



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**INVASIÓN DE *Pinus halepensis* Mill. EN EL PARQUE  
ERNESTO TORNUST EN RELACIÓN CON EL PASTOREO  
DE CABALLOS CIMARRONES**

**Mg. Ana Elena de Villalobos**

**TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA**

**Bahía Blanca**

**Argentina**

**2009**

## **Prefacio**

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en GEKKO (Grupo de Estudio en Conservación y Manejo), dependiente del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 15 de agosto de 2006 y el 19 de junio de 2009, bajo la dirección del Dr. Daniel V. Peláez, Profesor y el Dr. Sergio M. Zalba, Profesor Adjunto de la Cátedra Biología General.

Ana Elena de Villalobos

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

## **Agradecimientos**

Deseo agradecer especialmente a mis directores, Daniel Peláez y Sergio Zalba por el tiempo y dedicación brindado durante el desarrollo de la tesis.

A quienes me ayudaron en las tareas de campo y fueron grata compañía en esas jornadas: Paola Germain, Yannina Cuevas, Cristina Sanhueza, Alejandra Hall, Natalia Cozzani Alejandro Loydi, Quique Zucchini y Lucas Verniere.

A Andrea Long y Carlos Villamil, quienes me ayudaron en la determinación de las especies vegetales.

A Ethel San Román y Paula Pratolongo por sus valiosos consejos. Y a Melina Calfuán y Gabriela Murray por su compañerismo.

Al personal de Parque Provincial Ernesto Tornquist, por la colaboración en las tareas de campo y las facilidades brindada para el uso de las instalaciones.

Al Departamento de Biología Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur, en cuyas dependencias realicé las tareas de análisis de datos y redacción de la tesis.

A mis compañeros de la Cátedra de Biología General y de GEKKO por los buenos momentos y horas compartidas.

A mi madre y hermana, porque son mi apoyo y mi guía. Y a mis amigos, quienes diluyen las sombras.

## Resumen

Los pastizales naturales de la región pampeana se encuentran drásticamente transformados debido al intenso uso agropecuario. Sólo una reducida superficie mantiene características semejantes a su probable situación original. El pastoreo del ganado doméstico es uno de los principales factores transformadores del paisaje en estos ecosistemas y, asociado a él, los procesos de invasión de leñosas exóticas y otros factores de pérdida de biodiversidad.

El Parque Provincial Ernesto Tornquist, en la provincia de Buenos Aires, representa una de las principales áreas protegidas destinadas a la conservación de la biodiversidad pampeana. Coexisten en esta reserva una población de caballos cimarrones con un proceso severo de invasión de *Pinus halepensis*. El avance de los pinos en el pastizal serrano estaría relacionado con los efectos directos e indirectos del pastoreo de los caballos cimarrones. La confirmación de este supuesto permitiría avanzar en el diseño de estrategias de manejo del sistema que permitan limitar la invasión de *P. halepensis* y de otras especies leñosas exóticas.

Se realizaron diferentes experiencias en pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist con distinta historia de pastoreo, con el objetivo de establecer los efectos directos e indirectos de los caballos cimarrones sobre la composición de especies y la estructura de los pastizales serranos, la probabilidad de establecimiento de plántulas de *P. halepensis* y para detectar variaciones en el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* en función de la estacionalidad del pastoreo.

La emergencia, la supervivencia y el crecimiento de plántulas de *P. halepensis* fueron mayores en pastizales bajo pastoreo que en pastizales clausurados. El pastoreo de los caballos favorecería el proceso de invasión al incrementar la presencia de nichos vacantes debido a la reducción de la riqueza y la diversidad de especies, al incremento de la proporción de suelo desnudo y a la reducción de la capacidad competitiva de las gramíneas perennes nativas como consecuencia de la defoliación diferencial. No se hallaron evidencias que permitan afirmar que la compactación del suelo asociada a la presencia de los caballos afecte el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*.

Se determinó que el efecto del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* es mayor cuando se produce en el momento de la emergencia y crecimiento

temprano de las plántulas (otoño e invierno), probablemente debido al debilitamiento de la capacidad competitiva de los gramíneas nativas perennes.

Los resultados obtenidos indican que la reducción de la carga de caballos cimarrones junto al manejo estacional de la oportunidad de pastoreo son dos prácticas que permitirían minimizar el riesgo de invasión de *P. halepensis* en pastizales serranos de piedemonte en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

## Abstract

The natural grasslands in Argentinean pampas have been drastically transformed by their intense agricultural use, with scarce and small areas retaining characteristics that might resemble their pristine state. Livestock grazing is one of the main drivers of ecosystem change and landscape transformation, and it has been consistently associated with the advance of invasive woody plants and biodiversity lost.

The Ernesto Tornquist Provincial Park (ETPP) in Buenos Aires province is one of the few protected areas aiming to the conservation of pampean biodiversity. In this reserve a population of feral horses with a severe process of invasion by *Pinus halepensis* coexists. The advance of pines over mountain grasslands could be related to direct and indirect effects of grazing by feral horses. The confirmation of this hypothesis would allow the implementation of sound management strategies to limit the invasion of *P. halepensis* and of other invasive woody plants.

A combination of vegetation samplings and experiments were undergone in grasslands with contrasting grazing history at ETPP, with the aim of detecting direct and indirect effects of feral horses on the species composition and structure of mountain grasslands, and on the probability of establishment of *P. halepensis* seedlings. Experiments were also conducted to detect changes in seedlings establishment depending on variations in grazing seasonality.

The emergency, survival and growth of *P. halepensis* seedlings were higher in grazed grasslands than in exclosures. Grazing by feral horses could have enhanced the process of invasion by increasing the availability of vacant niches, due to the reduction of plant species richness and diversity, the increase in the percentage cover of bare soil and the reduction of the competitive ability of native perennial grasses as a consequence of differential defoliation. No evidence was found supporting the idea that soil compaction associated with the presence of horses could affect the establishment of *P. halepensis* seedlings.

The effect of grazing by feral horses on the establishment of *P. halepensis* seedlings is higher when it coincides with the emergency and early growth of the seedlings (autumn

and winter), probably due to a weakening of the competitive ability of native perennial grasses.

The results of this thesis indicate that the reduction of the density of feral horses and a seasonal management of the grazing pressure would allow to reduce or minimize the risk of invasion by *P. halepensis* in mountain grasslands in the ETPP.

## Índice

Prefacio.....	I
Agradecimientos.....	II
Resumen.....	III
Abstract.....	V
Índice.....	VII
Índice de tablas .....	X
Índice de figuras.....	XI
Introducción general.....	1
Área de Estudio.....	3

### Capítulo 1

<b>Efecto del pastoreo de caballos cimarrones sobre la composición específica y la estructura de pastizales naturales en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.....</b>	<b>6</b>
Introducción.....	6
Hipótesis general.....	11
Materiales y Métodos.....	12
Análisis estadísticos.....	14
Resultados .....	14
Composición de especies y proporción de suelo desnudo en los pastizales serranos .....	14
Identificación y abundancia de grupos funcionales.....	16
Caracterización de las comunidades de pastizal con distintas historias de pastoreo.....	17
Discusión .....	21
Efecto del pastoreo de caballos cimarrones sobre la composición de especies en pastizales serranos.....	21

Efecto del pastoreo de caballos cimarrones sobre la estructura de los pastizales serranos.....	26
--	----

## Capítulo 2

### **Efectos del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *Pinus halepensis* en pastizales naturales del Parque Provincial Ernesto Tornquist..**

Introducción.....	28
Hipótesis General.....	35
Materiales y Métodos.....	36
Análisis estadísticos.....	37
Resultados.....	38
Emergencia de plántulas.....	38
Supervivencia de plántulas.....	39
Crecimiento de plántulas.....	40
Biomasa área de la vegetación herbácea.....	44
Discusión.....	46
Efecto de la historia de pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de <i>P. halepensis</i> .....	46
Efecto de la intensidad de defoliación del estrato herbáceo sobre el establecimiento de plántulas de <i>P. halepensis</i> .....	52
Efecto de la compactación del suelo sobre el establecimiento de plántulas de <i>P. halepensis</i> .....	54
Efecto de la composición de especies y de la estructura del pastizal sobre el establecimiento de plántulas de <i>P. halepensis</i> .....	55

## Capítulo 3

### **Efecto de la estacionalidad del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *Pinus halepensis* en pastizales naturales del Parque Provincial Ernesto Tornquist.....**

Introducción.....	58
Hipótesis General .....	62
Materiales y Métodos .....	63
Análisis estadísticos.....	65

Resultados.....	66
Emergencia de plántulas.....	66
Supervivencia de plántulas.....	67
Crecimiento de plántulas.....	69
Altura y cobertura de la vegetación herbácea.....	75
Discusión.....	79
Efecto de la estacionalidad del pastoreo y de la defoliación experimental de la vegetación herbácea sobre el establecimiento de plántulas de <i>P. halepensis</i> .....	79
Efecto de la oportunidad de pastoreo y de la defoliación experimental sobre el crecimiento y la abundancia de la vegetación herbácea.....	83
Conclusiones.....	87
Bibliografía.....	89
Apéndices.....	107
Apéndice I.....	107
Apéndice II.....	109
Apéndice III.....	112
Apéndice IV.....	115

## Índice de tablas

Tabla 1	Promedio ( $\pm$ ES) de la riqueza de especies, diversidad específica (índice de Shannon-Wiener), uniformidad (índice de Pielou), porcentaje de cobertura de especies exóticas y porcentaje de suelo desnudo en las áreas bajo pastoreo (AP) y en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones (AC). Cada valor es un promedio de $n=40$ . Todos los valores difieren significativamente ( $p<0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar. .....	15
Tabla 2	Coeficientes de correlación entre las variables y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2) del análisis de las muestras de vegetación en función de la abundancia de las especies presentes. Todas las especies listadas exhibieron valores significativos de correlación con la primer componente principal ( $p<0,05$ ). .....	20
Tabla 3	Valores de correlación entre la riqueza de especies, diversidad (índice de Shannon), uniformidad (índice de Pielou), porcentaje de especies exóticas y porcentaje de suelo desnudo y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2). .....	21
Tabla 4	Correlación entre la abundancia de los distintos grupos funcionales: gramíneas y graminoides (G), gramíneas perennes (GP), arbustos (A), hierbas en roseta (R), hierbas postradas (P), latifoliadas anuales (La) y latifoliadas perennes (Lp) y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2). .....	21

## Índice de figuras

Figura 1. Ubicación y esquema de los límites del Parque Provincial Ernesto Tornquist, Provincia de Buenos Aires, Argentina. .....	3
Figura 2. Caballos cimarrones en los pastizales serranos del Parque Provincial Ernesto Tornquist. .....	5
Figura 3. Pastizal serrano del Parque Provincial Ernesto Tornquist bajo el pastoreo de caballos cimarrones. .....	12
Figura 4. Pastizal serrano del Parque Provincial Ernesto Tornquist clausurado al pastoreo de caballos cimarrones. .....	13
Figura 5. Cobertura promedio (%) ( $\pm$ ES) de gramíneas y graminoides (G), gramíneas cespitosas perennes (GP), arbustos (A), hierbas en roseta (R), hierbas con crecimiento postrado (P), hierbas latifoliadas anuales (LA) y hierbas latifoliadas perennes (LP) en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones (AP) y en las áreas clausuradas (AC). Cada valor es un promedio de n=40. Las columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p < 0.05$ ). Los resultados se presentan sin transformar. .....	17
Figura 6. Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las parcelas de vegetación provenientes de las dos áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones (ap1 y ap2) y de las dos áreas clausuradas a los caballos (ac1 y ac2), en el plano definido por las dos primeras componentes (CP1 y CP2). .....	18
Figura 7. Diagrama de las variables correlacionadas significativamente ( $p < 0,05$ ) con los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). Variables: cobertura de <i>Aristida spgazzinii</i> (ARSP), <i>Calotheca brizoides</i> (CABR), <i>Crepis versicaria</i> (CRVE), <i>Daucus pussillus</i> (DAPU), <i>Dichondra sericea</i> (DISE), <i>Echium plantagineum</i> (ECPL), <i>Eragrostis lugens</i> (ERLU), <i>Eryngium nudicaule</i> (ERNU), <i>Hordeum euclaston</i> (HOEU), <i>Mimosa rocae</i> (MIRO), <i>Nassella neesiana</i> (NANE), <i>Nassella trichotoma</i> (NATR), <i>Piptochaetium hackelii</i> (PISP), <i>Piptochaetium stipoides</i> (PIST), <i>Plantago lanceolata</i> (PLLA) y <i>Plantago myosuroides</i> (PLMY). .....	19
Figura 8. Vista del límite entre el área clausurada a los caballos cimarrones (izquierda) y el área bajo pastoreo (derecha). .....	37
Figura 9. Emergencia (%) de las plántulas de <i>P. halepensis</i> registrada en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con	

pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramínozo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramínozo (AC-DS). Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....40

Figura 10. Supervivencia (%) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramínozo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramínozo (AC-DS). Las barras verticales representan el error estándar, curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....41

