



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**BANCO DE SEMILLAS Y RECLUTAMIENTO DE
PLÁNTULAS EN UNA ESTEPA ARBUSTIVO-GRAMINOSA
DEL MONTE ORIENTAL RIONEGRINO Y SU RELACIÓN
CON LA HISTORIA DE USO DE LA TIERRA**

LIC. CINTIA VANESA LEDER

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2017

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. 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 la Universidad Nacional de Río Negro, durante el período comprendido entre el 01 de abril de 2012 y el 02 de diciembre de 2016, bajo la dirección de los Profesores Dr. Daniel V. Peláez (Profesor Titular del Departamento de Agronomía de la UNS e investigador de la CIC) y Dra. Guadalupe Peter (Profesora Adjunta de la Escuela de Tecnología, Producción y Medio Ambiente de la Sede Atlántica de la Universidad Nacional de Río Negro, e investigadora del CONICET).

Cintia Vanesa Leder

Bahía Blanca, 23 de marzo de 2017



Universidad Nacional del Sur
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el 23/03/2017, mereciendo la calificación de 10 (diez).

Agradecimientos

Esta Tesis es el resultado de muchos factores que confluyeron, y por eso tengo mucho por agradecer. En principio al gran valor hacia la naturaleza, la educación y la responsabilidad que inculcaron en mí mis padres, hermano, abuelos y Peti, y también por su gran esfuerzo para acompañar la realización de mi sueño, ser bióloga. A mi madrina y Pri, por ser uno de los grandes pilares de mi vida, por acompañarme siempre a pesar de la distancia. A la Universidad Nacional del Sur que, además de permitirme concretar mis estudios, me regaló dos grandes amigos, Roy y Julia, a quienes agradezco eternamente su apoyo y cariño.

Estaré siempre inmensamente agradecida a mi co-directora, Guadalupe Peter, junto a quien desde hace siete años vivo momentos increíbles mezclando risas y aprendizaje. Agradezco su acompañamiento, su paciencia, su comprensión y, sobre todo, su confianza en mí. También le agradezco a mi director, Daniel Peláez, por sus consejos y buena predisposición siempre.

Este manuscrito fue mejorado gracias al destacable aporte de los jurados, Dr. Guillermo Funes, Dr. Sergio Zalba y Dr. Ernesto Morici. Valoro enormemente sus correcciones y sugerencias.

Quien merece una mención más que especial entre mis agradecimientos en esta ocasión es, sin dudas, mi super-amiga Flavia, por tener la paciencia necesaria para diluir mis crisis existenciales y estar siempre dispuesta a ayudarme en lo que sea.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, por permitirme dedicar todo mi tiempo a la realización de esta Tesis. A la Universidad Nacional de Río Negro por brindarme un lugar de trabajo, facilitarme los medios necesarios en todas las etapas de este trabajo y darme la oportunidad de crecer como docente. Al equipo de trabajo del Laboratorio de Ecología de Monte y Espinal de la UNRN, especialmente a Silvia por co-dirigir mi beca CONICET, por sus consejos y por su ayuda constante, a Dianela por confiar en mí en el proceso de enseñanza mutuo que conlleva la dirección de su tesina. A todos mis alumnos, con especial mención a quienes pudieron ayudarme

en la realización de los experimentos, gracias por su trabajo responsable y por su enorme e inspiradora curiosidad.

Agradezco especialmente a los dueños de los establecimientos en donde se llevaron a cabo los experimentos a campo, los Sres. Griffith, Barroso, Morán y Morón. Además, quiero expresar mi enorme gratitud a Claudio, por su buena predisposición siempre, por tenernos presente en su recorrida por los cuadros y ayudarnos con el mantenimiento las clausuras.

Publicaciones derivadas de la tesis

Leder C, Peter G, Funk F, Peláez D (2016) Consequences of anthropogenic disturbances on soil seed bank diversity and nurse shrub effects in a semiarid rangeland. *Biodiversity and Conservation*. En prensa (Capítulo 2).

Leder C, Peter G (2016) Moderated disturbances and nurse effect enhance perennial grass recruitment in northern Patagonia. *Plant Biology*. En revisión (Capítulo 4).

Peter G, Leder C, Funk F (2016) Effects of biological soil crust and water availability on seedlings of three perennial Patagonian species. *Journal of Arid Environments* **125**:122-126 (Capítulo 5).

Resumen

En muchos ambientes áridos y semi-áridos, como el Monte rionegrino, la distribución de la vegetación en islas e interislas de suelo desnudo es producto de un balance entre procesos de facilitación y competencia. Uno de los procesos de facilitación involucra la capacidad de los arbustos que dominan estas islas para retener semillas transportadas por el viento, al generar turbulencias que provocan su deposición a sotavento. Además, la protección del arbusto ante los factores climáticos severos generaría micrositios seguros para el reclutamiento de plántulas. Estos tipos de facilitación podrían verse afectados por la historia de uso de la tierra. En el Monte rionegrino existe una larga historia de pastoreo, muchas veces en combinación con quemas que buscan disminuir la cobertura de leñosas y aumentar el valor forrajero de los campos. El presente trabajo se realizó en el Monte oriental rionegrino, y tiene como objetivo principal evaluar cambios en diferentes atributos del banco de semillas y el reclutamiento de plántulas relacionados con la historia de uso de la tierra, con perspectivas de estimar la capacidad de recuperación del pastizal. Para eso se seleccionaron siete sitios con diferentes historias de uso relacionadas con el pastoreo y el fuego. Se realizaron experimentos mensurativos y manipulativos, a campo y en invernáculo. En cuanto al banco de semillas de gramíneas perennes el efecto de facilitación relacionado al viento predominante se detectó en su mantenimiento en sitios con historia de pastoreo y fuego, no así en su formación. En sitios considerados con disturbios intensos (pastoreos sin quemar) el banco de semillas y el reclutamiento de plántulas resultaron sumamente escasos, mostrando un panorama preocupante en cuanto a la capacidad de recuperación de estos sistemas. Esto se debe, en parte, al aumento del banco de semillas de especies anuales en estos sitios, las cuales emergen en el mismo momento que las gramíneas perennes y podrían superarlas competitivamente. Sitios excluidos al ganado mostraron una mayor abundancia en el banco de semillas de gramíneas perennes, pero sólo se observó un reclutamiento significativo en las clausuras con antecedentes recientes de disturbios, probablemente por contar con más *gaps* disponibles para el establecimiento. Estos sitios cuentan

con una mayor cobertura de costras biológicas, las cuales facilitan el reclutamiento de plántulas de *Nassella tenuis* en condiciones de sequía, lo que promovería su establecimiento. En las interislas, dominadas por suelo desnudo, se encontró un efecto facilitador de pastos aislados sobre el banco de semillas de plantas anuales y el reclutamiento de gramíneas perennes, pero sólo en sitios pastoreados con más de diez años de recuperación post-fuego. Los resultados encontrados no apoyan la hipótesis planteada de que el efecto facilitador del arbusto sobre el banco de semillas es más evidente a mayor intensidad de disturbio. Por el contrario, un disturbio intermedio como la combinación de pastoreo y fuego, impulsaría estos procesos de facilitación tanto en islas dominadas por arbustos y otros grupos funcionales, como en torno a gramíneas aisladas. Sin embargo, el pastoreo como único disturbio sí causó una depleción del banco de semillas de gramíneas perennes.

Abstract

In many arid and semi-arid environments, as the Monte of Río Negro, the vegetation distribution in patches and bare soil interpatches is a result of a balance between facilitation and competition processes. One of the facilitation processes involves dominant shrubs capacity to retain seeds carried by wind, as they generate turbulence that drive to its deposition at the leeward side of the patch. In addition, shrubs protection against severe climatic conditions might promote safe microsites for seedling recruitment. These types of facilitation processes could be affected by the land use history. The Monte of Río Negro has a long grazing history, often combined with burns that intends to decrease shrub cover and improve the forage value of the ranches. The present work was conducted in the eastern Monte of Río Negro, and its main objective is to evaluate changes in the soil seed bank and seedlings recruitment related to different land use histories, as a prospect to estimate the recovery capacity of the grassland. Seven sites with different land use history related to grazing and fire were selected. In the field and in a greenhouse, mensurative and manipulative experiments were carried out. A facilitation processes mediated by shrubs and involving predominant wind direction was detected on perennial grasses soil seed bank maintenance, but not on its formation. In sites considered as highly disturbed (grazing without burning) soil seed bank and seedling recruitment were scarce, showing a worrying situation related to these systems recovery capacity. This could be explained, in part, by the increase of the annual plants soil seed bank in these sites, which emerge at the same time as perennial grasses and might competitively overcome them. Sites excluded to grazing showed higher abundance of perennial grasses soil seed bank, but a significant recruitment was only evident in ungrazed sites with a recent disturbance background, probably due to the a higher *gap* availability for seedling establishment. These ungrazed sites have a greater biological crusts cover, which facilitate *Nassella tenuis* seedlings recruitment under drought conditions, and this might improve its establishment. In the bare soil interpatches, isolated perennial grasses facilitate annual plants soil seed bank and perennial grasses

seedling recruitment, but only in grazed sites with ten years of post-fire recovery. The results found do not support the hypothesis that the shrubs facilitation on the soil seed bank is more evident in sites with higher disturbances. On the contrary, an intermediate disturbance, as the combination of grazing and fire, might promote facilitation processes mediated by shrub dominated patches and by isolated perennial grasses. Nevertheless, grazing as the only disturbance did cause the depletion of perennial grasses soil seed bank.

Índice general

Capítulo 1: Introducción general.....	1
1 Antecedentes.....	1
1.2 Objetivos e hipótesis	2
1.3 Materiales y Métodos.....	5
1.3.1 <i>Área de estudio</i>	5
1.3.2 <i>Diseño del muestreo</i>	7
1.3.3 <i>Descripción general de la cobertura en islas arbustivas</i>	9
1.3.4 <i>Descripción general del viento predominante en torno a islas arbustivas</i>	11
Capítulo 2: Efecto del viento predominante y la historia de uso de la tierra sobre el banco de semillas.....	15
2.1 Introducción	15
2.2 Materiales y Métodos.....	17
2.2.1 <i>Área de estudio</i>	17
2.2.2 <i>Diseño del muestreo</i>	17
2.2.3 <i>Análisis estadístico</i>	19
2.3 Resultado.....	20
2.3.1 <i>Descripción general del banco de semillas</i>	20
2.3.2 <i>Banco de semillas de gramíneas perennes</i>	25
2.3.2 a) <i>Banco de semillas permanente de gramíneas perennes</i>	26
2.3.2 b) <i>Banco de semillas transitorio de gramíneas perennes</i>	28
2.3.3 <i>Banco de semillas permanente de plantas anuales</i>	30
2.3.4 <i>Formación del banco de semillas</i>	32
2.4 Discusión.....	35
2.4.1 <i>Efecto del viento predominante y la historia de uso sobre el banco de semillas de gramíneas perennes</i>	35
2.4.2 <i>Efecto del viento predominante y la historia de uso sobre el banco de semillas de especies anuales</i>	39
2.4.3 <i>Efecto del viento predominante y la historia de uso sobre la formación del banco de semillas</i>	41
2.5 Conclusión	42

Capítulo 3: Procesos de facilitación en micrositios de interislas bajo distintas historias de uso	44
3.1 Introducción	44
3.2 Materiales y Métodos.....	46
3.2.1 <i>Diseño del muestreo</i>	46
3.2.2 <i>Análisis estadístico</i>	47
3.3 Resultados	49
3.3.1 <i>Banco de semillas germinable asociado a plantas “nodriza” bajo diferentes historias de uso</i>	49
3.3.2 <i>Reclutamiento asociado a plantas “nodriza” bajo diferentes historias de uso</i>	55
3.3.3 <i>Estudio de caso: efecto del pastoreo sobre el BSG y el reclutamiento</i>	58
3.3.4 <i>Estudio de caso: efecto conjunto de la quema y el pastoreo sobre el BSG y el reclutamiento</i>	59
3.4 Discusión.....	60
3.4.1 <i>Influencia de plantas “nodriza” sobre el BSG</i>	60
3.4.2 <i>Influencia de plantas “nodriza” sobre el reclutamiento de plántulas</i>	63
3.4.3 <i>Estudios de caso</i>	65
3.5 Conclusiones	66
Capítulo 4: Efecto de la historia de uso de la tierra sobre el reclutamiento de plántulas	68
4.1 Introducción	68
4.2 Materiales y Métodos.....	70
4.2.1 <i>Diseño del muestreo</i>	70
4.2.2 <i>Análisis estadísticos</i>	71
4.3 Resultados	73
4.3.1 <i>Dinámica del reclutamiento de plántulas natural</i>	73
4.3.2 <i>Efecto de la historia de uso sobre el reclutamiento natural de gramíneas perennes</i> ..	74
4.3.3 <i>Efecto de la historia de uso sobre el reclutamiento natural de plantas anuales</i>	78
4.3.4 <i>Reclutamiento de Nassella tenuis</i>	81
4.4 Discusión.....	84
4.4.1 <i>Dinámica de reclutamiento</i>	84
4.4.2 <i>Reclutamiento de gramíneas perennes</i>	85
4.4.3 <i>Reclutamiento de plantas anuales</i>	87
4.4.4 <i>Reclutamiento de Nassella tenuis</i>	88

4.5 Conclusión	89
Capítulo 5: Efecto de las costras biológicas y la disponibilidad de agua sobre plántulas de tres especies perennes de la Patagonia.....	91
5.1 Introducción	91
5.2 Materiales y Métodos.....	92
5.2.1 <i>Diseño del muestreo</i>	92
5.2.2 <i>Análisis estadístico</i>	94
5.3 Resultados	95
5.4 Discusión.....	100
5.5 Conclusión	102
Capítulo 6: Conclusiones generales	104
6.1 Disturbios y banco de semillas.....	104
6.2 Relación entre el banco de semillas y el reclutamiento.....	104
6.3 Procesos de facilitación en interislas.....	106
6.4 Costras biológicas y reclutamiento de plántulas	106
6.5 Recomendaciones de manejo	106
6.6 Estudios a futuro	107
Bibliografía	109
Anexo I.....	124
Anexo II	125
Anexo III	126
Anexo IV	127
Anexo V	128
Anexo VI.....	129

Índice de figuras

- Figura 1.1** Climograma del área de estudio. Columnas grises: precipitación promedio mensual en el período 2012-2015, línea negra: temperatura promedio mensual 2014-nov 2016..... 6
- Figura 1.2** Micrositios seleccionados con relación al arbusto y la dirección del viento predominante. d: distancia entre micrositios, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 8
- Figura 1.3** Cobertura de cada micrositio en sitios con distintas historias de uso (% promedio \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios ($p < 0.05$). Columnas blancas: suelo desnudo, columnas grises: broza, columnas rayadas: gramíneas, columnas cuadrículadas: arbustos (el resto de los grupos se muestran en gris), I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento, UG: clausura sin disturbios (a), LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso (b), BU: clausura quemada con diez años de recuperación (c), BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación (d), B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación (e), MG: pastoreo moderado (f), HG: pastoreo intenso (g) 10
- Figura 1.4** Cobertura de gramíneas perennes (a), plantas anuales (b) y costra biológica (c) en sitios con diferentes historias de uso (% promedio \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 11
- Figura 1.5** Velocidad del viento en micrositios de sitios con diferentes historias de uso (promedio $\text{km.h}^{-1} \pm$ EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios opuestos ($p < 0.05$). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento, UG: clausura sin disturbios (a), LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso (b), BU: clausura quemada con diez años de recuperación (c), BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación (d), B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación (e), MG: pastoreo moderado (f), HG: pastoreo intenso (g)..... 13
- Figura 2.1** Banco de semillas permanente del segundo año (promedio $\text{semillas.m}^{-2} \pm$ EE) de gramíneas perennes en pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego (BG). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios ($p < 0.05$). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 26
- Figura 2.2** Banco de semillas transitorio (promedio $\text{semillas.m}^{-2} \pm$ EE) de gramíneas perennes excluyendo sitios con menos de 50 semillas.m^{-2} (MG y HG). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios ($p < 0.05$). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 30
- Figura 2.3** Banco de semillas (promedio $\text{semillas.m}^{-2} \pm$ EE) de plantas anuales en el sitio clausurado sin disturbios (UG). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios ($p < 0.05$). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 32

Figura 2.4 Incorporación de semillas al banco luego de dos períodos de lluvia de semillas (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de (p<0.05).UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 33

Figura 2.5 Incorporación de semillas de especies anuales al banco (promedio semillas.m⁻² ± EE) en un sitio con pastoreo intermedio (a) y un sitio con pastoreo intenso (b) luego de dos períodos de lluvia de semillas. Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios (p<0.05), asteriscos indican diferencias entre períodos de lluvia de semillas. Columnas rayadas: primer período de lluvia de semillas (a: H=16.43, p=0.0107; b: F=4.263, p=0.004), columnas lisas: segundo período de lluvia de semillas (a: F=6.539, p<0.0001; b: F=3.147, p=0.006; datos transformados a ln(x+1)). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 34

Figura 3.1 Banco de semillas germinable (columnas) y reclutamiento de plántulas (puntos) de gramíneas perennes (a) y plantas anuales (b) en diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 53

Figura 3.2 Abundancia del banco de semillas germinable de gramíneas perennes en diferentes historias de uso según micrositio (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas (p<0.05) en el BSG de cada micrositio entre diferentes historias de uso. Columnas blancas: sotavento, columnas grises: barlovento, columnas punteadas: micrositios sin protección. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 54

Figura 3.3 Dinámica anual de reclutamiento de plantas anuales (línea gris) y gramíneas perennes (línea negra) en diferentes historias de uso consecutivas (promedio semillas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican diferencias significativas entre estaciones (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 56

Figura 3.4 Banco de semillas germinable (columnas) y reclutamiento de plántulas (puntos) de gramíneas perennes (a) y especies anuales (b) (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 59

Figura 3.5 Banco de semillas germinable (columnas) y reclutamiento de plántulas (puntos) de gramíneas perennes (a) y especies anuales (b) (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05). NB7: pastoreo sin quemar, B7: pastoreo quemado hace seis años, BG: pastoreo quemado hace diez años 60

Figura 4.1 Dinámica del reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes (a) y de especies anuales (b). Se muestran los valores promedio de todos los micrositios e historias de uso en cada mes (plántulas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican diferencias significativas entre meses consecutivos (p<0.05)..... 74

Figura 4.2 Abundancia de plántulas de gramíneas perennes en el mes de mayor número de plántulas (octubre 2013: círculos grises) y al final del período de reclutamiento (marzo 2014: cuadrados negros) (promedio plántulas.m⁻² ± EE). El asterisco indica diferencias estadísticamente significativas entre meses (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 76

Figura 4.3 Abundancia de plántulas de gramíneas perennes al comienzo (abril 2013: círculos blancos) y al final del período de muestreo (marzo 2014: cuadrados negros) (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre meses (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 77

Figura 4.4 Reclutamiento de plántulas de especies anuales en distintos micrositios (promedio plántulas.m⁻² ± EE). a) Pastoreo con diez años de recuperación post-fuego (BG), b) Pastoreo intermedio sin quemar (MG). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 79

Figura 4.5 Total de plántulas emergidas por micrositio en el sitio con pastoreo intenso sin quemar (HG) (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre micrositios (p<0.05). Asteriscos señalan diferencias significativas entre la emergencia y el reclutamiento al final de la temporada (cero para esta historia de uso) en cada micrositio. I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento 83

Figura 4.6 Total de plántulas emergidas (columnas blancas) y reclutadas (columnas grises) en distintas historias de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Asteriscos señalan diferencias significativas entre la emergencia y el reclutamiento al final de la temporada en cada historia de uso (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 84

Figura 5.1 Porcentaje de emergencia de *Nassella tenuis* (plántulas por maceta) registradas durante el experimento bajo diferentes tratamientos (± EE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P<0.05). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía..... 96

Figura 5.2 Biomasa de plántulas de *Nassella tenuis* (promedio g.plántulas⁻¹ ± EE) bajo diferentes tratamientos. A) Biomasa total. B) Biomasa aérea. C) Biomasa radical. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P<0.05). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía..... 98

Figura 5.3 Longitud y cantidad de hojas de plántulas de *Nassella tenuis* bajo diferentes tratamientos (promedio ± EE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P<0.05). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía..... 99

Índice de tablas

Tabla 1.1 Diferencias en la velocidad del viento entre micrositios opuestos en sitios con diferentes historias de uso (promedio km.h^{-1}). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p < 0.05$, F: estadístico de ANOVA). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 14

Tabla 2.1 Composición específica del banco de semillas transitorio en diferentes historias de uso (promedio semillas. $\text{m}^{-2} \pm \text{EE}$). Números en negritas indican la especie dominante ($p < 0.05$, t=test de Student, W=test de Wilcoxon). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 22

Tabla 2.2 Composición específica del banco de semillas permanente de gramíneas y dicotiledóneas perennes en diferentes historias de uso (promedio semillas. $\text{m}^{-2} \pm \text{EE}$). Números en negritas indican la especie dominante ($p < 0.05$, t=test de Student). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 23

Tabla 2.3 Composición específica del banco de semillas de plantas anuales en diferentes historias de uso (promedio semillas. $\text{m}^{-2} \pm \text{EE}$). Números en negrita indican la especie dominante ($p < 0.05$, t=test de Student, W=test de Wilcoxon). Asteriscos indican especies exóticas. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 24

Tabla 2.4 Banco de semillas de gramíneas perennes en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas. $\text{m}^{-2} \pm \text{EE}$). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p < 0.05$, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Letras minúsculas distintas indican diferencias entre los bancos de semillas en cada historia de uso ($p < 0.05$, F=ANOVA). BSP1 y BSP2: banco de semillas permanente del primer y segundo muestreo, respectivamente; BST: banco de semillas transitorio, Transf: transformación aplicada a los datos, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 25

Tabla 2.5 Banco de semillas permanente de gramíneas perennes en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas. $\text{m}^{-2} \pm \text{EE}$). a) BSP1, año 2012; b) BSP2, año 2013. Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p < 0.05$, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Transf: transformación aplicada a los datos, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 27

Tabla 2.6 Banco de semillas transitorio de gramíneas perennes en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas. $\text{m}^{-2} \pm \text{EE}$). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p < 0.05$, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Transf: transformación aplicada a los datos, I:

interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 29

Tabla 2.7 Banco de semillas permanente de plantas anuales en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas en la abundancia promedio del banco de semillas permanente entre historias de uso (p<0.05, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Transf: transformación de los datos, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 31

Tabla 2.8 Banco de semillas de gramíneas perennes (promedio semillas.m⁻² ± EE) en sitios con diferentes historias de uso (los datos de BG transformados a raíz cuadrada). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 33

Tabla 3.1 Composición específica del banco de semillas germinable de gramíneas perennes y arbustos+subarbustos en cada historia de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). El valor medio de la/s especie/s dominante/s de cada grupo figura/n en negrita (p<0.05). H: test de Kruskal Wallis, t: test de Student, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 50

Tabla 3.2 Composición específica del banco de semillas germinable de especies anuales en cada historia de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican especies adventicias. El valor medio de la/s especie/s dominante/s de cada grupo figura/n en negrita (p<0.05). H: test de Kruskal Wallis, t: test de Student, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 51

Tabla 3.3 Abundancia del banco de semillas germinable de plantas anuales (A) y gramíneas perennes (G) en diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Transf.: transformación aplicada a los datos (st: sin transformar), Estad.: valor del estadístico del test aplicado (t: test de Student, W: test de Wilcoxon). La media del grupo dominante en cada historia de uso figura en negrita (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso, A: plantas anuales, G: gramíneas perennes 52

Tabla 3.4 Abundancia del banco de semillas germinable de plantas anuales entre historias de uso en general y según “nodriza”/micrositio sin protección (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05). Letras minúsculas distintas indicando diferencias entre “nodriza”/micrositio sin protección en la historia de uso correspondiente (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 55

Tabla 3.5 Reclutamiento de plántulas de especies anuales y de gramíneas perennes en diferentes historias de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). El grupo dominante de cada mes en cada historia de uso figura en negrita (p<0.05). Transf.: transformación aplicada a los datos (st: sin transformar), Estad.: valor del estadístico del test aplicado (t: test de Student, W: test de Wilcoxon). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 57

Tabla 4.1 Reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes en general y en cada micrositio en sitios con diferentes historias de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre historias de uso (p<0.05). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento. LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, UG: clausura sin disturbios, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 75

Tabla 4.2 Biomasa por plántula de gramíneas perennes reclutadas (promedio mg.plántulas⁻¹ ± EE) entre sitios con diferentes historias de uso. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre historias de uso (p<0.05, F: estadístico de ANOVA). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 78

Tabla 4.3 Reclutamiento de plántulas de especies anuales en general y en cada micrositio en sitios con diferentes historias de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre historias de uso (p<0.05). Transf: transformaciones aplicadas a los datos. I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 80

Tabla 4.4 Porcentaje de plántulas de especies anuales pertenecientes al mes de mayor reclutamiento por historia de uso. Debajo se muestran los valores de los estadísticos utilizados para comparar las abundancias de las dos especies más abundantes en cada sitio. Se marca en negrita el porcentaje de la especie dominante en cada sitio según el test correspondiente. El asterisco marca las especies no nativas. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso 81

Tabla 4.5 Cohortes de plántulas en cada historia de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre historias de uso (p<0.05). Estad.: valor del estadístico del test aplicado (F: ANOVA, H: Kruskal-Wallis), Transf: transformación aplicada los datos, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso..... 82

Tabla 5.1 Medias de los parámetros evaluados durante el experimento para diferentes tratamientos (± EE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P<0.05). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía..... 96

Capítulo 1: Introducción general

1.1 Antecedentes

En los ambientes áridos y semi-áridos del mundo la vegetación suele distribuirse en forma de islas rodeadas por una matriz de suelo desnudo o interislas (Bertiller 1998, Bisigato 2000, Bran et al. 2000, Allington & Valone 2013). Estas islas constituyen montículos fitogénicos dominados por arbustos, debajo de los cuales crecen otros grupos funcionales como pastos, subarbustos, hierbas y costras biológicas (Pugnaire et al. 1996, Coronato & Bertiller 1997, Bisigato & Bertiller 1999, Cecchi et al. 2001). Además, estas islas arbustivas actúan como fuente de semillas producto de mejores condiciones locales para la reproducción (Soriano & Sala 1986) y también como trampa de semillas a través de la acumulación de aquellas transportadas por animales (Fuentes et al. 1986) y por el viento (Aguar & Sala 1994, Acosta & Agüero 2001). Todos estos procesos combinados forman un patrón espacial en el banco de semillas y en el reclutamiento de plántulas que refuerza la heterogeneidad en la distribución de la vegetación (Edwards & Crawley 1999, Caballero et al. 2008).

En las interislas, la concentración de la defoliación y el pisoteo reduce la cobertura de pastos y costras biológicas que protegen el suelo, produciendo cambios edáficos que disminuyen la concentración de nutrientes y la infiltración de agua, y aumentan la pérdida de cobertura de la vegetación en estos espacios (Fuls 1992, Allington & Valone 2013). Estas pérdidas de cobertura de la vegetación y del suelo pueden, eventualmente, resultar en una reducción parcial del banco de semillas (Caballero et al. 2008). Además, el ganado puede afectar indirectamente los niveles de polinización a través de modificaciones en el ensamble entre las plantas y sus polinizadores en particular, y en la comunidad en general (Vázquez & Simberloff 2004, Tadey 2008). Una vez alcanzada esta situación, y bajo condiciones de pastoreo, las interislas raramente son revegetadas y

se convierten en centros desde los cuales avanzan los procesos de desertificación que se observan en estos sistemas (Fuls 1992, Chartier & Rostagno 2006, Chartier et al. 2011).

En muchos sistemas áridos, el fuego representa una herramienta de manejo comúnmente usada para promover cambios en la vegetación que llevan a una reducción de la cobertura arbustiva y a un aumento del vigor de las gramíneas perennes deseables, previniendo la ocurrencia de fuegos accidentales con efectos catastróficos que puedan afectar severamente la estructura del sistema (Bran et al. 2007, Kröpfl et al. 2007, Peláez et al. 2003, Peláez et al. 2010). Luego de la ocurrencia del fuego, el viento redistribuye nutrientes y propágulos acumulados bajo el canopy de los arbustos (Bóo et al. 1996, Ravi & D'Odorico 2009), homogeneizando la distribución de la vegetación (Rostagno et al. 2006). Sin embargo, algunos estudios sobre varios atributos de la vegetación en el área no encontraron evidencias para apoyar esta práctica (Peter & Funk 2010, Peter et al. 2013), que podría impulsar procesos erosivos que conducen a la desertificación (Dregne 1977).

Diferencias regionales en clima e historia evolutiva respecto al tipo de herbívoro y la presión de pastoreo provocan cambios a gran escala, pero también a nivel de micrositio (Bisigato et al. 2009). La heterogeneidad generada por la estructura de parches es más compleja que la dicotomía de islas-interislas, induciendo cambios en la densidad y composición del banco de semillas (Caballero et al. 2008).

1.2 Objetivos e hipótesis

Con base en los antecedentes presentados se formularon las siguientes hipótesis de trabajo:

Hipótesis 1: El pastoreo por ganado doméstico, causa una depleción parcial del banco de semillas de especies perennes especialmente en microsítios con mayor exposición al viento predominante, aumentando la heterogeneidad horizontal del banco de semillas y de los microsítios favorables para el reclutamiento de especies perennes, lo que promueve el dominio de especies anuales.

El pastoreo por ganado doméstico es un disturbio “externo” al sistema que produce cambios edáficos y pérdida de vegetación en las interislas (Fuls 1992, Allington & Valone 2013), e interfiere negativamente en la relación de las plantas con sus polinizadores (Vázquez & Simberloff 2004, Tadey 2008), lo que repercute sobre la lluvia de semillas (Leder et al. 2015) y el banco de semillas (Caballero et al. 2008). En combinación con la erosión eólica se promueven cambios en el canopeo arbustivo causando un desarrollo anisotrópico de los parches de vegetación en dirección al viento predominante (Aerts et al. 2006). En conjunto con estos procesos que fomentan la heterogeneidad general de la vegetación, los microsítios dentro de los parches también son heterogéneos, ya que partículas como hojas y semillas entran en un “túnel” de viento siendo arrastradas hasta que turbulencias causadas por arbustos de formas hemisféricas producen su deposición a sotavento del arbusto (Whitford 2002). Además de los efectos del viento sobre el banco de semillas, las plántulas que reclutan en microsítios expuestos al viento predominante pueden estar más expuestas a una elevada desecación del suelo y al daño abrasivo de sus tejidos a causa de partículas acarreadas por el viento (Defossé et al. 1997).

Por lo tanto, el efecto del pastoreo en combinación con el viento predominante podría estimular diferencias en la formación y/o mantenimiento del banco de semillas en distintos microsítios en torno a las islas arbustivas. Estas diferencias se reflejan en el reclutamiento y ponen de manifiesto la heterogeneidad del banco de semillas, reforzando la estructura de islas-interislas observada en ambientes pastoreados (Edwards & Crawley 1999, Caballero et al. 2008).

Hipótesis 2: La erosión post-fuego homogeneiza la distribución horizontal del banco de semillas y de micrositios favorables para el reclutamiento de plántulas, y modera la dominancia de las especies anuales sobre las perennes.

El fuego es considerado un disturbio “interno” al sistema, ya que existiría una evolución entre la vegetación del Monte rionegrino y este tipo de disturbios. La redistribución de nutrientes, materia orgánica y propágulos desde las islas a las interislas (Bóo et al. 1996; Ravi & D’Odorico 2009), podría disminuir la heterogeneidad del banco de semillas entre micrositios, lo que resultaría en un reclutamiento más homogéneo que en sitios sin incendios.

Hipótesis 3: En condiciones de clausura, la ausencia de los efectos negativos del ganado favorece la formación y/o mantenimiento del banco de semillas de especies perennes, lo que se refleja en el reclutamiento.

En situaciones de exclusión de ganado doméstico, las interislas presentan mayor cobertura de vegetación, lo que disminuye el efecto del viento predominante sobre los micrositios. Esto, sumado a que presentan una lluvia de semillas más abundante (Leder et al. 2015), impulsaría la formación y/o mantenimiento de bancos de semillas profusos y homogéneos.

Hipótesis 4: La cobertura de costras biológicas favorece la germinación y la supervivencia de plántulas de especies perennes, en contraposición con suelos desprovistos de cobertura, especialmente ante una baja disponibilidad de agua.

En el Monte rionegrino, las costras biológicas están compuestas principalmente por musgos y cubren las interislas de sitios poco pastoreados o clausurados, donde la compactación del suelo provocada por el ganado es baja (Funk et al. 2014). La presencia de costra biológica en estos sitios

podría disminuir el desarrollo de las especies anuales en estos ambientes semi-áridos, las cuales están en desventaja competitiva con las costras por presentar raíces superficiales (Belnap & Harper 1995). Por otro lado, el aumento de la fertilidad y su poder de actuar como trampa de semillas podría impulsar el establecimiento de especies perennes en micrositos donde se desarrollen costras biológicas (Belnap et al. 2001).

A partir de la selección de sitios de estudio con diferente historia de uso en el Monte rionegrino, esta tesis tiene como objetivo general evaluar los cambios que el pastoreo y el fuego producen sobre distintas características del banco de semillas, el reclutamiento de plántulas y las posibilidades de recuperación del pastizal.

