L. y Aguiar M.R. 2008. Herbivory resistance traits in populations of *Poa ligularis* subjected to historically different sheep grazing pressure in Patagonia. *Plant Ecology*, 194: 121-133.
- Roughgarden J. y Diamond J. 1986 The role of species interactions in community ecology. *In: Community Ecology*, ed: Diamond J. y Case T.J. Harper & Row Publishers Inc, New York. pp. 333–343.
- Russi L., Cocks P.S. y Roberts E.H. 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology*, 29: 763-771.
- Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K. y Roset P.A. 2012. Contrasting nutrient-capture strategies in shrubs and grasses of a Patagonian arid ecosystem. *Journal of arid environments*, 82: 130-135.
- Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K. y Soriano A. 1986. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 81:501-505.
- Sala O.E., Lauenroth W.K. y Parton W.J. 1992. Long-term soil water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology*, 73: 1175-1181.
- Sampson A.W.1919. Plant succession in relation to range management. Washington, DC: United States Department of Agriculture Bulletin 791.

- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C. y Walker B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413:591-596.
- Schlesinger W.H., Raikes J.A., Hartley A.E. y Cross A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77: 364-374.
- Schwinning S. y Sala O.E. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141: 211-220.
- Schwinning S., Starr B.I. y Ehleringer J.R., 2005. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) Part I: effects on soil water and plant water uptake. *Journal of Arid Environments*, 60: 547-566
- Semmartin M., Aguiar M.R., Distel R.A., Moretto A.S., Ghersa C.M. 2004. Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos*, 107:149-161.
- Sepúlveda R.B.1999. El infiltrómetro de cilindro simple como método de cálculo de la conductividad hidráulica de los suelos. Experiencias de campo en ámbitos de montañas mediterráneas. *Baetica: Estudios de Arte, Geografía e Historia*, 21:9-33.
- Seymour C.L., Milton S.J., Joseph G.S., Dean W.R.J, Dithobolo T. y Cumming G.S. 2010. Twenty years of rest returns grazing potential, but not palatable plant diversity, to Karoo rangeland, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 47: 859-867.
- Snyman H.A. 2004. Soil seed bank evaluation and seedling establishment along a degradation gradient in a semi-arid rangeland. *African Journal of Range and Forage Science*, 21: 37-47.
- Soliveres S., Eldridge D.J., Hemmings F. y Maestre F.T. 2012. Nurse plant effects on plant species richness in drylands: the role of grazing, rainfall and species specificity. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 14: 402-410.
- Solomon T.B., Snyman H.A. y Smit G.N. 2006. Soil seed bank characteristics in relation to land use systems and distance from water in a semi-arid rangeland of southern Ethiopia. *South African Journal of Botany*, 72: 263-271.
- Soreng R.J., Peterson P.M., Davidse G., Judziewicz E.J., Zuloaga O., Filgueiras T.S. y Morrone O. 2003. Catalogue of new world grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. In: *Contributions from the United States National Herbarium* ed: Soreng R.J. Washington, D.C. :Smithsonian Institution Press. pp. 729
- Souto C.P., Becker G.F., Siffredi G.L., Busso C.A. y Sternberg M. 2004. Axillary bud viability and dry matter production of *Poa ligularis* in Patagonian grasslands. *Phyton*, 73: 39-51.

- Steffens M., Kölbl A., Totsche K.U. y Kögel-Knabner I. 2008. Grazing effects on soil chemical and physical properties in a semiarid steppe of Inner Mongolia (P.R. China). *Geoderma*, 143: 63-72.
- 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.
- Stringham T.K., Krueger W.C. y Shaver P.L. 2003. State and transition modeling: An ecological process approach. *Journal of Range Management*, 56: 106-113.
- 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 & evolution*, 24: 271-279.
- Sutherland W. 1996. Ecological census techniques: A handbook. Cambridge University Press, Cambridge UK. Pp. 111-138.
- Swemmer A.M., Knapp A.K. y Snyman H.A. 2007. Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *Journal of Ecology*, 95: 780-788.
- Tagliani P. 2009. Los inicios del desarrollo económico de Río Negro. *Revista Pilquen*, 11: 1-13.
- Tessema Z.K., de Boer W.F., Baars R.M. y Prins H.H. 2012. Influence of grazing on soil seed banks determines the restoration potential of aboveground vegetation in a semi-arid savanna of Ethiopia. *Biotropica*, 44: 211-219.
- Tewksbury J.J., Lloyd J.D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127: 425-434.
- Thompson K., Bekker R.M. y Bakker J.P. 1997. Soil seed banks of northwest Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Thompson K. y Grime J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 67: 893-921.
- Thurrow T.L., Blackburn W.H y Taylor C.A. 1988. Infiltration and interrill erosion responses to selected livestock grazing strategies, Edwards Plateau, Texas. *Journal of Range Management*, 41: 296-302.
- Tielbörger K. y Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81: 1544-1553.
- Tirado R. y Pugnaire F.I. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136: 296-301.