Figura 11. Altura (cm) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramínozo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramínozo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas, Las barras verticales representan el error estándar, curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....42

Figura 12. Biomasa aérea (mg) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramínozo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramínozo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas, Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....43

Figura 13. Longitud de la raíz principal (cm) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramínozo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramínozo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramínozo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas, Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

- .....44
- Figura 14. Biomasa subterránea (mg) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato graminoso (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato graminoso (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato graminoso (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato graminoso (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas, Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.  
.....45
- Figura 15. Biomasa aérea ( $\text{gr m}^{-2}$ ) de los componentes latifoliados ( $\square$ ) y graminosos ( $\blacksquare$ ) de la vegetación herbácea del área con una prolongada historia de pastoreo, al final de cada estación. Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.  
.....46
- Figura 16. Biomasa aérea ( $\text{gr m}^{-2}$ ) de los componentes latifoliados ( $\square$ ) y graminosos ( $\blacksquare$ ) de la vegetación herbácea del área clausurada al pastoreo de caballos cimarrones, al final de cada estación. Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.  
.....46
- Figura 17. Biomasa aérea de gramíneas ( $\text{gr m}^{-2}$ ) registrada en el área clausurada al pastoreo, en los tratamientos con defoliación severa del estrato graminoso (DS), defoliación moderada del estrato graminoso (DM) y sin defoliación del estrato graminoso (SD). Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.  
.....47
- Figura 18. Jaula utilizada para los tratamientos de exclusión del pastoreo permanente y estacional en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones.  
.....65
- Figura 19. Emergencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo durante otoño e invierno (P-OI) y pastoreo durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.  
.....67
- Figura 20. Emergencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliación del estrato herbáceo (SD), sujetas a defoliación continua (DC),

sujetas a defoliación durante otoño e invierno (D-OI) y sujetas a defoliación durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....68

Figura 21. Supervivencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....69

Figura 22. Supervivencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: defoliación continua (DC), sin defoliar (SD), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....70

Figura 23. Altura de las plántulas de *P. halepensis* registradas en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....71

Figura 24. Altura de las plántulas de *P. halepensis* registradas en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: defoliación continua (DC), sin defoliar (SD), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....72

Figura 25. Biomasa aérea de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: exclusión permanente al pastoreo (CC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), pastoreo continuo (PC) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....73

Figura 26. Biomasa aérea de las plántulas de *P. halepensis* en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....73

Figura 27. Longitud de la raíz principal de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: exclusión permanente al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....74

Figura 28. Longitud de la raíz principal de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas clausurada al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....75

Figura 29. Biomasa subterránea de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: exclusión permanente al pastoreo (CC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), pastoreo continuo (PC) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....75

Figura 30. Biomasa subterránea de las plántulas de *P. halepensis* en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....76

Figura 31. Cambios en la altura promedio de la vegetación herbácea en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de

cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....77

Figura 32. Cambios en la altura promedio de la vegetación herbácea en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....78

Figura 33. Cambios en la cobertura promedio de la vegetación herbácea en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....79

Figura 34. Cambios en la cobertura promedio de la vegetación herbácea en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

.....79

## **Introducción general**

Los pastizales naturales se encuentran entre los ecosistemas más disturbados y menos protegidos del planeta (Bilenca y Miñarro 2004; Hohhot Declaration 2008). La Argentina no es ajena a esta problemática. La región pampeana se encuentra entre los biomas más transformados en razón del intenso uso agropecuario al que está sometida desde fines del siglo XIX. El uso de la tierra ha provocado una profunda alteración del paisaje, quedando sólo una reducida superficie que mantiene sus características originales. Apenas el 0,3% de la superficie pampeana está incluido dentro de algún sistema de áreas protegidas, limitándose a ambientes marginales menos aptos para las actividades agropecuarias (Bilenca y Miñarro 2004). Los ecosistemas naturales se encuentran afectados por procesos de degradación desencadenados por el uso intensivo de la tierra, el reemplazo de los pastizales por campos de cultivo, el sobrepastoreo y la alteración de la frecuencia e intensidad de los fuegos naturales. Los efectos de estos procesos comprenden la pérdida del suelo, la invasión de especies exóticas, el reemplazo de especies, la pérdida de biodiversidad y el incremento de la abundancia de especies leñosas (Archer y Smeins 1991; Bilenca y Miñarro 2004).

La invasión de árboles y arbustos exóticos produce cambios drásticos en los ecosistemas terrestres, tales como la reducción de la riqueza de especies, la alteración de los ciclos de nutrientes y la reducción de la disponibilidad de luz y de agua, condicionando así la conservación de la biodiversidad nativa y favoreciendo el avance de otras especies invasoras (Higgins y Richardson 1998; Zalba y Villamil 2002). La susceptibilidad de los ecosistemas naturales a ser invadidos varía de manera considerable. Las áreas que han sufrido disturbios de distinta naturaleza suelen estar más expuestas a la invasión de especies exóticas, posiblemente en respuesta a una alteración de las relaciones de competencia (Hobbs 1991).

Los factores que controlan o limitan el establecimiento de especies leñosas en ambientes de pastizal no están aún totalmente identificados. Según Eriksson y Ehrlen (1992), la capacidad de establecimiento de las plántulas de especies leñosas estaría limitada por la disponibilidad de sitios propicios para su germinación y emergencia. Archer y Smeins (1991) establecieron que la reducción de la cobertura de plantas herbáceas y la alteración de las propiedades del suelo y de la frecuencia e intensidad de los fuegos naturales favorecerían el establecimiento de plántulas de especies leñosas en los pastizales naturales. Tilman (1997) señala que los ecosistemas más ricos en especies hacen un uso más completo y eficiente de los recursos y son más resistentes a la invasión de especies

exóticas. Contrariamente, otros autores como Robinson *et al.* (1995) y Lonsdale (1999) observan una relación directa y positiva entre la riqueza específica y la susceptibilidad a la invasión.

El Parque Provincial Ernesto Tornquist, en el partido de Tornquist, Provincia de Buenos Aires, es una de las principales reservas destinadas a la conservación de la biodiversidad de la región pampeana (*sensu* Cabrera 1976) y alberga una notable cantidad de endemismos vegetales (Long y Grassini 1997). En esta reserva se encuentra una población de 700 caballos cimarrones que ocupan unas 2000 ha en las que pueden observarse signos evidentes de sobrepastoreo (Scorolli 1999). Al mismo tiempo, el Parque Tornquist sufre un marcado proceso de avance de plantas leñosas exóticas, entre las que se destaca el pino tosquero (*Pinus halepensis* Mill.) por el importante incremento de su abundancia en los últimos 30 años (Zalba 1994; Zalba y Villamil 2002). El avance de ésta y de otras especies leñosas invasoras sobre el pastizal serrano podría atribuirse, entre otros factores, a la reducción de la capacidad competitiva de las plantas nativas debido a los efectos directos e indirectos del pastoreo de los caballos cimarrones. La confirmación de este supuesto permitiría avanzar hacia un manejo del sistema que favorezca su resistencia a la invasión de especies leñosas. Por otro lado, un conocimiento adecuado de la relación entre la carga de herbívoros y el avance de las especies leñosas exóticas podría ayudar a trazar lineamientos de manejo, que contribuyan a evitar la expansión de los pinos y de otras especies invasoras más allá de la reserva, en zonas dedicadas a la actividad ganadera.

El objetivo de esta tesis es determinar si los efectos directos e indirectos del pastoreo de los caballos cimarrones sobre la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* favorecen su establecimiento. Los resultados obtenidos en este estudio permitirán establecer pautas de manejo que posibiliten evitar o minimizar el avance de las especies leñosas invasoras en el sistema.

## Área de Estudio

El Parque Provincial Ernesto Tornquist que se estableció como reserva natural desde 1937; está ubicado entre los 38° 00' y 38° 10' S y los 61° 45' y 62° 08' O, en la zona central de la Sierra de la Ventana, en la provincia de Buenos Aires (Fig. 1). La reserva tiene un área aproximada de 6700 ha e incluye a dos de las mayores alturas del sistema: Cerro Destierro (1172 msm) y Cerro Ventana (1134 msm) (Burgos 1968). El sistema serrano tiene una dirección general NW-SE y las pendientes pueden alcanzar valores mayores al 70%, con divisorias de aguas primarias (pendientes con orientación N-S) y secundarias (pendientes con orientación E-O) (Frangi y Bottino 1995).

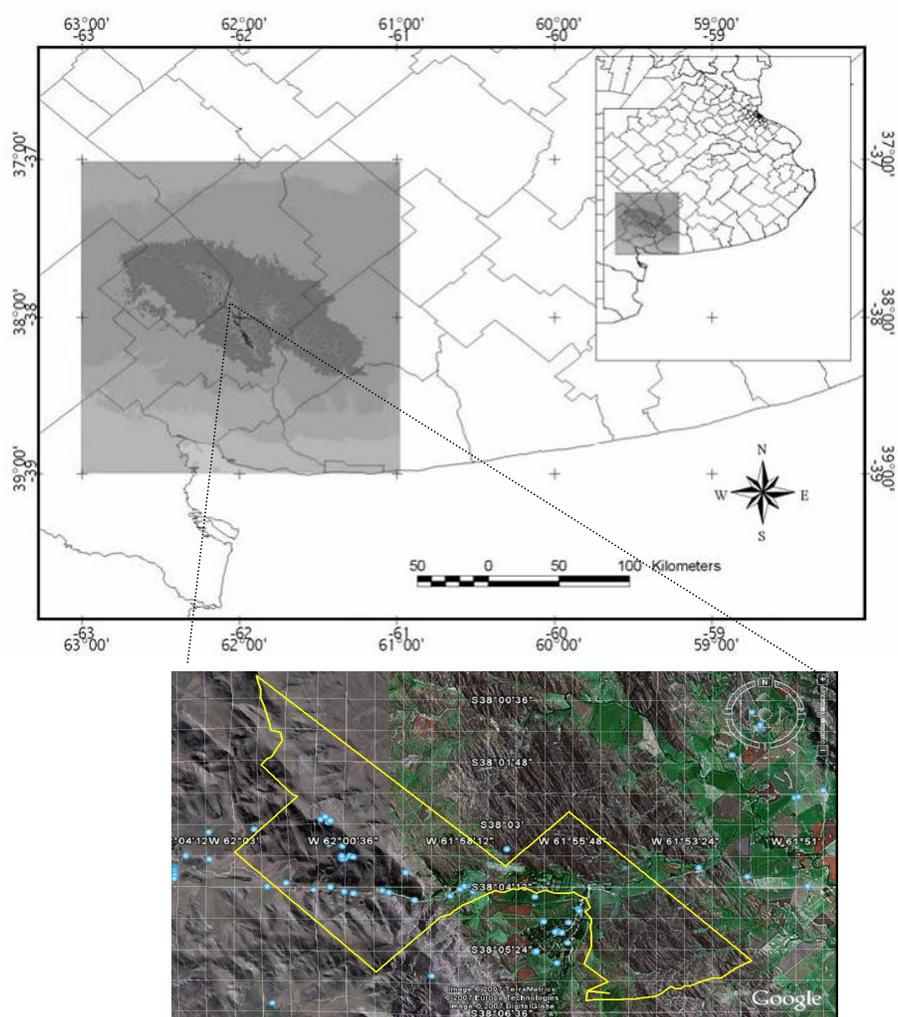


Figura 1. Ubicación y esquema de los límites del Parque Provincial Ernesto Tornquist, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Los suelos serranos se desarrollaron a partir de sedimentos loésicos que cubrieron las pendientes y cumbres con espesor variable, donde se mezclan clastos, detritos de rocas y afloramientos rocosos. Los suelos serranos reconocidos son Argiudol típico sobre depósitos profundos y Argiudol y Hapludol líticos más someros (Suero 1972).

El clima es templado con una precipitación anual promedio de entre 500 a 800 mm, que se concentran en primavera y fines de verano/principios de otoño y con nevadas ocasionales en invierno. La temperatura media anual es de 14°C. La temperatura media del mes más cálido (enero) es 20,5°C y la del mes más frío (julio) es 8°C. El período con probabilidad de heladas es de aproximadamente 160 días al año y se extiende hasta la primavera tardía (Burgos 1968).

La combinación de las variables topográficas con las características del sustrato genera diversos meso y microclimas sobre el patrón de clima regional, que se traducen en una alta cantidad de ambientes y una notable diversidad biológica (Frangi y Bottino 1995).

La vegetación dominante es la estepa o pseudoestepa gramínea, predominando el pastizal de flechillas, correspondiendo al distrito Pampeano Austral, dentro de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1976). El parque incluye unas 554 especies vegetales, entre las cuales se cuentan 17 endemismos estrictos y 20 endemismos de mayor distribución (Long y Grassini 1997). *Nassella*, *Piptochaetium* y *Festuca* son los géneros más comunes de gramíneas, mientras que *Dichondra sericea*, *Lucilia acutifolia* y *Oxalis articulata* están entre las dicotiledóneas más abundantes. También son frecuentes las comunidades dominadas por arbustos como *Eupatorium buniifolium*, *Discaria americana* y *Geoffroea decorticans* (Kristensen y Frangi 1995a; Long y Grassini 1997).