1.3 Materiales y Métodos

1.3.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el departamento de Adolfo Alsina (40° 40' S, 64° 10' W), provincia de Río Negro, y la vegetación es representativa del Monte Patagónico. El clima es subtemplado seco, con veranos cálidos (temperatura media de 24°C) e inviernos moderados (temperatura media de 7°C). Las precipitaciones medias anuales durante el período de muestreo (2012-2016) rondaron los 357.48 mm, con una gran variabilidad intra-anual (Fig. 1.1, datos de precipitación estimados utilizando la página web <https://giovanni.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>, datos de temperatura extraídos de la estación meteorológica del EEA Valle Inferior – General Conesa <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/>). Durante todo el año se dan vientos moderados del noroeste (Godagnone & Bran 2009). Los suelos son aridisoles (Godagnone & Bran 2009). La vegetación del área está caracterizada por una estepa arbustiva, correspondiente a la Provincia Fitogeográfica del Monte, Distrito Sur, Sub-distrito Patagonia Norte (Roig et al. 2009); con un

estrato herbáceo de pastos de crecimiento predominantemente invernal. Esta comunidad está dominada por *Larrea divaricata*, *Chuquiraga erinacea* y *Condalia microphylla* en el estrato arbustivo, y *Nassella tenuis* en el estrato herbáceo. Otros arbustos, como *Prosopis flexuosa* var. *depressa*, *Senna aphylla*, *Lycium chilense*, *Monttea aphylla*, *Schinus johnstonii* y *Ephedra ochreatea* pueden encontrarse en el área. Los pastos perennes *Poa ligularis*, *Piptochaetium napostaense*, *Jarava plumosa*, *Pappostipa speciosa*, *Nassella longiglumis* (= *N. clarazii*), y las especies anuales *Schismus barbatus*, *Erodium cicutarium* y *Daucus pusillus* (Cabrera 1971) también son comúnmente encontradas en el estrato herbáceo. Los nombres científicos, hábito y status de las especies están de acuerdo a la Flora Argentina (2016, ver Anexo I). La región presenta pastoreo de herbívoros nativos (guanacos – *Lama guanicoe*) y una historia de pastoreo por ganado doméstico de aproximadamente 100 años, con una carga normal que promedia los ≈ 0.18 EO.ha⁻¹ (Peter et al. 2013).

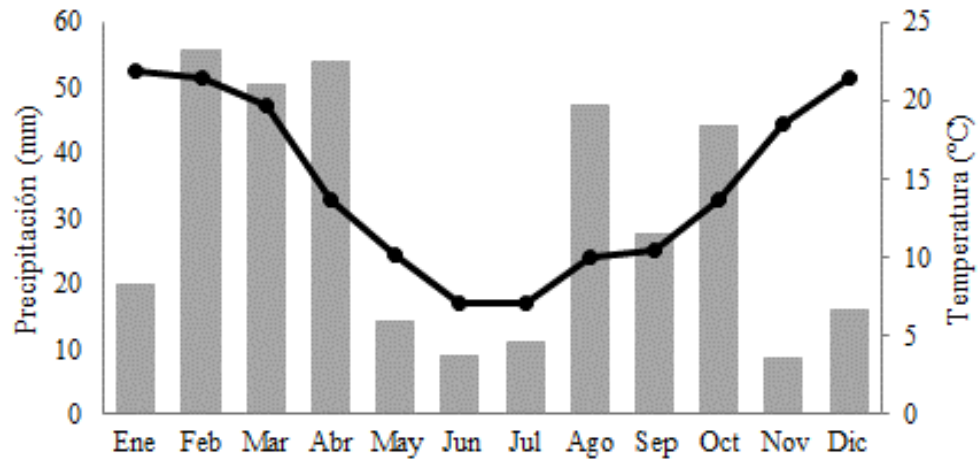


Figura 1.1 Climograma del área de estudio. Columnas grises: precipitación promedio mensual en el período 2012-2015, línea negra: temperatura promedio mensual 2014-nov 2016.

1.3.2 Diseño del muestreo

El área de estudio consta de una unidad de vegetación de 30 x 10 km que comprende varios establecimientos. Se seleccionaron siete sitios con distintas historias de uso relacionadas con el pastoreo y el fuego:

- Sitio fuertemente pastoreado (HG, highly grazed): sitio pastoreado por ovejas con una carga normal, situado a ≤ 600 m de la aguada.
- Sitio moderadamente pastoreado (MG, medium grazed): sitio pastoreado por ovejas con una carga normal, situado a ≥ 2500 m de la aguada.
- Sitio recientemente quemado (B7, burnt and grazed in 2007): sitio quemado en el 2007 (seis años antes del muestreo) que se mantuvo pastoreado por ovejas a una carga normal, y situado a ≥ 2500 m de la aguada.
- Sitio quemado y pastoreado (BG, burnt-grazed): sitio quemado en el 2002 (11 años antes del muestreo) que se mantuvo pastoreado por ovejas a una carga normal, y situado a ≤ 600 m de la aguada.
- Sitio quemado y clausurado (BU, burnt-ungrazed): sitio quemado en el 2002 (11 años antes del muestreo) excluido del ganado luego del incendio.
- Sitio excluido al ganado y pastoreado (LU, long ungrazed-grazed): sitio excluido al ganado por más de 40 años, con un evento de sobrepastoreo por ovejas a una carga normal pero sin suficiente período de recuperación en el año 2008 (cinco años antes del muestreo), siendo severamente deteriorado en ese momento.
- Sitio sin pastoreo (UG, ungrazed): sitio ubicado cerca de vías ferroviarias, excluido al ganado por más de 50 años.

Entre los años 2007 y 2009 ocurrió un evento de sequía en el que la precipitación media anual reunió entre el 46% y 69% de la media (Funk 2016).

HG y MG se encontraban incluidos en el mismo cuadro, pero estaban separados 2000 metros uno del otro. Por lo tanto, la intensidad de pastoreo de estas áreas se seleccionaron usando piósferas (Bisigato & Bertiller 1997), gradientes de pastoreo radiales creados en ambientes áridos a partir de la aguada. UG estaba situada a <100 metros de MG, pero rodeada por un alambrado que excluía al ganado doméstico. Los sitios quemados BG y BU se encontraban en el mismo cuadro, separados por un alambrado.

En todas las historias de uso se seleccionaron al azar cinco islas arbustivas con un radio mayor a un metro y dominadas por un arbusto principal. En cada isla se identificaron micrositios a lo largo de una transecta este-oeste (sotavento-barlovento). De esta manera se seleccionaron siete micrositios, uno al lado del tronco, dos en los bordes arbustivos, dos en la distancia media entre el borde y el tronco, y dos en las interislas a la misma distancia del borde que los micrositios del medio (n=35) (Fig. 1.2). Para determinar la influencia del viento predominante sobre atributos estructurales se realizó un muestreo exploratorio con el objetivo de estimar la cobertura basal y diferencias en la velocidad del viento en cada micrositio.

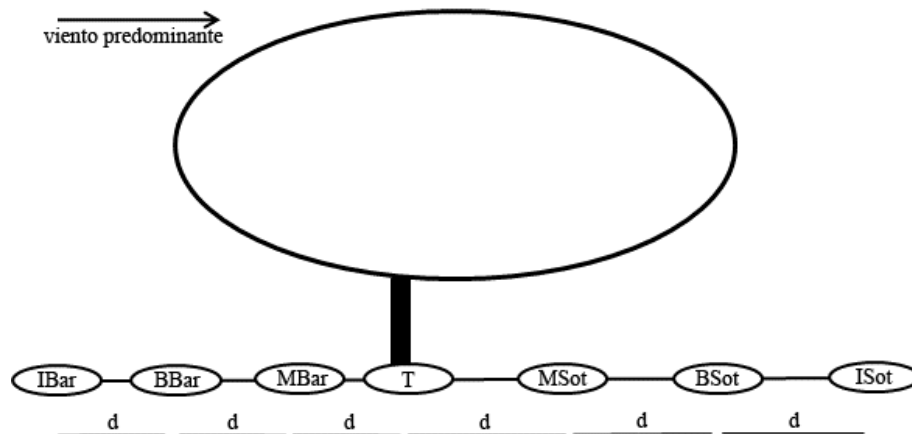


Figura 1.2 Micrositios seleccionados con relación al arbusto y la dirección del viento predominante. d: distancia entre micrositios, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

La cobertura basal se estimó a través del método puntual, posicionando en cada micrositio una transecta de un metro de largo de manera perpendicular a la transecta central este-oeste. Los datos de cobertura se agruparon por grupo funcional y se analizaron mediante ANOVA o Kruskal Wallis en los casos en los que no se cumplió el supuesto de homocedasticidad (aun aplicando transformaciones).

1.3.3 Descripción general de la cobertura en las islas arbustivas

En los sitios pastoreados sin quemar se observa un marcado efecto del viento predominante, que provoca una relación inversa entre la cobertura de gramíneas perennes (mayor a sotavento del arbusto) y la proporción de suelo desnudo (mayor a barlovento) (Fig. 1.3, valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo II). En sitios quemados no se evidencia un efecto del viento predominante sobre la cobertura de gramíneas perennes, prevaleciendo diferencias sobre la cantidad de broza. En la clausura disturbada por un evento de pastoreo (LU), no se observaron diferencias asociadas al efecto del viento; mientras que en la clausura sin disturbios se observaron diferencias en la cobertura de gramíneas perennes que podrían deberse más a un efecto del arbusto en sí (mayor cobertura en el tronco) que a la dirección del viento (Fig. 1.3).

Al analizar la cobertura general en las islas entre historias de uso (promediando los datos en cada isla), la cobertura de gramíneas perennes fue mayor en las clausuras con disturbios y el pastoreo recientemente quemado que en los pastoreos sin quemar (Fig. 1.4a, $F=6.649$, $p<0.0001$). La cobertura de plantas anuales fue menor en las clausuras y el pastoreo con más tiempo de recuperación post-fuego en contraste con el pastoreo quemado recientemente y los pastoreos sin quemar (Fig. 1.4b, $H=28.6$, $p=0.0001$). Las costras biológicas mostraron mayor cobertura en la

clausura quemada y sin disturbios, y menor en la mayoría de los pastoreos (Fig. 1.4c, $H=28.63$, $p<0.0001$).

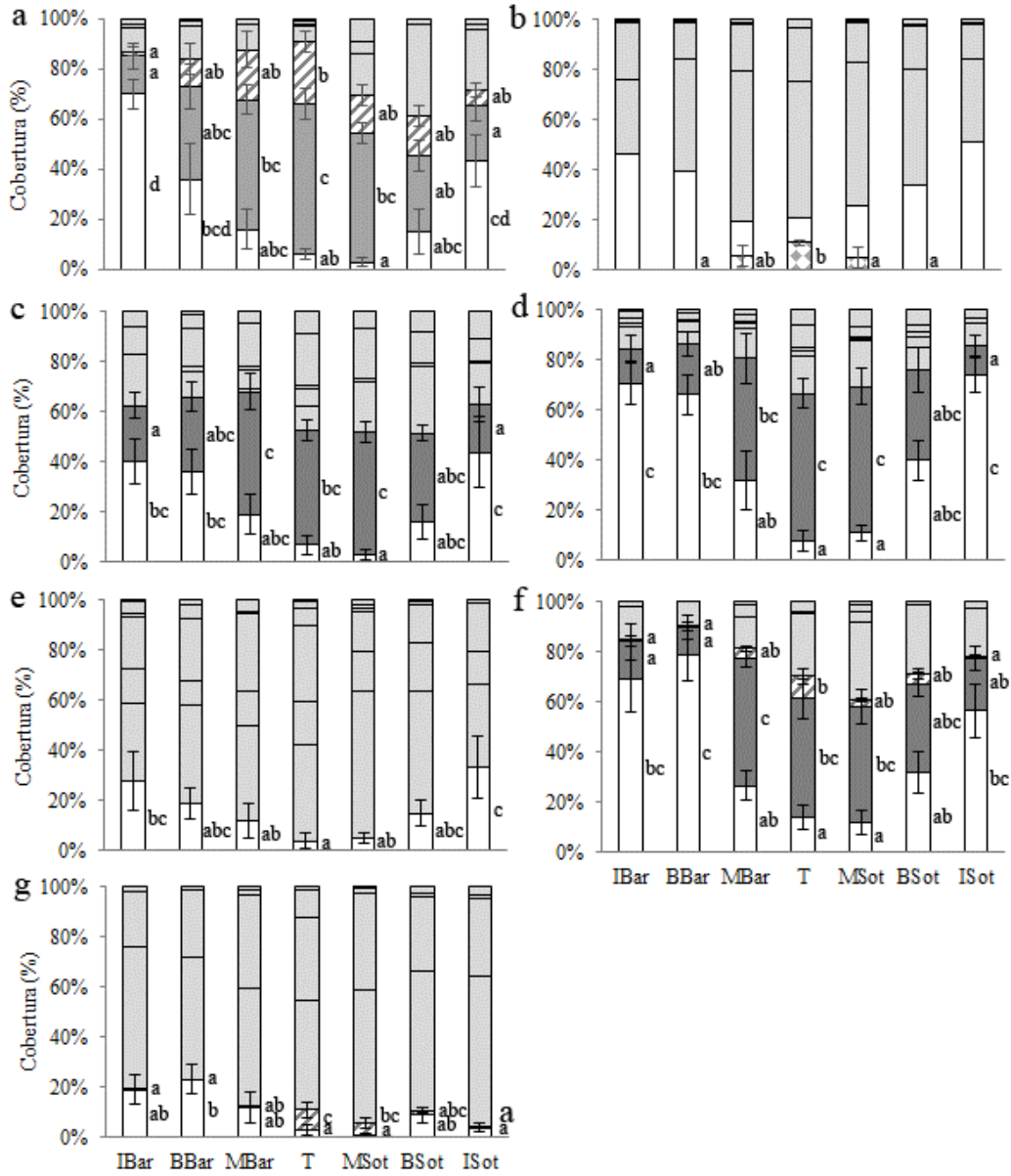


Figura 1.3 Cobertura de cada micrositio en sitios con distintas historias de uso (% promedio \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios ($p<0.05$). Columnas blancas: suelo desnudo, columnas gris oscuro: broza, columnas rayadas: gramíneas, columnas cuadrículadas: arbustos (el resto de los grupos se muestran en gris claro), I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento, UG: clausura sin disturbios (a), LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso (b), BU: clausura quemada con diez años de recuperación (c), BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación (d), B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación (e), MG: pastoreo moderado (f), HG: pastoreo intenso (g).

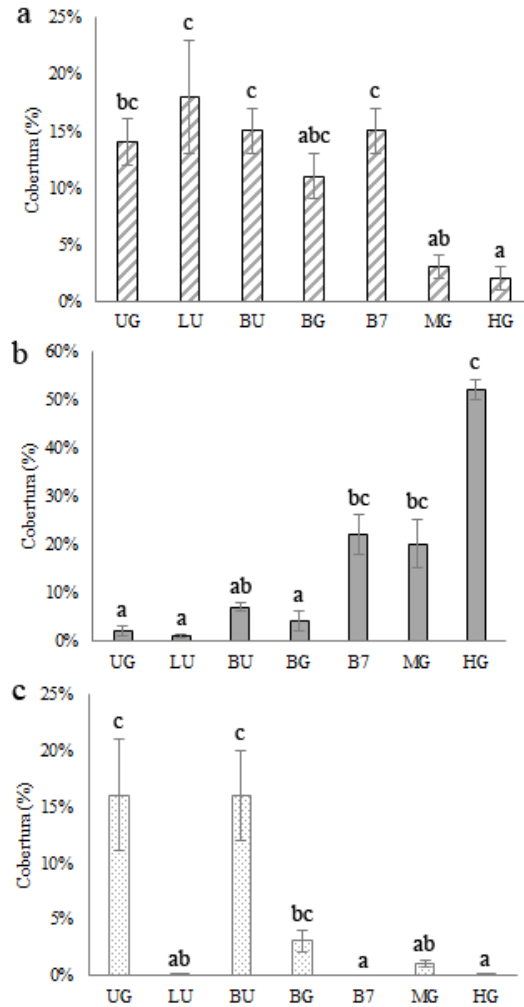


Figura 1.4 Cobertura de gramíneas perennes (a), plantas anuales (b) y costra biológica (c) en sitios con diferentes historias de uso (% promedio \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

1.3.4 Descripción general del viento predominante en torno a las islas arbustivas

Se evaluó el efecto del arbusto sobre la velocidad del viento en cada micrositio. Para esto se midieron de manera simultánea ráfagas de viento en micrositios opuestos, con diez repeticiones

cada vez, utilizando dos anemómetros de mano. Las mediciones se realizaron a una altura ≤ 10 cm, al nivel de las plántulas reclutantes. El análisis de la velocidad del viento entre micrositios opuestos (IBar vs. ISot, BBar vs. BSot, MBar vs. MSot) se realizó con test t de Student para muestras apareadas, cuando los datos no cumplieron los supuestos (aun luego de aplicar transformaciones) se compararon las medias con el test no paramétrico de Wilcoxon. Se encontraron diferencias significativas en todos los casos excepto en el borde del pastoreo intermedio (Fig. 1.5, valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo III). Estos resultados indican que existiría un efecto del arbusto sobre la velocidad del viento predominante en todas las historias de uso. Este efecto sería más evidente en el pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego, ya que las diferencias entre micrositios opuestos fueron mayores en este sitio en contraposición con los pastoreos sin quemar (Tabla 1.1). Estas diferencias en la velocidad del viento predominante podrían verse reflejadas en una mayor acumulación de semillas en el lado de sotavento y en la formación de micrositios seguros para la emergencia y establecimiento de plántulas a través de una mayor protección contra la desecación y el daño abrasivo de partículas transportadas por el viento (Defossé et al. 1997, Whitford 2002, Caballero et al. 2008, Busso et al. 2012).

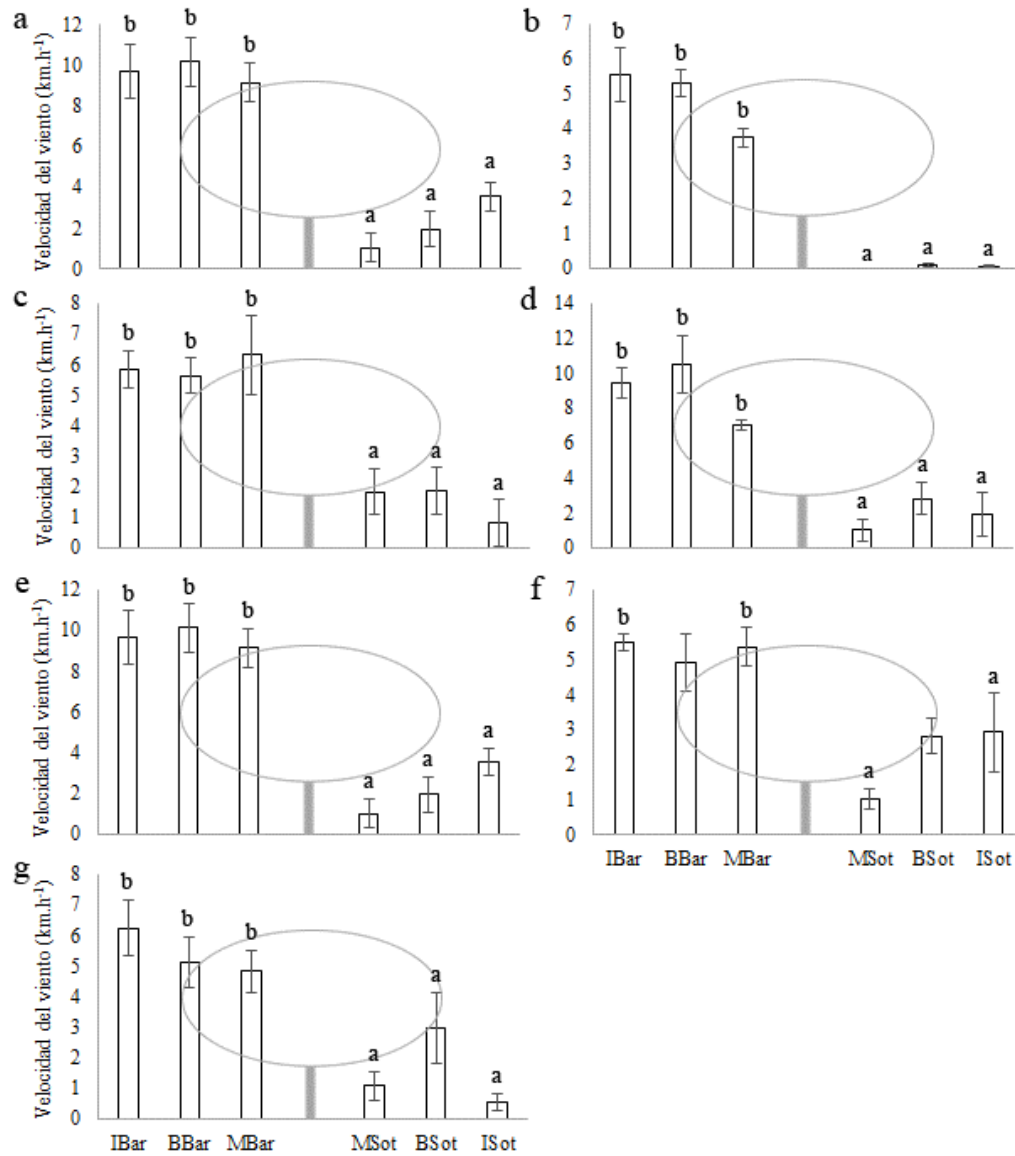


Figura 1.5 Velocidad del viento en micrositios de sitios con diferentes historias de uso (promedio $\text{km.h}^{-1} \pm \text{EE}$). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios opuestos ($p < 0.05$). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento, UG: clausura sin disturbios (a), LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso (b), BU: clausura quemada con diez años de recuperación (c), BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación (d), B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación (e), MG: pastoreo moderado (f), HG: pastoreo intenso (g).

Tabla 1.1 Diferencias en la velocidad del viento entre micrositios opuestos en sitios con diferentes historias de uso (promedio km.h^{-1}). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p < 0.05$, F: estadístico de ANOVA). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	Diferencias I				Diferencias B				Diferencias M			
UG	4.75	±	0.67	AB	5.76	±	1.04	AB	5.29	±	0.87	AB
LU	5.45	±	0.8	A	5.26	±	0.4	AB	3.74	±	0.28	AB
BU	3.98	±	0.62	AB	4.79	±	0.48	AB	4.48	±	1.58	AB
BG	6.65	±	1.48	B	8.58	±	1.14	B	6.02	±	0.53	B
B7	6.13	±	1.2	AB	8.19	±	1.21	AB	8.13	±	1.35	AB
MG	2.69	±	0.3	AB	1.98	±	0.78	A	4.36	±	0.52	AB
HG	3.27	±	0.4	A	4.57	±	0.61	AB	3.74	±	0.57	A
p	0.023				<0.0001				0.027			
F	2.97				6.84				2.844			
Transf	$\ln(x+1)$											

Por lo tanto, considerando los análisis exploratorios y la información previa de los efectos de fuego y pastoreo sobre la vegetación en el área de estudio, se estableció el siguiente gradiente de intensidad de disturbio: $\text{HG} > \text{MG} > \text{B7} > \text{BG} > \text{BU} > \text{LU} > \text{UG}$.

Capítulo 2: Efecto del viento predominante y la historia de uso de la tierra sobre el banco de semillas

2.1 Introducción

El banco de semillas representa el pool de semillas almacenado en los primeros centímetros del suelo, y está formado por una combinación de semillas que se conservan retenidas desde varios años y que se incorporan recientemente desde la lluvia de semillas (Fenner & Thompson 2005). Varios sistemas fueron propuestos para describir y clasificar los diferentes tipos de bancos de semillas. En la actualidad se considera el sistema propuesto por Thompson et al. (1997), donde se clasifica a los bancos según la longevidad de las semillas. En esta clasificación, los bancos de semillas transitorios están compuestos en su mayoría por semillas que persisten en el suelo menos de un año. Los bancos de semillas permanentes, en cambio, están formados por semillas que permanecen en el suelo por más de un año. La regeneración de sitios disturbados depende, en parte, de la funcionalidad del banco de semillas, a través del cual se promueve la germinación y establecimiento de especies. En sistemas bajo pastoreo el banco de semillas podría sufrir modificaciones producto de los cambios producidos en la estructura del suelo y en la producción de semillas, dificultando su formación y/o el mantenimiento (Fuls 1992, Vázquez & Simberloff 2004, Tadey 2008, Allington & Valone 2013, Leder et al. 2015). Por otro lado, el efecto del fuego en la homogenización de la vegetación podría revertir los cambios producidos por el pastoreo, principalmente a través de la redistribución de sedimentos (Bóo et al. 1996, Rostagno et al. 2006, Ravi & D'Odorico 2009). Bajo pastoreo, la homogeneidad de la vegetación sería dependiente de la ocurrencia periódica de incendios (Rostagno et al. 2006).

En sistemas áridos y semi-áridos de Argentina, como el Monte rionegrino, varios trabajos analizan distintos aspectos del banco de semillas, como su variación espacio-temporal (Bertiller 1998, Bisigato & Bertiller 1999), el efecto de la morfología de las semillas sobre su capacidad de ingresar al banco (Fernández et al. 2002), el efecto del pastoreo sobre la abundancia del banco de semillas (Bertiller 1992, Mayor et al. 2003, Bertiller & Ares 2011) y sobre su relación con la cobertura de la vegetación (Pazos & Bertiller 2007, Franzese et al. 2015). Las conclusiones y extrapolaciones que pueden realizarse de estudios previos varían según su enfoque en diferentes especies, grupos funcionales, historias de uso y/o micrositios. El conocimiento de la distribución horizontal del banco de semillas resulta extremadamente importante para asegurar un método confiable para estimar su densidad a partir de muestras tomadas al azar (Thompson 1986). Teniendo en cuenta lo propuesto por Whitford (2002) sobre la acumulación de semillas a sotavento de las islas arbustivas y con el fin de generar un mejor entendimiento de la formación y/o mantenimiento del banco de semillas, el objetivo de este capítulo es determinar la composición y distribución espacial del banco de semillas para evaluar el efecto del viento predominante y de diferentes historias de uso de la tierra sobre distintos micrositios, teniendo en cuenta a todos los grupos funcionales presentes.

Conforme con la información previa, las hipótesis planteadas en el Capítulo 1 y el objetivo de este capítulo, se verificarán las siguientes predicciones:

Predicción 1: En sitios con historias de uso relacionadas con el pastoreo, los micrositios situados en el lado de barlovento de las islas tendrán menor banco de semillas que los micrositios del lado de sotavento. Este efecto será más marcado con el aumento de la intensidad de pastoreo para todos los grupos funcionales.

Predicción 2: En sitios con historias de uso con antecedentes de quemas de menos de 15 años, los micrositios situados en los lados de barlovento y sotavento tendrán una abundancia

similar del banco de semillas para todos los grupos funcionales. Este efecto decrecerá con el tiempo de recuperación post-fuego, sobre todo en sitios bajo pastoreo.

Predicción 3: El banco de semillas de gramíneas perennes será mayor en sitios sin pastoreo que en sitios pastoreados. Las plantas anuales, por el contrario, tendrán un banco de semillas más abundante en sitios pastoreados. En sitios con diferentes combinaciones de fuego y pastoreo, el banco de semillas de gramíneas perennes tendrá una abundancia intermedia.

Predicción 4: Especies cuyas semillas poseen mecanismos de dispersión epizoocórica tendrán un banco de semillas más abundante en sitios pastoreados. Especies preferidas por el ganado tendrán bancos de semillas más abundantes en sitios sin pastoreo; especies menos preferidas serán más afectadas por el fuego, por lo tanto, tendrán bancos de semillas menos abundantes en sitios quemados.

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el departamento de Adolfo Alsina ($40^{\circ} 40' S$, $64^{\circ} 10' W$), provincia de Río Negro, y la vegetación es representativa del Monte Patagónico (ver descripción en Capítulo 1).

2.2.2 Diseño del muestreo

Se seleccionaron siete micrositios en torno a cinco islas arbustivas elegidas al azar en siete sitios con diferentes historias de uso siguiendo el criterio del Capítulo 1. Para estimar el banco de semillas se tomaron muestras de suelo en tres estaciones diferentes. Dos series de muestras

correspondieron al banco de semillas permanente (BSP) (primavera de 2012 y de 2013, BSP1 y BSP2), y otra serie correspondió al banco de semillas transitorio (BST) al final del verano de 2012-2013 (antes de comenzar el período de reclutamiento). Durante cada uno se tomó una muestra de suelo de cada micrositio usando un muestreador de 10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad. Las muestras incluyeron la hojarasca. Estudios previos en sistemas áridos similares sugieren que la mayor porción del banco de semillas se encuentra localizada en los primeros tres centímetros del suelo (Pazos & Bertiller 2007, Caballero et al. 2008). Cada muestra fue lavada y tamizada con un tamiz de 0.5 mm (500 μ m), secada en estufa a 55°C en bolsas de tela y almacenadas en contenedores plásticos en un lugar seco y oscuro. Las muestras fueron observadas bajo lupa estereoscópica, todos los frutos y semillas fueron removidos manualmente, identificados a nivel de especie (siempre que fuese posible) y contadas. Sólo se incluyeron en el análisis semillas potencialmente viables, esto es, semillas firmes que resistieron la aplicación de una ligera presión (Mayor et al. 2003, Tieska et al. 2004). Bertiller & Aloia (1997) testearon con tetrazolio la viabilidad de semillas seleccionadas bajo lupa estereoscópica como potencialmente viables, e indicaron que la selección visual de las semillas resulta ser un buen estimador. Todos los frutos encontrados fueron uniseminados, por lo que se refiere a ellos como semillas.

Por otro lado, se realizó un experimento para evaluar la formación del banco de semillas en las distintas historias de uso. Para ello se seleccionaron islas arbustivas con las mismas características descritas para el experimento anterior. En cada micrositio se colocaron bandejas plásticas de 80 cm² de área y 5 cm de profundidad, enterrándolas hasta el nivel del suelo. Dichas bandejas se rellenaron con tierra libre de semillas, conformada por una parte de arena y dos partes de suelo del lugar, extraído por debajo de los 10 cm de la superficie, donde se estima que no existe banco de semillas viable. La mezcla de suelo con arena busca prevenir la compactación del suelo, lo que podría originar la separación del sustrato de los bordes de la bandeja, provocando la acumulación de semillas en los márgenes. Las bandejas se colocaron en septiembre de 2014 y se

mantuvieron durante un año y medio. Durante ese período se realizaron visitas estacionales con el fin de registrar emergencia de plántulas en las bandejas. Al año, luego de la primera lluvia de semillas y del primer período de germinación, se colectó una muestra de suelo para analizar la incorporación de semillas al banco hasta ese momento. Las muestras se extrajeron de una de las mitades de las bandejas utilizando el mismo muestreador que en el experimento anterior, el volumen retirado se rellenó con el sustrato original para evitar disturbios en la mitad remanente. La muestra de suelo de la otra mitad de la bandeja se tomó en abril de 2016, luego de la segunda lluvia de semillas. Al no registrarse emergencia de plántulas en las bandejas durante las visitas, se considera a este banco como permanente. Las muestras fueron procesadas de la forma descrita en el experimento anterior.

2.2.3 Análisis estadístico

Pocas especies fueron consistentes en su aparición en el banco de semillas entre y dentro de los sitios, por lo tanto se realizaron los análisis estadísticos sobre grupos funcionales: gramíneas perennes, y hierbas + pastos anuales (anuales). El grupo de arbustos + subarbustos no fue analizado estadísticamente porque los datos fueron escasos. En el caso de las plantas anuales, debido a que su dinámica presenta una gran variabilidad inter-anual, se analizó solamente su BSP con el objetivo de realizar una caracterización general.

Para identificar las especies dominantes de cada grupo funcional en el banco de semillas, se utilizó el test de Student (t) para comparar las medias de las dos especies con mayor abundancia de semillas en cada historia de uso. Cuando los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad, aunque fueran transformados, se utilizó el test no paramétrico de Wilcoxon (W).

El análisis de los datos a través de ANOVA factorial sólo pudo efectuarse con los datos de plantas anuales en el experimento de formación de banco, para la segunda serie de muestras colectadas. En el resto de los casos, los datos no cumplieron los supuestos para realizar el test, aun luego de aplicar transformaciones. Por lo tanto, se analizaron diferencias entre sitios y micrositios mediante ANOVA (F) simples. En todos los casos la homocedasticidad de los datos fue testeada con el test de Levene y los datos fueron transformados cuando fue necesario para cumplir con este supuesto. Cuando aún con transformaciones los datos no cumplieron los supuestos, los análisis se llevaron a cabo utilizando el test no paramétrico de comparación de medias de Kruskal Wallis (H). En todos los casos, las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2011) e IBM SPSS Statistics versión 19.

2.3 Resultados

2.3.1 Descripción general del banco de semillas

Se describe la composición específica del banco de semillas transitorio (BST) y del banco permanente luego del período de reclutamiento (BSP2). Se encontraron semillas pertenecientes a 36 especies en el BST: ocho gramíneas perennes, 15 arbustos y subarbustos, y 13 especies anuales (de las cuales, cuatro eran no-nativas) (Tabla 2.1). La gramínea perenne más abundante en el BST fue *N. tenuis* en todos los sitios pastoreados (siendo la única gramínea perenne en el BST de HG) (Tabla 2.1). Las clausuras con disturbios (BU y LU) mostraron una co-dominancia entre *N. tenuis* y *Poa* spp. Mientras que en la clausura sin disturbios (UG) la especie más abundante en el banco de gramíneas perennes fue *Poa* spp. (Tabla 2.1). Incluidas dentro de *Poa* spp. se encuentran *P.*

ligularis y *Poa lanuginosa*, ambas son gramíneas perennes forrajeras cuyas semillas no pueden ser distinguidas entre sí.

Al igual que el BST, el BSP2 estuvo compuesto por ocho especies de gramíneas perennes y 15 especies de dicotiledóneas perennes que incluyeron arbustos, subarbustos y otras dicotiledóneas herbáceas y suculentas. En cuanto a las gramíneas perennes, el BSP2 mostró una codominancia de *N. tenuis* y *Poa* spp. en todas las historias de uso a excepción de la clausura quemada (donde la abundancia de la primera especie fue mayor) y del pastoreo intenso sin quemar donde se encontró sólo una especie de gramínea perenne (Tabla 2.2). El BSP de plantas anuales estuvo dominado por especies nativas en sitios clausurados y en el sitio recientemente quemado, y por no-nativas en sitios pastoreados sin quemar, con codominancia de nativas y no-nativas en sitios con disturbios intermedios (Tabla 2.3).