- Tongway D.J., Sparrow A.D. y Friedel M.H. 2003. Degradation and recovery processes in arid grazing lands in central Australia. Part 1: soil and land resources. *Journal of Arid Environments*, 55: 310-326.
- UNEP (United Nations Environment Programme). 1992. World Atlas of Desertification. Oxford University Press. pp. 69.
- Valone T.J., Meyer M., Brown J.H. y Chew R.M. 2002. Timescale of perennial grass recovery in a desertified arid grasslands following livestock removal. *Conservation Biology*, 16: 995-1002.
- van Auken O.W. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 197-215
- van de Koppel J., Rietkerk M., van Langevelde F., Kumar L., Klausmeier C.A., Fryxell J.M., Hearne J.W., van Andel J., de Ridder N., Skidmore A. y Stroosnijder L. 2002. Spatial heterogeneity and irreversible vegetation change in semiarid grazing systems. *The American Naturalist*, 159: 209-218.
- Verbist K., Torfs S., Cornelis W.M, Oyarzún R., Soto G. y Gabriela D. 2010. Comparison of single- and double-ring infiltrometer methods on stony soils. *Vadose Zone Journal*, 9: 462-475.
- Villarino B. 1972. Diario de la navegación en 1781 desde el Río Negro hasta la Bahía de Todos los Santos. Colección Pedro de Angelis. Tomo VIII. B. Plus Ultra, Buenos Aires.
- Villagra P.E., Defossé G.E., Del Valle H.F., Tabeni S., Rostagno M., Cesca E. y Abraham E. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments*, 73: 202-211.
- Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S. y Peterman R.M. 1981. Stability of semi-arid savannah grazing systems. *Journal Ecology*, 69: 473-498.
- Walter H. 1971. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. ed.: Burnett J. H. y traducido: Mueller-Dombois D. Oliver y Boyd, Edinburgh. pp. 539
- Webb R.H., Morov M.B., Esque T.C., Boyer D.E., DeFalco L.A., Haines D.F., Oldershaw D., Scoles S.J., Thomas K.A., Blainey J.B. y Medica P.A. 2003. Perennial vegetation data from permanent plots on the Nevada test site, Nye County, Nevada. US. Open File Report 2003-336 . pp. 257.
- Westoby M., Walker B. y Noy-Meyer I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42: 2-13.

- Whitford W.G. 1997. Desertification and animal biodiversity in the desert grasslands of North America. *Journal of Arid Environments*, 37: 709-720.
- Williams E.D. 1984. Changes during 3 years in the size and composition of the seed bank beneath a long-term pasture as influenced by defoliation and fertilizer regime. *Journal of Applied Ecology*, 21: 603-615.
- Zhang J.Y., Wang Y., Zhao X., Xie G. y Zhang T. 2005. Grassland recovery by protection from grazing in a semi-arid sandy region of northern China. *New Zeal. Journal of Agricultural Research*, 48: 277-284

Anexo 1: Composición porcentual promedio del banco de semillas del suelo en islas de vegetación y espacios interislas de los muestreos en 2009 y 2011. SP: áreas sin pastoreo, AIM: áreas con pastoreo moderado, AIP: áreas con alta intensidad de pastoreo. Se muestran las especies con mayor porcentaje.