Los herbívoros nativos más comunes en la época pre-hispánica en la región incluían el ciervo de las Pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) y el guanaco (*Lama guanicoe*). El primero desapareció de los pastizales serranos a principios del Siglo XX, mientras que poblaciones de guanacos aún permanecen en el área, pero con muy bajo número de individuos (Chébez 1994). El ganado doméstico fue introducido durante el Siglo XV en la Región Pampeana, volviéndose extremadamente abundante a partir del Siglo XVIII, cuando las manadas de

vacas orejanas y las tropillas de caballos cimarrones resultaban comunes (Brailovsky y Foguelman 2006). Otros ungulados exóticos, como el ciervo rojo (*Cervus elaphus*) y el ciervo dama (*Dama dama*), fueron introducidos en la región con fines recreativos durante el Siglo XIX. Durante el período de realización de esta tesis, una población de aproximadamente 700 caballos habitaba el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Fig. 2). Una tropilla de cinco caballos criollos fue introducida en la reserva en 1942; la población original creció a una tasa anual promedio de 6%, convirtiéndose los caballos cimarrones en los ungulados más abundantes y conspicuos del parque (Scorolli 2007).

Los estudios experimentales se realizaron en pastizales de piedemonte con una pendiente de 5 al 11% de orientación Norte, caracterizados por suelos someros y roquedales ocasionales. La vegetación predominante está compuesta por un estrato gramíneo que puede alcanzar 0,5 m de altura en ausencia de pastoreo, con especies de los géneros *Nassella* y *Piptochaetium* que le otorgan la característica de “flechillar”. El estrato arbustivo es escaso, compuesto principalmente por individuos aislados de *Discaria americana*. Los márgenes de los arroyos y cursos de agua no permanentes se caracterizan por tener suelos más profundos y húmedos donde se desarrollan manchones de *Paspalum quadrifarium* y *Cortaderia selloana* (Frangi y Bottino 1995).



Figura 2. Caballos cimarrones en los pastizales serranos del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

## Capítulo 1

### **Efecto del pastoreo de caballos cimarrones sobre la composición específica y la estructura de pastizales naturales en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.**

#### **Introducción**

Los herbívoros son importantes agentes de cambio en los ecosistemas naturales. En particular, la presencia de grandes ungulados produce efectos significativos sobre la estructura y la composición de las comunidades vegetales como resultado del consumo de la vegetación, del pisoteo y de la deposición de orina y heces. La combinación de estos factores afecta la abundancia, la distribución, y la heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación, influye sobre el reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad de las plantas y por lo tanto sobre la densidad, la frecuencia y las habilidades competitivas de las especies vegetales, modificando la sucesión ecológica y precipitando cambios entre estados alternativos del sistema (Huntly 1991; Hobbs 1996; Agustine y McNaughton 1998; Vavra *et al.* 2007). Como resultado, los pastizales bajo pastoreo intenso, continuado o frecuente, por herbívoros introducidos presentan cambios en la riqueza y en la diversidad específica (Hobbs y Heunneke 1992; Milchunas y Lauenroth 1993; Lever 1994), disminución de la abundancia de especies herbáceas e incremento de vegetación leñosa (Archer y Smeins 1991; Mazia *et al.* 2001; Holmgren 2002; Zalba y Villamil 2002; de Villalobos *et al.* 2005), reemplazo de gramíneas nativas por exóticas o nativas resistentes al pastoreo y de escaso valor forrajero (Chaneton *et al.* 1988; Chaneton y Facelli 1991; Chaneton *et al.* 2002), alteración de los patrones de distribución de especies que influyen sobre la diversidad de hábitats y la variabilidad espacial (Adler y Lauenroth 2000; Wang *et al.* 2002), impacto sobre la fauna nativa y sus interacciones biológicas (Milchunas *et al.* 1998; Hobbs 2001; Vázquez y Simberloff 2003; Zalba y Cozzani 2004), modificaciones del régimen de disturbios y pérdida de las propiedades de resistencia y resiliencia del ecosistema (Prieur-Richard y Lavorel 2000; Holmgren 2002). Cambios en las propiedades del suelo, el ciclado de nutrientes y la capacidad de retención de agua en el suelo son también citados entre los

efectos del pastoreo de los herbívoros introducidos (Archer y Smeins 1991; Sternberg *et al.* 2000).

La presencia continua y prolongada de los ungulados en los ecosistemas terrestres representa una presión de selección de intensidad variada. La vegetación y los herbívoros han tenido una prolongada historia evolutiva común que se pone de manifiesto en procesos coevolutivos entre las poblaciones interactuantes (McNaughton 1985). A dicha presión de selección se le pueden adjudicar algunos de los caracteres que actualmente exhiben las poblaciones vegetales, como la capacidad de rebrote seguida a la defoliación (McNaughton 1979). Asimismo, las poblaciones de herbívoros también han sido moldeadas en su naturaleza y funcionamiento por las características del forraje disponible. Por ejemplo, McNaughton *et al.* (1998) señalan que la disponibilidad de biomasa vegetal en el Serengeti regula la tasa de reproducción de los herbívoros silvestres presentes en el ecosistema. Esta prolongada historia evolutiva conjunta puede ser fácilmente alterada por acciones humanas directas o indirectas. La reducción de las poblaciones de herbívoros silvestres y su reemplazo parcial o completo por el ganado doméstico induce alteraciones que pueden superar el nivel co-adaptativo alcanzado. Cuando los herbívoros nativos son reemplazados por el ganado doméstico, los hábitos alimenticios y el comportamiento de estos últimos pueden ser tan distintos de los de sus predecesores que prácticamente representen una situación ecológica inédita. El pastoreo a través de la defoliación, mecanismo fundamental de la herbivoría, produce la remoción de biomasa vegetal; cuando ésta supera la capacidad de recuperación de los individuos defoliados, el pastoreo puede considerarse un disturbio ecológico (Grime 1977; Archer 1994).

La respuesta de las plantas al pastoreo es muy variable y depende del tipo de planta y de herbívoro, así como del momento, intensidad y frecuencia del pastoreo (Fahnestock y Detling 1999). El efecto de los herbívoros introducidos sobre las comunidades de pastizal es con frecuencia muy distinto a aquel producido por los herbívoros nativos, debido a las diferencias en los patrones de uso espacial y temporal del ambiente, así como en el consumo de los recursos vegetales (Hester *et al.* 1996).

La introducción del ganado doméstico en ecosistemas naturales se intensificó en los últimos 200 años. En ese lapso de tiempo, la población de ganado aumentó rápidamente, excediendo la capacidad de carga en gran parte de los pastizales naturales bajo pastoreo, debido a que los animales fueron mantenidos en altas concentraciones en sitios restringidos y protegidos de depredadores y de enfermedades (Archer 1996). Este proceso, caracterizado por un pastoreo intenso y continuo, produjo cambios en la composición

florística y en la estructura de los pastizales naturales en todo el mundo (Walker *et al.* 1981; Dyer *et al.* 1993; Archer 1994; Belsky 1996; Wiegand y Milton 1996). Entre los efectos del sobrepastoreo del ganado doméstico se encuentran aquellos causados por la defoliación diferencial y selectiva sobre algunas especies, que resultan en la alteración fisiológica y morfológica de las plantas más frecuentemente consumidas, reduciendo su capacidad competitiva, así como su potencial reproductivo y productivo. Ambos factores contribuyen a la reducción de la abundancia de las plantas más palatables, a favor de especies que evitan o toleran el pastoreo (Grime 1977). No obstante, el impacto de los herbívoros introducidos sobre la composición, las relaciones de dominancia y la diversidad específica de las comunidades vegetales es controversial. Existen estudios que afirman que la defoliación selectiva incrementa la riqueza y la diversidad de especies al reducir la capacidad competitiva de las plantas dominantes, permitiendo un incremento en la abundancia de especies subordinadas o favoreciendo la aparición de especies usualmente ausentes en el sistema (Belsky 1992; Collins *et al.* 1998). Esta situación parece razonable en condiciones de herbivoría moderada; el sobrepastoreo, en cambio, afectaría negativamente la riqueza de especies de los pastizales al favorecer de manera particular o únicamente la persistencia de aquellas especies capaces de tolerar o evitar el pastoreo, aumentando la homogeneidad del sistema (Milchunas *et al.* 1998; Sternberg *et al.* 2000; Wardle *et al.* 2001). Otros estudios afirman que los cambios en la composición de las comunidades bajo pastoreo están más fuertemente influenciados por factores edáficos o climáticos que por la acción aislada de los herbívoros (Stohlgren *et al.* 1999; Adler *et al.* 2005).

El funcionamiento de los ecosistemas y su respuesta a los disturbios estarían determinados por la cantidad y la identidad no sólo de las especies presentes, si no también de los grupos funcionales representados en el sistema (Tilman *et al.* 1997). Los grupos funcionales son agrupaciones de especies que comparten atributos o rasgos adaptativos morfológicos, fenológicos y fisiológicos, y que presentan respuestas similares a factores ambientales tales como los regímenes de disturbio (McIntyre *et al.* 1995; Cornelissen *et al.* 2003). Las comunidades más ricas en grupos funcionales resultarían más resistentes a los disturbios (Lanta y Leps 2008). Sin embargo, Zavaleta y Hulvey (2004) atribuyen principalmente a un grupo funcional, el de las gramíneas perennes de alto porte, la capacidad amortiguadora de los efectos impulsados por el sobrepastoreo en los pastizales naturales. Por su parte, la variación de la abundancia de los grupos funcionales en la comunidad vegetal respondería a la intensidad, extensión y frecuencia del pastoreo, favoreciendo las condiciones de sobrepastoreo a aquellas plantas que reúnan atributos de evitación y/o tolerancia a la acción de los grandes herbívoros, constituyéndose éstas en indicadores del estado del pastizal (Sternberg *et al.* 2000).

El incremento de la abundancia de las plantas exóticas es una de las consecuencias comúnmente reportadas entre los efectos asociados al pastoreo (Milchunas *et al.* 1988; Mack 1989; Hobbs y Huenneke 1992; Agustine y McNaughton 1998; Chaneton *et al.* 2002; Stohlgren *et al.* 2002). En general, los ecosistemas que han evolucionado bajo un pastoreo leve o moderado, como los pastizales sudamericanos, son más vulnerables al sobrepastoreo, comparados con aquellos que comparten largos procesos coevolutivos con grandes rebaños de ungulados gregarios, como los de África y América del Norte (Milchunas *et al.* 1988; Mack 1989). Tales diferencias se manifiestan en una mayor tendencia a cambios en la composición de especies, la representación de grupos funcionales y las propiedades del ecosistema (Cingolani *et al.* 2005). Los herbívoros introducidos pueden disminuir la resistencia de las comunidades vegetales, facilitando la invasión de especies exóticas (Hobbs 2001) ya que la defoliación crónica, intensa y frecuente sobre las especies nativas reduce su capacidad de condicionar la propagación de plantas exóticas. Muchas plantas exóticas están adaptadas a crecer en ambientes disturbados por la defoliación, el ramoneo y el pisoteo de los herbívoros; cuando la introducción de estas especies coincide con la de los grandes herbívoros con los que han coevolucionado, su supervivencia se ve favorecida frente a la de las plantas nativas que resultan más intensamente consumidas (Holmgren 2002; Parker *et al.* 2006). Además, otros efectos indirectos del pastoreo, como el transporte de propágulos, incrementan la probabilidad de establecimiento de las especies exóticas al promover su dispersión y crear ambientes propicios para especies habituadas a ambientes disturbados. La endo y epizoocoria por herbívoros son mecanismos adaptativos que facilitan la dispersión de las especies vegetales, permitiendo a las plantas exóticas una rápida distribución dentro de un sistema ya disturbado por el pastoreo (De Clerk-Floate 1997; Malo *et al.* 2000).

El pisoteo y la deposición de heces y orina son otros factores asociados a la presencia de los herbívoros introducidos. El pisoteo continuado aumenta la compactación de la capa superficial del suelo, con la consiguiente disminución de la capacidad de imbibición y aumentos de la proporción de suelo desnudo y de la erosión (Mulholland y Fullen 1991). Los ungulados influyen sobre el ciclado de nutrientes y el flujo de energía en el ecosistema por el particulado y la alteración de la calidad de la materia vegetal y por la incorporación de nutrientes a través de las heces y la orina al suelo. El conjunto de estas condiciones favorece a especies oportunistas capaces de aprovechar situaciones momentáneas de alta disponibilidad de recursos, entre ellas a las especies invasoras (Hobbs 1996).