Tabla 2.1 Composición específica del banco de semillas transitorio en diferentes historias de uso (promedio semillas. m⁻² ± EE). Números en negritas indican la especie dominante (p<0.05, t=test de Student, W=test de Wilcoxon). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

	UG	LU	BU	BG	B7	MG	HG
Gramíneas perennes	345.71 ± 143.62	414.29 ± 88.15	415.24 ± 138.95	103.81 ± 24.09	300.0 ± 62.11	9.52 ± 3.76	5.71 ± 2.15
<i>Bromus</i> spp.	4.76 ± 2.78	2.86 ± 2.86	0.95 ± 0.95		0.95 ± 0.95		
<i>Jarava plumosa</i>		0.95 ± 0.95			0.95 ± 0.95		
<i>Melica</i> sp.	1.9 ± 1.9	0.95 ± 0.95			5.71 ± 2.89		
<i>Nassella longiglumis</i>	0.95 ± 0.95	1.9 ± 1.33			2.86 ± 1.6	0.95 ± 0.95	
<i>Nassella tenuis</i>	12.38 ± 4.12	233.33 ± 46.96	188.57 ± 26.39	96.19 ± 23.93	257.14 ± 55.55	7.62 ± 3.37	5.71 ± 2.15
Perennial grass		4.76 ± 2.42					
<i>Piptochaetium napostaense</i>			0.95 ± 0.95				
<i>Poa</i> spp.	325.71 ± 143.57	169.52 ± 64.33	224.76 ± 129.46	7.62 ± 3.89	32.38 ± 14.56	0.95 ± 0.95	
p	<0.0001	0.426	0.785	<0.0001	<0.0001	0.0468	
Estadístico	W=1658.5	t=-0.801	t=0.274	W=897.5	W=825.0	W=1154.5	
Arbustos+Subarbustos	144.76 ± 29.28	36.19 ± 24.69	9.52 ± 3.76	36.19 ± 20.88	20.0 ± 7.51	29.52 ± 8.51	6.67 ± 2.66
<i>Asteraceae</i>		0.95 ± 0.95					
<i>Baccharis</i> spp.	2.86 ± 1.6	0.95 ± 0.95		0.95 ± 0.95	3.81 ± 2.98	8.57 ± 3.95	0.95 ± 0.95
<i>Boopis anthemoides</i>	17.14 ± 9.5		1.9 ± 1.33		3.81 ± 3.81		
<i>Brachyclados lycioides</i>	0.95 ± 0.95						
<i>Chuquiraga erinaceae</i>	1.9 ± 1.33	1.9 ± 1.33	1.9 ± 1.33			1.9 ± 1.33	
<i>Condalia microphylla</i>	1.9 ± 1.33	20.95 ± 14.34			2.86 ± 1.6	3.81 ± 2.27	
<i>Ephedra</i> spp.		1.9 ± 1.9					
<i>Grindelia brachystephana</i>					2.86 ± 2.86		
<i>Gutierrezia gilliesii</i>					0.95 ± 0.95		
<i>Hysterionica jasionoides</i>	19.05 ± 8.67						
<i>Larrea</i> spp.						13.33 ± 4.96	5.71 ± 2.55
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	77.14 ± 20.62		2.86 ± 1.6	33.33 ± 20.95	0.95 ± 0.95		
<i>Monttea aphylla</i>	7.62 ± 5.13	1.9 ± 1.9		0.95 ± 0.95	0.95 ± 0.95	0.95 ± 0.95	
<i>Schinus johnstonii</i>	16.19 ± 6.88	7.62 ± 7.62	0.95 ± 0.95		3.81 ± 1.82	0.95 ± 0.95	
<i>Senecio melanopotamicus</i>			1.9 ± 1.9	0.95 ± 0.95			

Tabla 2.2 Composición específica del banco de semillas permanente en diferentes historias de uso (promedio semillas. m⁻² ± EE). Números en negritas indican la especie dominante (p<0.05, t=test de Student). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

	UG	LU	BU	BG	B7	MG	HG
Gramíneas perennes							
<i>Bromus</i> spp.			0.95 ± 0.95				
<i>Jarava plumosa</i>		23.81 ± 23.81			0.95 ± 0.95	0.95 ± 0.95	
<i>Melica</i> sp.					6.67 ± 6.67		
<i>Nassella longiglumis</i>		1.19 ± 1.19					
<i>Nassella tenuis</i>	7.62 ± 2.86	447.62 ± 257.72	206.67 ± 40.31	82.67 ± 16.54	292.38 ± 80.03	18.1 ± 11.11	4.76 ± 1.94
Perennial grass		2.38 ± 1.37		3.81 ± 3.81			
<i>Piptochaetium napostaense</i>	0.95 ± 0.95		0.95 ± 0.95				
<i>Poa</i> spp.	84.76 ± 33.72	789.29 ± 42.79	83.81 ± 32.98	120 ± 40.39	103.81 ± 54.88	105.71 ± 102.16	
p	0.052	0.096	0.046	0.486	0.088	0.589	
t	-2.28	-1.971	2.359	-0.73	1.943	-0.563	
Dicotiledóneas perennes							
<i>Baccharis</i> sp.		33.33 ± 0	33.33 ± 0				
<i>Boopis anthemoides</i>	13.33 ± 0						
<i>Cereus</i> sp.				200 ± 0			
<i>Condalia microphylla</i>	38 ± 18.33	33.33 ± 0	33.33 ± 0		50 ± 16.66		
<i>Cyclolepis genistoides</i>		233.33 ± 0					
<i>Grindelia brachystephana</i>					33.33 ± 0		
<i>Hypochaeris</i> sp.					33.33 ± 0		
<i>Hysterionica jasionoides</i>	541.66 ± 454.33						
<i>Larrea divaricata</i>						33.33 ± 14.66	66.66 ± 14.66
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	160.66 ± 111.66		63.33 ± 23	66.66 ± 45	33.33 ± 0		
<i>Monttea aphylla</i>			33.33 ± 0				
<i>Oxalis lasiopetala</i>					66.66 ± 0		
<i>Prosopis flexuosa</i> var. <i>depressa</i>	16.66 ± 16.66						
<i>Schinus johnstonii</i>	126 ± 46.66		141.66 ± 55	16.66 ± 16.66	41.66 ± 8.33	16.66 ± 7.33	
<i>Senna aphylla</i>					33.33 ± 0		

Tabla 2.3 Composición específica del banco de semillas en diferentes historias de uso para plantas anuales (números en itálica) y para todas las especies halladas (promedio semillas. $m^{-2} \pm EE$). Números en negrita indican la especie dominante ($p < 0.05$, t=test de Student, W=test de Wilcoxon). Asteriscos indican especies exóticas. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

	UG		LU		BU		BG		B7		MG		HG	
Anuales	<i>845.71</i>	<i>± 126.0</i>	<i>654.29</i>	<i>± 166.36</i>	<i>4290.48</i>	<i>± 1097.32</i>	<i>3553.33</i>	<i>± 643.23</i>	<i>7680.0</i>	<i>± 1760.82</i>	<i>15541.9</i>	<i>± 1875.18</i>	<i>5563.81</i>	<i>± 894.93</i>
Dicotiledóneas														
<i>Bowlesia incana</i>	9.52	± 7.68			0.95	± 0.95	6.67	± 4.69	0.95	± 0.95	739.05	± 434.44	1985.71	± 690.41
<i>Daucus pusillus</i>	581.91	± 91.06	12.38	± 4.55	72.38	± 30.63	29.52	± 7.94	28.57	± 10.77	87.62	± 29.34		
<i>Erodium cicutarium</i> *	9.52	± 2.92	74.29	± 24.64	15.24	± 7.01	14.29	± 5.84			30.48	± 12.99	27.62	± 7.67
<i>Galium richardianum</i>	0.95	± 0.95	21.9	± 11.43	32.38	± 14.49	41.9	± 24.19	0.95	± 0.95	6.67	± 3.82		
<i>Gamochaeta</i> spp.	6.67	± 2.99	1.9	± 1.33	24.76	± 10.96	40.95	± 12.15	152.38	± 57.93	1111.43	± 481.62	530.48	± 161.13
<i>Herniaria cinerea</i> *	42.86	± 19.55			144.76	± 43.1	1553.33	± 326.65	7.62	± 5.13	13253.33	± 1785.01	560	± 227.92
<i>Medicago minima</i> *			0.95	± 0.95										
<i>Micropsis australis</i>													0.95	± 0.95
<i>Pelletiera verna</i>	5.71	± 2.15	447.62	± 137.19	3981.9	± 1099.06	1798.1	± 395.79	5546.67	± 1581.31	1.9	± 1.9	3.81	± 2.27
<i>Plantago patagónica</i>	141.9	± 37.26	22.86	± 9.93	5.71	± 2.15	21.9	± 6.55	34.29	± 16.02			0.95	± 0.95
<i>Spergula ramosa</i>	0.95	± 0.95	72.38	± 48.32	2.86	± 2.1	35.24	± 15.34	2.86	± 1.6				
Monocotiledóneas														
<i>Hordeum</i> sp.							0.95	± 0.95	5.71	± 4.83	34.29	± 16.71	2.86	± 1.6
<i>Schismus barbatus</i> *	45.71	± 43.77			9.52	± 5.39	10.48	± 4.05	1900	± 925.34	277.14	± 54.07	2451.43	± 328.67
p	<0.0001		0.0014		0.0069		0.635		<0.0001		<0.0001		0.0013	
Estadístico	W=1617.0		W=983.5		W=1017.0		t= -0.477		W=1641.0		W=710.5		W=969.5	

2.3.2 Banco de semillas de gramíneas perennes

El banco de semillas permanente del primer muestreo (BSP1) mostró diferencias significativas entre historias de uso, encontrándose la mayor abundancia en las clausuras con disturbios bajo y nulo, en contraposición con el pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego (Tabla 2.4).

El aporte de la lluvia de semillas en los sitios quemados aumentó significativamente la abundancia del BST, alcanzando valores similares a los de las clausuras sin quemar (Tabla 2.4).

Tabla 2.4 Banco de semillas de gramíneas perennes en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Letras minúsculas distintas indican diferencias entre los bancos de semillas en cada historia de uso (p<0.05, F=ANOVA). BSP1 y BSP2: banco de semillas permanente del primer y segundo muestreo, respectivamente; BST: banco de semillas transitorio, Transf: transformación aplicada a los datos, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	BSP1		BST		BSP2		p	F	Transf
UG	2515.48 ± 1934.71	C b	345.66 ± 144.66	B ab	93.33 ± 34.69	ABC a	0.045	4.058	ln(x+1)
LU	496.19 ± 174.83	C ab	414.33 ± 165	B a	1174.29 ± 253.54	D b	0.032	4.631	raíz
BU	57.14 ± 20.92	AB a	415.33 ± 176.66	B b	292.38 ± 41.99	BC b	0.009	7.177	raíz
BG	8.57 ± 3.5	A a	103.66 ± 43	AB b	206.48 ± 34.47	BC b	<0.0001	5.152	raíz
B7	36.19 ± 10.92	AB a	300 ± 89.33	B b	403.81 ± 93.53	C b	0.003	10.211	raíz
MG	161.9 ± 61.04	BC a	9.66 ± 3.33	A a	124.76 ± 111.74	AB a	0.095	2.886	raíz
HG	80.95 ± 61	AB a	5.66 ± 2.66	A a	4.76 ± 1.51	A a	0.095	2.886	raíz
p	0.005		<0.0001		<0.0001				
Estadístico	H=24.07		F=7.209		F=17.78				
Transf					raíz cuadrada				

Luego del período de reabastecimiento del banco a través de la lluvia de semillas y del período de reclutamiento de plántulas subsecuente, el BSP2 mostró un aumento de semillas en la clausura con disturbio y los sitios quemados (BSP1<BSP2) (Tabla 2.4). En la clausura sin disturbios se observó una tendencia opuesta, con un BSP2 menor luego de la lluvia de semillas y

reclutamiento, lo que posiciona a esta historia de uso entre las que poseen un BSP2 intermedio a bajo (Tabla 2.4).

2.3.2 a) Banco de semillas permanente de gramíneas perennes

Se encontraron diferencias entre micrositios únicamente en el BSP2 del pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego (BG), donde el micrositio de la mitad del canopeo a sotavento del arbusto mostró una mayor abundancia de semillas que la interisla con la misma orientación (Fig. 2.1, $F=3.896$, $p=0.007$, datos transformados a $\ln(x+1)$).

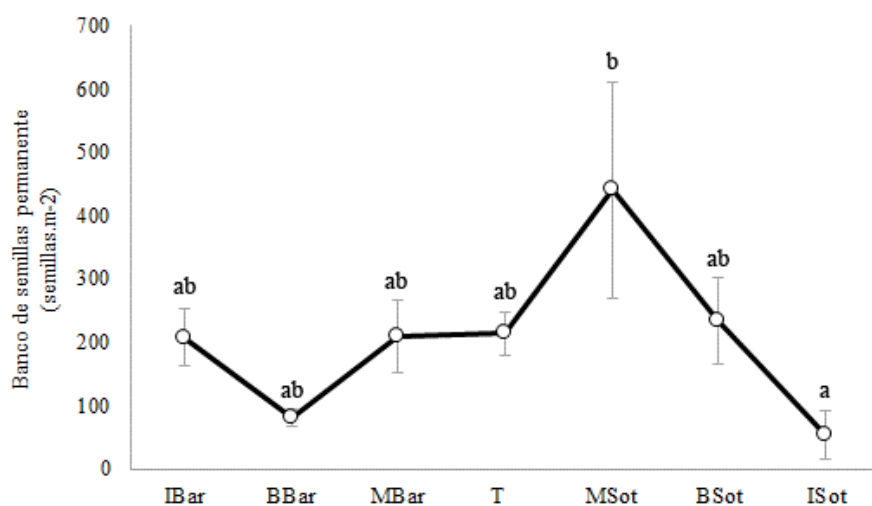


Figura 2.1 Banco de semillas permanente del segundo año (promedio semillas.m⁻² ± EE) de gramíneas perennes en pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego (BG). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios ($p<0.05$). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

Las comparaciones entre historias de uso según micrositio arrojaron diferentes resultados según el BSP. Es notable cómo micrositios en los que se observó la misma abundancia entre historias de uso para el BSP1, mostraron diferencias significativas entre sí en el BSP2 (Tabla 2.5). En la mayoría de los micrositios se observó un cambio desde un BSP1 abundante en clausuras con disturbios bajos o nulos en comparación con sitios quemados y pastoreados, hacia un BSP2 en el que los pastoreos quemados alcanzan la abundancia de las clausuras (Tabla 2.5).

Tabla 2.5 Banco de semillas permanente de gramíneas perennes en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). a) BSP1, año 2012; b) BSP2, año 2013. Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Transf: transformación aplicada a los datos, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

a

Historias de uso	Micrositios													
	IBar		BBar		MBar		T		MSot		BSot		ISot	
UG	273.33 ± 164.79	A	160 ± 64.46	B	73.33 ± 45.22	A	11513.33 ± 11139.36	D	740 ± 440.63	CD	700 ± 421.64	BC	846.67 ± 240.97	CD
LU	266.67 ± 132.92	A	513.33 ± 264.49	B	293.33 ± 137.19	A	413.33 ± 109.85	CD	646.67 ± 82.06	D	1140 ± 694.37	C	200 ± 135.81	BCD
BU	46.67 ± 29.06	A	40 ± 16.33	AB	53.33 ± 45.46	A	60 ± 24.49	ABC	100 ± 55.78	ABC	60 ± 30.55	AB	40 ± 40	AB
BG	6.67 ± 6.67	A	0 ± 0	A	20 ± 20	A	33.33 ± 18.26	AB	0 ± 0	A	0 ± 0	A	0 ± 0	A
B7	33.33 ± 21.08	A	33.33 ± 10.54	AB	13.33 ± 8.16	A	26.67 ± 12.47	A	26.67 ± 19.44	AB	26.67 ± 12.47	AB	93.33 ± 60.92	AB
MG	66.67 ± 18.26	A	20 ± 13.33	AB	213.33 ± 118.13	A	253.33 ± 92.86	BCD	366.67 ± 259.91	BCD	166.67 ± 110.55	ABC	46.67 ± 24.94	AB
HG	13.33 ± 8.16	A	60 ± 52.07	AB	53.33 ± 17	A	293.33 ± 269.03	ABCD	80 ± 45.46	ABC	53.33 ± 45.46	AB	13.33 ± 8.16	AB
p	0.0588		0.049		0.2723		0.025		0.0027		0.001		0.0045	
Estadístico	H=11.11		H=11.44		H=6.67		F=2.89		H=18.99		F=5.317		H=16.54	
Transf							ln(x+1)				raíz			

b

Historias de uso	Micrositios													
	IBar		BBar		MBar		T		MSot		BSot		ISot	
UG	20 ± 8.16	A	40 ± 26.67	AB	213.33 ± 149.67	AB	86.67 ± 30.91	AB	166.67 ± 66.67	AB	86.67 ± 30.91	BC	40 ± 40	A
LU	860 ± 426.28	B	1080 ± 401.88	C	1206.67 ± 262.13	C	1726.67 ± 394.74	C	1413.33 ± 358.95	CD	1226.67 ± 371.09	E	706.67 ± 320.49	BCD
BU	286.67 ± 96.95	B	233.33 ± 98.32	BC	400 ± 160.9	BC	266.67 ± 78.17	BC	426.67 ± 105.09	BCD	173.33 ± 38.59	CD	260 ± 93.93	AB
BG	206.67 ± 45.22	B	80 ± 13.33	ABC	208.33 ± 56.72	AB	213.33 ± 34.32	BC	440 ± 171.4	BCD	233.33 ± 69.39	CD	53.33 ± 37.42	A
B7	400 ± 160.55	B	360 ± 136.38	C	266.67 ± 113.53	AB	320 ± 148.17	BC	453.33 ± 123.2	BCD	380 ± 80.69	DE	646.67 ± 185.77	AB
MG	26.67 ± 12.47	A	13.33 ± 13.33	A	26.67 ± 26.67	AB	20 ± 8.16	A	726.67 ± 701.7	AB	20 ± 13.33	AB	40 ± 24.49	A
HG	6.67 ± 6.67	A	13.33 ± 8.16	A	0 ± 0	A	0 ± 0	A	6.67 ± 6.67	A	0 ± 0	A	6.67 ± 6.67	A
p	0.0002		0.0007		<0.0001		0.0002		<0.0001		<0.0001		<0.0001	
Estadístico	H=25.99		H=22.55		F=9.635		H=25.55		F=6.04		F=27.527		F=8.966	
Transf					raíz				ln(x+1)		ln(x+1)		raíz	

2.3.2 b) Banco de semillas transitorio de gramíneas perennes

Las comparaciones entre micrositios no mostraron diferencias significativas en el BST de gramíneas perennes en ninguna historia de uso. Sin embargo, las comparaciones entre historias de uso mostraron diferentes resultados dependiendo del micrositio desde el cual se realizaron (Tabla 2.6). El borde de barlovento mostró diferencias en el BST de gramíneas perennes coincidentes con la tendencia general de la Tabla 2.4, mientras que la mitad de canopeo y la interisla no mostraron diferencias significativas entre historias de uso. En el micrositio del tronco, los sitios clausurados con disturbios (BU y LU) mostraron un BST de gramíneas perennes más abundante que el sitio con pastoreo intenso sin quemar (HG). Los micrositios de sotavento expresaron las mismas diferencias entre historias de uso que los micrositios de barlovento, excepto en la interisla donde el pastoreo quemado recientemente mostró un BST mayor que los pastoreos sin quemar (MG y HG) y la clausura con evento de pastoreo (LU) (Tabla 2.6).

Con el fin de disminuir la variabilidad entre sitios, se analizaron diferencias entre micrositios con los datos de todas las historias de uso pero excluyendo a aquellas con un BST promedio menor a 50 semillas.m² (MG y HG), y se encontraron diferencias significativas. El BST de gramíneas perennes fue mayor en el micrositio de la mitad de sotavento que en micrositios de bordes e interislas (Fig. 2.2, H=14.46, p=0.0238).

Tabla 2.6 Banco de semillas transitorio de gramíneas perennes en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Transf: transformación aplicada a los datos, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	Micrositios													
	IBar		BBar		MBar		T		MSot		BSot		ISot	
UG	153.33 ± 107.81	AB	173.33 ± 26.67	C	200 ± 94.87	B	400 ± 163.64	ABC	1286.67 ± 949.65	B	80 ± 24.94	AB	126.67 ± 55.18	BCD
LU	273.33 ± 153.26	B	313.33 ± 154.78	C	340 ± 90.92	B	886.67 ± 431.61	BC	620 ± 250.91	B	393.33 ± 222.71	B	73.33 ± 58.12	ABC
BU	166.67 ± 52.7	B	153.33 ± 62	BC	313.33 ± 121.38	B	1360 ± 853.32	C	593.33 ± 305.58	B	180 ± 73.48	B	140 ± 38.59	CD
BG	100 ± 60.55	AB	6.67 ± 6.67	AB	133.33 ± 48.3	AB	166.67 ± 134.58	ABC	126.67 ± 46.43	AB	100 ± 43.46	AB	93.33 ± 50.99	ABCD
B7	213.33 ± 134.41	B	253.33 ± 136.87	ABC	493.33 ± 274.55	B	106.67 ± 33.99	ABC	406.67 ± 237.21	B	173.33 ± 61.82	B	453.33 ± 149.29	D
MG	6.67 ± 6.67	A	0 ± 0	A	0 ± 0	A	26.67 ± 12.47	AB	26.67 ± 19.44	A	6.67 ± 6.67	A	0 ± 0	A
HG	0 ± 0	A	6.67 ± 6.67	AB	0 ± 0	A	6.67 ± 6.67	A	13.33 ± 8.16	A	6.67 ± 6.67	A	6.67 ± 6.67	AB
p	0.0215		0.0064		0.004		0.003		0.0032		0.0225		0.0125	
Estadístico	H=13.81		H=15.85		H=18.11		F=4.524		H=19.36		H=14.06		H=14.67	

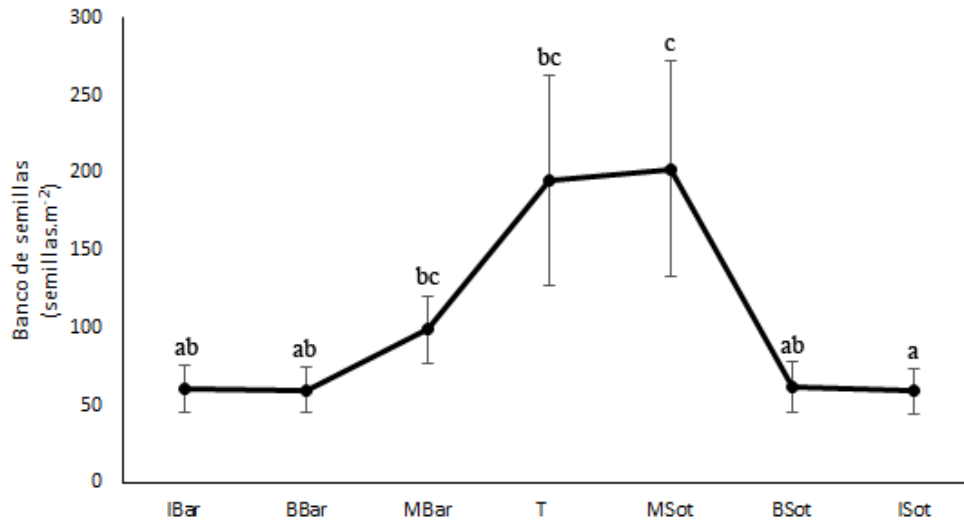


Figura 2.2 Banco de semillas transitorio (promedio semillas.m⁻² ± EE) de gramíneas perennes excluyendo sitios con menos de 50 semillas.m⁻² (MG y HG). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios (p<0.05). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

2.3.3 Banco de semillas permanente de especies anuales

Las plantas anuales mostraron diferencias significativas entre micrositios en el BSP de UG, con una mayor abundancia en el tronco y mitad de sotavento, y una menor abundancia en micrositios de barlovento (Fig. 2.3, F=5.552, p=0.001, datos transformados a ln(x+1)).

Al comparar historias de uso, como tendencia general se observó un mayor BSP de especies anuales en los sitios más disturbados en comparación con aquellos con un nivel de disturbio menor, especialmente en MG (Tabla 2.7). Las diferencias en la tendencia general se reflejaron en todos los micrositios excepto en el tronco, donde no se encontraron diferencias significativas entre historias de uso (Tabla 2.7). Por otro lado, las diferencias entre historias de uso a sotavento del arbusto fueron más marcadas que a barlovento, especialmente en la interisla donde sitios con BSP intermedio en otros micrositios mostraron diferencias significativas.

Tabla 2.7 Banco de semillas permanente de plantas anuales en sitios con diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas en la abundancia promedio del banco de semillas permanente entre historias de uso (p<0.05, F=ANOVA, H=Kruskal Wallis). Transf: transformación de los datos, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	General			Micrositios					
		IBar	BBar	MBar	T	MSot	BSot	ISot	
UG	845.6 ± 66.6 A	240 ± 114.2 A	400 ± 114 A	413.3 ± 246.9 A	1746.7 ± 457.8 A	1413.3 ± 227.7 AB	1006.7 ± 331.7 A	700 ± 52.7 AB	
LU	654.3 ± 305.6 A	326.7 ± 182.7 A	366.7 ± 181.6 A	400 ± 224.1 A	1053.3 ± 659.7 A	853.3 ± 407.8 A	1260 ± 823.2 A	320 ± 133.58 A	
BU	4290.3 ± 2615.3 AB	3406.7 ± 2221.1 AB	2220 ± 1231.8 AB	6666.7 ± 4264.9 AB	7206.7 ± 4936.6 A	4000 ± 2476.1 AB	4260 ± 2793.7 A	2273.33 ± 1689.88 AB	
BG	3553.3 ± 1305.6 AB	2526.7 ± 847.2 AB	4413.3 ± 2267.8 AB	4053.3 ± 3043.3 AB	3453.3 ± 1555.4 A	3020 ± 1536.7 AB	3880 ± 1264.6 AB	3526.67 ± 1582.45 BC	
B7	7680 ± 3539.6 BC	5626.7 ± 3468.7 AB	3773.3 ± 1901.9 AB	3920 ± 1230.5 AB	9286.7 ± 3346.8 A	8220 ± 4889.1 ABC	9846.7 ± 7582.7 AB	13086.67 ± 7557.21 BC	
MG	15542 ± 842.6 C	9240 ± 4477.4 B	10406.7 ± 3585.8 B	18940 ± 5645.7 B	11480 ± 4630.1 A	26406.7 ± 5512 C	16853.3 ± 3553.5 B	15466.67 ± 5149.62 C	
HG	5563.6 ± 1176 BC	3006.7 ± 1199.8 AB	3133.3 ± 1103.6 AB	5066.7 ± 1563.3 B	11093.3 ± 3945.4 A	8173.3 ± 2861.3 BC	5613.3 ± 1903.4 AB	2860 ± 909.91 BC	
p	0.0014	0.002	0.004	<0.0001	0.0531	0.0055	0.0197	0.0055	
Estadístico	H=21.73	H=18.28	H=15.06	H=18.31	H=12.42	F=6.579	F=4.138	F=4.66	
Transf						ln(x+1)	ln(x+1)	ln(x+1)	

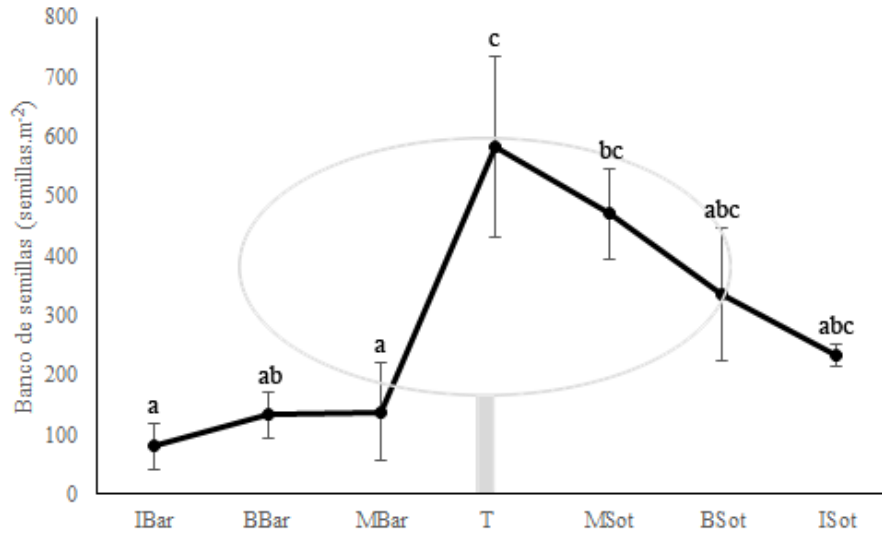


Figura 2.3 Banco de semillas (promedio semillas.m⁻² ± EE) de plantas anuales en el sitio clausurado sin disturbios (UG). Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios (p<0.05). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

2.3.4 Formación del banco de semillas

El ingreso de semillas de gramíneas perennes al banco fue homogéneo entre micrositios en todas las historias de uso, tanto durante el primero como durante el segundo período de exposición del suelo a la lluvia de semillas.

Luego del primer aporte de la lluvia de semillas, la formación del banco fue diferente entre historias de uso sólo en el micrositio de la mitad de barlovento, en donde la clausura sin disturbios formó un banco de semillas de gramíneas perennes mayor que los pastoreos quemados y el pastoreo intenso sin quemar (p=0.033, H=8.98). Las diferencias en ese micrositio desaparecieron luego de la segunda lluvia de semillas, y sólo se encontraron diferencias significativas en la tendencia general (al promediar los datos de los micrositios de cada isla). Esta tendencia mostró que las clausuras con menos disturbios formaron un banco de semillas de gramíneas perennes mayor que los pastoreos sin quemar (Fig. 2.4, H=19.09, p=0.0038).

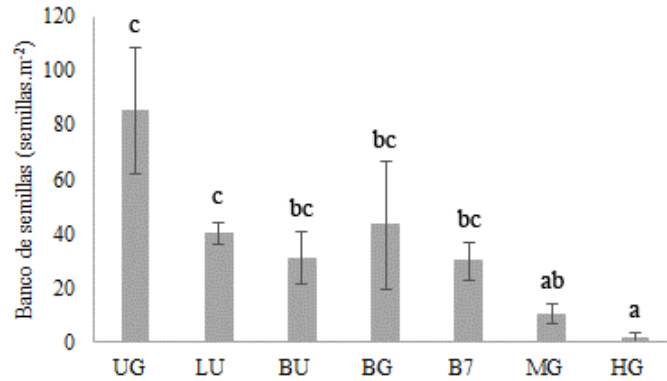


Figura 2.4 Incorporación de semillas al banco luego de dos períodos de lluvia de semillas (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de (p<0.05).UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

En las historias de uso con intensidades de disturbio altas y bajas, el aporte de dos períodos de lluvia de semillas aproximaron la abundancia de gramíneas perennes en el banco a los valores promedio normales del sitio correspondiente (Tabla 2.8). Mientras que en los sitios con un nivel intermedio de disturbio la abundancia del banco de semillas de gramíneas perennes aún se encontraba por debajo de lo normal (Tabla 2.8).

Tabla 2.8 Banco de semillas de gramíneas perennes (promedio semillas.m⁻² ± EE) en sitios con diferentes historias de uso (los datos de BG transformados a raíz cuadrada). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	Banco de dos años	Banco natural	p	t
UG	85.4 ± 23.36	345.66 ± 144.66	0.114	-1.776
LU	40 ± 3.87	414.33 ± 165	0.053	-2.269
BU	31.11 ± 9.55	415.33 ± 176.66	0.007	-3.614
BG	43.17 ± 23.67	103.66 ± 43	0.252	-1.235
B7	29.96 ± 6.83	300 ± 89.33	0.032	-2.663
MG	10.48 ± 3.5	9.66 ± 3.33	0.849	0.196
HG	1.9 ± 1.9	5.66 ± 2.66	0.291	0.295

La formación del banco de semillas de plantas anuales sólo mostró diferencias significativas entre micrositios en los pastoreos sin quemar. Luego de la primera lluvia de semillas, la formación del banco de plantas anuales fue menor en los micrositios bajo canopeo que en las interislas (Fig. 2.5). Estas diferencias fueron más marcadas en el sitio con pastoreo intenso (Fig. 2.5b).

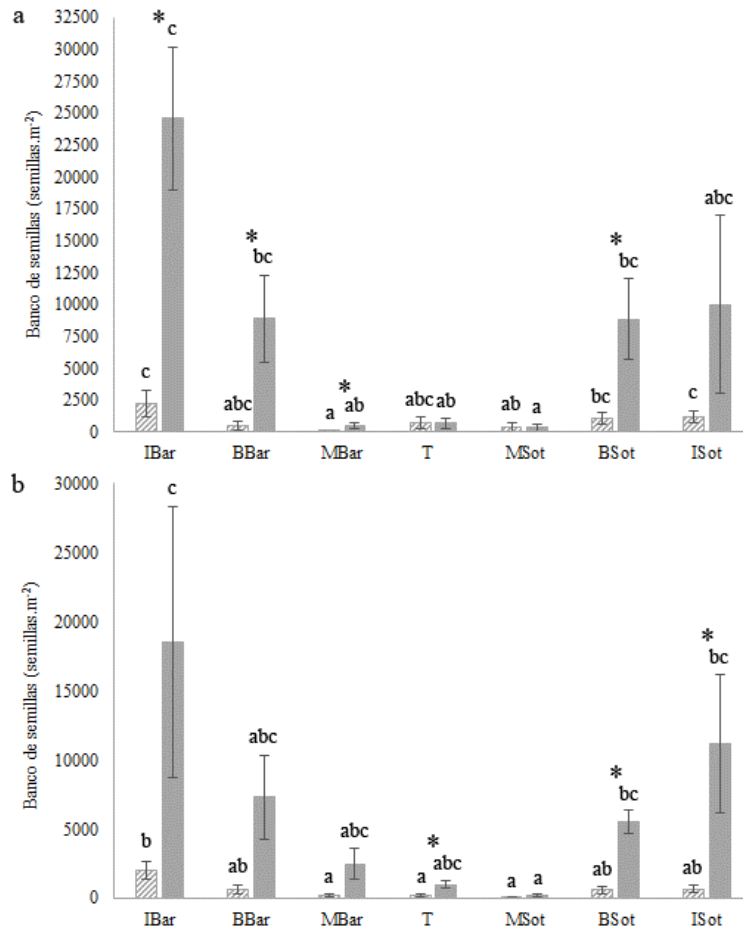


Figura 2.5 Incorporación de semillas de especies anuales al banco (promedio semillas.m⁻² ± EE) en un sitio con pastoreo intermedio (a) y un sitio con pastoreo intenso (b) luego de dos períodos de lluvia de semillas. Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios (p<0.05), asteriscos indican diferencias entre períodos de lluvia de semillas. Columnas rayadas: primer período de lluvia de semillas (a: H=16.43, p=0.0107; b: F=4.263, p=0.004), columnas lisas: segundo período de lluvia de semillas (a: F=6.539, p<0.0001; b: F=3.147, p=0.006; datos transformados a ln(x+1)). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

Luego de la segunda lluvia de semillas, las diferencias en la abundancia del banco de semillas de plantas anuales entre micrositios se acentuaron, permaneciendo la mitad de sotavento como el micrositio con la menor abundancia y las interislas y bordes de canopeo con la mayor (Fig. 2.5). Se observó un incremento significativo de semillas en el banco de plantas anuales luego de la segunda lluvia de semillas en algunos micrositios, generalmente en los más desprotegidos (Fig. 2.5).