| Especies | Islas de vegetación | | | | | | Espacios interislas | | | | | |
|----------------------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | SP | | AIM | | AIP | | SP | | AIM | | AIP | |
| | 2009 | 2011 | 2009 | 2011 | 2009 | 2011 | 2009 | 2011 | 2009 | 2011 | 2009 | 2011 |
| <i>Acantholippia seriphoides</i> | 0,00 | 0,17 | 0,73 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,34 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Arenaria serpyllifolia</i> | 0,27 | 0,80 | 0,48 | 0,32 | 4,25 | 4,71 | 0,21 | 1,34 | 0,33 | 0,00 | 0,40 | 0,70 |
| <i>Baccharis sp.</i> | 0,00 | 2,64 | 0,10 | 0,16 | 1,21 | 1,02 | 0,00 | 0,67 | 0,42 | 0,00 | 0,00 | 0,09 |
| <i>Bougainvillea spinosa</i> | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | 0,34 | 0,59 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Bowlesia incana</i> | 2,70 | 3,67 | 12,02 | 2,36 | 15,50 | 9,41 | 2,02 | 1,59 | 12,81 | 1,32 | 11,21 | 5,46 |
| <i>Bromus mollis</i> | 0,00 | 0,22 | 0,06 | 0,26 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,26 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Chuquiraga erinacea</i> | 20,77 | 13,19 | 6,14 | 10,26 | 4,68 | 5,79 | 13,79 | 8,65 | 5,44 | 4,98 | 6,71 | 4,09 |
| <i>Condalia microphylla</i> | 0,09 | 5,41 | 1,21 | 0,32 | 1,98 | 0,22 | 0,42 | 1,58 | 1,08 | 0,00 | 0,74 | 0,00 |
| <i>Daucus pusillus</i> | 10,72 | 9,49 | 1,77 | 8,54 | 3,44 | 1,15 | 9,78 | 10,72 | 3,76 | 2,53 | 10,96 | 4,07 |
| <i>Erodium cicutarium</i> | 4,77 | 6,44 | 3,08 | 2,02 | 1,20 | 0,68 | 3,58 | 15,14 | 2,01 | 7,94 | 2,78 | 1,53 |
| <i>Facelis retusa</i> | 0,00 | 0,74 | 0,00 | 5,17 | 0,00 | 7,23 | 0,00 | 4,99 | 2,00 | 9,43 | 1,76 | 13,30 |
| <i>Galium richardianum</i> | 4,95 | 0,43 | 1,32 | 0,98 | 1,86 | 0,23 | 5,51 | 2,71 | 15,42 | 2,94 | 3,62 | 4,44 |
| <i>Herniaria cinera</i> | 8,98 | 8,56 | 21,76 | 25,92 | 15,82 | 28,02 | 14,47 | 11,45 | 26,93 | 25,73 | 10,52 | 29,44 |
| <i>Hordeum vulgare</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,20 | 0,00 | 0,77 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Larrea divaricata</i> | 0,36 | 2,26 | 5,65 | 4,71 | 7,24 | 3,83 | 4,04 | 0,36 | 2,35 | 1,32 | 2,30 | 0,46 |
| <i>Margyricarpus pinnatus</i> | 1,51 | 2,75 | 1,01 | 0,29 | 1,92 | 2,04 | 7,78 | 0,00 | 2,42 | 0,36 | 0,00 | 1,59 |
| <i>Micropsis dasycarpa</i> | 0,09 | 0,95 | 0,56 | 1,24 | 0,71 | 2,14 | 6,33 | 1,08 | 1,44 | 0,99 | 0,00 | 0,19 |
| <i>Nassella longiglumis</i> | 0,16 | 0,68 | 0,07 | 0,37 | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 2,68 | 0,00 | 0,00 | 1,48 | 0,00 |
| <i>Nassella tenuis</i> | 5,79 | 0,96 | 4,80 | 2,22 | 1,34 | 0,64 | 6,71 | 1,52 | 6,63 | 6,62 | 6,63 | 2,30 |
| <i>Oxalis lasiopetala</i> | 0,43 | 0,21 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,39 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Pappostipa speciosa</i> | 0,03 | 0,00 | 0,36 | 0,00 | 0,13 | 0,00 | 2,22 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,51 | 0,00 |
| <i>Pelletiera verna</i> | 22,62 | 22,28 | 25,94 | 20,55 | 25,06 | 22,92 | 14,33 | 19,97 | 12,71 | 13,41 | 23,39 | 16,72 |
| <i>Plantago patagonica</i> | 3,17 | 0,90 | 0,06 | 1,88 | 0,84 | 0,31 | 2,13 | 3,07 | 0,00 | 0,56 | 2,57 | 3,62 |
| <i>Poa ligularis</i> | 0,00 | 7,29 | 0,13 | 2,26 | 0,00 | 0,95 | 0,00 | 6,78 | 0,00 | 1,26 | 0,00 | 3,07 |
| <i>Schismus barbatus</i> | 1,66 | 4,13 | 7,33 | 8,10 | 5,60 | 6,66 | 1,11 | 2,41 | 0,41 | 15,18 | 3,19 | 8,15 |
| <i>Schismus johnstonii</i> | 8,24 | 4,97 | 0,42 | 0,56 | 0,65 | 0,02 | 1,90 | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,00 | 0,63 |
| <i>Spergula ramosa</i> | 0,08 | 0,14 | 0,91 | 0,32 | 0,20 | 0,06 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,45 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Sphaeralcea mendocina</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,28 | 0,06 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,67 | 0,00 |
| <i>Trichocline sinuata</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,11 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,67 | 0,00 | 0,95 | 0,00 | 0,00 |