Los últimos relictos de los pastizales pampeanos están restringidos a áreas marginales de escaso valor para las actividades agrícolas tradicionales por el tipo de suelo y

las características climáticas (Zalba y Villamil 2002). En ellos se practican principalmente la ganadería o actividades recreativas (Bilenca y Miñarro 2004). Antes de la colonización europea en América y de la intensificación de la explotación agropecuaria en la región pampeana, la acción de los herbívoros nativos (venados, guanacos, ñandúes) se caracterizaba por el uso del paisaje y los desplazamientos que mantenían el impacto de pastoreo en niveles leves o reducidos, contribuyendo al mantenimiento de la estructura y la composición de los pastizales naturales (Chébez 1994). Los sistemas de cría extensiva de ganado doméstico alteraron sustancialmente el patrón de uso de los pastizales, afectando a los herbívoros silvestres y reduciendo de manera drástica su abundancia en la región pampeana (Soriano *et al.* 1992). Los pastizales naturales están entre los ecosistemas que han sido más intensamente disturbados por las actividades humanas (Hannah *et al.* 1995; Martino 2004). Debido a su alta capacidad productiva y por ser áreas de asentamiento de una gran cantidad de poblaciones, no han recibido atención desde el punto de vista conservacionista, siendo la cantidad y la superficie de reservas naturales de este tipo de biomas muy reducidas y escasas en el mundo (Bilenca y Miñarro 2004; Martino 2004). Esta problemática no es ajena a los pastizales naturales de la región pampeana en Argentina, los que han sido sometidos a una intensa transformación como consecuencia de las actividades agropecuarias desarrolladas con intensidad desde el siglo XVII (Burkart *et al.* 1990). La escasa representación de especies arbóreas y arbustivas, la intensa actividad agropecuaria y las prácticas forestales harían particularmente vulnerable a la región pampeana a la invasión de leñosas (Soriano *et al.* 1992; Zalba y Villamil 2002).

Las áreas montañosas de la región pampeana carecían de vegetación arbórea hasta fines del Siglo XIX (Spegazzini 1896). Parodi (1942) adjudica a razones edáficas la restricción de la presencia de árboles a los bordes de cursos de agua y otras áreas con suelos aluvionales, gruesos o accidentados en la región pampeana. Actualmente, numerosas leñosas exóticas están presentes en la región (Frangi y Bottino 1995; Zalba y Villamil 2002). El Parque Provincial Ernesto Tornquist es una de las reservas más importantes de pastizal pampeano, considerando sus características de alta representación de la flora vascular de la región pampeana (50%) y sus dimensiones (6700 ha) (Long y Grassini 1997). La presencia de especies leñosas exóticas que logran establecerse espontáneamente en los pastizales de la reserva es una de las alteraciones más importantes que debe enfrentar como unidad de conservación de la biodiversidad (Zalba 1994).

La acción de los herbívoros cimarrones difiere de la situación típica del ganado doméstico. Aún cuando el ganado doméstico es artificialmente mantenido en altas

concentraciones en áreas limitadas, donde la existencia de alambrados impide la migración, sus efectos son usualmente controlados por los ganaderos, para impedir o amortiguar el deterioro productivo de los pastizales. Los herbívoros exóticos cimarrones, como vacas, caballos y burros, componen poblaciones no sometidas a acciones de manejo y con libertad de movimiento. Bajo estas circunstancias, sus efectos sobre los pastizales naturales pueden ser especialmente intensos, conduciendo al progresivo deterioro ecológico, siendo éste particularmente grave cuando las áreas afectadas forman parte de ambientes de alto valor de conservación (Huntly 1991; Loucogaray *et al.* 2004). Una situación similar a la descrita se presenta en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. La reserva albergaba durante la realización de esta tesis una población de 700 caballos cimarrones, originada a partir de un pequeño grupo liberado en 1942 que ocupaba unas 2000 ha de pastizales naturales (Scorolli 1999). Existe evidencia que la presencia de los caballos cimarrones en el Parque afecta la producción de la vegetación gramínea (Kristensen y Frangi 1995b) y que actúan como promotores de la dispersión de especies exóticas (Loydi y Zalba 2009). Sin embargo, los efectos del pastoreo continuo e intenso de los caballos cimarrones sobre la dinámica y la estructura del sistema no han sido establecidos claramente aún. Por lo tanto, en este capítulo de la tesis se evalúan los efectos de la actividad de los caballos cimarrones sobre la abundancia y composición de especies y de grupos funcionales en los pastizales de piedemonte del Parque Tornquist.

Para ello se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

**Hipótesis General:** Los efectos directos e indirectos del pastoreo de los caballos cimarrones afectan la composición de especies y la estructura de los pastizales serranos del Parque Tornquist.

Hipótesis 1: La presencia continua de caballos cimarrones reduce la riqueza y la diversidad de especies de los pastizales serranos.

Hipótesis 2: La presencia continua de caballos cimarrones altera la representación de los grupos funcionales vegetales presentes en los pastizales serranos y favorece la abundancia de especies con mecanismos de evitación o tolerancia al pastoreo.

Hipótesis 3: Los pastizales continua e intensamente pastoreados por caballos cimarrones son más susceptibles a la invasión de especies exóticas.

En función de las hipótesis propuestas se establecieron los siguientes objetivos:

Objetivo 1: Determinar la riqueza y diversidad de especies en pastizales con diferentes historias de pastoreo de caballos cimarrones (Hipótesis 1).

Objetivo 2 Identificar grupos funcionales y evaluar su abundancia en pastizales con diferentes historias de pastoreo de caballos cimarrones (Hipótesis 2).

Objetivo 3 Evaluar la abundancia de especies exóticas en pastizales con diferentes historias de pastoreo de caballos cimarrones (Hipótesis 3).

### **Materiales y Métodos**

Para la realización de los relevamientos de vegetación se seleccionaron dos áreas de pastizales de piedemonte (23 y 27 ha, respectivamente) bajo pastoreo continuo con caballos cimarrones y otras dos (12 y 15 ha, respectivamente) clausuradas al pastoreo de los caballos por siete años aproximadamente (control).



Figura 3. Pastizal serrano del Parque Provincial Ernesto Tornquist bajo el pastoreo de caballos cimarrones.



Figura 4. Pastizal serrano del Parque Provincial Ernesto Tornquist clausurado al pastoreo de caballos cimarrones.

En cada pastizal seleccionado, durante la primavera de 2003 (fin de noviembre/principios de diciembre), se establecieron al azar 20 parcelas de 1 m<sup>2</sup>. En cada parcela, se determinó la cantidad de especies presentes y se estimó el porcentaje de cobertura de cada una siguiendo los rangos descriptos en la metodología modificada de Braun-Blanquet (Matteucci y Colma 1982) y se estimó el porcentaje de suelo desnudo. Para cada área de pastizal bajo estudio se calcularon el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la uniformidad de Pielou (Pielou 1975; Krebs 2001).

Siguiendo la metodología descrita por Vesik y Westoby (2001), se agruparon aquellas especies vegetales que presentaban rasgos biológicos similares en relación con su respuesta al pastoreo. La agrupación se hizo considerando el ciclo de vida y la forma de crecimiento de cada una de las especies identificadas. Se estimó el porcentaje de cobertura de cada grupo funcional en cada sitio de estudio a partir de los datos de cobertura por especies.

## **Análisis estadísticos**

Con el fin de detectar diferencias entre las áreas con distinta historia de pastoreo en cuanto a la riqueza de especies, diversidad, uniformidad, porcentaje de especies exóticas, porcentaje de suelo desnudo y abundancia relativa de los distintos grupos funcionales, se realizaron Análisis de Varianza de dos factores siguiendo un diseño completamente al azar para cada uno de dichos parámetros. Los factores evaluados fueron historia de pastoreo y sitio de estudio (Sokal y Rohlf 1979). Para corregir las varianzas desiguales y la falta de normalidad, los datos fueron previamente transformados a la raíz cuadrada de los valores originales y las medias se separaron utilizando la prueba de Tuckey (Snedecor y Cochran 1980; Zar 1996).

Los patrones de variación en la composición de especies en las áreas estudiadas fueron analizados utilizando un Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en una matriz de correlación de los datos de porcentaje de cobertura de cada especie vegetal. Los datos fueron previamente transformados utilizando arcoseno de la raíz cuadrada para corregir la distorsión de la distancia euclídeana en su representación espacial (Legendre y Gallagher 2001). Las especies presentes en menos del 5 % del total de las parcelas fueron excluidas del análisis de ordenación y las variables que se utilizaron para explicar los resultados del ACP fueron aquellas que tuvieron un coeficiente de correlación mayor al 50% con los primeros ejes de ordenación (Gauch 1982). Para determinar si la ordenación de las especies vegetales podía ser explicada a través de la respuesta diferencial del sistema al pastoreo de los caballos cimarrones, se realizó un análisis de correlación de Pearson entre los resultados de la ordenación y la abundancia de los grupos funcionales, la riqueza de especies, los índices de diversidad y la uniformidad calculados, el porcentaje de especies exóticas y el porcentaje de suelo desnudo registrados en cada sitio de estudio (Mc Cune y Grace 2002).

## **Resultados**

### **Composición de especies y proporción de suelo desnudo en los pastizales serranos**

Se registró un total de 84 especies vegetales en toda el área de estudio. Setenta estuvieron asociadas con las áreas clausuradas a los caballos cimarrones, mientras que 54 se detectaron en las áreas con caballos cimarrones. Veintisiete especies se encontraron sólo en las áreas clausuradas, mientras que 14 fueron registradas exclusivamente en las áreas

bajo pastoreo. Las especies dominantes en las áreas bajo pastoreo, es decir aquellas presentes en el 70 al 90% de las parcelas experimentales, fueron en su mayoría latifoliadas perennes como *Mimosa rocae*, *Pfaffia gnaphaloides*, *Dichondra sericea* y *Modiola caroliniana*, y las gramíneas perennes *Chascolytrum subaristatum* y *Piptochaetium* sp. En las áreas clausuradas al pastoreo dominaron mayoritariamente pastos perennes como *Piptochaetium stipoides*, *Nassella neesiana* y *N. trichotoma*, registrándose su presencia, en algunos casos, en todas las parcelas experimentales (Apéndice I)

El análisis de varianza arrojó diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las áreas con distintas historias de pastoreo para todos los parámetros evaluados. No se encontraron diferencias significativas entre los sitios de estudio dentro de cada tratamiento de historia de pastoreo y no se detectó una interacción significativa entre los factores sitio de estudio e historia de pastoreo (Apéndice II).

La riqueza de especies promedio registrada en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones fue significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) a la registrada en las áreas bajo pastoreo. Del mismo modo, se observaron mayores valores de diversidad y uniformidad ( $p < 0,05$ ) para las áreas clausuradas, en comparación con las pastoreadas por caballos cimarrones. La abundancia de especies exóticas y la proporción de suelo desnudo resultaron significativamente mayores ( $p < 0,05$ ) en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones (Tabla 1).

Tabla 1. Promedio ( $\pm$  ES) de la riqueza de especies, diversidad específica (índice de Shannon-Wiener), uniformidad (índice de Pielou), porcentaje de cobertura de especies exóticas y porcentaje de suelo desnudo en las áreas bajo pastoreo (AP) y en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones (AC). Cada valor es un promedio de  $n=40$ . Todos los valores difieren significativamente ( $p < 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

	AP	AC
<b>Riqueza de especies</b>	23,20 $\pm$ 0,60	37,50 $\pm$ 0,50
<b>Diversidad de especies</b>	1,90 $\pm$ 0,05	3,00 $\pm$ 0,04
<b>Uniformidad</b>	0,68 $\pm$ 0,02	0,97 $\pm$ 0,01
<b>Exóticas (%)</b>	17,00 $\pm$ 1,50	5,80 $\pm$ 0,30
<b>Suelo desnudo (%)</b>	44,00 $\pm$ 0,03	5,00 $\pm$ 0,01

## **Identificación y abundancia de grupos funcionales**

Se identificaron siete grupos funcionales definidos por su forma de crecimiento y ciclo de vida: 1. gramíneas y graminoides (gramíneas anuales y perennes, y otras monocotiledóneas); 2. gramíneas cespitosas perennes; 3. hierbas dicotiledóneas perennes; 4. hierbas dicotiledóneas anuales; 5. leñosas (sufrútices y arbustos), 6. hierbas en roseta y 7. hierbas con crecimiento postrado.

La historia de pastoreo afectó significativamente ( $p < 0,05$ ) la abundancia de los distintos grupos funcionales evaluados en las áreas de estudio. No se encontraron diferencias entre las réplicas de las áreas bajo el mismo tratamiento (clausura o pastoreo) ni interacciones significativas entre los factores historia de pastoreo y sitio de estudio (Apéndice II). En las áreas sin caballos cimarrones, las coberturas de gramíneas y graminoides y de gramíneas cespitosas perennes resultaron significativamente mayores ( $p < 0,05$ ) a las registradas en las áreas bajo pastoreo (Fig. 5). Se registró una menor abundancia de especies leñosas, de plantas en roseta y de hierbas latifoliadas anuales en las áreas clausuradas que en las áreas con presencia de caballos; mientras que la abundancia de hierbas latifoliadas perennes no varió en función del tratamiento (Fig. 5). El grupo de especies asociado al pastoreo continuo de los caballos está constituido principalmente por arbustos, especies exóticas y plantas con formas de crecimiento que evitan el pastoreo, como es el caso de las plantas de hábito postrado y crecimiento en roseta (Fig. 5).