2.4 Discusión

2.4.1 Efecto del viento predominante y la historia de uso sobre el banco de semillas de gramíneas perennes

En el caso del banco de semillas permanente del segundo muestreo (BSP2), los resultados no apoyaron la primera predicción, y tampoco la segunda, ya que no se encontraron diferencias significativas entre micrositios en los sitios con mayor disturbio pero sí en el pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego. Estas diferencias mostrarían un efecto del viento predominante sobre la formación y/o mantenimiento de BSP en sitios con pastoreo y quemas de más de diez años, aumentando la abundancia de semillas en micrositios más resguardados. La falta de diferencias entre micrositios en los pastoreos sin quemar podría deberse a la alta variabilidad entre muestras, lo que es común en zonas áridas (Maestre & Cortina 2005) e impide que los análisis estadísticos encuentren diferencias significativas. Una evidencia de esto podría verse en el hecho de que se encontraron diferencias entre micrositios en el BST cuando los datos de historias de uso con más de 50 semillas.m⁻² se analizaron juntos (aumentando el número de muestras). La tendencia general observada entre micrositios en este caso también mostró un efecto de la presencia del arbusto sobre la formación o mantenimiento del BST. Pero en contraposición con las predicciones planteadas, este efecto no ocurrió bajo condiciones de pastoreo continuo y sin quemas. En general, los sitios

con pastoreo sin quemar mostraron un banco de semillas de gramíneas perennes sumamente escaso. En sistemas similares se describió una baja abundancia del banco de semillas en las interislas (Aguiar & Sala 1997, Bertiller 1998, Fernández et al. 2002, Caballero et al. 2008), esto sumado a la baja cobertura vegetal en sitios pastoreados (que promueve una elevada pérdida de semillas por el viento) podría explicar la baja abundancia del banco de semillas.

Estudios previos en las mismas historias de uso (excepto LU y B7) mostraron que la lluvia de semillas se distribuye de manera homogénea entre las interislas y la mitad del canopeo (Leder et al. 2015). Si bien este estudio no incorporaba en el diseño de muestreo posibles efectos del viento predominante, las diferencias en el banco de semillas transitorio entre micrositios descritas en este Capítulo podrían ser atribuidas a un movimiento horizontal de semillas causado por el viento teniendo en cuenta que la mayor concentración de semillas se encontró en micrositios al resguardo de los arbustos. Por lo tanto, sería evidente la existencia de un efecto diferencial del viento predominante sobre la formación o el mantenimiento del banco de semillas transitorio a nivel de micrositio, pero este efecto sería detectable sólo en sitios donde existe una abundancia de semillas elevada o intermedia.

El BST de gramíneas perennes bajo condiciones de pastoreo siguió un patrón similar al descrito por Leder et al. (2015) en la lluvia de semillas de este grupo para las mismas historias de uso. Una escasa lluvia de semillas tendría como resultado una baja disponibilidad de semillas para ingresar al banco, derivando en una baja tasa de “formación” o “renovación”. La baja abundancia del BST parece indicar que, además del fenómeno descrito, los procesos para retener las semillas en el banco también son escasos (ya sea por remoción de semillas por erosión o predación, o por una alta tasa de germinación) (Marone et al. 1998, Mayor et al. 2003, Fenner & Thompson 2005). De esta manera, estos resultados apoyan la hipótesis de los efectos negativos del ganado sobre la formación y mantenimiento del banco de semillas (Chambers 2000, Caballero et al. 2008).

La mayor disponibilidad de semillas en sitios clausurados al ganado fue observada en la lluvia de semillas por Leder et al. (2015) y por otros autores en el banco de semillas (Mayor et al. 2003). Sin embargo, la clausura sin disturbios mostró una disminución en el BSP que podría estar asociada a un reclutamiento elevado o a una elevada tasa de mortalidad o predación de semillas. Por otro lado, es interesante el aumento del BSP en las clausuras con disturbio y en los pastoreos quemados. Este aumento podría ser explicado por una abundante lluvia de semillas, por falta de estímulos de germinación y/o una baja predación/mortalidad de semillas en el banco.

Los resultados presentados apoyan parcialmente la tercera predicción, ya que algunos sitios quemados mostraron un banco de semillas de gramíneas perennes similar a los sitios menos disturbados, especialmente en el BSP. Estudios con fuegos controlados en zonas cercanas al área de estudio mostraron una mayor cobertura de pastos perennes deseables cinco años después de la ocurrencia del fuego, probablemente por un aumento en el uso del agua, luz y/o nutrientes como resultado de la reducción de la cobertura de leñosas (Peláez et al. 2010). Este aumento en cobertura podría verse reflejado en una mayor producción de semillas en el sitio recientemente quemado (seis años antes del muestreo).

Las especies dominantes en el BST de gramíneas perennes (*Poa* spp. en clausura sin disturbios y *N. tenuis* en pastoreos sin quemar) apoyan la cuarta predicción. Las semillas de *Poa* spp. poseen tricomas que le permiten anclarse a la superficie del suelo, pero no posee mecanismos que faciliten su enterramiento. Además, deben incorporarse a la ecuación los efectos negativos del ganado sobre las gramíneas con pocas y densas varas floríferas con muchas semillas (O'Connor & Pickett 1992), como esta especie, y los efectos negativos del pastoreo sobre la cobertura, densidad y frecuencia de *P. ligularis* en sistemas similares (Bóo et al. 1993, Mayor et al. 2003, Morici et al. 2006, Funk et al. 2012, Peter et al. 2013, Franzese et al. 2015). *Nassella tenuis*, en cambio, es una especie naturalmente abundante bajo disturbios (Fernández et al. 2009, Peter et al. 2013) y sus semillas tienen una gran capacidad dispersiva como resultado de una arista larga y espiralada en el

fruto, y un eficiente mecanismo de anclaje y enterramiento compuesto por una combinación entre la arista y el antopodio (O'Connor 1991, Chambers 2000). Estas características de *N. tenuis* pueden resultar en una ventaja sobre *Poa* spp. respecto a la dispersión de semillas y su al ingreso al banco. A su vez, estos resultados coinciden con lo descrito por Leder et al. (2015) en la lluvia de semillas para los mismos sitios y por Mayor et al. (2003) en el banco del Caldenal.

Sin embargo, en la clausura quemada (BU), la especie dominante en el banco difiere de la dominante en la lluvia de semillas. En este sitio la lluvia de semillas se encontraba dominada por *P. speciosa* (Leder et al. 2015), una gramínea no palatable. El hecho de que esta especie no se encuentre representada en el banco de semillas coincide con estudios realizados en otros ecosistemas (Ghermandi 1997, Mayor et al. 2003, Pazos & Bertiller 2007), donde su dominancia en el estrato herbáceo no se reflejó en el banco. Esto podría deberse a que la especie posee semillas grandes que podrían ser preferidas por insectos y/o microroedores (Fenner & Thompson 2005) lo que resultaría en una baja disponibilidad de semillas para ingresar al banco, y que además su gran tamaño puede influir en su capacidad penetrar el suelo (Thompson 1993). En el sitio pastoreado con mayor recuperación post-fuego (BG) la lluvia de semillas estuvo dominada por *Poa* spp. (Leder et al. 2015), sin embargo *N. tenuis* dominó el BST. Una explicación a estas diferencias podría ser la baja capacidad dispersiva de las semillas de *Poa* spp. (Pazos & Bertiller 2007) que podría dificultar la formación de un banco horizontalmente homogéneo que permita una mejor representación de esta especie en todas las muestras y, además, permanecer cerca de la planta madre puede aumentar el riesgo de que las semillas sean predadas (Fenner & Thompson 2005).

Los resultados de las diferencias entre el banco de semillas de historias de uso según micrositios describen una gran heterogeneidad horizontal en la abundancia del banco. Esto podría acarrear problemas en estudios en los que se realiza la toma de muestras al azar, arrojando resultados que podrían no cumplir con los objetivos planteados en estudios del banco de semillas en ecosistemas de arbustales áridos y semi-áridos.

2.4.2 Efecto del viento predominante y la historia de uso sobre el banco de semillas de especies anuales

Una de las características de las especies anuales es su capacidad de responder ante cambios en la disponibilidad de recursos, y estos cambios están causados frecuentemente por disturbios (Beever et al. 2006). Teniendo en cuenta esto, las diferencias en el BSP de plantas anuales entre historias de uso reflejan la intensidad de disturbio en cada sitio, ya que para la formación de un banco de semillas funcional debe existir una alta disponibilidad de semillas con habilidad necesaria para ingresar al suelo (Fenner & Thompson 2005). Para esto, las semillas deben ser capaces de anclarse a la superficie del suelo y enterrarse a una profundidad que les provea estabilidad y, al mismo tiempo, no impida que reciba el estímulo de germinación (perdiendo su funcionalidad) (Fenner & Thompson 2005).

Por lo tanto, los resultados del BSP de anuales coinciden con la tercera predicción y apoyan el gradiente de disturbio que se propuso en el Capítulo 1: sitios con una larga historia de uso relacionada a un disturbio continuo como el pastoreo o con un disturbio severo como el fuego y poco tiempo de recuperación, parecen comportarse como sitios con disturbios “fuertes” con un BSP de plantas anuales abundante. Por otro lado, sitios con más años de recuperación post-fuego parecen mostrar un disturbio “intermedio” cuando son pastoreados, tendiendo a “bajos” cuando son clausurados al ganado. Mientras que sitios con muchos años de clausura o con largos períodos de recuperación antes y después del impacto de un disturbio como el pastoreo también representan una situación de disturbio “bajo”. Además, el hecho de que en sitios con disturbios altos e intermedios el BSP de plantas anuales estuviese total o parcialmente dominado por especies adventicias refuerza la propuesta de las intensidades de los disturbios. Esto se explica por las características de las especies anuales que se vuelven invasoras, ya que tienen ciclos de vida cortos con una madurez precoz, una elevada producción de semillas de pequeño tamaño con una gran capacidad dispersiva y

formas que facilitan su entrada al banco de semillas (Fenner & Thompson 2005, Venable et al. 2008, Franzese et al. 2015).

Varios estudios describieron un aumento de *S. barbatus* y otras anuales adventicias (como *Herniaria cinerea*) bajo condiciones de pastoreo (Distel & Bóo 1995, Mayor et al. 2003, Pucheta et al. 2011, Busso et al. 2016), y Cano (1988) propone la presencia de estas especies como indicador de malas prácticas de manejo del pastoreo. La dominancia de *Pelletiera verna* en el área quemada puede deberse a que sus semillas son menos vulnerables al daño por fuego, ya que posee una baja relación superficie/volumen (Fenner & Thompson 2005). No existe mucha información acerca de *Daucus pusillus*, la especie dominante en el sitio clausurado sin disturbios. Es considerada una hierba no forrajera y Morici et al. (2003) encontraron esta especie solo a una distancia de 2000-2500 metros de la aguada, lo que podría indicar que, si bien no es consumida por el ganado, es negativamente afectada por el mismo. Esto explicaría la dominancia de *D. pusillus* en la lluvia de semillas en clausuras (Leder 2012) y en el banco en este caso.

Las comparaciones entre historias de uso por micrositio mostraron, para el lado de barlovento, un mayor BSP de anuales en el sitio moderadamente pastoreado sin quemar que en los sitios con disturbios bajos. El sitio con mayor disturbio (HG) no se diferenció de las demás historias de uso en la interisla y el borde de barlovento, y esto podría deberse a la gran exposición a los vientos predominantes en estos micrositios. Tal como se describió en el Capítulo 1, las áreas cubiertas con especies anuales de bajo porte y/o con suelo desnudo son mayores bajo este tipo de disturbios (Fuls 1992, Allington & Valone 2013). La escasa cobertura de vegetación en estos micrositios no disminuiría la velocidad del viento. Bajo este disturbio severo la formación del BSP de anuales podría ser dificultosa en estos micrositios, no necesariamente por una baja disponibilidad de semillas, sino por complicaciones para el anclaje de semillas y su entrada al banco en suelos altamente compactados por el pisoteo del ganado (Fuls 1992). La falta de diferencias en el micrositio del tronco muestra que el centro del canopeo presentaría un microambiente similar entre

las historias de uso en cuanto al mantenimiento del BSP de plantas anuales. En el lado de sotavento se encontraron diferencias similares al lado de barlovento, excepto por la interisla, donde los pastoreos quemados tuvieron un BSP de plantas anuales más abundante que la clausura con disturbio (LU). Estos resultados podrían indicar que, después de la ocurrencia del fuego, la interisla de sotavento se convierte en un micrositio seguro, aunque disturbado, para el establecimiento de plantas de anuales, que luego producirá un aumento en el BSP.

2.4.3 Efecto del viento predominante y la historia de uso sobre la formación del banco de semillas

La falta de diferencias entre micrositios en la formación del banco de semillas de gramíneas perennes podría indicar que las diferencias observadas en algunas historias de uso se deben a efectos sobre el mantenimiento de las semillas en el banco. Partiendo de un banco formado de manera homogénea, las pérdidas/ganancias de semillas en los distintos micrositios podrían estar asociadas a la remoción provocada por el viento, a diferencias en el estímulo que reciben las semillas para germinar y/o a un distinto grado de exposición (o vulnerabilidad) a la predación (Marone et al. 1998, 2008, Mayor et al. 2003).

Las diferencias en la abundancia de semillas ingresadas al banco entre historias de uso sigue un patrón similar al de la lluvia de semillas descrito por Leder et al. (2015) en los sitios de estudio. Sin embargo, si bien el pastoreo quemado presenta un ingreso de semillas mayor al esperado por su lluvia de semillas (similar a los pastoreos sin quemar), su abundancia aún es baja en comparación con la encontrada en los bancos “maduros”.

Por otro lado, la formación del banco de semillas de plantas anuales responde a las predicciones planteadas pero de forma opuesta a lo esperado. En este sentido, existiría un efecto relacionado al viento predominante pero este aumentaría la concentración de semillas en los

micrositios con mayor exposición. Estos resultados podrían explicarse por el comportamiento general de las especies anuales, que aprovechan la formación de *gaps* en los ambientes con disturbios (Franzese et al. 2009). Como sus semillas poseen una baja capacidad de dispersión (Venable et al. 2008), ingresarían al banco en los mismos micrositios en los que se desarrollarían las plantas madre.

2.5 Conclusión

En contra de las predicciones planteadas, en sitios con mayor disturbio no se observó un efecto facilitador del arbusto en la formación o mantenimiento del banco de semillas. El efecto facilitador existiría en sitios con disturbios moderados, bajos o nulos, desapareciendo cuando aumenta su intensidad, y afectaría el mantenimiento del banco de semillas, no así su formación. Un importante desafío para la conservación de especies deseables (como los pastos perennes palatables) es entender cuáles son las características de los micrositios con bancos de semillas abundantes en cada historia de uso. Luego, sería necesario promover estrategias de manejo que permitan la replicación de estas características en micrositios donde el mantenimiento del banco de semillas es escaso. La escasez de semillas en el banco observada en sitios con pastoreo, como único disturbio, y en algunos micrositios en las demás historias de uso, podría ser el resultado de una combinación entre: baja producción de semillas en el ambiente que rodea al micrositio, dificultades para la fijación al suelo o para el enterramiento, elevada mortalidad de semillas por predación o senescencia, gran estímulo para la germinación pero una elevada mortalidad de plántulas, o pérdida de semillas del suelo por la acción del viento.

Este estudio concluye en un pronóstico preocupante, ya que sitios con pastoreo continuo como único disturbio mostraron un banco de semillas de gramíneas perennes extremadamente escaso, sin indicios de recuperación bajo las condiciones actuales. Por otro lado, el fuego parece tener un efecto positivo sobre la dinámica del banco de semillas de gramíneas perennes, mostrando

una tendencia al aumento del banco de semillas permanente en todos los casos analizados. Sin embargo, las características del fuego deben ser controladas, ya que estudios en sistemas similares muestran que temperaturas altas durante la quema y condiciones de sequía post-fuego pueden promover una gran mortalidad de plantas y causar efectos opuestos a los deseados.

Capítulo 3: Procesos de facilitación en micrositios de interislas bajo distintas historias de uso

3.1 Introducción

La distribución de la vegetación del Monte en islas e interislas concentra procesos negativos asociados al pastoreo en los espacios desprovistos de cobertura arbustiva (Fuls 1992, Allington & Valone 2013), entre los que se destacan la defoliación y la compactación del suelo. Estos procesos impactan, finalmente, tanto en la abundancia de la lluvia de semillas de estos sitios pastoreados (Leder et al. 2015) como en el banco de semillas de especies perennes en las interislas, como se mencionó en el Capítulo 2 y en estudios en sistemas similares (Caballero et al. 2008). Por otro lado, la redistribución de propágulos y nutrientes luego de un incendio (Bóo et al. 1996, Ravi & D'Odorico 2009) podría impulsar la recuperación de los espacios interislas. Esta recuperación podría acelerarse, especialmente, si se recurre a interacciones que promueven la facilitación entre plantas, como se observó en otros ambientes degradados de zonas áridas (Cortina et al. 2011).

Los efectos de las plantas sobre sus vecinos dependen de un balance entre efectos negativos (como la competencia por recursos) y efectos positivos (como la protección contra la desecación, la erosión eólica y el pastoreo), siendo los últimos efectos los involucrados en procesos de facilitación (Callaway 2007). El resultado del balance entre estos efectos depende de la capacidad adaptativa de las especies interactuantes (determinadas por su identidad), el ambiente y microambiente donde se da la interacción, el estadio en el que se encuentra cada especie (Soliveres et al. 2014), y las variaciones dadas en un gradiente de estrés y/o disturbios (Schöb et al. 2013). La evaluación de la co-ocurrencia entre posibles plantas nodriza y las demás especies de una comunidad es común en estudios que evalúan interacciones de facilitación (Soliveres et al. 2014). Sin embargo, en la mayoría de los casos (como en el Capítulo 2) se buscan procesos de facilitación en islas maduras y/o establecidas, dominadas por individuos adultos. Si bien existen trabajos que indagan en el efecto

de dos especies consideradas nodriza sobre el banco de semillas y el reclutamiento de plántulas (Bisigato & Bertiller 2004b), es necesario considerar este efecto con relación al viento predominante en la zona. Comprender qué grupos funcionales actúan como nodriza facilitando el establecimiento de otras especies a su alrededor aportaría al entendimiento de procesos clave en el funcionamiento de los sistemas pastoriles del Monte rionegrino, lo que podría brindar herramientas para la promoción de formas de manejo específicas que los impulsen o los aletarguen, según su efecto (Gaitán et al. 2014). Para la identificación del tipo de planta que mejor actúa como nodriza es necesario tener en cuenta que, en ambientes áridos, los procesos facilitadores prevalecen sobre la competencia entre plantas adultas y reclutantes (Gómez-Aparicio 2009). Por lo que tanto los arbustos como las gramíneas, las cuales compiten con los reclutantes en ambientes más fértiles, podrían propiciar beneficios sobre el banco de semillas y/o el reclutamiento de plántulas en ambientes áridos y semiáridos (Gómez-Aparicio 2009). Por tanto, el objetivo de este capítulo es evaluar cómo influyen diferentes grupos funcionales sobre el banco de semillas y el reclutamiento de plántulas en espacios interislas.

Sobre la base de las hipótesis planteadas en el Capítulo 1 y en relación con el objetivo de este capítulo, se realizan las siguientes predicciones:

Predicción 1: En sitios pastoreados el banco de semillas y el reclutamiento de plántulas de todos los grupos funcionales será mayor a sotavento que a barlovento de las plantas nodriza y que en micrositios sin protección.

Predicción 2: En sitios quemados y en sitios clausurados al ganado, el banco de semillas y el reclutamiento de plántulas de todos los grupos funcionales no mostrarán diferencias asociadas a plantas nodriza o en micrositios sin protección.

3.2 Materiales y Métodos

Los muestreos se realizaron en las interislas de las historias de uso descritas en el Capítulo 1 y en un sitio extra localizado en el mismo cuadro que el sitio quemado en 2007 y que representa su control no quemado (NB7, grazed and not burnt in 2007).

3.2.1 Diseño del muestreo

Para evaluar los efectos de las plantas aisladas consideradas “nodriza” sobre el banco de semillas germinable (BSG) y el reclutamiento de plántulas, se realizaron muestreos entre la primavera de 2014 y el otoño de 2016. Para estudiar el BSG, en espacios interislas se seleccionaron micrositios sin protección (n=5), gramíneas perennes (n=5) y arbustos (n=5) creciendo aislados, y separados al menos un metro de islas consolidadas. En todos los casos, se eligieron individuos que no contaran con plantas adultas de ninguna especie bajo su canopeo, y arbustos con menos de 50 cm de diámetro. En la primavera de 2014 se tomaron muestras de suelo en cinco micrositios: a barlovento y sotavento de cada planta “nodriza” y en micrositios sin protección. Con este muestreo se buscó analizar el banco de semillas permanente, ya que en esa época no existe una lluvia de semillas importante y se encuentran en el banco aquellas semillas que no germinaron durante el otoño. Se utilizó un muestreador de 10 cm de diámetro. Las muestras correspondieron a los primeros 5 cm de profundidad de suelo e incluyeron la hojarasca en superficie. Luego de la recolección, fueron tamizadas con un tamiz de 0.5 mm y llevadas a cámara de germinación por 30 días a 23-26°C y 8 hs de luz diarias. Transcurrido ese período, se realizó una estratificación húmeda, colocando las muestras a 5°C por 30 días, después de lo cual volvieron a las condiciones originales durante cinco meses más. Posteriormente se las incubó en invernáculo, donde se alcanzaron temperaturas máximas promedio de 34°C y mínimas de 5°C, con un fotoperíodo promedio de 11 hs de luz y 13 hs oscuridad. Semanalmente se contaron y extrajeron las plántulas emergidas, identificándolas hasta el nivel de especie siempre que fuese posible.

Para evaluar si existen procesos de facilitación sobre el reclutamiento de plántulas se seleccionaron plantas aisladas de gramíneas perennes (n=5) y arbustos (n=5) siguiendo el mismo criterio que en el experimento anterior. En cada “nodriza” se seleccionaron dos microsítios (uno a barlovento y otro a sotavento) y se marcaron de manera permanente parcelas de 30x30 cm. Los microsítios fueron muestreados a fines de cada estación, comenzando después de las primeras lluvias de otoño (abril de 2015) y terminando a comienzos del otoño siguiente (marzo de 2016). En cada visita se registraron todas las plántulas presentes en los microsítios, diferenciándolas hasta el nivel de especie siempre que fuese posible. En cada micrositio se posicionó una grilla de 10x10 cuadrados de 4 cm² para registrar la cantidad de cuadrículas donde las especies se encontraban presentes como un *proxy* del número de plántulas. En el momento en que se escogieron los microsítios, los individuos que presentaban un crecimiento significativo (más de tres macollos y/o signos de fructificación como cañas floríferas secas) fueron identificados y registrados como “adultos”, para evitar registrarlos como reclutantes en las visitas sucesivas (Bisigato & Bertiller 2004b).

3.2.2 Análisis estadístico

Teniendo en cuenta que ninguna especie fue consistente en su aparición entre y/o dentro de cada historia de uso, se sumaron los datos en grupos funcionales: arbustos+subarbustos, gramíneas perennes y plantas anuales. El grupo arbustos+subarbustos tuvo una baja frecuencia de aparición, por lo que sus datos no se analizaron estadísticamente. Para identificar la especie dominante en cada grupo se realizaron test de Student (t), cuando se contaba sólo con dos especies, o Kruskal Wallis (H) cuando se comparaban más de dos especies y/o los datos no cumplían requisitos de homocedasticidad aun luego de aplicar transformaciones. En cada historia de uso se comparó la abundancia del BSG entre “nodrizas”/micrositio sin protección, orientaciones y sus combinaciones con ANOVA factorial (“nodrizas”/micrositio sin protección x orientaciones). Los supuestos se cumplieron sólo en los siguientes casos: analizando el BSG de plantas anuales en UG, LU, BU, B7

y MG (datos de UG y MG transformados a raíz cuadrada); y el BSG de gramíneas perennes en LU, BU, BG y B7 (datos sin transformar). En los casos restantes los análisis se realizaron por partes utilizando el test no paramétrico de comparación de medias Kruskal Wallis. Para cada análisis, las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Los análisis estadísticos sobre el reclutamiento de plántulas se realizaron con los datos del final de la temporada de muestreo para las gramíneas perennes (marzo 2016) y del mes de junio para las especies anuales, considerando a este valor como la cantidad de plántulas establecidas. La dinámica de reclutamiento se analizó con test de Student (t) para muestras relacionadas, comparando la abundancia de plántulas entre estaciones de muestreo sucesivas (valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo IV). En los casos en los que no se cumplieron supuestos, se realizaron las comparaciones con el test no paramétrico de Wilcoxon (W). Se utilizaron los mismos test estadísticos para evaluar diferencias entre la abundancia de plántulas gramíneas perennes y plantas anuales, y entre orientaciones para cada grupo funcionales en todas las historias de uso. Por otro lado, se analizaron diferencias en el reclutamiento entre las historias de uso y las “nodrizas” utilizando como réplica el promedio entre orientaciones. En el caso de las plantas anuales, se realizó ANOVA factorial (historias de uso x “nodriza”) utilizando los datos sin transformar. El reclutamiento de gramíneas perennes se analizó mediante el test no paramétrico de comparación de medias Kruskal Wallis, al no cumplir los supuestos de ANOVA. En todos los casos, las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Se consideraron estudios de caso, contrastando historias de uso asociadas a tres intensidades de pastoreo, sin otro disturbio (clausura, pastoreo intermedio y pastoreo intenso) y a una combinación de pastoreo y diferente tiempo de recuperación post-fuego (pastoreo sin quemar, pastoreo con siete años de recuperación y pastoreo con 12 años de recuperación). Los datos se analizaron con ANOVA (F) o Kruskal Wallis (H) en los casos en los que no se cumplían supuestos; mediante el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2009) e IBM SPSS Statistics versión 19.

3.3 Resultados

3.3.1 Banco de semillas germinable asociado a plantas “nodriza” bajo diferentes historias de uso

Se registraron un total de 15 especies en el BSG, cuatro gramíneas perennes, un subarbusto y diez especies anuales. Dentro de las gramíneas perennes la especie más abundante en el BSG fue *Nassella tenuis*, gramínea nativa forrajera (Tabla 3.1). Entre las plantas anuales, las especies dominantes en el BSG fueron exóticas en la mayoría de las historias de uso (Tabla 3.2).

Las comparaciones entre “nodrizas” y orientaciones (y sus combinaciones) no mostraron diferencias significativas en ninguna historia de uso. Por lo tanto, se promediaron los datos correspondientes a las orientaciones para testear diferencias entre la abundancia de gramíneas perennes vs. plantas anuales en el BSG dentro de cada historia de uso, usando los datos de las “nodrizas” y micrositios sin protección como réplicas (Tabla 3.3). Las plantas anuales fueron más abundantes que las gramíneas perennes en el BSG de todos los sitios pastoreados y de la clausura sin disturbios, mientras que las clausuras con disturbios no presentaron diferencias entre las abundancias de estos grupos (Tabla 3.3).

Tabla 3.1 Composición específica del banco de semillas germinable de gramíneas perennes y arbustos+subarbustos en cada historia de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). El valor medio de la/s especie/s dominante/s de cada grupo figura/n en negrita (p<0.05). H: test de Kruskal Wallis, t: test de Student, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

	UG	LU	BU	BG	B7	MG	HG
Gramíneas perennes	4 ± 2.21	48 ± 14.92	34.67 ± 9.33	33.33 ± 8.82	17.33 ± 5.48	6.67 ± 3.33	5.33 ± 3.69
Gramínea perenne		2.67 ± 1.85	2.67 ± 2.67	6.67 ± 3.33	2.67 ± 1.85	1.33 ± 1.33	1.33 ± 1.33
<i>Nassella longiglumis</i>			1.33 ± 1.33				
<i>Nassella tenuis</i>	2.67 ± 1.85	44 ± 14.49	26.67 ± 7.2	25.33 ± 7.01	13.33 ± 4.3	4 ± 2.21	4 ± 2.93
<i>Pappostipa speciosa</i>			2.67 ± 1.85	1.33 ± 1.33	1.33 ± 1.33		
<i>Poa</i> spp.	1.33 ± 1.33	1.33 ± 1.33	1.33 ± 1.33			1.33 ± 1.33	
p	0.561	0.0002	<0.0001	0.0014	0.0094	0.4293	0.412
Estadístico	t=0.586	H=7.82	H=11.39	H=6.68	H=3.52	H=0.32	t=0.828
Arbustos+subarbustos	2.67 ± 1.85						
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	2.67 ± 1.85						

Tabla 3.2 Composición específica del banco de semillas germinable de especies anuales en cada historia de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican especies adventicias. El valor medio de la/s especie/s dominante/s de cada grupo figura/n en negrita (p<0.05). H: test de Kruskal Wallis, t: test de Student, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

	UG	LU	BU	BG	B7	MG	HG
Especies anuales	53.33 ± 17.53	38.67 ± 11.81	54.67 ± 14.26	144 ± 42.37	229.3 ± 42	544 ± 126.8	652 ± 135
<i>Bowlesia incana</i>						1.33 ± 1.33	2.67 ± 1.85
<i>Daucus pusillus</i>	1.33 ± 1.33						
<i>Erodium cicutarium</i> *		2.67 ± 1.85		1.33 ± 1.33		2.67 ± 1.85	
<i>Facelis retusa</i> (Lam) Sch. Bip./ <i>Micropsis</i> <i>australis</i>						1.33 ± 1.33	6.67 ± 2.72
<i>Galium richardianum</i>				2.67 ± 2.67			
<i>Gamochaetaspp.</i>	6.67 ± 2.72	9.33 ± 4.09	4 ± 2.21	28 ± 15.24	52 ± 21.09	56 ± 18.33	448 ± 116.02
<i>Herniaria cinerea</i> *	28 ± 14.74	12 ± 4.25	33.33 ± 13.05	93.33 ± 34.16	14.67 ± 6.96	142.67 ± 37.09	32 ± 10.09
<i>Pelletiera verna</i>	1.33 ± 1.33	2.67 ± 2.67	6.67 ± 3.33	4 ± 2.21	12 ± 4.67	8 ± 3.49	29.33 ± 10.24
<i>Plantago patagonica</i>	4 ± 2.21				52 ± 16.45		1.33 ± 1.33
<i>Schismus barbatus</i> *	6.67 ± 3.33	4 ± 2.21	9.33 ± 3.61	10.67 ± 5.68	77.33 ± 29.73	317.33 ± 98.04	110.67 ± 25.15
p	0.2317	0.1386	0.0102	<0.0001	0.0083	<0.0001	<0.0001
Estadístico	H=2.78	H=2.90	H=6.22	H=15.23	H=11.39	H=67.24	H=63.43

Tabla 3.3 Abundancia del banco de semillas germinable de plantas anuales (A) y gramíneas perennes (G) en diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Transf.: transformación aplicada a los datos (st: sin transformar), Estad.: valor del estadístico del test aplicado (t: test de Student, W: test de Wilcoxon). La media del grupo dominante en cada historia de uso figura en negrita (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso, A: plantas anuales, G: gramíneas perennes.

Historia de uso	Grupo	Media	± EE	Transf.	Estad.	p																																																								
UG	A	16.3	± 5.3	raíz	t=4.054	0.001																																																								
	G	1.11	± 0.59				LU	A	12.96	± 4.62	st	t=-0.27	0.791	G	14.44	± 4.81	BU	A	17.41	± 4.5	st	t=1.211	0.246	G	11.48	± 3.27	BG	A	42.96	± 12.6	raíz	W=289	0.0169	G	10	± 2.98	B7	A	73.7	± 13.3	ln(x+1)	W=343.5	<0.0001	G	5.56	± 1.8	MG	A	164.1	± 44.5	st	W=345	<0.0001	G	1.85	± 1.17	HG	A	203	± 41.2	st	W=344
LU	A	12.96	± 4.62	st	t=-0.27	0.791																																																								
	G	14.44	± 4.81				BU	A	17.41	± 4.5	st	t=1.211	0.246	G	11.48	± 3.27	BG	A	42.96	± 12.6	raíz	W=289	0.0169	G	10	± 2.98	B7	A	73.7	± 13.3	ln(x+1)	W=343.5	<0.0001	G	5.56	± 1.8	MG	A	164.1	± 44.5	st	W=345	<0.0001	G	1.85	± 1.17	HG	A	203	± 41.2	st	W=344	<0.0001	G	1.48	± 1.48						
BU	A	17.41	± 4.5	st	t=1.211	0.246																																																								
	G	11.48	± 3.27				BG	A	42.96	± 12.6	raíz	W=289	0.0169	G	10	± 2.98	B7	A	73.7	± 13.3	ln(x+1)	W=343.5	<0.0001	G	5.56	± 1.8	MG	A	164.1	± 44.5	st	W=345	<0.0001	G	1.85	± 1.17	HG	A	203	± 41.2	st	W=344	<0.0001	G	1.48	± 1.48																
BG	A	42.96	± 12.6	raíz	W=289	0.0169																																																								
	G	10	± 2.98				B7	A	73.7	± 13.3	ln(x+1)	W=343.5	<0.0001	G	5.56	± 1.8	MG	A	164.1	± 44.5	st	W=345	<0.0001	G	1.85	± 1.17	HG	A	203	± 41.2	st	W=344	<0.0001	G	1.48	± 1.48																										
B7	A	73.7	± 13.3	ln(x+1)	W=343.5	<0.0001																																																								
	G	5.56	± 1.8				MG	A	164.1	± 44.5	st	W=345	<0.0001	G	1.85	± 1.17	HG	A	203	± 41.2	st	W=344	<0.0001	G	1.48	± 1.48																																				
MG	A	164.1	± 44.5	st	W=345	<0.0001																																																								
	G	1.85	± 1.17				HG	A	203	± 41.2	st	W=344	<0.0001	G	1.48	± 1.48																																														
HG	A	203	± 41.2	st	W=344	<0.0001																																																								
	G	1.48	± 1.48																																																											

El BSG de gramíneas perennes no cumplió los supuestos, aun aplicando transformaciones, por lo que su abundancia se analizó utilizando el test no paramétrico de comparación de medias Kruskal Wallis, tanto para comparaciones entre historias de uso según “nodriza”/micrositio sin protección como según orientación (Fig. 3.1a y Fig. 3.2). Como tendencia general, el BSG de gramíneas perennes fue mayor en los sitios quemados con mayor tiempo de recuperación que en los sitios sin quemar (Fig. 3.1a, H=16.78, p=0.0013). Para el BSG de plantas anuales se analizaron diferencias en su abundancia entre historias de uso y “nodrizas” utilizando ANOVA bifactorial (historias de uso x “nodriza”/micrositio sin protección) (Fig. 3.1b y Tabla 3.4). Este BSG mostró

una abundancia que coincide con el grado de disturbio, siendo mayor en los pastoreos sin quemar y disminuyendo hacia las clausuras (Fig. 3.1b, $F=20.77$, $p<0.0001$, datos transformados a $\ln(x+1)$).