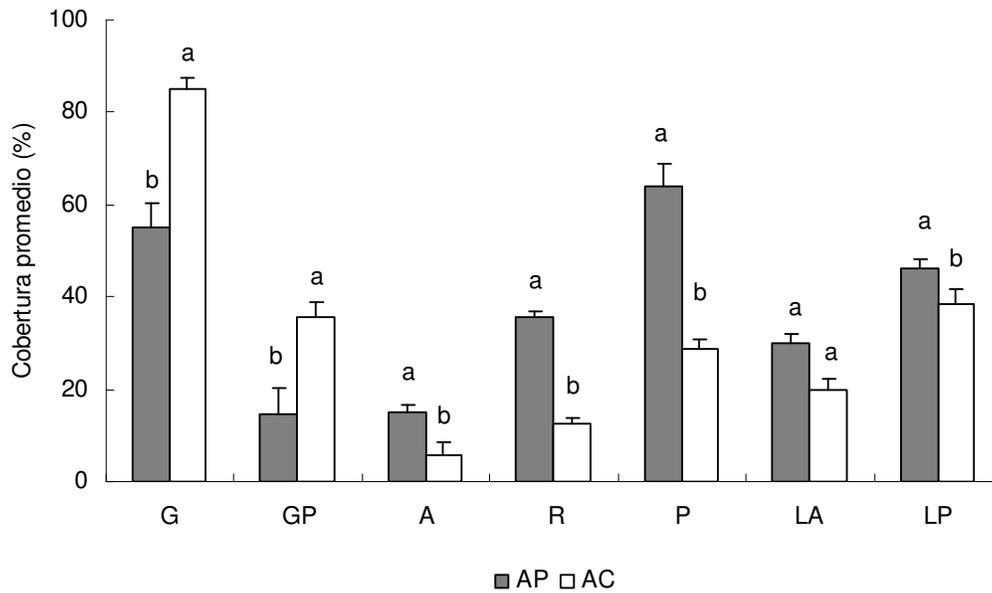


Figura 5. Cobertura promedio (%) ( $\pm$  ES) de gramíneas y graminoides (G), gramíneas cespitosas perennes (GP), arbustos (A), hierbas en roseta (R), hierbas con crecimiento postrado (P), hierbas latifoliadas anuales (LA) y hierbas latifoliadas perennes (LP) en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones (AP) y en las áreas clausuradas (AC). Cada valor es un promedio de  $n=40$ . Las columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p < 0.05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Caracterización de las comunidades de pastizal con distintas historias de pastoreo

En cuanto a la ordenación de las muestras en función de la abundancia de las especies, el plano definido por las dos primeras componentes principales permitió explicar el 48% de la varianza total. El primer componente (38% de la varianza) separó las muestras en dos grupos en función de su historia de pastoreo, mientras que la ordenación sobre el segundo componente no permitió una discriminación clara (Fig. 6). El grupo definido por la mayor abundancia de *Aristida spagazzinii*, *Daucus pusillus*, *Dichondra sericea*, *Echium plantagineum*, *Eryngium nudicaule*, *Mimosa rocae*, *Piptochaetium sp*, *Plantago lanceolata*, y *P. myosuroides*, con correlaciones significativas y negativas con el primer componente principal, correspondió a las parcelas provenientes de las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones, mientras que el segundo grupo, asociado a altos valores de cobertura de *Calotheca brizoides*, *Crepis vesicaria*, *Eragrostis lugens*, *Hordeum euclaston*, *Piptochaetium stipoides*, *Nassella neesiana* y *N. trichotoma*, correlacionados significativa y positivamente con el primer componente, correspondieron a las áreas clausuradas a los caballos cimarrones. En el diagrama presentado en la Fig. 7 y en la Tabla 2 se detallan las especies

que presentaron correlaciones positivas y negativas significativas ( $p < 0,05$ ) respecto de la primera componente principal.

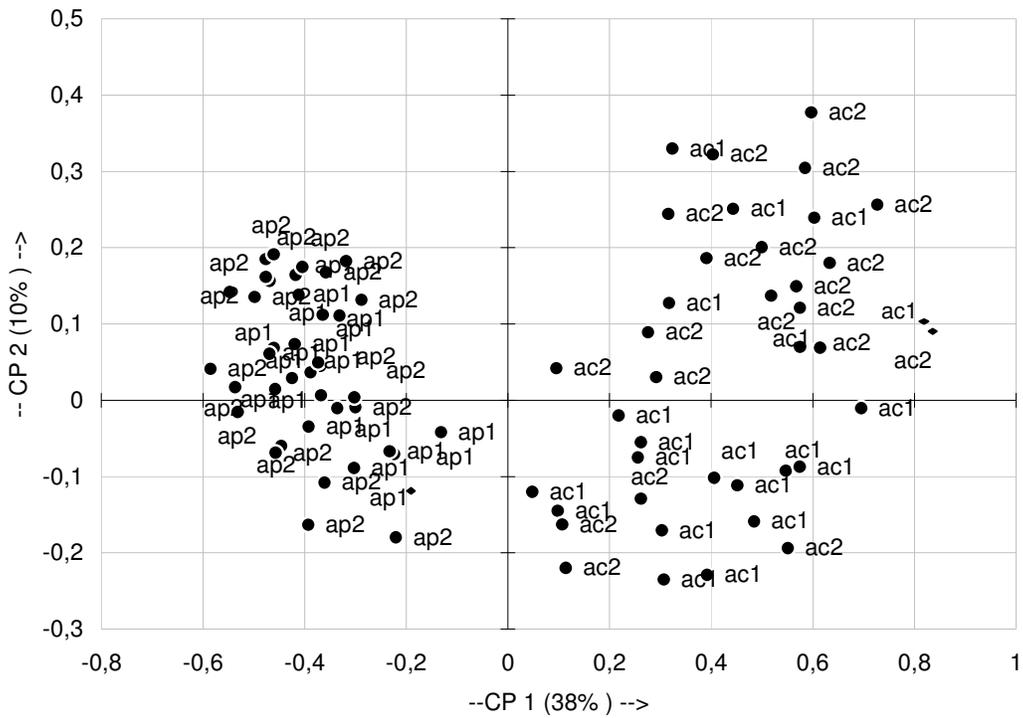


Figura 6. Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las parcelas de vegetación provenientes de las dos áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones (ap1 y ap2) y de las dos áreas clausuradas a los caballos (ac1 y ac2), en el plano definido por las dos primeras componentes (CP1 y CP2).

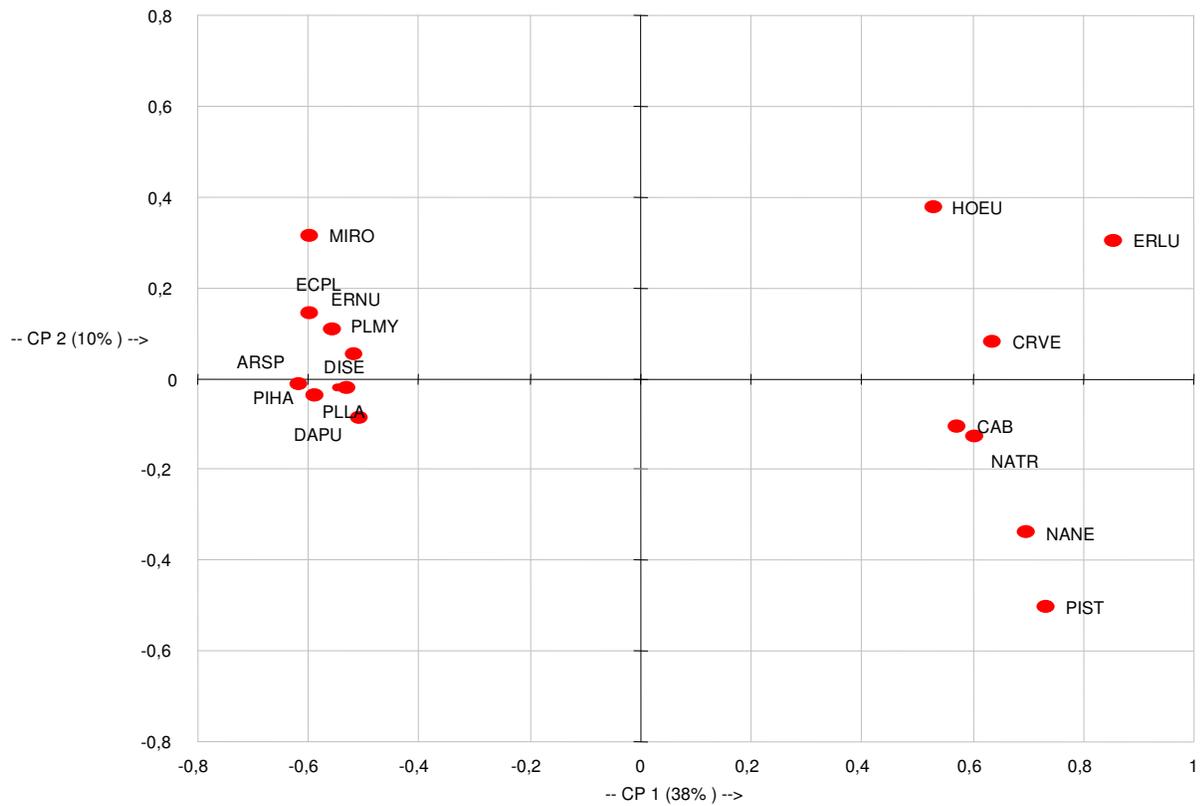


Figura 7. Diagrama de las variables correlacionadas significativamente ( $p < 0,05$ ) con los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). Variables: cobertura de *Aristida spgazzinii* (ARSP), *Calotheca brizoides* (CABR), *Crepis versicaria* (CRVE), *Daucus pussillus* (DAPU), *Dichondra sericea* (DISE), *Echium plantagineum* (ECPL), *Eragrostis lugens* (ERLU), *Eryngium nudicaule* (ERNU), *Hordeum euclaston* (HOEU), *Mimosa rocae* (MIRO), *Nassella neesiana* (NANE), *Nassella trichotoma* (NATR), *Piptochaetium hackelii* (PISP), *Piptochaetium stipoides* (PIST), *Plantago lanceolata* (PLLA) y *Plantago myosuuros* (PLMY).

Tabla 2. Coeficientes de correlación entre las variables y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2) del análisis de las muestras de vegetación en función de la abundancia de las especies presentes. Todas las especies listadas exhibieron valores significativos de correlación con la primer componente principal ( $p < 0,05$ ).

<b>Variables</b>	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>
ARSP	<b>-0,62</b>	-0,01
CABR	<b>0,57</b>	-0,10
CRVE	<b>0,64</b>	0,08
DAPU	<b>-0,51</b>	-0,09
DISE	<b>-0,54</b>	-0,02
ECPL	<b>-0,60</b>	0,14
ERLU	<b>0,85</b>	0,30
ERNU	<b>-0,55</b>	0,11
HOEU	<b>0,53</b>	0,38
MIRO	<b>-0,59</b>	0,31
NANE	<b>0,70</b>	-0,34
NATR	<b>0,60</b>	-0,13
PISP	<b>-0,59</b>	-0,03
PIST	<b>0,73</b>	-0,50
PLLA	<b>-0,53</b>	-0,02
PLMY	<b>-0,51</b>	0,05

Variables: *Aristida spgazzinii* (ARSP), *Calotheca brisoides* (CABR), *Crepis vesicaria* (CRVE), *Daucus pusillus* (DAPU), *Dichondra sericea* (DISE), *Echium plantagineum* (ECPL), *Eragrostis lugens* (ERLU), *Eryngium nudicaule* (ERNU), *Hordeum euclaston* (HOEU), *Nassella neesiana* (NANE), *Nassella trichotoma* (NATR), *Mimosa rocae* (MIRO), *Piptochaetium* sp. (PISP), *Piptochaetium stipoides* (PIST), *Plantago lanceolata* (PLLA), *Plantago myosuuros* (PLMY),

Se detectaron correlaciones significativas positivas entre los valores promedio de riqueza de especies, diversidad específica y uniformidad con la primera componente principal; mientras que el porcentaje promedio de suelo desnudo mostró una correlación significativa y negativa con esta misma componente (Tabla 3). No se detectaron correlaciones significativas entre las variables evaluadas y el segundo componente principal (Tabla 3). El análisis de correlación entre los grupos funcionales y los dos primeros componentes principales mostró que las gramíneas y graminoides (G) y las gramíneas cespitosas perennes (GP) se correlacionaban positiva y significativamente con el primer componente, mientras que para los arbustos (A), las hierbas en rosetas (R) y las hierbas con hábito de crecimiento postrado (P) la correlación detectada fue negativa (Tabla 4). No se detectaron correlaciones significativas entre la cobertura de hierbas latifoliadas anuales (La) o perennes (Lp) y el primer componente (Tabla 4). El segundo componente principal no se correlacionó de manera significativa con ninguno de los grupos funcionales definidos (Tabla 4).

Tabla 3. Valores de correlación entre la riqueza de especies, diversidad (índice de Shannon), uniformidad (índice de Pielou), porcentaje de especies exóticas y porcentaje de suelo desnudo y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2).

<b>Variables</b>	<b>CP 1</b>	<b>p</b>	<b>CP2</b>	<b>p</b>
Riqueza especies	0,73	< 0,001	0,12	>0,10
Diversidad	0,82	<0,001	0,20	>0,05
Uniformidad	0,83	<0,001	-0,04	>0,10
Especies exóticas (%)	0,15	>0,10	-0,10	>0,10
Suelo desnudo (%)	-0,79	<0,001	0,07	>0,10

(p= probabilidad asociada a la prueba de correlación).

Tabla 4. Correlación entre la abundancia de los distintos grupos funcionales: gramíneas y gramínoideas (G), gramíneas perennes (GP), arbustos (A), hierbas en roseta (R), hierbas postradas (P), latifoliadas anuales (La) y latifoliadas perennes (Lp) y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2).

<b>Grupos funcionales</b>	<b>CP1</b>	<b>p</b>	<b>CP2</b>	<b>p</b>
G	0,64	< 0,001	0,12	>0,10
GP	0,73	< 0,001	0,20	>0,05
A	-0,63	< 0,001	-0,15	>0,10
R	-0,59	< 0,001	-0,04	>0,10
P	-0,62	< 0,001	0,17	>0,10
La	0,01	>0,100	-0,17	>0,10
Lp	-0,09	>0,100	0,19	>0,10

(p= probabilidad asociada a la prueba de correlación).

## Discusión

### Efecto del pastoreo de caballos cimarrones sobre la composición de especies en pastizales serranos

Los resultados obtenidos permiten corroborar la primera hipótesis de trabajo que asocia las diferencias en la composición de especies en los pastizales serranos de piedemonte del Parque Provincial Ernesto Tornquist con su historia de pastoreo. La presencia continua de los caballos habría reducido la riqueza de especies, así como la diversidad y la uniformidad de los pastizales en las áreas evaluadas. Las áreas sujetas a pastoreo de caballos cimarrones mostraron también incrementos en la proporción de especies exóticas y en el porcentaje de suelo desnudo. Se sabe que los disturbios que remueven o reducen la vegetación residente dominante, como ocurre bajo condiciones de sobrepastoreo, favorecen la aparición de especies subordinadas, fundamentalmente hierbas anuales y arbustos, al tiempo que facilitan el avance de especies exóticas invasoras, típicamente adaptadas a

colonizar ambientes abiertos y ricos en nutrientes (Hobbs y Huenneke 1992; Cushman *et al.* 2004). Resultados similares a los aquí descritos han sido reportados para otros pastizales pastoreados por ungulados exóticos (van de Koppel y Rietkerk 2000; Bullock *et al.* 2001; Hobbs 2001). Es interesante señalar que las áreas libres de pastoreo exhibieron mayores niveles de riqueza y diversidad de especies, de uniformidad y de cobertura de herbáceas y menor cantidad de plantas exóticas, a pesar de haber estado clausuradas a la acción de los caballos cimarrones sólo por un período de siete años, denotando un proceso de recuperación significativo en poco tiempo. Esta capacidad de recuperación también ha sido reportada en distintos pastizales del centro de Argentina (Sala *et al.* 1986; Chaneton *et al.* 1988; Chaneton y Facelli 1991; Pucheta *et al.* 1998).

Stohlgren *et al.* (1999) afirman que la reducción en la intensidad y frecuencia del pastoreo podría incrementar la riqueza de especies al permitir el desarrollo de aquellas plantas presentes en la comunidad que se encuentran suprimidas o limitadas por el sobrepastoreo. La ausencia o baja abundancia de esas especies en las áreas pastoreadas reduce la diversidad específica del pastizal que resulta dominado por especies que escapan al pastoreo o que son capaces de prosperar a pesar de altas presiones de herbivoría (Fisher y Wipf 2002). Otros autores (Olf y Ritchie 1998; Nai-Begrallio *et al.* 2002; Hickman *et al.* 2004) sugieren que el pastoreo es el principal responsable de mantener la riqueza, la uniformidad y una alta diversidad de especies en los pastizales naturales, debido al consumo de las especies dominantes, como son los pastos perennes, que permite el aumento de la abundancia de especies subordinadas. Sin embargo, la diversidad de especies no siempre es incrementada por el pastoreo y sus efectos dependen de factores tales como el tipo de herbívoro, la intensidad y la escala espacial y temporal del pastoreo (Hobbs y Huenneke 1992; Milchunas y Lauenroth 1993; Anderson y Briske 1995). La introducción de caballos en los pastizales serranos alteró las características originales del pastoreo, cambiando su carácter de temporario a permanente e intensificando su severidad. El efecto del pastoreo de los caballos cimarrones sobre los pastizales del Parque Tornquist es consistente con las predicciones del modelo propuesto por Milchunas *et al.* (1988). Este modelo determina que una intensidad de pastoreo más allá de la asimilable por el sistema, esto es, capaz de vencer su resistencia natural al disturbio, reduce la diversidad de especies en la comunidad. En aquellos sistemas donde la vegetación nativa está bien adaptada al pastoreo intenso, en cambio, la presencia de ungulados exóticos produce un bajo impacto sobre el sistema y los cambios en la diversidad de especies son nulos o muy leves (Milchunas *et al.* 1988; Cingolani *et al.* 2005).

La respuesta de los pastizales de pie de monte del Parque Tornquist a la actividad de los caballos cimarrones podría ser una consecuencia de su historia evolutiva. Históricamente, los pastizales pampeanos han estado sujetos a un pastoreo leve a moderado por parte de herbívoros nativos como el guanaco y el ciervo de las Pampas (Chébez 1994). Este tipo de pastizales son más susceptibles al sobrepastoreo que los pastizales que han coevolucionado bajo la acción prolongada de grandes manadas de herbívoros de gran porte (Mack 1989). En el caso de los pastizales serranos, las alteraciones generadas por la presencia continua y prolongada de los caballos se tradujeron en cambios en la composición de especies, con el reemplazo de plantas más susceptibles a la acción de los herbívoros por otras con mayor resistencia y mecanismos que les permiten evitar o tolerar su presencia. Tal es el caso de *Mimosa rocae*, un arbusto de hábito prostrado y de *Discaria americana*, un arbusto espinoso y casi áfilo, que muestran coberturas en promedio dos veces mayores en las áreas pastoreadas que en las clausuradas. Este fenómeno de aumento en la abundancia de arbustos, en desmedro de otras especies como gramíneas perennes y latifoliadas palatables, fue reportado por Liu *et al.* (2007) trabajando con *Artemisia frigida* en pastizales sobrepastoreados de Mongolia. Otras especies como *Plantago* spp., *Echium plantagineum* y *Daucus pusillus*, que poseen características típicas de evitación del pastoreo, como el crecimiento en roseta, resultaron más abundantes en las áreas bajo pastoreo frecuente y continuo evaluadas en este estudio. Es así que sólo aquellas especies con capacidad para crecer y propagarse bajo la presión de pastoreo ejercida por los caballos cimarrones incrementarían su abundancia en las áreas intensamente pastoreadas del Parque Tornquist. Las especies anuales también fueron registradas en mayor abundancia en las áreas bajo pastoreo. Las plantas oportunistas con ciclos rápidos de crecimiento son capaces de aprovechar las condiciones generadas por el disturbio de los caballos; mientras que las especies perennes son beneficiadas por condiciones más estables en el tiempo (Grime 1977). También Johnson y Cushman (2007), hallaron que la introducción de alces en pastizales de California incrementó la riqueza de especies anuales, tanto nativas como exóticas, reduciendo la diversidad de especies herbáceas perennes.

La clausura al pastoreo de caballos cimarrones genera comunidades más ricas, más diversas y más uniformes por la adición de especies susceptibles al pastoreo. Tal es el caso de gramíneas perennes palatables como *Poa lanuginosa* y de especies pertenecientes a los géneros *Piptochaetium* y *Nassella*, mientras que una de las gramíneas perennes más abundantes en las áreas bajo pastoreo fue *Nassella tenuis*, considerada una especie tolerante a altas intensidades de pastoreo (Loreti *et al.* 2001). Estos resultados nos permiten corroborar la segunda hipótesis de trabajo: el disturbio generado por el pastoreo de los

caballos habría afectado principalmente la composición de especies y la estructura de los pastizales serranos de piedemonte a través de la alteración del balance competitivo entre especies más y menos tolerantes al pastoreo (Leege *et al.* 1981; Molinillo y Monasterio 1997; Landsberg *et al.* 1999). El principal agente responsable de los cambios observados sería la defoliación selectiva e intensa de las plantas de las especies preferidas, que favorece cambios en la comunidad vegetal hacia un estado dominado por especies leñosas y herbáceas no palatables (Westoby *et al.* 1989). Sin embargo, el pisoteo de los caballos podría actuar como una fuerza complementaria afectando la riqueza de especies, al limitar el crecimiento de las hierbas y pastos de hábito erecto (Landsberg *et al.* 1999).

La mayor cobertura de hierbas exóticas en las áreas bajo pastoreo por caballos cimarrones, apoya la tercera hipótesis de trabajo de este capítulo de la tesis. Según Vavra *et al.* (2007), el pastoreo intenso de los ungulados exóticos favorece la invasión de hierbas exóticas a través de mecanismos derivados de una prolongada historia coevolutiva. Las plantas exóticas usualmente están adaptadas a ambientes disturbados, como los causados por el pastoreo, el pisoteo y los movimientos de los ungulados. Esto les permite ser competitivamente más capaces que las especies nativas en la explotación de los recursos y, consecuentemente, dispersarse e invadir los pastizales sobrepastoreados (Holmgren 2002). Del mismo modo, muchas de ellas han desarrollado estructuras y mecanismos de evitación del pastoreo o defensas anti-herbívoros, tales como hábitos de crecimiento postrado, presencia de espinas y aguijones, hojas coriáceas y silíceas, alta relación C:N y/o producción de compuestos secundarios o toxinas (Grime 1977). Muchas de estas especies presentan además estructuras que facilitan la dispersión endo o epizoocórica de sus propágulos, favoreciendo también los procesos de invasión (Malo y Suárez 1995). Uno o varios de estos mecanismos estarían involucrados con la mayor abundancia de plantas exóticas en pastizales sobrepastoreados del Parque Tornquist. *Echium plantagineum* es un ejemplo de esta relación positiva entre caballos cimarrones y plantas exóticas invasoras en el área de estudio, donde esta especie resulta notoriamente abundante en las áreas bajo pastoreo, mientras que su presencia casi no se registró en las áreas clausuradas a los caballos. Esta especie es tóxica para el ganado, lo que favorece su propagación en áreas pastoreadas, se comporta como maleza y resulta una clara indicadora de sobrepastoreo, pero es intolerante a la competencia de gramíneas de porte alto (Grigulis *et al.* 2001) lo que explicaría su ausencia en las áreas de clausura del Parque Tornquist. Otras anuales exóticas que resultaron abundantes en los sitios bajo pastoreo incluyen a *Daucus pusillus*, que posee una cutícula armada con gloquidios que la hace poco preferida por los caballos y *Plantago lanceolata* y *Torilis nodosa*, que evitan el pastoreo debido a su crecimiento en roseta (Cabrera 1969). Complementariamente, las plantas exóticas que resultaron más

abundantes en las áreas del Parque Tornquist clausuradas a los caballos cimarrones fueron *Medicago minima* y *Erodium cicutarium*, ambas palatables y muy preferidas por los herbívoros (Cabrera 1969), especies que estuvieron ausentes en las parcelas establecidas en las áreas pastoreadas con caballos.

La disminución en la abundancia de plantas exóticas luego de la reducción de la intensidad o la suspensión del pastoreo del ganado doméstico ha sido citada para pastizales de la región pampeana (Sala *et al.* 1986; Chaneton *et al.* 2002). Sin embargo, las consecuencias de la remoción de los herbívoros exóticos son altamente variables y algunas plantas exóticas pueden persistir aún luego de la reducción del pastoreo (Zavaleta *et al.* 2001; Chaneton *et al.* 2002). Los pastizales serranos de piedemonte del Parque Tornquist evidencian una notable capacidad de recuperación una vez limitada la presencia de los caballos cimarrones. La capacidad de recuperación del pastizal, con la consiguiente restauración de las funciones y propiedades del sistema, se evidencia en el menor registro de especies exóticas (De Pietri 1992), y en el aumento de ciertos grupos de especies nativas, como las gramíneas perennes. Zhang *et al.* (2005), hallaron que pastizales sobrepastoreados y con signos de desertificación del centro de China lograron recuperarse en períodos de tres a 45 años, dependiendo de la severidad del daño causado por el ganado. Una reducción en la proporción de plantas exóticas fue un buen indicador del nivel de recuperación en los sistemas bajo pastoreo de ganado doméstico en el norte de la Patagonia (De Pietri 1992).