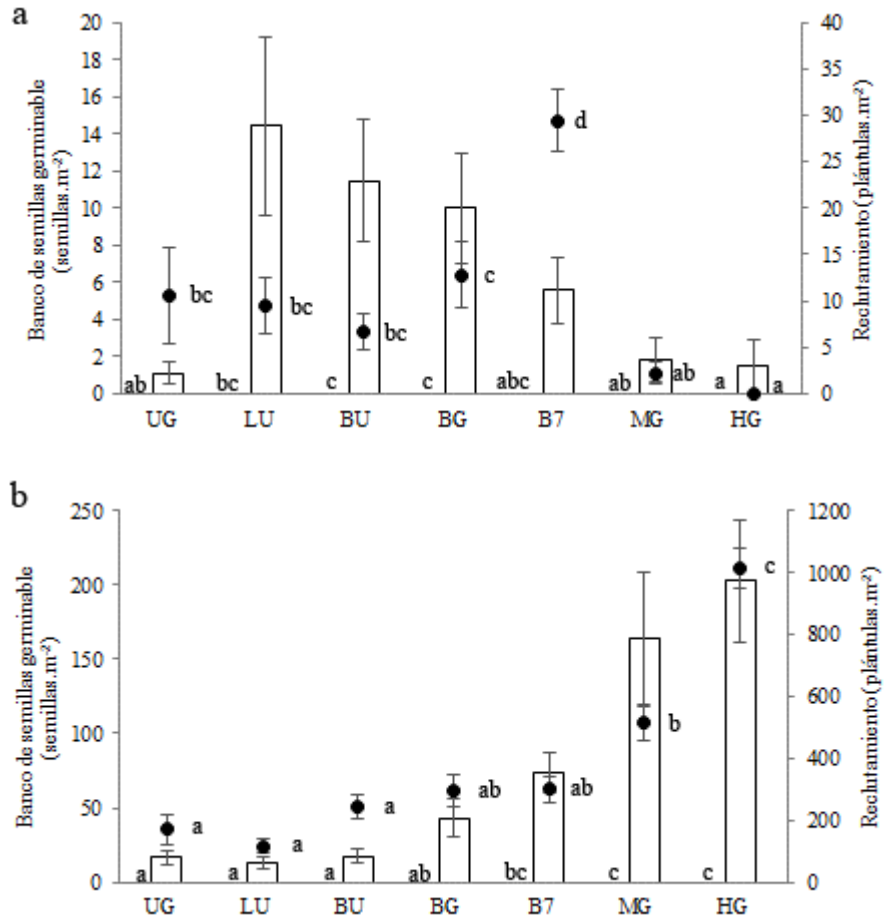


Figura 3.1 Banco de semillas germinable (columnas) y reclutamiento de plántulas (puntos) de gramíneas perennes (a) y plantas anuales (b) en diferentes historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p<0.05$). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Si bien no se encontraron diferencias entre micrositios para ninguna historia de uso, la comparación entre historias de uso mostró resultados distintos según el micrositio. En el micrositio de sotavento de las “nodrizas”, el BSG de gramíneas perennes, fue mayor en las clausuras con disturbio que en la clausura sin disturbio y el pastoreo intenso sin quemar ($H=11.79$, $p=0.0276$, Fig. 3.2). No se encontraron diferencias significativas entre historias de uso en los micrositios a

barlovento de las “nodrizas” y aquellos sin protección ($H=5.86$, $p=0.2887$; $H=5.17$, $p=0.2021$, respectivamente).

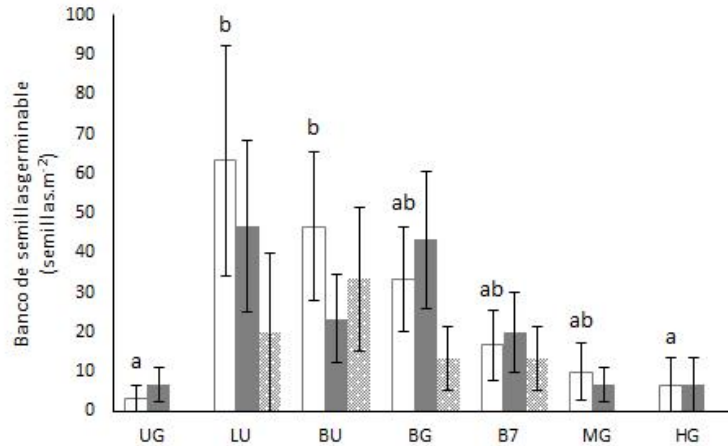


Figura 3.2 Abundancia del banco de semillas germinable de gramíneas perennes en diferentes historias de uso según micrositio (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) en el BSG de cada micrositio entre diferentes historias de uso. Columnas blancas: sotavento, columnas grises: barlovento, columnas punteadas: micrositios sin protección. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

La abundancia del BSG de plantas anuales mostró diferencias entre historias de uso similares en “nodrizas” arbustivas y gramíneas, coincidiendo además con la tendencia general antes descrita (mayor abundancia en pastoreos sin quemar que en clausuras) (Tabla 3.4, “nodrizas” gramíneas: $F=8.334$, $p < 0.001$; “nodrizas” arbustos: $F=8.965$, $p < 0.0001$). Sin embargo, en los micrositios sin protección el BSG de plantas anuales fue más abundante en el pastoreo intenso sin quemar que en las clausuras y el pastoreo con mayor tiempo de recuperación (Tabla 3.4, $F=4.763$, $p < 0.0001$).

Tabla 3.4 Abundancia del banco de semillas germinable de plantas anuales entre historias de uso en general y según “nodriza”/micrositio sin protección (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05). Letras minúsculas distintas indicando diferencias entre “nodriza”/micrositio sin protección en la historia de uso correspondiente (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historia de uso	"Nodriza"					
	Arbusto		Gramínea		Sin protección	
UG	21,11 ± 11.97	AB	18,89 ± 10.63	AB	8,89 ± 4.16	A
LU	10 ± 6.67	A	15,56 ± 10.45	A	13,33 ± 8.16	A
BU	7,78 ± 2.83	A	31,11 ± 9.4	AB	13,33 ± 6.48	A
BG	31,11 ± 8.89 ab	ABC	80 ± 29.53 b	ABC	17,78 ± 12.96 a	A
B7	71,11 ± 28.78	ABCD	90 ± 18.71	BC	60 ± 23.47	AB
MG	160 ± 32.56	CD	254,44 ± 121.06	C	77,78 ± 34.78	AB
HG	218,89 ± 89.18	D	258,89 ± 66.08	C	131,11 ± 58.2	B

3.3.2 Reclutamiento asociado a plantas “nodriza” bajo diferentes historias de uso

El análisis de la dinámica anual de reclutamiento de gramíneas perennes mostró una tendencia general sin épocas de aumento significativo en el reclutamiento en ninguna historia de uso (Fig. 3.3), por el contrario, en algunos casos se evidenció un decrecimiento en la cantidad de plántulas. Por otro lado, en todas las historias de uso se observó un aumento significativo en el reclutamiento de plantas anuales entre marzo y junio, declinando hacia el comienzo del verano (Fig. 3.3). Al observar la dinámica de los dos grupos, el detrimento en el reclutamiento de gramíneas perennes podría estar asociado al aumento en el reclutamiento de plantas anuales, ya que en sitios donde se observó una disminución significativa de plántulas de gramíneas entre marzo y junio se partió de una situación donde el reclutamiento de este grupo fue mayor que el de las especies anuales (o igual) y esta relación se invirtió en junio (Tabla 3.5).

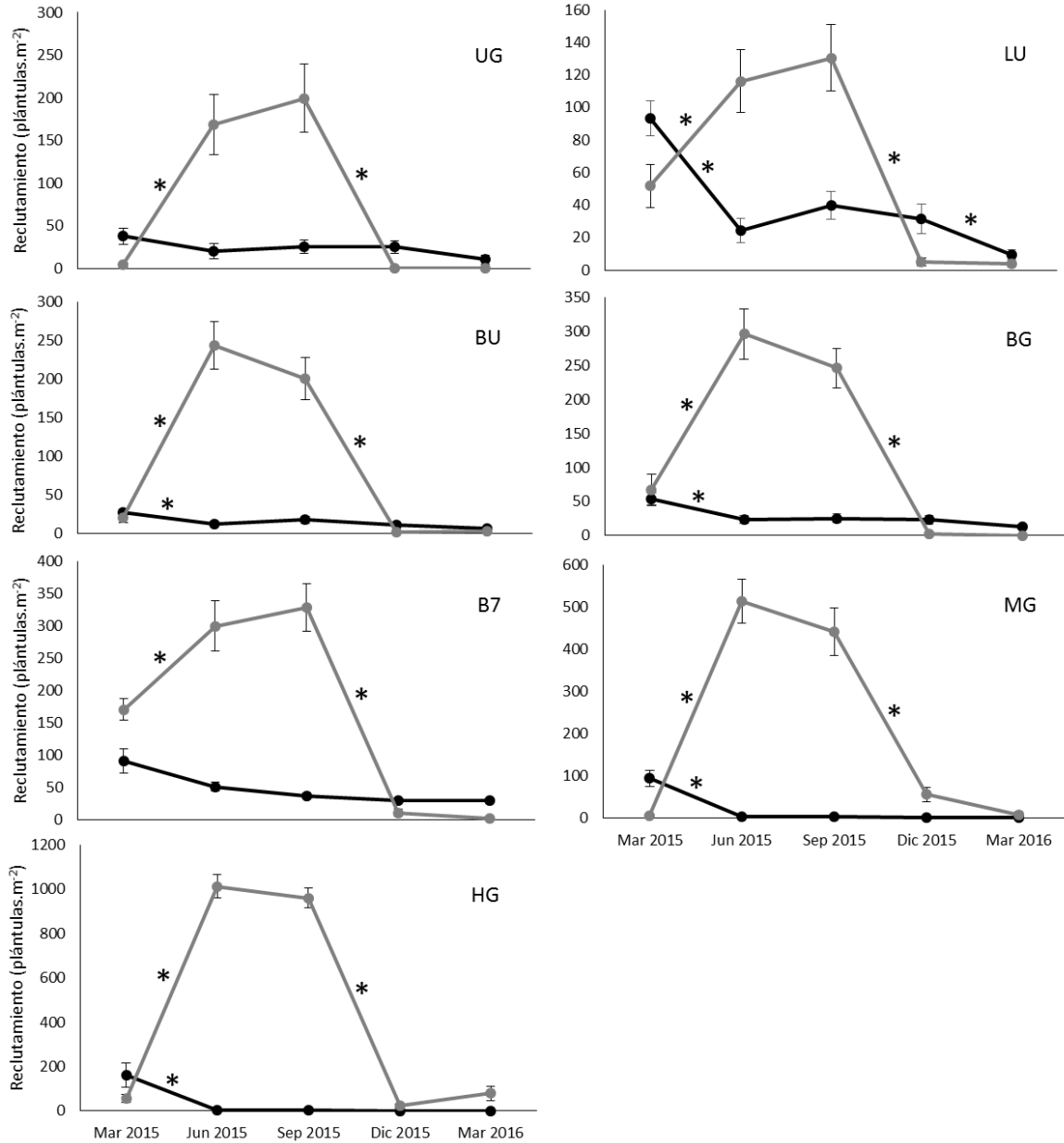


Figura 3.3 Dinámica anual de reclutamiento de plantas anuales (línea gris) y gramíneas perennes (línea negra) en diferentes historias de uso consecutivas (promedio semillas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican diferencias significativas entre estaciones ($p < 0.05$). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Tabla 3.5 Reclutamiento de plántulas de especies anuales y de gramíneas perennes en diferentes historias de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). El grupo dominante de cada mes en cada historia de uso figura en negrita (p<0.05). Transf.: transformación aplicada a los datos (st: sin transformar), Estad.: valor del estadístico del test aplicado (t: test de Student, W: test de Wilcoxon). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	Mes de muestreo	Grupo	Media ± EE	Transf.	Estad.	p
UG	Marzo 2015	A	4.44 ± 2.16		t=-3.895	0.001
		G	37.78 ± 10.07			
	Junio 2015	A	168.89 ± 47.3	ln(x+1)	t=4.724	<0.0001
		G	20.56 ± 12.14			
LU	Marzo 2015	A	51.67 ± 16.83	ln(x+1)	t=-2.184	0.042
		G	93.33 ± 8.99			
	Junio 2015	A	116.11 ± 24.41	ln(x+1)	t=3.714	0.002
		G	24.44 ± 9.27			
BU	Marzo 2015	A	20 ± 6.99	ln(x+1)	t=-0.818	0.424
		G	27.22 ± 5.4			
	Junio 2015	A	243.89 ± 37.49	raíz	t=8.664	<0.0001
		G	122.78 ± 4.76			
BG	Marzo 2015	A	66.67 ± 30.65		W=95	0.4476
		G	53.89 ± 7.86			
	Junio 2015	A	296.11 ± 50.76	ln(x+1)	t=7.703	<0.0001
		G	23.89 ± 5.04			
B7	Marzo 2015	A	170.56 ± 18.52		t=2.817	0.011
		G	91.11 ± 25.37			
	Junio 2015	A	300 ± 43.12	ln(x+1)	t=7.384	<0.0001
		G	51.11 ± 8.06			
MG	Marzo 2015	A	6.11 ± 2.68		W=61	0.0007
		G	94.44 ± 24.55			
	Junio 2015	A	513.89 ± 54.48	raíz	t=14.431	<0.0001
		G	3.89 ± 1.67			
HG	Marzo 2015	A	55.56 ± 24.78	raíz	t=-1.059	0.304
		G	162.78 ± 63.32			
	Junio 2015	A	1013.33 ± 63.3		W=155	<0.0001
		G	3.33 ± 2.77			

No se encontraron diferencias significativas entre orientaciones en ninguna historia de uso, para ninguno de los grupos funcionales considerados. El reclutamiento de gramíneas perennes fue mayor en el pastoreo quemado con menor tiempo de recuperación que en las demás historias de uso (Fig. 3.1a, $H=30.92$, $p<0.0001$). El reclutamiento de plantas anuales fue mayor en los pastoreos sin quemar que en las clausuras (Fig. 3.1b, $F=38.309$, $p<0.0001$). No se encontró un efecto del tipo de “nodriza” sobre el reclutamiento de plantas anuales en ninguna historia de uso. El reclutamiento de gramíneas perennes solo mostró diferencias entre “nodrizas” en el pastoreo con más años de recuperación post-fuego, donde las gramíneas resultaron mejores nodrizas que los arbustos ($t= -3.397$, $p=0.009$, datos sin transformar).

3.3.3 Estudio de caso: efecto del pastoreo sobre el BSG y el reclutamiento

El análisis del pastoreo como único disturbio mostró que, si bien no existen diferencias significativas en el BSG permanente de gramíneas perennes entre estas historias de uso, este grupo mostró un mayor reclutamiento en la clausura sin disturbios que en el pastoreo intenso (Fig. 3.4a, BSG: $F=0.105$, $p=0.901$; Reclutamiento: $H=3.98$, $p=0.037$).

Las plantas anuales mostraron mayor BSG permanente en el pastoreo intenso que en la clausura; mientras que el reclutamiento siguió el patrón de intensidad del disturbio, siendo mayor en el sitio con mayor intensidad de pastoreo, seguido por el pastoreo intermedio (Fig. 3.4b, BSG: $F=25.47$, $p<0.0001$, datos transformados a $\ln(x+1)$; Reclutamiento: $F=58.706$, $p<0.0001$, datos sin transformar).

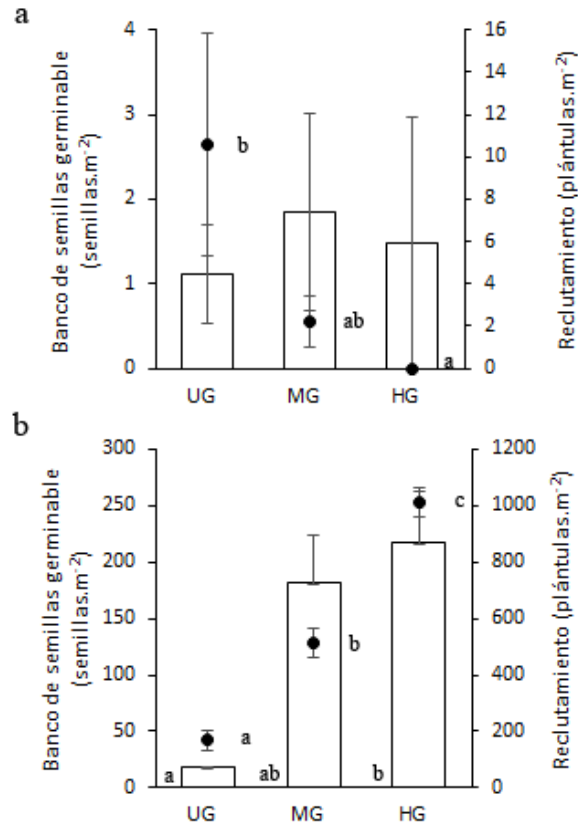


Figura 3.4 Banco de semillas germinable (columnas) y reclutamiento de plántulas (puntos) de gramíneas perennes (a) y especies anuales (b) (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso ($p < 0.05$). UG: clausura sin disturbios, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

3.3.4 Estudio de caso: efecto conjunto de la quema y el pastoreo sobre el BSG y el reclutamiento

El BSG permanente de gramíneas perennes no mostró diferencias asociadas al efecto del fuego, mientras que el reclutamiento aumentó luego de siete años de recuperación post-fuego, volviendo a los valores originales después de 12 años de recuperación (Fig. 3.5a, BSG: $F=0.708$, $p=0.499$; Reclutamiento: $F=9.602$, $p=0.001$; datos sin transformar).

Las especies anuales mostraron un aumento del BSG permanente a siete años de la quema respecto a los valores sin quemar (Fig. 3.5b, $F=5.293$, $p=0.009$, datos sin transformar), luego de 12 años de recuperación estas diferencias desaparecen. Sin embargo, el reclutamiento de plantas anuales no se modificó por efecto del fuego (Fig.3.5b, $F=1.739$, $p=0.195$, datos sin transformar).

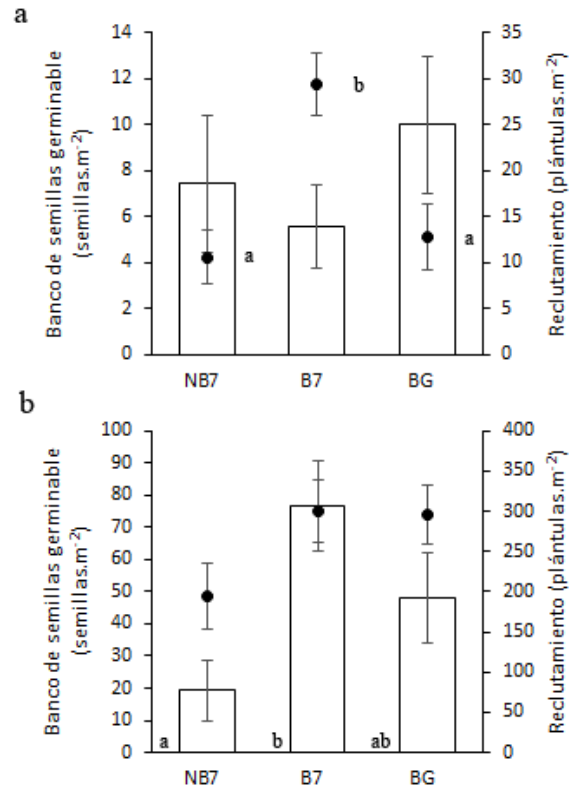


Figura 3.5 Banco de semillas germinable (columnas) y reclutamiento de plántulas (puntos) de gramíneas perennes (a) y especies anuales (b) (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre historias de uso (p<0.05). NB7: pastoreo sin quemar, B7: pastoreo quemado hace seis años, BG: pastoreo quemado hace diez años.

3.4 Discusión

3.4.1 Influencia de plantas “nodriza” sobre el banco de semillas germinable

La baja abundancia de semillas de arbustos y subarbustos en el BSG podría deberse a que, en general, son pocas las semillas de especies perennes que conforman el BSG permanente (ver Capítulo 2), lo que indicaría una baja capacidad de ingreso o persistencia en el banco, ya sea por elevadas germinación o mortalidad (Marone et al. 1998).

La dominancia de *N. tenuis* en el BSG puede estar asociada a una dominancia en cobertura, ya que sus características anatómicas (hojas densas, cortas y pubescentes) podrían otorgarle ventajas en el ambiente hostil de las interislas (Grace 1998). De esta manera, una mayor cobertura

podría verse reflejada en una mayor producción de semillas y un gran aporte al BSG. Los resultados indican que su dominancia en interislas es homogénea, permitiéndole colonizar no sólo los micrositios vacantes fuera de canopeo (Pazos & Bertiller 2007) sino también los micrositios asociados a plantas aisladas. En las historias de uso con un disturbio continuo, como el pastoreo, el BSG permanente estuvo dominado por semillas de especies anuales, lo que coincide con estudios en otros sistemas semiáridos (Marone et al. 1998).

El BSG permanente de gramíneas perennes parece estar favorecido por disturbios moderados, como se observó en sitios con más de diez años de recuperación post-fuego. A su vez, el BSG permanente de especies anuales disminuye en estos sitios en comparación con aquellos con pastoreo continuo como único disturbio, lo que ofrecería una mejor oportunidad para el desarrollo de las gramíneas perennes en estos sistemas. Si bien no se cuenta con datos previos a la ocurrencia de los incendios, se podría pensar que, partiendo de condiciones similares a los pastoreos no quemados, la retracción de las especies anuales puede deberse al efecto negativo del fuego sobre semillas pequeñas (Fenner & Thompson 2005), o a un agotamiento del banco por germinación masiva luego de la liberación de competencia (Auld & Denham 2006). Por otro lado, las gramíneas con epizoocoria (como *N. tenuis*) suelen estar protegidas del fuego gracias a sus mecanismos de enterramiento (O'Connor 1991), lo que explicaría su aumento en sitios quemados.

Las especies anuales pueden ser buenas colonizadoras y son consideradas especies pioneras, que luego serán desplazadas por especies tardías del proceso sucesional (Bran et al. 2007). Sin embargo, ante la ausencia de períodos de descanso, continuarían dominando en el BSG. Bajo pastoreo continuo, la especie dominante en el BSG es *Schismus barbatus*, una gramínea anual exótica altamente invasora con potencial para desplazar a las nativas invernales (Pucheta et al. 2011). Esta especie tiende a dispersar semillas desde las islas hacia los espacios abiertos (Venable et al. 2008) y, en la zona, tiene un buen desarrollo en las interislas, lo que reforzaría el aporte de semillas en estos espacios. Las semillas de *S. barbatus* no aparentan poseer estrategias dispersivas

específicas, más que ser producidas en abundancia y poseer un tamaño pequeño (Pake & Venable 1996). Si bien las especies anuales desérticas no presentan una gran capacidad de dispersión (Venable et al. 2008), en el área de estudio *S. barbatus* se encuentra presente en todas las historias de uso (en menor o mayor abundancia). Además, la forma y el tamaño de sus semillas le otorgan la capacidad de formar un banco de semillas permanente (Ruprecht et al. 2015), lo cual representa una buena estrategia ya que, ante condiciones adversas que impidan su fructificación y posterior reabastecimiento del banco, el stock de semillas reservadas le permitiría persistir hasta la próxima temporada de reclutamiento y/o aprovechar nuevos disturbios (Fenner & Thompson 2005).

A pesar de no encontrarse diferencias entre orientaciones, los resultados sugieren que el lado de barlovento de las “nodrizas” es igual en todas las historias de uso, mientras que el lado de sotavento de las gramíneas las clausuras posee un mayor BSG. Si bien se seleccionaron gramíneas con tamaño de corona similar, al no estar sujetas a remoción de biomasa por pastoreo, en las clausuras mantiene mayor cantidad de biomasa aérea que, probablemente, proporciona mayor protección en el lado de sotavento. Sin embargo, es necesario realizar mediciones de las condiciones microambientales de estos micrositios para poder atribuir las diferencias al efecto provocado por la “nodriza” y, a su vez, comprobar estadísticamente las diferencias de tamaño observadas entre las “nodrizas” graminosas de distintas historias de uso. Es posible que las diferencias entre orientaciones en estas historias de uso no sean estadísticamente significativas debido a la gran variabilidad que poseen los datos. Estos resultados no apoyan la primera predicción, ya que se esperaba que los sitios pastoreados mostraran diferencias en el banco de semillas entre orientaciones.

No se pudo identificar un efecto positivo asociado a procesos de facilitación de las plantas adultas consideradas “nodriza” sobre la formación o mantenimiento del BSG de gramíneas perennes. Estos resultados no coinciden con lo descrito para sistemas similares (Bertiller 1998, Bisigato & Bertiller 2004a), donde se encontró una mayor densidad de semillas de gramíneas

perennes cerca de plantas de *N. tenuis*. La ausencia de diferencias significativas entre micrositios podría deberse a que la especie de gramínea perenne dominante en el BSG de la mayoría de las historias de uso fue *N. tenuis*, cuyos propágulos poseen mecanismos de fijación que, partiendo de una lluvia de semillas homogénea entre islas e interislas (Leder et al. 2015), facilitaría la formación de un BSG también homogéneo. Es remarcable la falta de diferencias entre “nodrizas” en los sitios clausurados, ya que en estas historias de uso las gramíneas presentan un porte considerablemente mayor que en sitios pastoreados, por lo que se esperaban diferencias entre su efecto y el provocado por los arbustos.

Las “nodrizas” gramíneas sí tendrían un efecto facilitador sobre la formación o mantenimiento del BSG permanente de especies anuales en pastoreos con recuperación post-fuego, probablemente debido a que recuperarían su cobertura más rápido que los arbustos luego del fuego (Bran et al. 2007) y a que la cobertura de anuales aumenta después de una quema, aprovechando el disturbio (Fenner & Thompson 2005, Peláez et al. 2010).

La clausura sin disturbios presentó resultados casi paradójicos, mostrando un BSG con dominancia de especies anuales. Estudios previos en la misma clausura mostraron una gran cobertura de *Poa ligularis* entre las gramíneas perennes (Peter et al. 2013) en comparación con los sitios pastoreados. Como se mencionó en el Capítulo 2, las semillas de esta especie presentan dificultades para ingresar al suelo, por lo que su abundancia en la vegetación establecida no se refleja en el banco de semillas. Por lo tanto, podría considerarse que la alta proporción de especies anuales sobre el total es debida más a la escasez de semillas de gramíneas perennes en el BSG que a una gran abundancia de semillas de especies anuales.

3.4.2 Influencia de plantas “nodriza” sobre el reclutamiento de plántulas

La dinámica anual de plántulas muestra que el reclutamiento de gramíneas perennes en los espacios interislas es muy escaso. Además de la dificultad en el establecimiento dada por las

condiciones ambientales hostiles observadas en estos micrositios (Fuls 1992, Busso et al. 2012), la superposición del reclutamiento de este grupo con el de las especies anuales podría considerarse un agravante.

La falta de efecto de las “nodrizas” sobre el BSG se refleja también en el reclutamiento en la mayoría de las historias de uso, apoyando lo encontrado para sitios pastoreados y clausurados en sistemas similares cuando la cantidad de semillas en el banco se encuentra estandarizada (Bisigato & Bertiller 2004b). Es decir, si partimos de un BSG similar, la falta de diferencias en el reclutamiento entre micrositios indicaría condiciones similares para la germinación y establecimiento en cada uno de ellos. Por lo tanto, no se encontraron evidencias que apoyen la hipótesis de facilitación en estos casos, pero tampoco se encontraron evidencias de competencia entre las plantas “nodriza” y los reclutantes, en consonancia con lo propuesto por otros autores (Defossé et al. 1997, Bisigato & Bertiller 2004b). La recuperación post-fuego en sitios pastoreados, en cambio, promueve una facilitación en el reclutamiento de gramíneas perennes en torno a nodrizas gramíneas. El efecto de este tipo de nodriza podría estar asociado al aumento de cobertura que se observa en estas especies luego de la ocurrencia del fuego (Bóo et al. 1996), lo que podría promover micrositios seguros para la germinación y establecimiento a su alrededor.

En sitios con pastoreo continuo parecen existir limitantes para el avance normal de las sucesiones de disturbio, ya que las especies anuales no son desplazadas por las perennes. Tal vez las condiciones severas de las interislas en estas historias de uso (asociadas a la compactación, defoliación, pisoteo, erosión eólica, baja concentración de nutrientes, mayor evaporación y exposición al viento) sean constantes y no permitan el desarrollo de nuevos micrositios seguros para la germinación de gramíneas perennes, por lo que sería necesario realizar mediciones de variables microambientales en esos sitios. Pucheta et al. (2011) remarcan la capacidad de *S. barbatus* de superar competitivamente a otras anuales de invierno, lo que explicaría su dominancia en sitios pastoreados, aunque sin desplazar a la hierba nativa *Gamochaeta* spp. en el pastoreo intenso. Si bien

es necesario realizar estudios específicos para corroborarlo, estos resultados sugieren que esta especie exótica anual también dificultaría el reclutamiento de gramíneas perennes.

Siguiendo el patrón observado en el BSG, los sitios pastoreados y quemados revelaron uno de los panoramas más alentadores, con un reclutamiento de gramíneas perennes relativamente alto y un reclutamiento de anuales más bajo, en comparación con los sitios pastoreados sin quemar. El sitio pastoreado recientemente quemado mostró el mayor reclutamiento de gramíneas perennes, pero un BSG de gramíneas perennes que no se diferenció de ninguna historia de uso. Esto podría indicar que la redistribución de materia orgánica y sedimentos que prosigue al incendio (Bóo et al. 1996, Ravi & D'Odorico 2009) impulsaría la formación de micrositios seguros para el establecimiento de plántulas en los espacios interislas. El bajo reclutamiento de las clausuras podría deberse a la combinación de dos factores principales: la ausencia de un banco de semillas abundante en la clausura más estable y la falta de formación de nuevos *gaps* asociados a la ausencia de disturbios recientes en las demás clausuras.

3.4.3 Estudios de caso

El mayor reclutamiento de gramíneas perennes en la clausura que en los pastoreos, estaría relacionado a que ésta posee un BSG transitorio y permanente más abundante (Capítulo 2). Probablemente, debido a que la lluvia de semillas de gramíneas perennes es más abundante en sitios clausurados en comparación con los pastoreados (Leder et al. 2015). Si bien el reclutamiento de gramíneas perennes en la clausura es bajo, en condiciones de pastoreo es prácticamente nulo, lo que muestra un panorama preocupante ya que los espacios interislas no podrían ser repoblados. El BSG y el reclutamiento de plantas anuales muestran una respuesta contraria a las gramíneas perennes, aumentando con la intensidad de pastoreo, demostrando la capacidad de estas especies de aprovechar estos disturbios (Grime 1977, Kinucan & Smeins 1992).

Al analizar particularmente la acción del fuego sobre sistemas bajo pastoreo, no existiría un efecto neto del disturbio sobre el BSG permanente de gramíneas perennes, pero sí sobre su reclutamiento a siete años del incendio, lo que indicaría que muchas plántulas provienen de la germinación directa desde la lluvia de semillas o desde el banco de semillas transitorio, sin un remanente que aporte al banco de semillas permanente. También podría deberse a un agotamiento del BSG permanente asociado a un mayor estímulo de germinación que supera el abastecimiento (Auld & Denham 2006). Un punto importante a destacar es que, en términos de reclutamiento de gramíneas perennes, luego de más de diez años de recuperación post-fuego el sistema retornaría a sus valores iniciales, probablemente debido a que los *gaps* disponibles después del incendio habrían sido ocupados. Si bien no hay datos previos a los incendios, podría esperarse que luego de su ocurrencia, el reclutamiento de especies anuales con semillas pequeñas aumente en los nuevos *gaps* (Dalling & Hubbel 2002), para retraerse con el paso de los años ante el aumento de cobertura de gramíneas perennes que producen su desplazamiento, como se observó en otros sistemas quemados (Ghermandi et al. 2004, Bran et al. 2007). Estos resultados reflejan este patrón, mostrando indicios de disminución del BSG permanente de especies anuales y una falta de diferencias en su reclutamiento.

3.5 Conclusión

Se detectaron procesos de facilitación de nodrizas graminosas sobre el BSG permanente de plantas anuales y el reclutamiento de gramíneas perennes en pastoreos con diez años de recuperación post-fuego. Sin embargo, futuros estudios considerando nodrizas de distintas tallas y mediciones de variables microambientales podrían permitir estimar el umbral de tamaño a partir del cual comenzarían estos procesos de facilitación en otras historias de uso y cuáles son las condiciones ambientales modificadas por dichas nodrizas. En el área de estudio es difícil encontrar plantas pequeñas creciendo aisladas (sin adultos de otros grupos funcionales asociados), por lo que

la pregunta original sobre qué grupo facilita o actúa como nodriza quedaría sin responder para los demás sitios. Sin embargo, nuestros resultados nos permiten inferir que las gramíneas tendrían un papel más importante que los arbustos aislados en la formación o mantenimiento del BSG permanente. Este efecto podría estar asociado tanto al mayor porte de las gramíneas respecto a los arbustos (sobre todo en la base), como al aporte de semillas desde estas nodrizas al BSG circundante. Esto se produciría principalmente en sitios donde no existe una remoción de biomasa significativa (clausuras o pastoreos moderados).

El BSG podría no mostrar diferencias por tratarse del banco permanente, el cual suele contar con una menor abundancia de semillas. Podría asumirse que si hubiese diferencias en el banco de semillas transitorio en estos casos, estas diferencias tendrían que reflejarse en el reclutamiento. Esto tampoco ocurre, ya que el reclutamiento es tan escaso como el banco permanente. Los resultados muestran un panorama preocupante, ya que son pocas las semillas germinables de especies perennes que permanecen en el suelo luego del período de reclutamiento. Por lo tanto, la ocurrencia de un disturbio severo en la época de fructificación (como un incendio seguido de escasez en las precipitaciones), podría disminuir la lluvia de semillas y, así, el reabastecimiento del banco. Una vez alcanzada esta situación, las interislas de las clausuras sin disturbios y los sitios pastoreados sin quemar no contarían con un banco de semillas permanente lo suficientemente funcional como para recuperarse a su estado original o, al menos, cubrir los espacios vacíos generados por el disturbio. Es decir, existiría una gran dependencia de la lluvia de semillas, que también es escasa bajo pastoreo continuo (Leder et al. 2015).

Capítulo 4: Efecto de la historia de uso de la tierra sobre el reclutamiento de plántulas

4.1 Introducción

El reclutamiento de plántulas es afectado por una gran variedad de procesos. Las limitaciones para el reclutamiento pueden ser producto de un banco de semillas escaso (causado por una baja producción o dispersión de semillas) o de restricciones para la germinación de semillas (por dormancia, senescencia o predación desde el banco) o para el establecimiento de plántulas en sí (resultado de una elevada mortalidad) (Fenner 2000, Fenner & Thompson 2005). El proceso de facilitación es una interacción positiva promovida por especies que resultan en un aumento del reclutamiento y el establecimiento de otras especies (Connell & Slatyer 1977). Este proceso puede ser el resultado de dos mecanismos: una facilitación pasiva promovida por la acción de las plantas como trampa de semillas (Duncan & Chapman 1999, Rey & Alcántara 2000, Holl 2002) o una facilitación activa en la cual plantas consideradas nodriza alteran el ambiente o la disponibilidad de recursos en un hábitat, reduciendo la dormancia (Franco-Pizaña et al. 1996), o protegiendo a las plántulas contra la deshidratación, erosión eólica o pastoreo (Callaway 2007). Los procesos de facilitación son fenómenos comunes en sistemas áridos y semi-áridos (Franco-Pizaña et al. 1996, De Villiers et al. 2001), donde el establecimiento de plántulas es una limitante para el reclutamiento.

A gran escala, en los sistemas naturales pueden identificarse cambios asociados a diferencias regionales en el clima y en la historia evolutiva relacionada al tipo de herbívoro y la presión de pastoreo, pero estos factores también ocasionan cambios a nivel de micrositio (Bisigato et al. 2009) que podrían tener implicancias sobre el reclutamiento de plántulas. La heterogeneidad

generada por la estructura de parches en muchos sistemas áridos es más compleja que la dicotomía “isla-interisla”, provocando cambios en la densidad y composición del banco de semillas (Caballero et al. 2008). La heterogeneidad de los micrositios bajo canopeo podría ser estimulada por la acción del viento predominante, ya que partículas como hojas y semillas pueden ser arrastradas en un “túnel” de viento hasta que la turbulencia provocada por el canopeo de arbustos hemiesféricos provoca que sean depositados a sotavento de los parches (Whitford 2002).

En adición a las diferencias que esta heterogeneidad del banco de semillas podría tener sobre el reclutamiento, las plántulas reclutantes en micrositios expuestos al viento predominante pueden estar más expuestas a una elevada desecación del suelo y al daño abrasivo de sus tejidos a causa de partículas acarreadas por el viento (Defossé et al. 1997). A través de estos procesos, los cambios en el canopeo arbustivo producidos por el pastoreo o por la erosión eólica causan un desarrollo anisotrópico de los parches siguiendo la dirección del viento predominante (Aerts et al. 2003).

En los ambientes áridos y semiáridos de Argentina, como el Monte, varios estudios analizan el reclutamiento de plántulas (Soriano & Sala 1986, Aguiar et al. 1992, Bisigato & Bertiller 1999, 2004a, 2004b). Busso et al. (2012) indicaron que existen cambios en la amplitud térmica asociados a micrositios con diferente exposición al viento predominante, tanto a nivel de parche como de interparche. Sin embargo, este estudio muestra cómo estos cambios afectan la germinación y establecimiento de plántulas a través de un experimento manipulativo. Los resultados y generalizaciones que pueden realizarse en base a estudios previos varían según su enfoque en diferentes especies, grupos funcionales, historias de uso y/o micrositios. Para generar un mejor entendimiento de la dinámica del reclutamiento, se diseñó un estudio con el objetivo de analizar sus cambios entre diferentes combinaciones de micrositios según el viento predominante y la historia de uso de la tierra, con enfoque en diferentes grupos funcionales y sus principales especies. Sobre la

base de la información previa, las hipótesis planteadas en el Capítulo 1 y el objetivo de este capítulo, se testeará la siguiente predicción:

Predicción. El reclutamiento de plántulas mostrará una mayor heterogeneidad entre micrositios en sitios pastoreados que en sitios clausurados, y en sitios sin quemar que en sitios quemados (estas diferencias disminuirán a mayor tiempo de recuperación post-fuego). Esta heterogeneidad resultará en un mayor reclutamiento de plántulas en micrositios que brindan protección contra la herbivoría y el viento predominante.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Diseño del muestreo

Los sitios de muestreo son los mismos que para el Capítulo 1 y 2, considerando las mismas historias de uso y la misma clasificación de micrositios. Se eligieron al azar cinco parches arbustivos con un radio mayor a un metro en cada historia de uso. En cada parche se ubicaron los siete micrositios descritos en el Capítulo 1 (n=35).

En cada micrositio a lo largo de la transecta de barlovento a sotavento se posicionó una grilla de 10x10 celdas de 4 cm² cada una. El cuadrado contemplado por la grilla fue marcado de manera permanente con estacas de metal. Los micrositios fueron muestreados en las primeras dos semanas de cada mes durante un año, comenzando en abril de 2013 y terminando en marzo de 2014. En cada visita se registraron todas las plántulas presentes siguiendo la metodología planteada en el Capítulo 3.

Al finalizar el período de muestreo, todas las plántulas vivas (consideradas plántulas establecidas) de cada micrositio fueron cosechadas cortándolas desde la base, conservadas en bolsas

de papel y secadas a 70°C para medir su biomasa aérea. El contenido de las bolsas fue pesado periódicamente utilizando una balanza digital de alta precisión con capacidad de 210 g y precisión ± 0.0001 g hasta alcanzar un peso constante.

Una vez finalizado el muestreo de reclutamiento natural de plántulas, se utilizaron los mismos micrositios para realizar un experimento manipulativo. A fines de estandarizar la abundancia del banco de semillas, se evaluó la emergencia y supervivencia de plántulas de una gramínea perenne, *Nassella tenuis*, sembradas en todos los micrositios. En abril de 2015 (antes de la ocurrencia de las lluvias otoñales) se removió en cada micrositio un volumen de suelo de 30x30 cm de superficie y 10 cm de profundidad, y se rellenó con un sustrato formado por dos partes de tierra del lugar libre de semillas (extraída por debajo de los primeros 10 cm de suelo) y una parte de arena. Una vez colocado el nuevo sustrato, se sembraron 40 semillas de *N. tenuis* por micrositio, teniendo en cuenta que el poder germinativo para la especie es de 53,75% (Peter et al. 2016). Durante un año se registró estacionalmente la emergencia y supervivencia de plántulas. Al finalizar el período de muestreo (marzo 2016) las plántulas establecidas fueron cosechadas, se contó la cantidad de hojas y se midió el largo de las hojas para calcular su promedio. Luego fueron conservadas en bolsas de papel y secadas a 70°C hasta peso constante para medir su biomasa aérea.

4.2.2 Análisis estadísticos

Como sólo algunas especies fueron consistentes en su aparición entre y dentro de cada sitio, los análisis estadísticos fueron realizados sumando los datos de cada especie en grupos funcionales: arbustos y subarbustos, gramíneas perennes, y plantas anuales. El grupo de arbustos y subarbustos no fue analizado estadísticamente ya que los datos fueron escasos.

Para analizar cambios en el reclutamiento, se compararon meses sucesivos utilizando el test de Student (t) y el test no paramétrico de Wilcoxon (W) cuando no se cumplieron los supuestos, aun

aplicando transformaciones (valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo V).

Las diferencias entre historias de uso y entre micrositios se testearon usando los datos del mes con mayor reclutamiento para las anuales y el mes en que se consideraría que las plántulas están establecidas para las gramíneas perennes (final del período de muestreo). Se analizaron diferencias entre medias mediante ANOVA (F), la homocedasticidad de los datos se testeó con el test de Levene, transformando los datos cuando fuera necesario para cumplir con este requerimiento. Los datos que no cumplieron con el supuesto (aun después de la transformación) se analizaron mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (H). En todos los casos, las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Para identificar cambios significativos en la mortalidad de plántulas de gramíneas perennes en cada historia de uso, se compararon datos del mes de mayor reclutamiento con los datos del mes de finalización del muestreo utilizando el test de Student. Para analizar si hubo un establecimiento significativo de plántulas, se compararon los datos del primer y último mes de muestreo a través del test de Student. Se identificó la especie anual dominante en cada historia de uso comparando las dos especies con mayor número de plántulas con el test de Student o Wilcoxon cuando los datos no cumplieron los supuestos.

Para detectar cohortes de plántulas de *N. tenuis* sembradas a campo se calcularon proporciones en relación con la cantidad de semillas disponibles en cada micrositio por estación. Al no detectarse diferencias asociadas al micrositio se estimó el promedio por isla y se compararon las estaciones de muestreo a través de ANOVA o Kruskal-Wallis (cuando los datos no cumplieron supuestos, aun luego de transformaciones). Se evaluaron diferencias entre el total de plántulas emergidas y reclutadas en cada historia de uso utilizando test de Student para muestras relacionadas

o test de Wilcoxon (no paramétrico) en el caso de no cumplirse los supuestos. En cada caso, las medias se compararon con un test de Tukey para comparaciones múltiples.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando software InfoStat (Di Rienzo et al. 2011) e IBM SPSS Statistics versión 19.

4.3 Resultados

4.3.1 Dinámica del reclutamiento natural de plántulas

El reclutamiento de las gramíneas perennes comenzó a fines del otoño, mostrando un aumento significativo en la cantidad de plántulas entre los meses de junio y julio, momento en el cual el reclutamiento fue máximo (Fig. 4.1a). La mortalidad mostró un incremento después de octubre, especialmente al final de la primavera, en concordancia con el aumento de la temperatura (Fig. 4.1a). A mediados del verano se observó un nuevo pulso de reclutamiento en la cantidad de plántulas, coincidente con un pico estival de lluvias.

El reclutamiento de las especies anuales tuvo su máximo al comienzo del otoño, al inicio del muestreo (Fig. 4.1b). Estos valores máximos se mantuvieron hasta mediados de primavera (noviembre) cuando se observó el comienzo del período de mortalidad de las anuales que se prolongó hasta mediados de verano (enero).

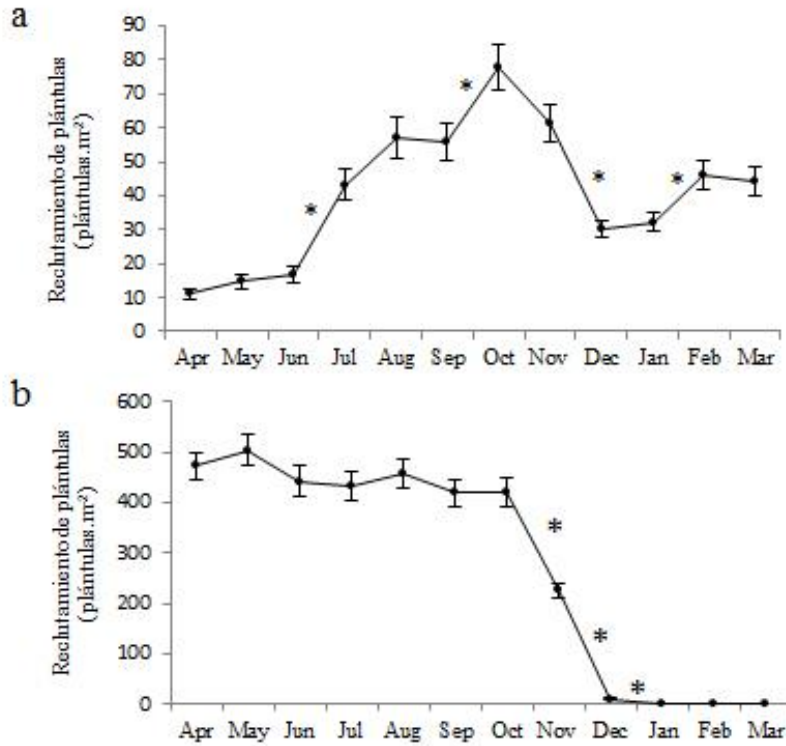


Figura 4.1 Dinámica del reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes (a) y de especies anuales (b). Se muestran los valores promedio de todos los micrositios e historias de uso en cada mes (plántulas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican diferencias significativas entre meses consecutivos ($p < 0.05$).

4.3.2 Efecto de la historia de uso sobre el reclutamiento natural de gramíneas perennes

Al analizar una tendencia general (comparando datos entre micrositios de todas las historias de uso en conjunto) el reclutamiento de gramíneas perennes no mostró diferencias significativas entre micrositios ($p=0.547$, $F=0.83$, datos transformados a raíz cuadrada). Comparando entre historias de uso, la tendencia general (promediando los datos de los micrositios, $n=5$) mostró un menor reclutamiento en dos sitios con pastoreo continuo sin quemar y un sitio sin disturbios (HG, MG y UG) que en una de las clausuras con disturbio (LU) (Tabla 4.1).

El reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes mostró diferentes resultados según el micrositio desde el cual se compararon las historias de uso. La tendencia general se correspondió con las diferencias encontradas entre las historias de uso en los micrositios de la mitad y borde de barlovento, mientras que los demás micrositios no mostraron diferencias significativas (Tabla 4.1). La clausura con evento de pastoreo (LU) tuvo un reclutamiento alto, pero también una alta mortalidad de plántulas, a diferencia de las demás historias de uso que no mostraron diferencias significativas entre las plántulas presentes en la primavera y las establecidas al final del período de muestreo (Fig. 4.2, valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo VI).

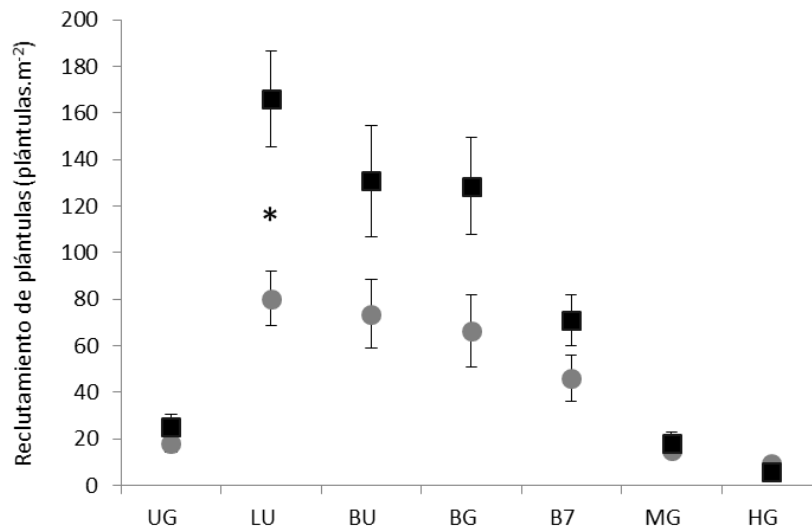


Figura 4.2 Abundancia de plántulas de gramíneas perennes en el mes de mayor número de plántulas (octubre 2013: círculos grises) y al final del período de reclutamiento (marzo 2014: cuadrados negros) (promedio plántulas.m⁻² ± EE). El asterisco indica diferencias estadísticamente significativas entre meses (p<0.05). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Si bien la cantidad de plántulas que efectivamente se establecieron fueron pocas, se observó un aumento significativo en el número de gramíneas perennes al final del período de muestreo (respecto de las que se encontraban establecidas al comienzo) en las clausuras y el pastoreo

recientemente quemado (Fig. 4.3, valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo VI).

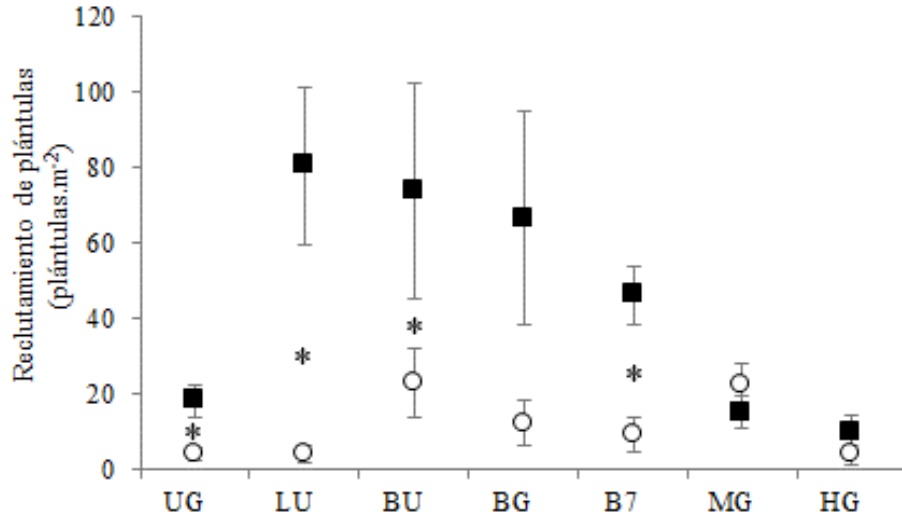


Figura 4.3 Reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes al comienzo (abril 2013: círculos blancos) y al final del período de muestreo (marzo 2014: cuadrados negros) (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre meses ($p < 0.05$). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Se analizaron diferencias en biomasa por plántula a través de la relación entre la biomasa total de cada micrositio y la cantidad de plántulas reclutadas (biomasa total/n° de plántulas=biomasa.plántula⁻¹). No se encontraron diferencias significativas en la biomasa por plántula entre micrositios de ninguna historia de uso. Por otro lado, las plántulas reclutadas en las clausuras con algún disturbio tuvieron mayor biomasa que en el pastoreo intenso sin quemar (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Biomasa por plántula de gramíneas perennes reclutadas (promedio mg.plántulas⁻¹ ± EE) entre sitios con diferentes historias de uso. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre historias de uso ($p < 0.05$, F: estadístico de ANOVA). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	n	Biomasa por plántula	
UG	5	27.72 ± 9.04	AB
LU	4	21.03 ± 3.92	BC
BU	5	48.05 ± 11.31	C
BG	5	46.98 ± 27.63	ABC
B7	5	23.47 ± 3.49	ABC
MG	5	45.08 ± 10.11	ABC
HG	3	12.05 ± 0.86	A
p		0.004	
F		4.26	
Transf		ln(x+1)	

4.3.3 Efecto de la historia de uso sobre el reclutamiento natural de plantas anuales

Dentro de cada historia de uso, se encontraron diferencias entre micrositios sólo en BG y MG. En el primer sitio el mayor reclutamiento se dio en ISot, sin diferenciarse de BSot y MBar aunque sí del resto de los micrositios ($p = 0.003$, $F = 4.282$, datos transformados a raíz cuadrada, Fig. 4.4a). En el caso de MG, la abundancia de plántulas de especies anuales fue máxima en MSot y mínima en MBar y BBar ($p = 0.006$, $F = 3.838$, Fig. 4.4b).

Como tendencia general, el reclutamiento de plantas anuales fue mayor en los sitios con mayor intensidad de disturbio (Tabla 4.3). Comparando el reclutamiento de las plántulas anuales según micrositio la tendencia fue similar a la comparación general (Tabla 4.3), con mayores diferencias entre historias de uso a sotavento que a barlovento del arbusto.

En cuanto a las especies anuales reclutantes dominantes, prevalecen las especies exóticas en pastoreo y las nativas en clausuras (codominando con exóticas si hay disturbio) (Tabla 4.4).

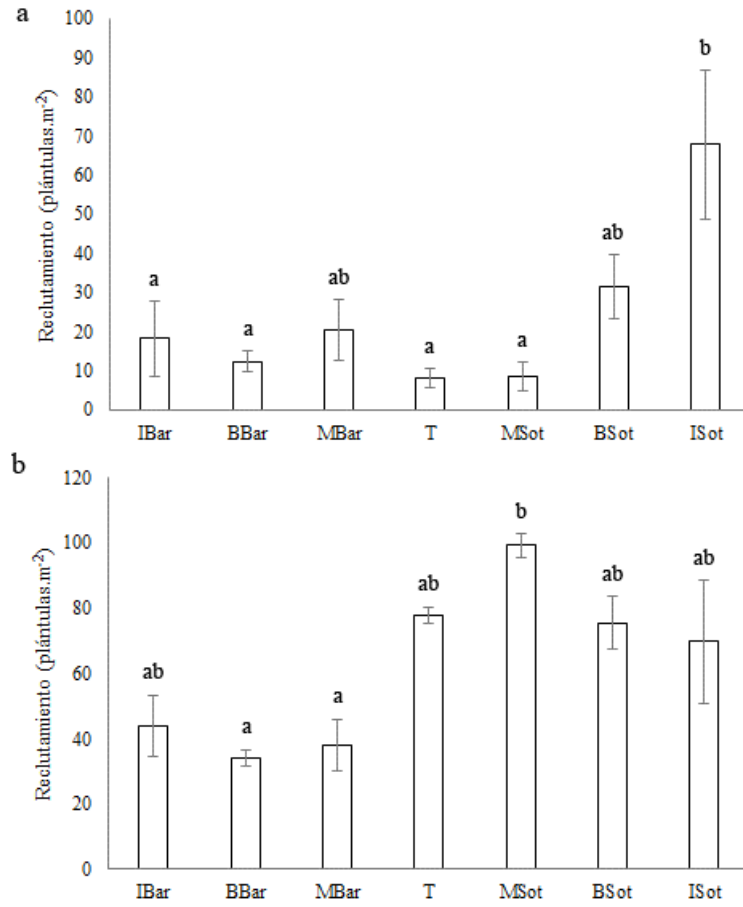


Figura 4.4 Reclutamiento de plántulas de especies anuales en distintos micrositios (promedio plántulas.m⁻² ± EE). a) Pastoreo con diez años de recuperación post-fuego (BG), b) Pastoreo intermedio sin quemar (MG). I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

Tabla 4.4 Porcentaje de plántulas de especies anuales pertenecientes al mes de mayor reclutamiento por historia de uso. Debajo se muestran los valores de los estadísticos utilizados para comparar las abundancias de las dos especies más abundantes en cada sitio. Se marca en negrita el porcentaje de la especie dominante en cada sitio según el test correspondiente. El asterisco marca las especies no nativas. UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Especies anuales	UG	LU	BU	BG	B7	MG	HG
Dicotiledóneas							
<i>Daucus pusillus</i>	9.6	0.4					
<i>Dyco</i>	0.8	0.7					
<i>Erodium cicutarium</i> *	5.4	3.6	5.5	4.6		0.7	0.8
<i>Gamochaeta</i> spp.	10	3.3	10.1	1	0.3	12.3	6.8
<i>Herniaria cinérea</i> *	1.7	8.4	9.8	25.5	0.1	19.6	2
<i>Micropsis australis</i> / <i>Facelis retusa</i>	0.4	2.2	3	16.6	7.5	11.3	32.4
<i>Pelletiera verna</i>		21.8	18.1	31.9	10.1		0
<i>Plantago patagonica</i>	46.7	33.8	24.2	12.2	23.2	0.8	
Monocotiledóneas							
<i>Hordeum</i> spp.	6.3	0.7	14.6	2.4	0.5	6.8	0
<i>Schismus barbatus</i> *	19.2	25.1	14.8	5.7	58.3	48.6	57.8
p	0.071	0.709	0.934	0.69	0.071	0.033	0.437
Statistic	2.084	0.387	0.074	-0.414	2.084	-2.575	-0.819

4.3.4 Reclutamiento de *Nassella tenuis*

La emergencia de plántulas fue escasa en todas las historias de uso ($\leq 4\%$ del total de semillas sembradas). Sólo tres historias de uso mostraron diferentes pulsos de germinación asociados a las estaciones del año (Tabla 4.5). La emergencia de plántulas de *N. tenuis* no mostró diferencias significativas entre micrositos en ninguna historia de uso. Tampoco se encontraron diferencias en la emergencia de plántulas entre historias de uso.

Tabla 4.5 Cohortes de plántulas en cada historia de uso (promedio plántulas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre historias de uso (p<0.05). Estad.: valor del estadístico del test aplicado (F: ANOVA, H: Kruskal-Wallis), Transf: transformación aplicada los datos, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Cohortes	UG		LU		BU		BG		B7		MG		HG								
Otoño	0.19	± 0.12	B	0.03	± 0.02	A	0.07	± 0.04	A	0.07	± 0.02	A	0.2	± 0.06	A	0.02	± 0.02	A	0.11	± 0.04	AB
Invierno	0.03	± 0.01	AB	0.24	± 0.11	B	0.09	± 0.04	A	0.04	± 0.03	A	0.11	± 0.07	A	0.03	± 0.02	A	0	± 0	A
Primavera	0.02	± 0.02	AB	0.02	± 0.02	A	0	± 0	A	0.03	± 0.02	A	0.01	± 0.01	A	0.03	± 0.02	A	0.02	± 0.01	A
Verano	0	± 0	A	0.06	± 0.04	AB	0.02	± 0.02	A	0.05	± 0.02	A	0.13	± 0.05	A	0.07	± 0.04	A	0.3	± 0.18	B
p	0.041		0.042		0.1092		0.424		0.1197		0.87		0.005								
Estad.	F=3.468		F=3.457		H=4.39		F=0.986		H=5.47		F=0.235		F=6.287								
Transf.	arcoseno de la raíz												arcoseno de la raíz								

Se realizaron comparaciones entre micrositios en cada historia de uso utilizando la suma de plántulas emergidas con el objetivo de evaluar el grado de agotamiento del banco de semillas. Se encontraron diferencias significativas entre micrositios sólo en el pastoreo intenso sin quemar, donde la mitad de sotavento tuvo una mayor emergencia de plántulas que los micrositios de barlovento y las interislas (Fig. 4.5, $H=12.72$, $p=0.0124$). En esta historia de uso ninguna de las plántulas emergidas logró establecerse. En los micrositios del tronco y de la mitad de sotavento, en particular, la emergencia fue significativamente mayor que el reclutamiento (Fig. 4.5). Exceptuando las clausuras con disturbios, en las demás historias de uso también la emergencia de plántulas superó al reclutamiento (Fig. 4.6, valores estadísticos y transformaciones aplicadas a los datos en el Anexo VI).

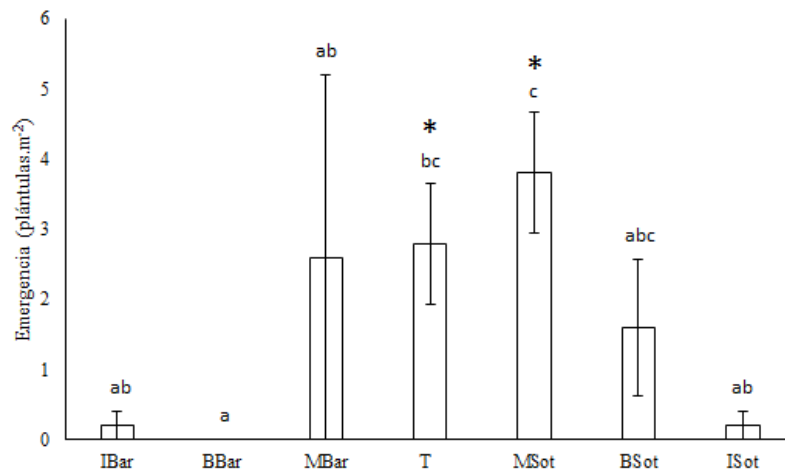


Figura 4.5 Total de plántulas emergidas por micrositio en el sitio con pastoreo intenso sin quemar (HG) (promedio semillas.m⁻² ± EE). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre micrositios ($p<0.05$). Asteriscos señalan diferencias significativas entre la emergencia y el reclutamiento al final de la temporada (cero para esta historia de uso) en cada micrositio. I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento.

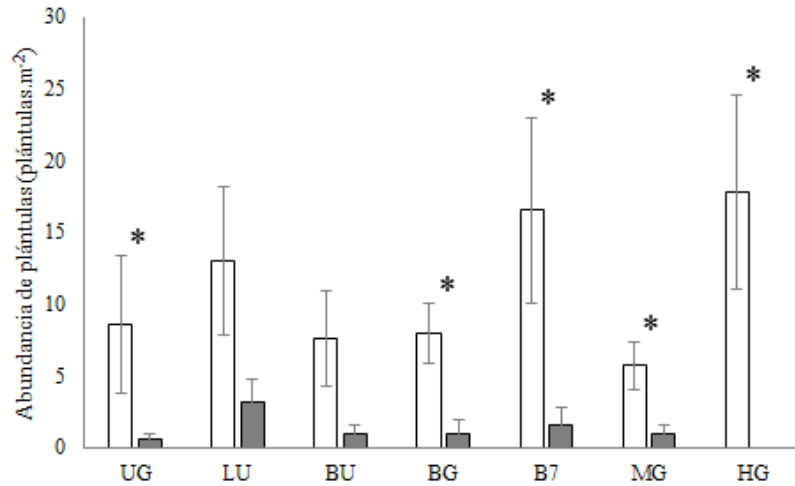


Figura 4.6 Total de plántulas emergidas (columnas blancas) y reclutadas (columnas grises) en distintas historias de uso (promedio semillas.m⁻² ± EE). Asteriscos señalan diferencias significativas entre la emergencia y el reclutamiento al final de la temporada en cada historia de uso ($p < 0.05$). UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

4.4 Discusión

4.4.1 Dinámica de reclutamiento

Las plántulas de gramíneas perennes mostraron una gran mortalidad, probablemente debido al aumento de la temperatura al final de la primavera y principio del verano. Las plántulas que sobrevivieron esta época alcanzaron el establecimiento. A mitad del verano se observó un nuevo pulso de reclutamiento de gramíneas perennes, probablemente asociado a las lluvias de verano y también a una mayor disponibilidad de semillas, ya que coincide con la época de mayor dispersión de propágulos (Leder et al. 2015).

El reclutamiento de plántulas de especies anuales se mantiene en su estado máximo por varios meses, y esto podría deberse a una baja mortalidad o a una elevada tasa de recambio. Esto

podría mantener un número constante de reclutantes hasta el período de fructificación y posterior senescencia hacia finales de la primavera.

4.4.2 Reclutamiento de gramíneas perennes

Estudios previos en la provincia del Monte mostraron que las interislas poseen un banco de semillas bajo (Marone et al. 2004, Caballero et al. 2008), sin embargo los resultados de este Capítulo indican que el reclutamiento en estos micrositios es similar a otros en los que el banco de semillas transitorio sería más abundante (como en la mitad de sotavento, ver Capítulo 2). La ausencia de diferencias en el reclutamiento de gramíneas perennes entre micrositios no apoya la predicción, y esto podría explicarse por (i) la ausencia de reclutamiento en sí en algunos sitios (como resultado de un banco de semillas escaso, ver Capítulo 2), y (ii) un reclutamiento proveniente directamente del aporte de la lluvia de semillas desde las islas hacia las interislas (sin previo ingreso de las semillas al banco) sumado a condiciones similares entre micrositios que permitiesen un reclutamiento homogéneo. La segunda explicación tiene sustento en la falta de diferencias en la lluvia de semillas entre islas e interislas (Leder et al. 2015) y en la capacidad de *N. tenuis* de germinar y establecerse en micrositios desprotegidos (Distel et al. 1992). Por otro lado, los resultados encontrados en los sitios quemados apoyarían la predicción, ya que no se encontraron diferencias entre micrositios después de diez años de recuperación post-fuego, sin embargo no es posible afirmar que la falta de diferencias se deba a una homogenización (ya que los sitios sin quemar tampoco mostraron diferencias).

La falta de diferencias en reclutamiento en los micrositios de sotavento podría representar una evidencia del efecto del arbusto entre historias de uso es similar, apoyando de alguna manera la predicción. Este efecto promovería aptitudes similares para el reclutamiento en todos los micrositios del lado sotavento entre distintas historias de uso. En este sentido, es importante destacar que el reclutamiento de gramíneas perennes entre historias de uso mostró diferencias sólo en la mitad y borde de barlovento. Estos resultados sugieren que en los sitios con un único disturbio continuo

(como los pastoreos sin quemar) no existiría un efecto sobre el reclutamiento de gramíneas perennes a barlovento de los arbustos. Las diferencias entre historias de uso apoyan parcialmente la predicción (ya que la clausura sin disturbios tuvo un reclutamiento similar a los sitios más disturbados). Considerando estos resultados y según lo expuesto en el Capítulo 2, podrían plantearse tres situaciones diferentes que expliquen cada caso:

1) para historias de uso asociadas a un disturbio constante (caso de MG y HG): una lluvia de semillas escasa (Leder et al. 2015) y un baja abundancia del banco de semillas en los micrositios analizados se refleja en un reclutamiento prácticamente nulo (Setterfield 2002);

2) en historias de uso sin disturbio con bancos de semillas abundantes en los micrositios analizados (caso de UG): (i) pueden carecer de disturbios del suelo que estimulen la germinación a través del aumento de la disponibilidad de “gaps” (Franzese et al. 2009), (ii) la acumulación de hojarasca puede inducir a las semillas a un estado de dormición por intercepción de la luz solar y amortiguación de variaciones térmicas (Acosta & Agüero 2001, Jutila & Grace 2002, Setterfield 2002, Fenner & Thompson 2005), (iii) puede aumentar la mortalidad de las plántulas que emergen por una elevada deposición de biomasa (Loydi et al. 2013), o (iv) la acumulación de semillas puede aumentar su predación (Fenner & Thompson 2005);

3) historias de uso con antecedentes de disturbios pero con bancos de semillas abundantes en los micrositios analizados (caso B7, BG, BU y LU): contarían con “gaps” producidos por disturbios moderados que estimulen el reclutamiento de plántulas, pero que también podría aumentar su mortalidad (Distel et al. 1992, Setterfield 2002).