El disturbio del suelo generado por los caballos ha sido citado como un disparador de la invasión de plantas exóticas invasoras (Schiffman 1997). La reducción de la cubierta de herbáceas y el consiguiente incremento de la proporción de suelo desnudo registrados en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones, podrían resultar en sitios de reducida competencia o “ventanas de oportunidad” para el establecimiento de especies exóticas (Johnstone 1986). En coincidencia con nuestros resultados, Gower (2008) halló que sitios disturbados por la acción de caballos en los pastizales del centro de Estados Unidos eran muy ricos en hierbas exóticas, mientras que la cobertura de especies nativas era escasa o nula. Los bosteaderos (acúmulos de estiércol) de los caballos en los pastizales del Parque Tornquist serían sitios donde a la reducción de la vegetación se sumaría un incremento en la disponibilidad de nutrientes y de humedad en el suelo, contribuyendo también al desarrollo de especies oportunistas o ruderales y convirtiéndose en centros de dispersión de plantas exóticas en dichos pastizales (Loydi y Zalba 2009). De acuerdo a las evidencias obtenidas en este estudio, la presencia de los caballos cimarrones favorecería a las especies vegetales exóticas en el Parque Tornquist. Este proceso, que ha sido reportado también en

otras comunidades vegetales (Grosholz 2005), es conocido generalmente como facilitación o *invasion meltdown* (Parker *et al.* 2006).

### **Efecto del pastoreo de caballos cimarrones sobre la estructura de los pastizales serranos.**

La estructura de una comunidad hace referencia a la organización de la biomasa vegetal y a la presencia y abundancia de determinados grupos funcionales (Tilman 1997). Típicamente los pastizales están estructurados como una matriz de gramíneas perennes con grupos de especies intercalados y subdominantes, constituidos por latifoliadas de bajo porte, arbustos y especies anuales (Sala *et al.* 1996). La respuesta de las comunidades ante un disturbio está determinada parcialmente por los atributos de historia de vida de las especies presentes (Hobbs y Huennecke 1992). La alteración de la abundancia relativa de los grupos funcionales puede tener importantes consecuencias para la estabilidad y las funciones de los ecosistemas de pastizal (Hickman *et al.* 2004). La comunidad vegetal de los pastizales del Parque Tornquist estaría compuesta por un grupo de especies susceptibles al pastoreo (gramíneas perennes cespitosas) y un conjunto de especies cuya abundancia se incrementa en períodos o en áreas bajo alta intensidad de pastoreo (herbáceas anuales y leñosas). La actividad de los caballos cimarrones en los pastizales serranos promovería el incremento de la abundancia de especies leñosas y latifoliadas anuales a través de dos mecanismos fundamentales. Uno de ellos sería la reducción de la capacidad de los pastos perennes para excluir competitivamente a las especies oportunistas, como consecuencia de un aumento en la frecuencia e intensidad de la defoliación. El otro mecanismo involucraría la aparición de micrositios favorables para la germinación y el establecimiento de plántulas de especies herbáceas anuales y leñosas, como consecuencia del incremento de la proporción de suelo desnudo por acción del pastoreo y el pisoteo de los caballos y, eventualmente, por el aumento en la humedad y en la disponibilidad de nutrientes asociada a la orina y las heces. Este último factor está potenciado por la dispersión de semillas y otros propágulos por medio de endo y ectozoocoria (Loydi y Zalba 2009). Todd y Hoffman (1999) registraron un incremento de latifoliadas anuales y geófitas en granjas de Sudáfrica dedicadas a la cría de herbívoros exóticos. Del mismo modo, documentaron el avance de arbustos no palatables y la reducción de especies perennes. Resultados similares fueron reportados en otros pastizales después de la introducción de ungulados domésticos (Carson y Peterson 1990; Facelli y Pickett 1991; Foster y Gross 1998; Johnson y Cushman 2007).

El efecto de los herbívoros introducidos sobre la vegetación natural puede ser muy severo, ya que su distribución espacial, abundancia y patrones espaciales y temporales de pastoreo son diferentes a los de la fauna nativa (Hester *et al.* 1996), especialmente en el caso de los herbívoros cimarrones, cuyas poblaciones no están controladas. Tal efecto se puede expresar en drásticas modificaciones a estados alternativos del pastizal que podrían resultar irreversibles (Stringham *et al.* 2003). El análisis de ordenación efectuado mediante la técnica de análisis de componentes principales permite definir dos grupos de muestras que corresponden a sendas asociaciones de especies. La interpretación de estas asociaciones sugiere que el primer eje sintetiza la respuesta de la comunidad vegetal a la presencia de los caballos, poniendo en evidencia la existencia de dos estados alternativos en los pastizales de piedemonte del Parque Tornquist. La ausencia de caballos definiría un pastizal diverso, con alto índice de uniformidad y alta proporción de especies gramíneas. En contraste, el estado correspondiente a las áreas bajo el pastoreo de los caballos sería más pobre en especies y con mayor proporción de arbustos, plantas postradas y en roseta, suelo desnudo y especies exóticas. El primero de los estados resulta claramente más apropiado desde el punto de vista de los objetivos de conservación del área (Fiori *et al.* 1997). Esta evidencia hace necesaria la implementación de medidas de manejo y de estrategias de control que restrinjan la actividad de los caballos cimarrones, asegurando la conservación de los pastizales serranos. Resulta interesante resaltar la capacidad de reversión a estados de mayor diversidad y riqueza específica en asociación con la remoción de los herbívoros exóticos; sin embargo, esta recuperación podría verse condicionada cuando la presencia de los ungulados domésticos se extiende por períodos de tiempo más prolongados.

## Capítulo 2

### **Efectos del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *Pinus halepensis* en pastizales naturales del Parque Provincial Ernesto Tornquist.**

#### **Introducción**

Las especies invasoras son aquellas especies exóticas que consiguen expandirse en un nuevo ambiente y cuya presencia está generalmente asociada a un alto impacto sobre los ambientes naturales (Elton 1958; Williamson 1996; Davis y Thompson 2000). Se trata de especies provenientes de distintas regiones y ambientes que son introducidas accidental o intencionalmente, y son capaces de establecerse, perpetuarse y expandirse en un nuevo hábitat, en detrimento de especies y ecosistemas nativos (Mack *et al.* 2000). La mayoría de las especies vegetales que han sido transportadas por el hombre a ambientes fuera de su rango natural, sólo persisten en estado cultivado o se establecen como poblaciones limitadas en ambientes urbanos o periurbanos altamente disturbados (Hobbs 1991). Un número pequeño, de alrededor del 0,1% de las especies introducidas, logran superar las barreras que impiden su establecimiento y persistencia en los ambientes naturales (Williamson 1996; Mack *et al.* 2000). Algunas de las causas propuestas para explicar el éxito de las especies introducidas como invasoras incluyen la falta del control natural de patógenos y depredadores propios de su rango original de distribución (Keane y Crawley 2002; Mitchell y Power 2003), la ocupación de nichos vacantes (Johnstone 1986) y la capacidad de aprovechar cambios en el régimen de disturbios (Hobbs 1989). Su presencia no es inocua al sistema. Las especies exóticas, en especial las vegetales, son consideradas una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad y de la alteración de ecosistemas naturales (Cronk y Fuller 1995; Higgins *et al.* 1999). Las invasiones biológicas interfieren con la biota residente, causando alteraciones estructurales y funcionales en los ecosistemas. Son mencionadas como responsables de la progresiva homogeneización de los biomas y como una amenaza substancial a la biodiversidad al producir efectos negativos sobre la vegetación nativa, modificar las relaciones competitivas, reducir y fragmentar los hábitat provocando la pérdida y el desplazamiento de especies y alterar el régimen de incendios, los balances energéticos y la dinámica del agua en los ecosistemas nativos (Vitousek *et al.* 1996; Mack *et al.* 2000; Stohlgren *et al.* 2002).

Los procesos de invasión de especies leñosas causan cambios severos en la comunidad vegetal a nivel de paisaje, con repercusiones en todo el ecosistema, especialmente en las praderas, donde este tipo de vegetación es naturalmente poco

abundante o está ausente. Allí las especies leñosas resultan beneficiadas por su capacidad de utilizar mecanismos competitivos que no están presentes en la comunidad receptora, resultando en alteraciones significativas de los procesos bioenergéticos y de la intensidad y calidad de la luz incidente, reduciendo la temperatura y modificando el pH del suelo (Davis *et al.* 1996; Callaway y Aschehoug 2000; Williams y Wardle 2007). Un aumento en la abundancia de las plantas leñosas puede modificar la dominancia de las especies y desplazar a aquellas que no se adaptan, reemplazándolas por especies que toleren o que se beneficien con las nuevas condiciones (Mack *et al.* 2000). Por lo tanto, pueden transformarse en agentes facilitadores para la invasión de otras especies exóticas (Simberloff y Von Holle 1999).

Distintas especies de pinos han incrementado su abundancia al ser plantados para explotación forestal, cortinas de viento, como fijadores de suelo y con fines recreativos y ornamentales (Richardson y Higgins 1998; Rejmánek y Richardson 2002). En muchos casos, los pinos se han dispersado desde las plantaciones invadiendo áreas naturales y convirtiéndose en constituyentes dominantes del sistema (Richardson 1998a; Prévosto *et al.* 2003; Richardson y Réjmanek 2004; Ayala *et al.* 2005). La invasión de distintas especies de pinos está documentada en diferentes partes del mundo (Richardson y Bond 1991; Richardson y Higgins 1998; Grotkopp *et al.* 2002; Simberloff *et al.* 2002; Simberloff 2003). En general, todas estas invasiones o ampliaciones en la distribución de los pinos se han adjudicado a cambios en las condiciones climáticas y/o en el régimen de disturbios (Coop y Givnish 2007).

Los pinos se han extendido por amplias áreas del hemisferio Norte. *Pinus sylvestris* es invasor en los bosques naturales del norte de Canadá (Mc Kenney *et al.* 2003), y junto a *P. nigra*, del Macizo Central Francés (Prévosto *et al.* 2003; Debain *et al.* 2005), mientras que *P. contorta* es invasor en la región boscosa de California (Mortenson y Mack 2006). *Pinus strobus* es invasor en el centro de Europa (Kryvánek y Pysek 2006). Sin embargo, el éxito invasor del género es particularmente notable en el hemisferio Sur, involucrando al menos 19 especies (Richardson 1998b). *Pinus pinaster* y *P. pinea* junto con *P. halepensis* han invadido los pastizales de montaña y sabanas de Sudáfrica (Richardson y Bond 1991; Richardson y Higgins 1998). En Australia *P. radiata* se ha propagado junto a los cursos de ríos y en bosque de eucaliptos y pastizales semiáridos (Richardson 1998a). También *P. pinaster*, *P. ponderosa*, *P. radiata*, *P. nigra* y *P. sylvestris* son invasores de pastizales naturales de Nueva Zelanda, causando graves problemas como la supresión de las pasturas naturales (Hunter y Douglas 1984). *Pinus caribaea* es un agresivo invasor en Hawaii (Richardson y Higgins 1998). En Sudamérica, el avance de los pinos sobre áreas naturales

es particularmente rápido y extensivo (Richardson *et al.* 2008). *P. pinaster*, *P. ponderosa*, *P. contorta* y *P. radiata* se han propagado en bosques nativos altamente disturbados de Chile, afectando el reclutamiento de los renovales de los árboles autóctonos (Bustamante y Castor 1998; Arroyo *et al.* 2000; Peña y Pauchard 2001; Bustamante y Simonetti 2005; Guerrero y Bustamante 2007). *Pinus taeda* y *P. elliottii* incrementaron su abundancia en los campos de sudoeste de Brasil al dispersarse desde bosques cultivados para la producción de pulpa de celulosa (Ziller y Galvão 2002). *Pinus elliotti* es también mencionado como invasor en los campos compuestos por pastizales e individuos aislados de *Araucaria angustifolia* (Duarte *et al.* 2006).

La forestación con pinos se ha expandido rápidamente en los últimos años en Argentina (Le Maitre 1998; Richardson y Higgins 1998; Richardson *et al.* 2008). *Pinus elliotti* y *P. taeda* invaden pastizales naturales sobrepastoreados y otras áreas disturbadas de Entre Ríos, Corrientes y Misiones (Richardson y Higgins 1998). *Pinus ponderosa* avanza sobre bosques de *Araucaria araucana*, *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus* spp. en la Patagonia Andina, comprometiendo la capacidad de reclutamiento y renovación de los bosques naturales y la misma especie coloniza exitosamente amplias extensiones de la estepa patagónica (Simberloff *et al.* 2002; Núñez y Núñez 2006; Sarasola *et al.* 2006), mientras que *P. halepensis* y *P. radiata* se propagan en los pastizales naturales de la región pampeana (Zalba y Villamil 2002).