Por lo tanto, para que ocurra un reclutamiento “exitoso” debería contarse a la vez, con elevadas disponibilidades de semillas en el banco y de micrositios que resulten seguros para la germinación y el establecimiento.

Si bien se registró un aumento en la cantidad de plantas reclutadas en la mayoría de las historias de uso, algunas presentaron un reclutamiento de gramíneas perennes muy bajo. Es preocupante el escaso establecimiento observado en los pastoreos sin quemar en los que, con un

banco de semillas de gramíneas perennes casi nulo y un reclutamiento bajo, todo el sistema pastoril depende de la capacidad de rebrote de las plantas adultas en pie. Bajo esta situación, un disturbio externo como una quema severa podría provocar la depleción del escaso banco de semillas y la mortalidad de plantas adultas, lo que reduciría enormemente la aptitud forrajera de estos sitios por su baja capacidad de recuperación.

Los resultados de biomasa de plántulas no apoyan lo descrito por Jutila & Grace (2002) donde una simulación de los efectos del pastoreo a través de la remoción de biomasa de adultos resultó en una mayor biomasa de las plántulas reclutadas, comparado con simulaciones de otros usos como quema y corte con acumulación de hojarasca. La mayor biomasa por plántula observada en las clausuras con disturbios podría indicar que en ese sitio existen micrositios seguros para el establecimiento y crecimiento de las plántulas. En contraposición, la historia de uso con pastoreo intenso mostró las plántulas con menor biomasa, probablemente debido a una mayor exposición a condiciones ambientales severas asociadas a la falta de cobertura de otras especies (Defossé et al. 1997).

4.4.3 Reclutamiento de plantas anuales

Las diferencias entre micrositios observadas en el pastoreo con mayor tiempo de recuperación post-fuego (considerado de disturbio intermedio) podrían indicar que la interisla de sotavento posee una combinación de disturbios más apropiada para el reclutamiento de plantas anuales que la mayoría de los micrositios bajo el canopeo del arbusto. En sitios con mayor disturbio, como el pastoreo intermedio sin quemar, el micrositio seguro para el reclutamiento se encontraría en la mitad de sotavento del arbusto, y esto podría mostrar un balance entre el disturbio que promueve el reclutamiento de estas especies y las condiciones ambientales severas que aumentan la mortalidad de plántulas en micrositios menos protegidos.

El reclutamiento de especies anuales sigue un patrón similar al banco de semillas (Capítulo 2). La dominancia o codominancia de especies exóticas en la mayoría de las historias de uso

reafirma la capacidad de estas especies para aprovechar los disturbios. Siguiendo la propuesta del Capítulo 1 sobre la intensidad del disturbio en cada historia de uso, los sitios con disturbios intermedios a bajos presentan una codominancia de especies nativas y no nativas; mientras que la clausura sin disturbios se encuentra dominada por una especie nativa, lo que apoyaría el gradiente propuesto.

4.4.4 Reclutamiento de *Nassella tenuis*

Los pulsos de emergencia de plántulas de *N. tenuis* coinciden con los pulsos naturales de emergencia. En el caso del pastoreo intenso sin quemar, el pulso de emergencia observado en febrero coincide con el pulso natural y, probablemente, sea producto del estímulo producido por las lluvias de verano sobre la germinación de las semillas remanentes en el pool sembrado. No sería correcto atribuir este pulso de emergencia al aporte de nuevos propágulos a través de la lluvia de semillas, ya que estudios previos en la misma historia de uso mostraron que ésta es mucho menor que la de las demás historias de uso (en las cuales no se registró un pulso estival de germinación significativo) (Leder et al. 2015).

El reclutamiento similar entre micrositios y entre historias de uso en este experimento no apoya la predicción, ya que estaría mostrando que las condiciones para el establecimiento de plántulas serían iguales en todos los casos. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que la cantidad de semillas sembradas se estima en base a ensayos de poder germinativo realizados en laboratorio. En dichos ensayos la temperatura, la humedad y las horas de luz se encuentran controladas; y se registra la germinación en base a la emergencia de la radícula mientras que en el muestreo a campo solo puede observarse el coleoptile sobre el nivel del suelo. Esto podría llevar a una sobreestimación del poder germinativo de la especie en condiciones de campo, por lo que deberían sembrarse una mayor cantidad de semillas en ensayos futuros. Además, los muestreos estacionales podrían subestimar la cantidad de plántulas emergidas al no permitir el registro de aquellas que emergen, mueren y se desprenden entre muestreos sucesivos.

Experimentos manipulativos de siembra en ambientes similares tampoco encontraron influencias del canopeo de plantas aisladas sobre el reclutamiento, en comparación con micrositios desprovistos de protección (Bisigato & Bertiller 2004b, Busso et al. 2012). Los resultados sugieren que las diferencias encontradas en el reclutamiento natural no estarían relacionadas solamente con condiciones ambientales particulares de los micrositios, sino que también se asociarían con una abundancia diferencial del banco de semillas. Futuros estudios sobre las condiciones ambientales en los micrositios podrían esclarecer cuáles serían los factores que se modificarían en cada uno como resultado de la protección del arbusto.

En el caso del pastoreo sin quemar, el estímulo de germinación de las semillas y la gran mortalidad de plántulas en micrositios bajo canopeo indicaría que ocurren procesos que tienden al agotamiento del banco de semillas. Esta situación y el escaso reabastecimiento del banco a través de la lluvia de semillas (Leder et al. 2015) convierte a estos micrositios en verdaderos sumideros para la regeneración de las gramíneas perennes en sitios con pastoreo continuo.

Exceptuando a las clausuras con disturbios, se observaron situaciones similares en las demás historias de uso, con la diferencia de que la lluvia de semillas en estos sitios podría permitir el reabastecimiento del banco de semillas (Leder et al. 2015, sin datos para B7).

4.5 Conclusión

El desafío para la conservación de las especies de interés es conocer las características de los micrositios en los que se identifica un mayor reclutamiento que en otras historias de uso (mitad y borde de barlovento en los sitios quemados con mayor recuperación post-fuego y en la clausura disturbada) e intentar mantenerlas con manejo adecuado en sitios donde el reclutamiento es escaso. Estos resultados muestran como segunda limitante, aspectos ligados a la competencia entre las plántulas de gramíneas perennes y las plántulas de especies anuales, ya que las gramíneas perennes comienzan a germinar en el momento de apogeo de las anuales no-nativas. Evidencias de esta competencia se observan en las diferencias entre historias de uso según micrositio, ya que los sitios

con menor reclutamiento de gramíneas perennes en los micrositos de sotavento son, también, los que tienen mayor reclutamiento de plantas anuales. De todas formas, son necesarios estudios específicos para evaluar competencia.

Los resultados encontrados en este Capítulo llevan a suponer que bajo condiciones de pastoreo continuo, la comunidad se mantendría en el tiempo a través del rebrote y la reproducción vegetativa de las plantas adultas existentes. En el sitio de estudio, la reproducción vegetativa no se da naturalmente en la mayoría de las especies de gramíneas perennes, sólo en *Poa lanuginosa*. De esta manera, este sistema pastoril se mantendría básicamente por el apogeo de las anuales forrajeras no-nativas durante el invierno (como *S. barbatus*, Busso et al. 2016), el remanente de gramíneas perennes producto del rebrote y el ramoneo de los brotes algunos arbustos.

Capítulo 5: Efecto de las costras biológicas y la disponibilidad de agua sobre plántulas de tres especies perennes de la Patagonia

5.1 Introducción

Las costras biológicas cubren una gran porción de las regiones áridas y semiáridas del mundo. Estas comunidades están compuestas por musgos, líquenes y cianobacterias (Belnap et al. 2001) y tienen un rol clave en el ciclado de nutrientes y en la reducción de la erosión (Maestre et al. 2011). La estructura comunitaria de las costras biológicas también influye sobre la actividad de la microfauna del suelo y, dependiendo del grupo dominante, tiene diferentes efectos sobre la distribución del agua. Los líquenes están negativamente asociados con la infiltración, mientras que los musgos están positivamente correlacionados con ella (Eldridge et al. 2010). Por otro lado, algunas especies de musgos se rehidratan y almacenan un volumen considerable de agua (Eldridge et al. 2010). Además, muestran gran tolerancia a condiciones extremas de luz y temperatura, lo que les permite sobrevivir bajo condiciones que limitan el crecimiento de plantas vasculares (Belnap 2003).

Los cambios provocados por las costras biológicas en la superficie del suelo pueden afectar la germinación, el establecimiento y el crecimiento de plantas vasculares (Belnap et al. 2001, Gomez et al. 2012). La influencia de las costras biológicas en la germinación podrían ser positivas, negativas o neutrales (During & Van Tooren 1990, Belnap et al. 2001), sobre todo debido a cambios en la temperatura y la humedad.

En el Monte rionegrino las costras biológicas están dominadas principalmente por musgos, y cubren principalmente los espacios interislas en áreas con baja intensidad de pastoreo, donde la compactación por el ganado es reducida (Funk et al. 2014). Por otro lado, bajo condiciones de pastoreo más intenso, las costras biológicas crecen en asociación con los arbustos dominantes,

como se observa para *Larrea* spp. (Gómez et al. 2012). En los sitios de estudio, las costras biológicas predominan en las historias de uso con más años de exclusión del ganado doméstico (Capítulo 1). Si consideramos que en estos sitios la lluvia de semillas es más abundante que en otras historias de uso (Leder et al. 2015), las costras biológicas podrían propiciar condiciones que estimulen la germinación y así contribuir a un mayor reclutamiento de plántulas.

El objetivo de este capítulo es evaluar la respuesta diferencial de la cobertura del suelo y la disponibilidad de agua sobre el establecimiento de pastos y arbustos. De la hipótesis 4 en el Capítulo 1 se desprende la siguiente predicción:

Predicción: El establecimiento de plántulas será mayor en suelos cubiertos por costra biológica que en suelos desnudos, especialmente bajo condiciones de sequía.

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Diseño del muestreo

Se realizó un experimento en macetas bajo condiciones controladas en invernáculo durante nueve semanas, donde se evaluó el efecto de la costra biológica sobre la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas de tres especies perennes nativas bajo condiciones simuladas de sequía y capacidad de campo. Las especies fueron una gramínea forrajera, *Nassella tenuis*, y dos arbustos, *Senecio subulatus* y *Larrea divaricata*.

El experimento contó con cuatro tratamientos producto de la combinación de: suelo cubierto por costra biológica (CB) o suelo desnudo (SD) y capacidad de campo (CC) o sequía simulada (S). Es decir, CB-CC, SD-CC, CB-S y SD-S. El suelo y las costras biológicas fueron recolectados durante el invierno de 2013 en el Monte del partido de Patagones, provincia de Buenos Aires (40°39'S, 62°54'W). Las costras biológicas fueron recolectadas usando un muestreador

cilíndrico de 6 cm de diámetro y 5 cm de profundidad y fueron dispuestas en macetas circulares de 300 cm³ y 6 cm de diámetro, con una base de suelo recolectado en el lugar y colocadas en el invernáculo. Siempre que fuese posible, la costra biológica se distribuyó como una capa intacta sobre las macetas, cubriendo más del 90% de su superficie. En las macetas en las que no fue posible mantener una capa intacta, se tuvo el recaudo de no colocar las semillas en las fisuras. Previo a la siembra, las macetas se mantuvieron húmedas durante dos semanas para promover una mayor homogeneidad en la costra biológica.

La costra biológica está compuesta por dos especies de musgos: *Syntrichia princeps* y *Ceratodon purpureus* (Kröpfl et al. 2011). Las semillas usadas pertenecieron al menos a 20 plantas madre diferentes. Fueron recolectadas en la misma área durante la primavera y verano de 2012-2013 y almacenadas en bolsas de papel en un sitio oscuro y seco hasta el comienzo del experimento, en invierno de 2013. Las semillas de *L. divaricata* fueron desprovistas de la cubierta del fruto, y escarificadas para romper la dormición primaria. Se utilizaron dos especies de arbustos de diferentes comunidades del Monte. *Larrea divaricata* es la especie dominante en la comunidad de Monte rionegrino típico y *S. subulatus* es la especie dominante en las comunidades de Monte de suelos arenosos (Velasco & Siffredi 2010), donde la presencia de costra biológica no es característica.

Para evaluar el efecto de la cobertura de costra biológica (k=2, con y sin costra biológica) y de la humedad del suelo (k=2, capacidad de campo y sequía) se realizó un experimento totalmente al azar. Cada 48 horas, las macetas se pesaron y se regaron a capacidad de campo o a la mitad de la capacidad de campo (tratamiento de sequía, Moretto & Distel 1997). La capacidad de campo fue determinada regando las macetas hasta la saturación del suelo y pesándolas luego de un drenaje de 48 horas. Para establecer la cantidad de agua requerida para cada tratamiento, un subconjunto de macetas a capacidad de campo fueron secadas en estufa a 105°C y se determinó el contenido de humedad (gramos de agua por maceta) a través del método gravimétrico. De esta manera, se le

asignó a cada maceta un peso dependiendo del contenido de agua requerido según el tratamiento. Para cada una de las especies, cada combinación de tratamientos tuvo diez réplicas, resultando 40 unidades experimentales en total. En cada maceta se sembraron diez semillas. Las macetas se mantuvieron en el invernáculo bajo un ciclo de luz natural de 14 horas de luz y diez horas de oscuridad. La temperatura media del invernáculo durante el periodo del experimento fue de 36°C, y las temperaturas mínima y máxima fueron 10 y 46°C, respectivamente. Las temperaturas registradas en el invernáculo fueron similares a las temperaturas registradas en la superficie del suelo en el Monte en condiciones naturales (Busso et al. 2012). Con anterioridad a realizar el experimento se testeó el porcentaje de germinación las especies colocando 20 semillas de cada especie en cajas de Petri (6 cm de diámetro) conteniendo papel de filtro saturado de agua (n=4). Las semillas se incubaron en estufa de germinación a 20°C con un fotoperíodo de 8/16 horas durante 40 días. El porcentaje de germinación de las semillas bajo estas condiciones fue de 48,75% para *S. subulatus*, 15% para *L. divaricata* y 53,75% para *N. tenuis*. Ocho macetas fueron mantenidas a capacidad de campo a modo de control, para verificar la ausencia de semillas de las tres especies y de costras biológicas en el suelo.

Las plántulas que emergieron fueron mantenidas en las macetas por nueve semanas, período durante el cual se registró la mortalidad de las plántulas. Al finalizar el período, se cosecharon las plantas para determinar su biomasa, contar el número de hojas y medir el largo de la hoja mayor.

5.2.2 Análisis estadístico

Los efectos de la costra biológica y de la humedad del suelo sobre la germinación fueron testeados con un test de ANOVA doble. No se encontró interacción entre la humedad y la costra biológica para ninguna de las variables analizadas en este experimento. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron testeados con Shapiro-Wilks y Levene, respectivamente. Los datos de biomasa total no cumplieron con los supuestos de normalidad y fueron transformados

a $\log(x+1)$. En los casos donde la transformación de los datos no corrigió la falta de normalidad, como ocurrió para la supervivencia, y la biomasa aérea y radical, se empleó el test de Kruskal-Wallis. La comparación de a pares de las medias se realizó utilizando el test HSD de Tukey. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2014).

5.3 Resultados

Las semillas de *L. divaricata* no germinaron bajo ningún tratamiento y *S. subulatus* sólo germinó en el tratamiento SD-CC. Por lo tanto, no se realizaron las comparaciones para estas dos especies y sólo se presentan y discuten los resultados para *N. tenuis*.

La emergencia de plántulas de *N. tenuis* fue mayor en tratamientos con costra biológica que en tratamientos con suelo desnudo ($P=0.008$) (Fig. 5.1). También fue mayor en macetas a capacidad de campo ($P<0.0001$), pero sin mostrar diferencias significativas entre aquellas con costra biológica o con suelo desnudo (Fig. 5.1). En los tratamientos de suelo desnudo, la emergencia fue de $29.00\pm 6.02\%$, mientras que en los tratamientos con costra biológica fue de $46.50\pm 5.59\%$. De manera similar, en las macetas a capacidad de campo la emergencia de plántulas fue de $54.50\pm 4.56\%$, mientras que aquellas bajo condiciones de sequía sólo un $21.00\pm 5.02\%$ de las plántulas emergieron.

Las macetas de control no mostraron ninguna plántula de estas especies durante el periodo experimental.

No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de plántulas entre ninguno de los tratamientos del experimento (Tabla 5.1).

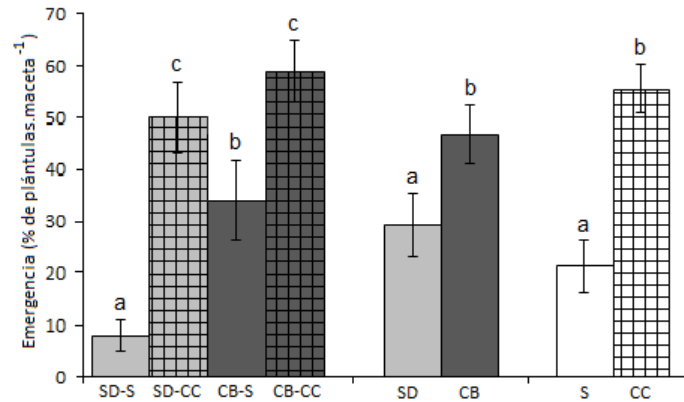


Figura 5.1 Porcentaje de emergencia de *Nassella tenuis* (plántulas por maceta) registradas durante el experimento bajo diferentes tratamientos (\pm EE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía.

Tabla 5.1 Medias de los parámetros evaluados durante el experimento para diferentes tratamientos (\pm EE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía.

Variables	SD-S	SD-CC	CB-S	CB-CC
Emergencia (%)	8 \pm 2.91 ^a	50 \pm 6.83 ^c	34 \pm 7.77 ^b	59 \pm 6.05 ^c
Supervivencia (%)	83.33 \pm 40.82	89.82 \pm 16.50	96.56 \pm 6.85	93.50 \pm 14.15
Biomasa total (g/plántula)	0.02 \pm 0.01 ^a	0.13 \pm 0.04 ^{bc}	0.11 \pm 0.02 ^b	0.17 \pm 0.02 ^c
Biomasa aérea (g/plántula)	0.01 \pm 0.01 ^a	0.05 \pm 0.01 ^b	0.07 \pm 0.01 ^{bc}	0.09 \pm 0.01 ^c
Biomasa radical (g/plántula)	0.01 \pm 0.01 ^a	0.08 \pm 0.02 ^{bc}	0.05 \pm 0.01 ^{ab}	0.08 \pm 0.01 ^c

El total de biomasa por plántula fue mayor en tratamientos a capacidad de campo que en los de sequía ($P=0.0061$), y en los tratamientos con costra biológica que en los de suelo desnudo ($P=0.03$) (Fig. 5.2). Además, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la

combinación de tratamientos, donde CB-CC resultó mayor que CB-S (Fig. 5.2, Tabla 5.1). La biomasa radical mostró los mismos resultados que la biomasa total, mientras que respecto a la biomasa aérea se encontraron diferencias entre tratamientos a capacidad de campo, donde CB-CC resultó mayor que SD-CC (Fig. 5.2, Tabla 5.1).

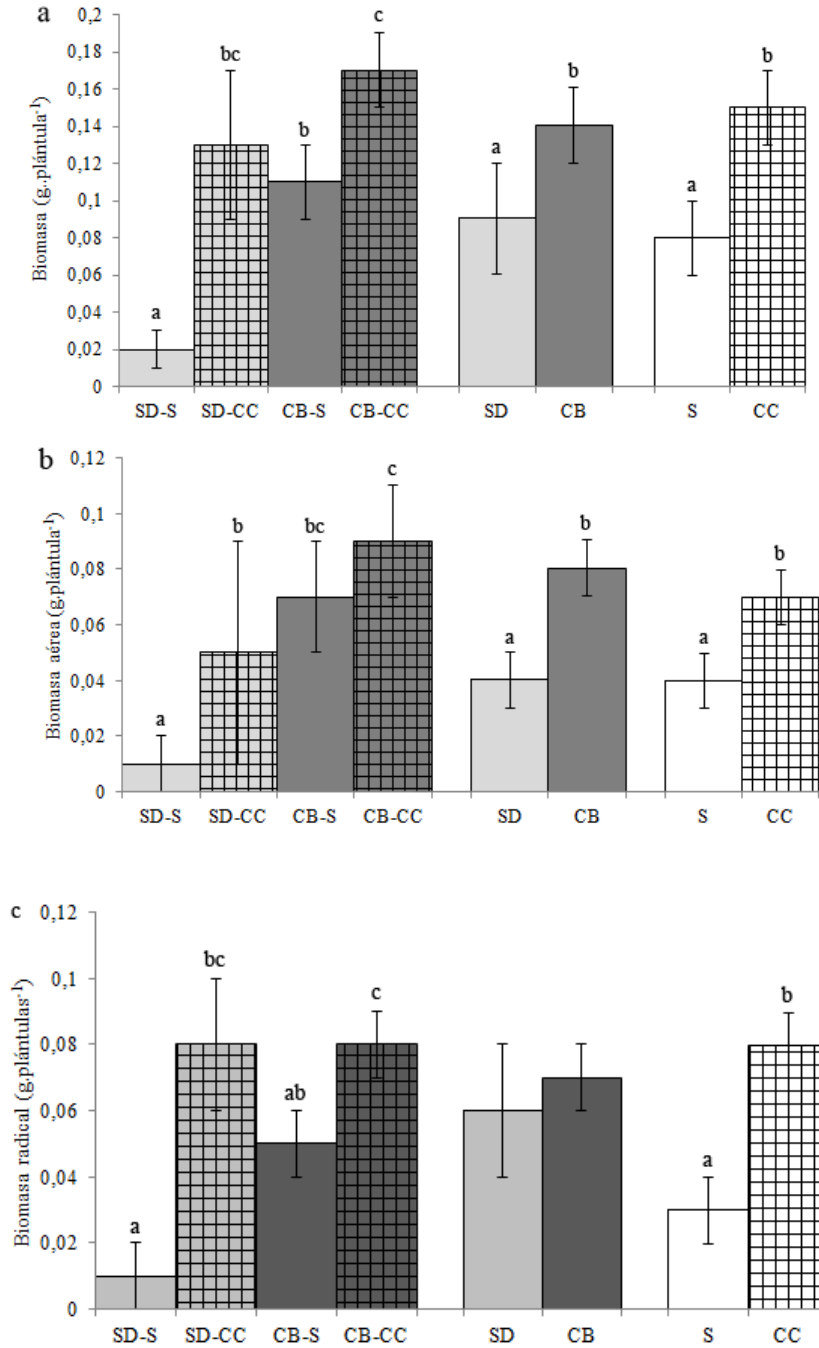


Figura 5.2 Biomasa de plántulas de *Nassella tenuis* (promedio g.plántulas⁻¹ ± EE) bajo diferentes tratamientos. a) Biomasa total. b) Biomasa aérea. c) Biomasa radical. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía.

Tanto la cantidad de hojas como el largo de la hoja mayor mostraron interacciones significativas entre los tratamientos empleados, por lo tanto se describen los resultados comparando los tratamientos de a pares y comparando todas las combinaciones posibles. En este último caso, no es posible diferenciar si el efecto observado se debe al sustrato o a la condición de humedad del suelo, sino posiblemente, a una combinación de ambos. La cantidad de hojas mostró ser significativamente mayor en plántulas creciendo sobre costra biológica en comparación con las de suelo desnudo (Fig. 5.3). Los mismos resultados se observaron en plántulas creciendo a capacidad de campo en comparación con aquellas creciendo bajo condición de sequía (Fig. 5.3).

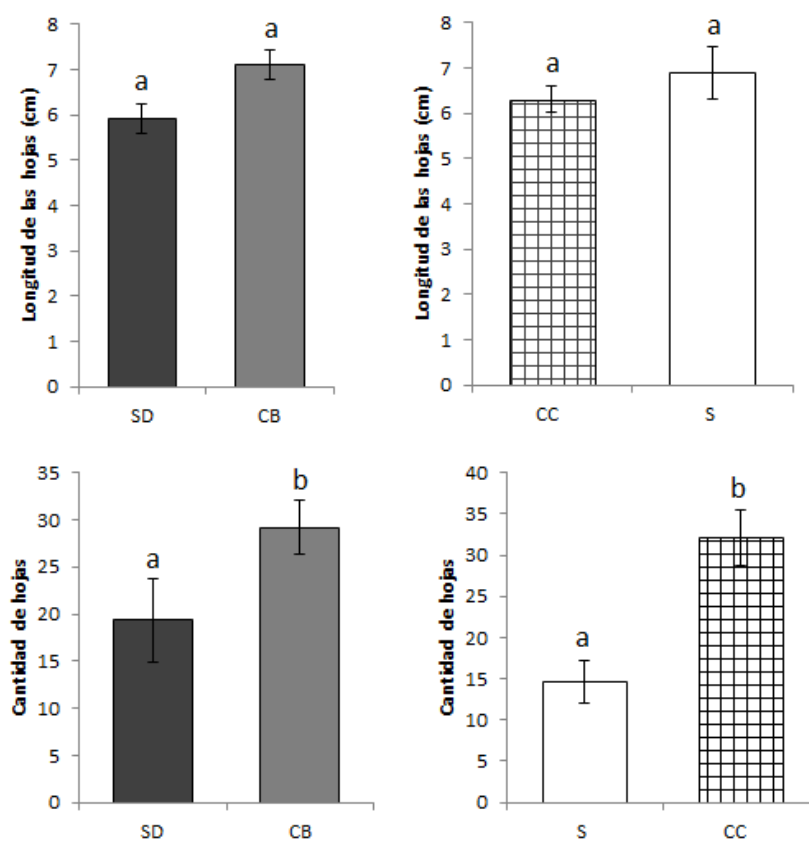


Figura 5.3 Longitud y cantidad de hojas de plántulas de *Nassella tenuis* bajo diferentes tratamientos (promedio \pm EE). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). CB: costra biológica, SD: suelo desnudo, CC: capacidad de campo, S: sequía.

El largo de la hoja mayor no se vio afectado por ninguno de los tratamientos de este estudio (Fig. 5.3). Al analizar las cuatro combinaciones posibles, las plántulas bajo la combinación suelo desnudo – sequía mostraron un número de hojas significativamente menor, en comparación con las plántulas bajo la combinación costra biológica – sequía, encontrándose las demás combinaciones en situaciones intermedias. En cuanto a la longitud de la hoja mayor, la combinación suelo desnudo – sequía resultó menor a todas las demás combinaciones.

5.4 Discusión

Estos resultados apoyan parcialmente la predicción, ya que la cobertura del suelo con costra biológica y la disponibilidad de agua influyen tanto sobre la germinación como sobre el crecimiento de plántulas, pero sus efectos son diferentes según la especie. En contraste con estas conclusiones, ni la cobertura del suelo ni la disponibilidad de agua afectaron la supervivencia de plántulas.

La ausencia de emergencia de *Senecio subulatus* en el suelo cubierto podría deberse a que la costra biológica no es característica en los suelos arenosos del Monte, donde esta especie encuentra su distribución característica.

Contrariamente a los resultados de Bisigato & Bertiller (1999), no se observó germinación y, por ende, tampoco establecimiento de *Larrea divaricata*. Ya en 1968, Barbour (1968) mencionó que se trata de una especie muy difícil de establecer bajo condiciones de laboratorio o de invernáculo, incluso en su hábitat natural. En el caso de este experimento, se observó la emergencia de algunas radículas, pero nunca de los cotiledones, por lo que no fueron registradas como plántulas germinadas.

En el caso de *N. tenuis*, se encontró un efecto positivo de la costra biológica y de la disponibilidad de agua, en oposición con los resultados de Bisigato & Bertiller (1999), quienes no observaron ninguna diferencia debida a los efectos de micrositios (bajo el canopeo de las islas

vegetadas y en los interislas) o del contenido hídrico del suelo sobre la emergencia y supervivencia de esta especie. En estudios previos con otro pasto perenne, *Poa ligularis*, Funk et al. (2014) encontraron que la costra biológica tiene un efecto negativo sobre la emergencia de la especie. Langhans et al. (2009) mencionaron que el establecimiento de especies perennes usualmente es inhibido por la costra biológica, y que este efecto negativo parece ser más fuerte en especies de pastos (Serpe et al. 2006, Langhans et al. 2009). En este estudio no se observaron diferencias en la emergencia entre suelos a capacidad de campo con costra biológica o sin ella, pero la presencia de costra biológica aumentó la emergencia de *N. tenuis* bajo condiciones de sequía. No se realizaron mediciones de la humedad del suelo, pero Funk et al. (2014) encontraron que no había diferencias en la pérdida de agua entre el suelo con o sin costra biológica para el mismo sistema (mismo suelo y mismas especies de costras biológicas que en este experimento). Se considera que no ocurrieron cambios en la compactación del suelo ni en el ciclado de nutrientes, porque el suelo de las macetas fue recolectado del mismo sitio y el tiempo de influencia de la costra biológica sobre el suelo fue muy corto. Escolar et al. (2015) hallaron que la costra biológica disminuye los efectos de las temperaturas altas del suelo. Por lo tanto, se podría concluir en que el factor clave en la emergencia de *N. tenuis* podría ser la protección del suelo de las altas temperaturas, más que cualquier otra variable. Por lo que a altas temperaturas, como es el caso en este experimento de invernáculo, la emergencia sería mayor en suelos cubiertos con costra biológica.

Algunos aspectos morfológicos, como la forma de las semillas y las características de la costra biológica, pueden determinar si la costra estimula o inhibe la germinación (Li et al. 2008). Las semillas de *N. tenuis* tienen un tamaño grande y una arista higroscópica como apéndice de anclaje, y son dispersadas luego de alcanzar la superficie del suelo (Pazos & Bertiller 2007). Como la costra biológica actúa como trampa de semillas (Bertiller & Ares 2011), las semillas de *N. tenuis* son retenidas allí, especialmente cuando la costra biológica está compuesta en su mayoría por

musgos. Esto podría haber resultado en la adaptación de las semillas de esta especie a germinar bajo estas condiciones, lo que no se observa en semillas con otras características (Funk et al. 2014).

En relación con el crecimiento de las plántulas, tanto la disponibilidad de agua como la cobertura de costra biológica tuvieron efectos positivos sobre la biomasa y la cantidad de hojas por plántula. La falta de diferencias en la longitud de la hoja mayor coincide con lo encontrado por Funk et al. (2014), indicando que los valores altos de biomasa se deberían al desarrollo de un mayor número de macollos, más que a la altura de las plantas. El número de hojas promedio de esta especie mostró un comportamiento diferente al reportado por Funk et al. (2014) para *P. ligularis*, ya que, si bien ambas especies tuvieron un mayor número de hojas a capacidad de campo, *N. tenuis* mostró un efecto positivo relacionado con la cobertura de costras biológicas, mientras que *P. ligularis* no fue afectada por la presencia de musgos. Tanto la biomasa aérea y radical, como la biomasa total, fueron mayores a capacidad de campo y con costra biológica. Estos resultados son consistentes con aquellos encontrados por Langhans et al. (2009) y Funk et al. (2014), donde la continua disponibilidad de agua aumentó la supervivencia y la biomasa de las plántulas de las especies nativas estudiadas. Si bien en este experimento no se analizó si las macetas con costra biológica retenían una mayor proporción de agua en comparación con las macetas con suelo desnudo, Belnap et al. (2001) postularon que el efecto de la costra biológica sobre el crecimiento se debía a una mayor retención de humedad que el suelo desnudo.

5.5 Conclusión

Estos resultados permiten suponer cambios composicionales que podrían producirse en sitios con alta cobertura de musgos, como son aquellos con historias de uso excluidas al ganado doméstico. En estos sitios las costras biológicas promoverían una mayor abundancia de *Nassella tenuis* por sobre *Poa ligularis*. Si bien esta última especie tiene mayor cobertura en clausuras, su germinación

y establecimiento son afectados negativamente por la costra biológica (Funk et al. 2014), mientras que *N. tenuis* es beneficiada por ésta cuando existe una disponibilidad de agua suficiente (Peter et al. 2016). Este estudio refuerza el concepto de que la respuesta de la germinación de las semillas a la disponibilidad de agua es diferente en especies distintas. Por consiguiente, provee más evidencia para la conclusión anterior (Maestre et al. 2011) de que el efecto de la costra biológica en la germinación de las semillas varía con la composición y estructura tanto de la costra biológica como de las plantas vasculares. Por lo tanto, es difícil generalizar los resultados, ya que la respuesta puede cambiar con diferentes especies o grupos funcionales de plantas, o cuando la costra biológica está dominada por organismos diferentes a musgos, como líquenes o cianobacterias (Zaady et al. 1997).

Capítulo 6: Conclusiones generales

En este capítulo final de la tesis se realizará una enumeración general de los principales resultados hallados en los capítulos precedentes. Se analizará la contribución al conocimiento de la dinámica del banco de semillas y el reclutamiento en ecosistemas semi-áridos y se brindarán algunas implicancias para su manejo y conservación. Se plantearán interrogantes para futuras investigaciones y se brindarán algunas recomendaciones para el manejo y la conservación de estos sistemas.

6.1 Disturbios y banco de semillas

El banco de semillas del Monte rionegrino presenta una gran heterogeneidad espacial. Las diferencias observadas en gramíneas perennes a nivel de micrositio muestran un efecto facilitador del arbusto sobre el mantenimiento del banco de semillas en sitios con disturbios intermedios (combinación de fuego y pastoreo). Mientras que en sitios con baja intensidad de disturbios existe un elevado aporte de semillas al banco en todos los micrositos, lo que indicaría que no existe un efecto facilitador del arbusto cuando el nivel de estrés generado por los disturbios es leve. Por otro lado, en sitios con disturbios severos no existen diferencias entre micrositos debido a la baja abundancia de semillas de gramíneas perennes que se incorporan al banco.

6.2 Relación entre el banco de semillas y el reclutamiento

El efecto del arbusto sobre el banco de semillas fue diferente al observado sobre el reclutamiento de gramíneas perennes. En este sentido, el banco de semillas muestra mayores diferencias entre historias de uso a sotavento que a barlovento del arbusto, siendo mayor su abundancia en sitios asociados a disturbios intermedios. El reclutamiento, por el contrario, presenta diferencias entre historias de uso sólo del lado de barlovento, siendo mayor en los mismos casos. Esto sugiere que los micrositos a barlovento del arbusto presentan condiciones distintas para el

reclutamiento entre historias de uso, debido probablemente a que el lado de sotavento presenta mayor protección o posee mayor cantidad de micrositios seguros para el establecimiento.

Las historias de uso sin disturbios y con bancos de semillas de gramíneas perennes abundantes, mostraron el mismo reclutamiento que historias de uso con bancos escasos, como el caso de los sitios pastoreados sin quemar. Lo que sugiere que existe un gran ingreso de semillas al banco, pero un bajo estímulo de germinación que resulta en un reclutamiento escaso. Sin embargo, la presencia de un banco de semillas abundante representa una buena posibilidad ante la llegada de un disturbio que estimule la germinación y promueva la recuperación del sitio; posibilidad de la cual carecen los sitios pastoreados sin quemar, cuyas chances de recuperación se ven limitadas a las plantas con capacidad de rebrote y/o reproducción vegetativa.

En sitios con niveles de disturbios bajos a intermedios se observó un aumento en el banco de semillas permanente de gramíneas perennes y también un reclutamiento elevado, lo que indica que la incorporación de semillas compensa la germinación y emergencia de plántulas.

Por otro lado, partiendo de un banco de semillas de gramíneas perennes homogéneo el reclutamiento es similar entre micrositios e historias de uso, mostrando que las diferencias encontradas en el reclutamiento natural de gramíneas perennes son el resultado de diferencias conjuntas tanto en el banco de semillas como en las características de los micrositios al momento del establecimiento. En sitios pastoreados y sin quemar, los micrositios a sotavento del arbusto se vuelven sumideros para las semillas que se incorporan al banco, ya que se estimula su germinación pero las plántulas no alcanzan el establecimiento.

La abundancia en el banco de semillas de especies anuales se refleja de manera casi directa en el reclutamiento, creciendo con la intensidad del disturbio. Esto explica el escaso reclutamiento de gramíneas perennes en sitios más disturbados, por competencia con las especies anuales durante

el establecimiento. Por otro lado, se observó un avance de especies exóticas en estos sitios, situación que es difícil de retraer en la mayoría de los casos.

6.3 Procesos de facilitación en interislas

Se encontró un efecto facilitador de pastos aislados sobre el banco de semillas de plantas anuales y el reclutamiento de gramíneas perennes, pero sólo en sitios pastoreados con más de diez años de recuperación post-fuego. Estos resultados muestran que la implementación del fuego como herramienta de manejo no sólo aumenta la cobertura de las gramíneas perennes adultas, sino que estimula el aumento de su densidad, incorporando valor forrajero a las áreas de suelo desnudo.

6.4 Costras biológicas y reclutamiento de plántulas

La presencia de costras biológicas promueve el establecimiento de plántulas de algunas especies de gramíneas perennes en situación de escasez hídrica. Sin embargo, la cobertura de costras se ve negativamente afectada por el ganado, por lo que su efecto sólo se haría evidente en los sitios clausurados, donde el reclutamiento no se encuentra limitado por la ausencia de micrositios seguros.

6.5 Recomendaciones de manejo

Es necesario realizar mayores estudios conociendo las características del fuego, para poder recomendar con seguridad esta herramienta de manejo. Los resultados de esta tesis indican que, luego de diez años de recuperación post-fuego, las características del banco de semillas y del reclutamiento de gramíneas perennes muestran un panorama positivo en cuanto a la capacidad de recuperación del sistema. Estas historias de uso no sólo muestran efectos facilitadores de las islas arbustivas, sino también de los pastos aislados que crecen en las interislas. Promover la recuperación de estos individuos, sería una estrategia que busque no sólo aumentar el valor forrajero de los establecimientos, sino también impulsar otros servicios brindados por éstos, como

el aporte de semillas al banco y la facilitación del reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes a su alrededor.

6.6 Estudios a futuro

A continuación se plantean algunos estudios que surgen de los resultados de esta tesis:

- Para afirmar fehacientemente la ocurrencia de procesos de facilitación es necesario realizar análisis estadísticos integrales que relacionen datos de lluvia y banco de semillas, y el reclutamiento de plántulas. También es relevante considerar la identidad de las especies interactuantes, ya que las interacciones que se dan entre ellas pueden diferir en función de su relación filogenética. Otro punto a evaluar es el umbral de estrés generado por disturbios partir del cual comienzan los procesos de facilitación.

- Si bien los arbustos aislados no mostraron efectos positivos sobre la formación ni sobre el mantenimiento del banco de semillas y el reclutamiento de plántulas, es necesario realizar ensayos que contemplen diferentes tamaños de arbustos aislados a fines asegurar la falta efecto alguno, o de encontrar el tamaño mínimo a partir del cual se hacen visibles los procesos de facilitación.

- La formación del banco de semillas en sitios pastoreados sin quemar fue menor que en sitios quemados, sin embargo es importante el estudio de la producción de semillas en los primeros años de recuperación post-fuego, así como la realización de quemas con características controladas para poder realizar una mejor recomendación de uso de esta herramienta de manejo.

- El aporte de semillas por sí mismo no revierte el bajo reclutamiento en sitios pastoreados sin quemar, por lo que identificar las causas de la elevada mortalidad de plántulas podría brindar herramientas útiles para su recuperación.

- Los resultados presentados en esta tesis doctoral respecto al efecto del fuego sobre el banco de semillas y el reclutamiento de plántulas provienen de estudios realizados en

establecimientos que sufrieron quemas accidentales. Por lo tanto, se desconocen las características de los incendios y, por ende, la severidad del quemado. El control sobre las condiciones de la quema (temperatura, humedad ambiente y biomasa seca acumulada) y la probabilidad de ocurrencia de precipitaciones posteriores, sumado a la regulación del período de descanso antes de la reintroducción de ganado al cuadro afectado, podría promover resultados positivos en plazos menores.

Bibliografía

- Acosta L, Agüero R (2001) El banco de propágulos de malezas en el agroecosistema: conocimiento actual y propuesta metodológica para su estudio. *Agronomía Mesoamericana* **12**:141-151.
- Aerts R, Maes W, November E, Behailu M, Poesen J, Deckers J, Hermy M, Muys B (2006) Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* **65**:61-70.
- Aguiar MR, Soriano A, Sala OE (1992) Competition and facilitation in the recruitment of seedling in Patagonian steppe. *Functional Ecology* **6**:66-70.
- Aguiar MR, Sala OE (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* **70**:26-34.
- Aguiar MR, Sala OE (1997) Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology* **78**:93-100.
- Allington GRH, Valone TJ (2013) Islands of fertility: A byproduct of grazing? *Ecosystems* **17**:127-141.
- Auld TD, Denham AJ (2006) How much seed remains in the soil after a fire? *Plant Ecology* **187**:15-24.
- Barbour MG (1968) Germination requirements of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* **49**:915-923.
- Beever E, Huso M, Pyke D (2006) Multiscale responses of soil stability and invasive plants to removal of non-native grazers from an arid conservation reserve. *Diversity and Distributions* **12**:258-268.

- Belnap J, Harper KT (1995) Influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissue of two desert seed plants. *Arid Land Research and Management* **9**: 107–115.
- Belnap J, Prasse R, Harper KT (2001) Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In: Belnap J., Lange O.L. (Eds.), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 281–299.
- 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.
- Bertiller MB (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 MB (1998) Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Science Research* **8**: 39-45.
- Bertiller MB, Aloia DA (1997) Seed bank strategies in Patagonian semi-arid grasslands in relation to their management and conservation. *Biodiversity and Conservation* **6**:639-650.
- Bertiller MB, Ares JO (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 of Environmental Management* **92**:2091-2096.
- Bisigato AJ (2000) Dinámica de la vegetación en áreas pastoreadas del extremo austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Capital Federal, Argentina.
- Bisigato AJ, Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* **36**:639-653.

- Bisigato AJ, Bertiller MB (1999) Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonian Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science* **10**:335-342.
- Bisigato AJ, Bertiller MB (2004a) Temporal and micro-spatial patterning of seedling establishment. Consequences for patch dynamics in the southern Monte, Argentina. *Plant Ecology* **174**:235-246.
- Bisigato AJ, Bertiller MB (2004b) Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal of Range Management* **57**:191-196.
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO, Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* **73**:182-191.
- Bóo RM, Lindstrom LI, Elía OR, Mayor MD (1993) Botanical composition and seasonal trend of cattle diets in central Argentina. *Journal of Range Management* **46**:479-482.
- Bóo RM, Peláez DM, Bunting SC, Elía OR, Mayor MD (1996) Effect of fire on grasses in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* **32**:259-269.
- Bran D, Ayesa JA, López C (2000) Regiones Ecológicas de Río Negro. Comunicación Técnica N°59, Área de Investigación de Recursos Naturales, INTA EEA S. C. de Bariloche.
- Bran DE, Cecchi GA, Gaitán JJ, Ayesa JA, López CR (2007) Efecto de la severidad de quemado sobre la regeneración de la vegetación en el Monte Austral. *Ecología Austral* **17**:123-131.
- Busso C, Bonvissuto G, Torres Y (2012) Seedling recruitment and survival of two desert grasses in the Monte of Argentina. *Land Degradation and Development* **23**:116-129.

- Busso C, Montenegro O, Torres YA, Giorgetti HD, Rodriguez GD (2016) Aboveground net primary productivity and cover of vegetation exposed to various disturbances in arid Argentina. *Applied Ecology and Environmental Research* **14**:51-75
- Caballero I, Olano J, Escudero A, Loidi J (2008) Seed bank spatial structure in semi-arid environments: beyond the patch-bare area dichotomy. *Plant Ecology* **195**:215-223.
- Cabrera AL (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **16**:1-42.
- Callaway RM (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, New York, pp. 404.
- Cano E (1988) Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes, Convenio AACREA-Provincia de La Pampa, La Pampa, Argentina.
- Cecchi GA, Distel RA, Kröpfl AI (2001) Islas de vegetación en el monte austral: formaciones naturales o consecuencia del pastoreo? XX Reunión Argentina de Ecología, Bariloche, Río Negro, Argentina.
- Chambers JC (2000) Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: implications for restoration. *Ecological Applications* **10**:1400-1413.
- Chartier MP, Rostagno CM (2006) Soil erosion and alternative states in northeastern Patagonian rangelands. *Rangeland Ecology & Management* **59**:616-624.
- Chartier MP, Rostagno CM, Pazos GE (2011) Effects of soil degradation on infiltration rates in grazed semiarid rangelands of northeastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* **75**:656-661.

- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1111-1144.
- Coronato FR, Bertiller MB (1997) Climatic controls of soil moisture in an arid steppe of northern Patagonia (Argentina). *Arid Soil Research and Rehabilitation* **11**:277-288.
- Cortina J, Amat B, Castillo V, Fuentes D, Maestre FT, Padilla FM, Rojo L (2011) The restoration of vegetation cover in the Iberian southeast. *Journal of Arid Environments* **75**:1377–1384.
- Dalling J, Hubbell S (2002) Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**:557-568.
- De Villiers AJ, Van Rooyen MW, Theron GK (2001) The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* **49**:809–821.
- Defossé GE, Bertiller MB, Robberecht R (1997) Effects of topography, soil moisture, wind, and grazing on *Festuca* seedlings in a Patagonian grassland. *Journal of Vegetation Science* **8**:677-684.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2011) 'InfoStat versión 2011.' (Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.).
- Distel RA, Peláez DV, Fernández OA (1992) Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. *The Rangeland Journal* **14**: 49-55.

- Distel RA, Bóo RM (1995) Vegetation states and transitions in temperate semi-arid rangeland of Argentina. – In: West, N (Ed.) Proceedings of the Fifth International Rangeland Congress, Society for Range Management, Denver, U.S.A., 117-118.
- Dregne HE (1977) Desertification of arid lands. *Economic Geography* **53**:322-331.
- Duncan RS, Chapman CA (1999) Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998–1008.
- During HJ, Van Tooren BF (1990) Bryophyte interactions with other plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **104**: 79 –89.
- Edwards GR, Crawley MJ (1999) Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology* **87**:423-435.
- Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Alonso P, Mau RL, Papadopoulos J, Escudero A (2010) Interactive Effects of Three Ecosystem Engineers on Infiltration in a Semi-Arid Mediterranean Grassland. *Ecosystems* **13**: 499–510. doi:10.1007/s10021-010-9335-4.
- Escolar C, Maestre FT, Rey A (2015) Biocrusts modulate warming and rainfall exclusion effects on soil respiration in a semi-arid grassland. *Soil Biology & Biochemistry* **80**: 9-17.
- Fenner M (2000) Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB International, Wallingford, UK, pp. 410.
- Fenner M, Thompson K (2005) The Ecology of Seeds. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 250.
- Fernández RJ, Golluscio RA, Bisigato AJ, Soriano A (2002) Gap colonization in the Patagonian semidesert: seed bank and diaspore morphology. *Ecography* **25**:336-344.

Flora Argentina (2016) <http://www.floraargentina.edu.ar/> (consultado noviembre 2016).

Franco-Pizaña JG, Fulbright TE, Gardiner DT, Tipton AR (1996) Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *Journal of Vegetation Science* **7**:257–264.

Franzese J, Ghermandi L, Bran D (2009) Post-fire shrub recruitment in semi-arid grassland: the role of microsites. *Journal of Vegetation Science* **20**:251-259.

Franzese J, Ghermandi L, Gonzalez SL (2015) Historical land use by domestic grazing revealed by the soil seed bank: a case study from a natural semi-arid grassland of NW Patagonia. *Grass and Forage Science* **70**:1-13.

Fuentes ER, Hoffmann AJ, Poiani A, Alliende MC (1986) Vegetation changes in large clearings: Patterns in Chilean Matorral. *Oecologia* **68**:358-66.

Fuls ER (1992) Semi-arid and arid rangelands: a resource under siege due to patch-selective grazing. *Journal of Arid Environments* **22**:191-193.

Funk FA (2016) Procesos de degradación y recuperación en una estepa arbustivo-graminosa del noreste de la Región Patagónica. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.

Funk FA, Peter G, Loydi A, Kröpfl AI, Distel RA (2012) Recuperación estructural y funcional de los espacios entre arbustos al cabo de 10 años de exclusión del pastoreo en una estepa semiárida del noreste de la Patagonia. *Ecología Austral* **22**:195-202.

- Funk FA, Loydi A, Peter G (2014) Effects of biological soil crusts and drought on emergence and survival of a Patagonian perennial grass in the Monte of Argentina. *Journal of Arid Land* **6**: 735-741. doi: 10.1007/s40333-014-0022-8.
- Gaitán JJ, Oliva GE, Bran DE, Maestre FT, Aguiar MR, Jobbágy EG, Buono GG, Ferrante D, Nakamatsu VB, Ciari G, Salomone JM, Massara V (2014) Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology* **102**:1419-1428.
- Ghermandi LN (1997) Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* **35**:215–224.
- Ghermandi LN, Guthmann N, Bran DE (2004) Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science* **15**: 67-76.
- Godagnone RE, Bran DE (2009) Inventario integrado de los recursos naturales de la Provincia de Río Negro: geología, hidrogeología, geomorfología, suelos, clima, vegetación y fauna (*first ed*) INTA. Buenos Aires, Argentina, pp. 392.
- Gómez DA, Aranibar JN, Tabeni S, Villagra PE, Garibotti IA, Atencio A (2012) Biological soil crust recovery after long-term grazing exclusion in the Monte Desert (Argentina). Changes in coverage, spatial distribution, and soil nitrogen. *Acta Oecologica* **38**: 33-40. doi: 10.1016/j.actao.2011.09.001
- Gomez-Aparicio, L (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* **97**:1202-1214.
- Grace J (1998) Plant water relations. En: Crawley MJ (ed) *Plant ecology*, 2da ed. Blackwell Science, Oxford, pp 28–50.

Grime J (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.

Holl KD (2002) Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* **90**:179–187.

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). SIGA – Sistema de Información y Gestión Agrometeorológico. <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/> (Consultado noviembre 2016).

Jutila HM, Grace JB (2002) Effects of disturbance on germination and seedling establishment in a coastal prairie grassland: a test of the competitive release hypothesis. *Journal of Ecology* **90**:291-302.

Kröpfl AI, Deregibus VA, Cecchi GA (2007) Disturbios en una estepa arbustiva del Monte: cambios en la vegetación. *Ecología Austral* **17**:257-268.

Kröpfl AI, Cecchi GA, Villasuso NM, Distel RA (2011) Degradation and recovery processes in semi-arid patchy rangelands of northern Patagonia, Argentina. *Land Degradation & Development* **24**:393-399.

Kunican RJ, Smeins FE (1992) Soil seed bank of a semiarid Texas grassland under three long-term (36-years) grazing regimes. *American Midland Naturalist* **128**:11-21.

Langhans TM, Storm C, Schwabe A (2009) Biological soil crusts and their microenvironment: Impact on emergence, survival and establishment of seedlings. *Flora* **204**: 157–168.

Leder CV (2012) Lluvia de semillas en un pastizal del Monte rionegrino y su relación con el pastoreo. Tesina de grado, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

- Leder CV, Peter G, Funk FA (2015) Seed rain alteration related to fire grazing history in a semiarid shrubland. *Journal of Arid Environments* **121**:32-39.
- Li XR, Song WM, Gao YP, Zheng J, Jia R (2008) Effects of crust and shrub patches on runoff, sedimentation, and related nutrient (C, N) redistribution in the desertified steppe zone of the Tengger Desert, Northern China. *Geomorphology* **96**: 221–232.
- Loydi A, Eckstein RL, Otte A, Donath TW (2013) Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. *Journal of Ecology* **101**:454-464.
- Maestre FT, Cortina J (2005) Remnant shrubs in Mediterranean semi- arid steppes, effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understory richness and occurrence. *Acta Oecologica* **27**: 161-169.
- Maestre FT, Bowker MA, Cantón Y, Castillo-Monroy AP, Cortina J, Escolar C, Escudero A, Lázaro R, Martínez I (2011) Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environment* **75**: 1282–1291.
- Marone L, Rossi BE, Horno ME (1998) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* **137**:143-150.
- Marone L, Rossi BE, López de Casenave J (1998) Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* **12**:640-645.
- Marone L, Cueto VR, Milesi FA, Lopez de Casenave J (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany* **82**:1809-1816.

- Marone L, López de Casenave J, Milesi FA, Cueto VR (2008) Can seed eating birds exert top down effects on grasses of the Monte desert? *Oikos* **117**:611-619.
- Mayor MD, Bóo RM, Peláez DV, Elía OR (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.
- Moretto AS, Distel RA (1997) Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology* **130**: 155–161.
- Morici E, Ernst R, Kin A, Estelrich D, Mazzola M, Poey S (2003) Efecto del pastoreo en un pastizal de Argentina según la distancia a la aguada. *Archivos de Zootecnia* **52**:59-66.
- Morici EFA, Kin AG, Mazzola MB, Ernst R, Poey MS (2006) Efecto del pastoreo sobre las gramíneas perennes *Piptochaetium napostaense* y *Poa ligularis* en relación con la distancia a la aguada. *Revista de la Facultad de Agronomía* **17**:3-13.
- NASA GES DISC Giovanni - Geospatial Interactive Online Visualization ANd aNalysis Infrastructure. <https://giovanni.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/> (Consultado noviembre 2016).
- O'Connor TG (1991) Local extinction in perennial grasslands: A life-history approach. *The American Naturalist* **137**:753-773.
- Pake CE, Venable DL (1996) Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* **77**:1427–1435.
- Pazos G, Bertiller M (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.

- Peláez DV, Bóo RM, Elia OR, Mayor MD (2003) Effect of fire on growth of three perennial grasses from central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* **55**:657-673. Peláez DV, Giorgetti HD, Montenegro OA, Elia OR, Bóo RM, Mayor MD, Busso CA (2010) Vegetation response to a controlled fire in the Phytogeographical Province of the Monte, Argentina. *Phyton* **79**:169-176.
- Peláez DV, Giorgetti HD, Montenegro OA, Elia OR, Rodríguez GD, RM Bóo, Mayor MD, Busso CA (2010) Vegetation response to a controlled fire in the Phytogeographical Province of the Monte, Argentina. *Phyton* **79**:169-176.
- Peter G, Funk FA (2010) Montículos fitogénicos en el Monte rionegrino: su relación con incendios y pastoreo. *BioScriba* **3**:47-54.
- Peter G, Funk FA, Torres Robles SS (2013) Responses of vegetation to different land-use histories involving grazing and fire in the North-east Patagonian Monte, Argentina. *The Rangeland Journal* **35**:273-283.
- Peter G, Leder CV, Funk FA (2016) Effects of biological soil crust and water availability on seedlings of three perennial Patagonian species. *Journal of Arid Environments* **125**:122-126.
- Pucheta E, García-Muro VJ, Rolhauser AG, Quevedo-Robledo L (2011) Invasive potential of the winter grass *Schismus barbatus* during the winter season of predominantly summer-rainfall desert in Central-Northern Monte. *Journal of Arid Environments* **75**:390-393.
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J (1996) Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* **77**:1420-1426.
- Ravi S, D'Odorico P (2009) Post-fire resource redistribution and fertility island dynamics in shrub encroachment desert grasslands: a modeling approach. *Landscape Ecology* **24**:325-335.

- Rey PJ, Alcántara JM (2000) Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* **88**:622–633.
- Roig F, Roig-Junent S, Corbalán V (2009) Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* **73**:167-172.
- Rostagno CM, Defossé GE, del Valle HF (2006) Post-fire vegetation dynamics in three rangelands of north-eastern Patagonia, Argentina. *Rangeland Ecology and Management* **59**:167-170.
- Ruprecht E, Fenesi A, Fodor EI, Kuhn T, Tökölyi J (2015) Shape determines fire tolerance of seeds in temperate grasslands that are not prone to fire. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 397-404.
- Schöb C, Armas C, Guler M, Prieto I, Pugnaire FI (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology* **101**:753–762.
- Serpe MD, Orm JM, Barkes T, Rosentreter R (2006) Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crusts from arid lands. *Plant Ecology* **185**: 163–178.
- Setterfield SA (2002) Seedling establishment in an Australian tropical savanna: effects of seed supply, soil disturbance and fire. *Journal of Applied Ecology* **39**:949-959.
- Soliveres S, Maestre FT, Bowker MA, Torices R, Quero JL, García-Gómez M, Cabrera O, Cea AP, Coaguila D, (...), Noumi Z (2014) Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **16**:164-173.

- Soriano A, Sala OE (1986) Emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of a Patagonian arid steppe (South America). *Israel Journal of Botany* **35**:91-100.
- Tadey M (2008) Efecto del ganado sobre los niveles de polinización en especies vegetales del monte patagónico. *Ecología Austral* **18**:89-100.
- Thompson K (1986) Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology* **74**:733-738.
- Thompson K, Band SR, Hodgson JG (1993) Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* **7**:236-241.
- Thompson K, Bakker JP, Bekker RM (1997) *The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 276.
- Tuesca D, Nisensohn L, Boccanelli S, Torres P, Lewis JP (2004) Weed seedbank and vegetation dynamics in summer crops under two contrasting tillage regimes. *Community Ecology* **5**:247-255.
- Vázquez DP, Simberloff D (2004) Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs* **74**:281-308.
- Velasco V, Siffredi G (2010) *Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales de sierras y mesetas occidentales de Patagonia*. INTA, Buenos Aires.
- Venable D, Flores-Martínez A, Muller-Landau H, Barron-Gafford G, Becerra JX (2008) Seed dispersal of desert annuals. *Ecology* **89**:2218-2227.

Whitford W (2002) Wind and Water Process. En: *Ecology of Desert Systems*, Whitford W (Ed.), pp. 65-97. Academic Press, London, UK.

Zaady E, Gutterman Y, Boeken B (1997) The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. *Plant and Soil* **190**: 247-252.

Anexo I. Nombre científico, hábito y status de acuerdo a la Flora Argentina (2016) de todas las especies nombradas.

Plantas anuales	Gramíneas perennes	Arbustos
Dicotiledóneas	<i>Nassella tenuis</i> (Phil.) Barkworth	<i>Brachyclados lycioides</i> Don.
<i>Facelis retusa</i> (Lam.) Sch. Bip.	<i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett	<i>Chuquiraga erinacea</i> D. Don
<i>Bowlesia incana</i> Ruiz & Pav.	<i>Nassella longiglumis</i> (Phil.) Barkworth	<i>Condalia microphylla</i> Cav.
<i>Daucus pusillus</i> Michx.	<i>Pappostipa speciosa</i> (Trin. & Rupr.) Romasch.	<i>Ephedra ochreatea</i> Miers
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her. ex Aiton	<i>Piptochaetium napostaense</i> (Speg.) Hack.	<i>Larrea divaricata</i> Cav.
<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook & Arn.) Endl. ex Walp.	<i>Poa ligularis</i> Nees ex Steud.	<i>Lycium chilense</i> Miers ex Bertero
<i>Gamochaeta</i> spp.	<i>Poa lanuginosa</i> Poir.	<i>Monttea aphylla</i> (Miers) Benth. & Hook
<i>Herniaria cinérea</i> DC.		<i>Prosopis flexuosa</i> var. <i>depressa</i> DC.
<i>Medicago minima</i> (L.) Bartal.		<i>Schinus johnstonii</i> F.A. Barkley
<i>Micropsis australis</i> Cabrera		<i>Senecio subulatus</i> D. Don ex Hook. & Arn.
<i>Pelletiera verna</i> A. St.-Hil.		<i>Senna aphylla</i> (Cav.) H.S. Irwin & Barneby
<i>Plantago patagonica</i> Jacq.		
<i>Spergula ramosa</i> (Cambess.) D. Dietr.		
Monocotiledóneas	Briófitas	Subarbustos
<i>Hordeum</i> spp.	<i>Ceratodon purpureus</i> Hedw.	<i>Boopis anthemoides</i> Juss.
<i>Schismus barbatus</i> (L.) Thell.	<i>Syntrichia princeps</i> (De Not.) Mitt.	<i>Grindelia brachystephana</i> Griseb.
		<i>Gutierrezia gilliesii</i> Griseb.
		<i>Hysterionica jasionoides</i> Willd.
		<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze
		<i>Senecio melanopotamicus</i> Cabrera

Anexo II. Figura 1.3 Estadísticos de las comparaciones de la cobertura en cada micrositio de sitios con distintas historias de uso (Est.), y las transformaciones aplicadas a los datos (Transf). Se indican en negrita diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). F=ANOVA, H=Kruskal Wallis, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso		Suelo desnudo	Broza	Gramíneas perennes	Arbustos
UG	Est.	H=22.64	F=7.277	F=3.172	F=1.38
	p	0.0009	<0.0001	0.017	0.257
LU	Est.	F=1.86	F=1.37	F=0.332	H=13.56
	p	0.123	0.261	0.944	0.0043
BU	Est.	F=4.988	F=5.575	F=0.937	H=13.47
	p	0.001	0.001	0.485	0.0001
BG	Est.	F=12.645	F=8.568	F=1.373	H=15.99
	p	<0.0001	<0.0001	0.26	0.0023
B7	Est.	F=2.479	F=1.471	F=0.513	H=9.43
	p	0.047	0.224	0.794	0.0078
MG	Est.	F=8.034	F=7.593	F=2.94	H=8.25
	p	<0.0001	<0.0001	0.024	0.0011
HG	Est.	F=3.854	F=1.127	F=7.336	H=12.5
	p	0.006	0.372	<0.0001	<0.0001
	Transf	arcoseno de la raíz	arcoseno de la raíz	arcoseno de la raíz	arcoseno de la raíz

Anexo III. Estadísticos de las comparaciones de la velocidad del viento en micrositios de sitios con diferentes historias de uso (Est.), y las transformaciones aplicadas a los datos (Transf). Se indican en negrita diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). t=test de Student, W=test de Wilcoxon, I: interisla, B: borde, M: mitad de isla, T: tronco, Bar: barlovento, Sot: sotavento, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso		IBar vs. ISot	BBar vs. BSot	MBar vs. MSot
UG	Est.	t= -7.139	t= -5.559	t= -6.053
	p	0.002	0.005	0.004
	Transf			
LU	Est.	t= -9.11	t= -13.651	W=15
	p	<0.0001	<0.0001	0.0079
	Transf	raíz cuadrada	raíz cuadrada	
BU	Est.	t= -6.416	t= -9.996	t= -2.839
	p	0.003	0.001	0.047
	Transf			
BG	Est.	t= -4.488	t= -7.5	t= -11.364
	p	0.011	0.002	<0.0001
	Transf			
B7	Est.	t= -5.096	t= -6.773	t= -6.014
	p	0.007	0.002	0.004
	Transf			
MG	Est.	t= -9.098	t= -2.54	t= -8.413
	p	0.001	0.064	0.001
	Transf			
HG	Est.	t= -8.201	t= -11.607	t= -6.567
	p	0.001	<0.0001	0.003
	Transf			

Anexo IV. Estadísticos de las comparaciones entre estaciones para evaluar la dinámica anual de reclutamiento de graminéas perennes (G) y plantas anuales en diferentes historias de uso. Se indican en negrita diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). t=test de Student, W=test de Wilcoxon, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada con diez años de recuperación, BG: pastoreo quemado con diez años de recuperación, B7: pastoreo quemado con seis años de recuperación, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso	Grupo funcional	Marzo 2015 vs. Junio	Junio vs. Septiembre	Septiembre vs. Diciembre	Diciembre vs. Junio 2016	
UG	G	Estadístico p Transformación	t=1.306 0.199	t=-0.417 0.679	t= -1.661 0.105	
	A	Estadístico p Transformación	t=7.16 <0.0001 ln(x+1)	t= -0.571 0.571	W=220 <0.0001	W=400 0.3173
LU	G	Estadístico p Transformación	t=5.26 <0.0001	t=1.382 0.175	t=0.669 0.507	t= -2.138 0.039 raíz cuadrada
	A	Estadístico p Transformación	t= -2.761 0.009	t=0.429 0.608	W=215 <0.0001	t=0.372 0.712
BU	G	Estadístico p Transformación	t= -2.541 0.015	t= -0.803 0.427	t= -0.789 0.435	t=1.244 0.221
	A	Estadístico p Transformación	t=9.271 <0.0001 raíz cuadrada	t=1.051 0.3	t= -12.087 <0.0001 ln(x+1)	t= -0.533 0.597
BG	G	Estadístico p Transformación	t=2.833 0.007	t=0.125 0.901	t=0.235 0.815	t= -1.281 0.208
	A	Estadístico p Transformación	t=6.047 <0.0001 raíz cuadrada	t=1.065 0.294	t= -21.242 <0.0001 ln(x+1)	W=430 0.1521
B7	G	Estadístico p Transformación	t=0.729 0.47 ln(x+1)	t= -1.771 0.085	t=1.344 0.187	
	A	Estadístico p Transformación	t=2.772 0.009 raíz cuadrada	t= -0.528 0.601	W=210.5 <0.0001	W=452.5 0.0997
MG	G	Estadístico p Transformación	t=8.303 <0.0001 ln(x+1)	t=-0.225 0.823	t=0.577 0.567	
	A	Estadístico p Transformación	W=610 <0.0001	t=0.940 0.353	t= -7.928 <0.0001 raíz cuadrada	W=524 0.0006
HG	G	Estadístico p Transformación	W=298 0.0006	t= -0.761 0.451	t=0.467 0.643	W=430 0.1519
	A	Estadístico p Transformación	W=610 <0.0001	t=0.752 0.457	t= -25.37 <0.0001 raíz cuadrada	t= -0.284 0.778 ln(x+1)

Anexo V. Estadísticos (Est.) de las comparaciones del reclutamiento de plántulas de gramíneas perennes (G) y de especies anuales (A) entre meses sucesivos, y las transformaciones aplicadas a los datos (Transf.). Se indican en negrita diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). t=test de Student, W=test de Wilcoxon.

Grupo funcional	Abr - May	May-Jun	Jun-Jul	Jul-Ago	Ago-Sep	Sep-Oct	Oct-Nov	Nov-Dic	Dic-Ene	Ene-Feb	Feb-Mar	
G	Est.	t= -1.085	t=0.644	W=66949	t=1.799	t=0.15	t=2.301	t=1.67	W=55035.5	t= -0.558	t=2.752	t=0.306
	p	0.279	0.52	<0.0001	0.073	0.881	0.021	0.096	0.0008	0.577	0.006	0.759
	Transf.	raíz cuadrada				ln(x+1)	raíz cuadrada			raíz cuadrada		
A	Est.	W=60361.5	t= -1.446	t=0.201	t=0.606	t=0.981	t=0.033	t=4.594	W=35410	W=67420	t= -0.347	t=0.455
	p	0.8914	0.149	0.841	0.545	0.327	0.974	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.729	0.649
	Transf.							ln(x+1)				

Anexo VI. Estadísticos de las comparaciones en el reclutamiento de gramíneas perennes entre meses, y la abundancia de plántulas de *Nassella tenuis* emergidas y reclutadas, en cada historia de uso. Se indican en negrita diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). t=test de Student, W=test de Wilcoxon, UG: clausura sin disturbios, LU: clausura añeja con un evento de pastoreo intenso, BU: clausura quemada hace diez años, BG: pastoreo quemado hace diez años, B7: pastoreo quemado hace seis años, MG: pastoreo moderado, HG: pastoreo intenso.

Historias de uso		Octubre 2013 vs. marzo 2014	Abril 2013 vs. marzo 2014	Plántulas de <i>Nassella tenuis</i> emergidas vs. reclutadas
UG	Estadístico	t= -1.504	t=2.920	t=2.917
	p	0.207	0.043	0.043
				raíz cuadrada
LU	Estadístico	t= -9.194	t=3.481	t=2.544
	p	0.001	0.025	0.063
BU	Estadístico	t= -1.897	t=1.582	W=33
	p	0.131	0.189	0.2857
BG	Estadístico	t= -1.380	t=1.729	t=4.085
	p	0.240	0.163	0.015
				raíz cuadrada
B7	Estadístico	t= -1.754	t=4.470	t=4.505
	p	0.154	0.011	0.011
				raíz cuadrada
MG	Estadístico	t= -0.470	t= -1.839	t=5.181
	p	0.663	0.14	0.007
				raíz cuadrada
HG	Estadístico	t=1.562	t=1.268	W=40
	p	0.193	0.274	0.0079
				raíz cuadrada