*Pinus halepensis* Mill. (pino de Alepo o pino tosquero) es originario de la cuenca mediterránea europea y es capaz de ocupar un amplio rango de ambientes, como las regiones mediterráneas del sur de Europa, los bosques del centro-oeste europeo, las mesetas áridas de Norteamérica y áreas tropicales de Centroamérica (Richardson 1998b). Según Rouget *et al.* (2001) y Rejmánek y Richardson (2003) *P. halepensis* se encuentra entre las cinco especies de pino más agresivamente invasoras. Algunos de sus rasgos, como la alta producción de polen y semillas, la dispersión anemófila, el corto período juvenil, los intervalos cortos entre los períodos de producción y la liberación masiva de semillas, las condiciones de germinación simples y la alta tasa de crecimiento en ambientes marginales pobres en nutrientes y suelos someros, le confieren una gran capacidad colonizadora, principalmente en ambientes disturbados (Richardson y Bond 1991; Rejmánek y Richardson 1996; Grotkopp *et al.* 2002). Una alta presión de propágulos permite que la especie explore mayor cantidad de micrositios favorables, tanto espacial como temporalmente (Sarasola *et al.* 2006). *Pinus halepensis* produce en promedio de 100 a 120 semillas por cono (Cuevas y Zalba 2004), alcanzando 17.000 semillas por año por árbol maduro (Tapias *et al.* 2001). Las semillas dispersadas tienen una corta viabilidad en el

suelo, pero pueden permanecer viables hasta diez años en los conos (Thanos 2000). La liberación de semillas es promovida por las altas temperaturas, como las generadas durante los incendios y los veranos calurosos y secos (Itzhaki *et al.* 2000). La distancia de dispersión promedio es de 20 m desde la fuente de propágulos (Ayala *et al.*, 2005) hasta los 300 m (Cuevas com.pers.) y excepcionalmente hasta 4 km (Thanos y Daskalaku 2000).

Richardson y colaboradores (2000) establecen que una especie de pino puede considerarse invasora de una determinada comunidad si produce descendencia reproductiva a una distancia de más de 100 m de los *stands* originales, en menos de 50 años de residencia. En un período de casi 30 años, el área del Parque Tornquist colonizada por *P. halepensis* se incrementó 24 veces (Zalba y Villamil 2002). Actualmente, la especie cubre aproximadamente el 20% de la superficie de la reserva con densidades que van de 10 a 600 plantas/ha (Cuevas 2005). Este incremento en abundancia de las poblaciones de la mencionada especie, sumado a que se han registrado distancias de dispersión mayores a 100 m (Cuevas com. pers.), son evidencias del carácter invasor de *P. halepensis* en los pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

El mayor impacto de los pinos invasores está directamente relacionado con su presencia e incremento en abundancia en sistemas previamente libres o con reducidos componentes leñosos (Richardson y Higgins 1998). En el caso de los pastizales la invasión de las distintas especies de pino ha generado un impacto significativo, porque no sólo se trata de una adición taxonómica si no de la incorporación de una forma de vida totalmente nueva para el sistema (Richardson 1998a). Entre los impactos registrados por la invasión de pinos en pastizales naturales se incluyen cambios en las formas de vida dominantes en la comunidad vegetal (Richardson y Higgins 1998), reducción de la diversidad y complejidad de los ecosistemas (Higgins *et al.* 1999), desplazamiento de las especies nativas al alterarse las condiciones microambientales (incremento del sombreado, acumulación de cortezas y acículas secas, acidificación del suelo) (Burdon y Chilvers 1994; Richardson 1998a; Bustamante *et al.* 2003), reducción de la riqueza y diversidad de la fauna nativa (Lindenmayer *et al.* 2000), incremento de la erosión del suelo por reducción de la cobertura de especies herbáceas (Weltz *et al.* 1998), alteración de la frecuencia e intensidad de los fuegos naturales (Richardson y Higgins 1998), cambios en los ciclos de nutrientes y en la dinámica del agua (Davis y Lang 1991; Le Maitre *et al.* 1996), alteración de la estructura y de las propiedades del suelo (Scholes y Nowicki, 1998) y reducción del valor comercial y paisajístico de las áreas invadidas (Richardson y Higgins 1998).

En términos generales, el establecimiento a partir de semillas de las especies leñosas está condicionado por el éxito de las fases de germinación, supervivencia y posterior crecimiento de las plántulas, constituyendo éste un período particularmente vulnerable en el ciclo de vida de las plantas (Schupp y Fuentes 1995). Aún cuando los pinos pueden desarrollarse bien bajo condiciones favorables de suelo y régimen hídrico, son usualmente excluidos de estos ambientes porque las plántulas son fácilmente suprimidas por la vegetación herbácea por su alto requerimiento de luz (Richardson y Higgins 1998); de esta manera, la dispersión de los pinos está controlada por una serie de interacciones bióticas y ambientales que condicionan la germinación, emergencia y crecimiento de las plántulas (Trabaud *et al.* 1997; Clark *et al.* 1999). En el caso de *P. halepensis* sólo un 20% de las semillas producidas logra establecerse dentro de su rango natural de distribución (Thanos *et al.* 1996); es de esperar entonces que la fase de establecimiento constituya un componente crítico de su capacidad de invasión en pastizales naturales.

Harper (1977) establece que una especie exótica puede invadir exitosamente un área sólo si la resistencia ambiental o biológica del sitio se encuentra disminuida. Se considera resistencia ambiental al conjunto de factores que reducen o afectan negativamente la tasa de crecimiento o la reproducción de una especie invasora. Por lo tanto, para que una especie exótica se establezca y disperse en una comunidad vegetal es necesario que una barrera física o biológica que la mantenía contenida sea destruida o superada, generando una “ventana” de oportunidad que desencadene el proceso de invasión (Johnstone 1986).

Entre los factores que afectan la distribución de las plantas exóticas en los ambientes naturales se incluyen la exclusión competitiva de la vegetación nativa, el régimen de disturbios, la ausencia de los competidores y consumidores naturales y la disponibilidad de hábitat (Levine y D’Antonio 1999; Keane y Crawley 2002; Mitchell y Power 2003). La ocurrencia de disturbios facilitaría las invasiones (Hobbs y Mooney 1991). Sin embargo, Strang (1974) y Huenneke *et al.* (1990) no encontraron ninguna relación directa entre ambos procesos. El efecto del disturbio dependería del tipo de ambiente y de la especie invasora involucrada. Por otro lado, el nivel de susceptibilidad o de resistencia de una comunidad natural a la invasión no parece ser una propiedad inherente y estática del sistema si no que variaría en función de la fluctuación de la disponibilidad de recursos (Davis *et al.* 2000).

Los disturbios pueden modificar la disponibilidad de recursos, ya sea alterando de manera directa su abundancia o su distribución dentro del sistema, o relajando la intensidad

de la competencia (Mack *et al.* 2000). La ocurrencia de disturbios que alteran la representación y la abundancia de especies son considerados promotores de las invasiones biológicas, fundamentalmente por crear microhábitats de distinta aptitud para el establecimiento de plántulas. Las comunidades con mayor número de especies y mayor diversidad específica serían menos propensas a ser invadidas por ser más eficientes en el uso de los recursos y restringir competitivamente la propagación de especies foráneas (Tilman 1997). Sin embargo, Smith y Knapp (1999) hallaron que las comunidades más diversas eran también las más ricas en especies exóticas. Levine y D'Antonio (1999), por su parte, sugieren que la resistencia a la invasión depende más de la capacidad competitiva y del grupo taxonómico al que pertenecen las especies dominantes que del número de especies presentes en la comunidad.

Especies leñosas introducidas con fines comerciales o recreativos pueden transformarse en agresivos invasores en respuesta a un cambio en el régimen de disturbios, como la reducción de los fuegos naturales o el sobrepastoreo (Hobbs 1991; Calder *et al.* 1992). Según Guo *et al.* (2006) los cambios en el uso de la tierra y las migraciones humanas promueven la dispersión de las especies exóticas después de su introducción en los ambientes naturales. Los cambios en el rango de distribución de los pinos han sido atribuidos a disturbios naturales como erupciones volcánicas (Taylor 1990) o a la modificación de la dinámica de disturbios inducida por las actividades humanas, como la intensificación del pastoreo y la alteración de la frecuencia y la intensidad de los incendios. El cambio climático global también es citado como un agente de cambio que modificaría los patrones de distribución de los pinos, al alterar los registros históricos de precipitación y temperatura, afectando las condiciones de establecimiento, crecimiento y reproducción de las plantas (Dukes y Mooney 1999; Richardson y Rejmánek 2004).

La cría extensiva de ganado doméstico, con la consecuente alteración de los patrones naturales de pastoreo, es citada como una de las mayores causas de avance de especies leñosas en los pastizales naturales (Archer y Smeins 1991; Huntly 1991; Hobbs 1996; Van Auken 2000; Watkinson y Ormerod 2001, Golubiewski y Hall-Beyer 2007). La intensificación del establecimiento de plántulas de especies leñosas en pastizales naturales sometidos a una elevada presión de pastoreo puede ser atribuida, entre otros factores, a un cambio en su composición específica, que resulta en una reducción de su capacidad competitiva (de Blois *et al.* 2004) y a un incremento de la heterogeneidad de la distribución de agua y nutrientes en el suelo por la deposición de heces y orina y por el pisoteo (Adler y Lauenroth 2000). La competencia en las comunidades vegetales implica la ocurrencia de interacciones recíprocas negativas entre individuos de la misma o de distintas especies

(Louda *et al.* 1990). Según Grime (1977) la competencia entre especies vegetales se establece cuando los individuos están próximos entre sí y resulta en diferencias en su crecimiento vegetativo, producción de semillas y/o mortalidad. La emergencia y la supervivencia de las plántulas de especies leñosas están condicionadas fundamentalmente por su escasa tolerancia a la competencia con la vegetación herbácea (Shattford *et al.* 2003). En principio, la interferencia aérea generada por la existencia de una elevada densidad y cobertura de gramíneas puede reducir la capacidad fotosintética de las plántulas de leñosas por sombreado. De manera similar, la mayor eficiencia de las gramíneas para obtener el agua del suelo puede disminuir la captación de este recurso por las plántulas de las especies leñosas ¿Cómo pueden entonces establecerse y prosperar árboles y arbustos en ambientes dominados por gramíneas? Uno de los factores que permite la convivencia de componentes leñosos y herbáceos en una comunidad tiene que ver con la partición del recurso hídrico de forma tal que las raíces de las especies leñosas acceden a las fuentes de agua que se hallan a mayor profundidad, mientras que las raíces de las gramíneas hacen uso del agua disponible en las capas más superficiales del suelo (Scholes y Archer 1997). Es así que la capacidad competitiva de las plántulas de especies leñosas está determinada por la velocidad de crecimiento de sus estructuras aéreas y subterráneas, de manera tal que puedan rápidamente superar la etapa de máxima superposición espacial y funcional con los componentes del estrato herbáceo (Harper 1977; Peltzer y Köchy 2001).

El pisoteo del ganado puede incrementar la proporción del suelo desnudo, creando sitios de baja competencia y favoreciendo así la supervivencia y crecimiento de las plántulas de especies leñosas (Pellerin *et al.* 2006). Sin embargo, ese mismo factor puede modificar la estructura del suelo, produciendo un incremento de la compactación y afectando su capacidad de infiltración (Pietola *et al.* 2005). De este modo podría actuar como un impedimento mecánico para la emergencia y crecimiento de las raíces de las plántulas, reduciendo la capacidad de obtener los recursos del suelo y por ende las probabilidades del establecimiento exitoso de las especies leñosas (Coutts 1987; Brais 2001).

En vista de lo aquí expuesto, la acción de los herbívoros introducidos podría afectar directa e indirectamente las condiciones físicas y químicas de los pastizales naturales a través de la defoliación selectiva, continua e intensa del estrato herbáceo, del pisoteo y de la deposiciones de heces y orina. Esos cambios ambientales alterarían las relaciones de competencia, modificando las probabilidades de emergencia, supervivencia y crecimiento de las especies exóticas. En este capítulo de la tesis se trata el efecto que estos cambios producen sobre la susceptibilidad de los pastizales naturales de ser invadidos por pinos exóticos.

Para ello se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

**Hipótesis General:** Los efectos directos e indirectos del pastoreo de los caballos cimarrones afectan la probabilidad de establecimiento de las plántulas de *Pinus halepensis* en los pastizales serranos del Parque Tornquist.

Hipótesis 1: La presencia continua de caballos cimarrones favorece el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*.

Hipótesis 2: La defoliación intensa reduce la abundancia de los componentes gramíneos del estrato herbáceo y favorece el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*.

Hipótesis 3: La compactación de la capa superficial del suelo reduce el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*.

Hipótesis 4: La presencia continua de los caballos cimarrones reduce la abundancia de los componentes gramíneos del estrato herbáceo.

En función de las hipótesis propuestas se establecieron los siguientes objetivos:

Objetivo 1: Evaluar la emergencia, la supervivencia y el crecimiento temprano de las plántulas de *P. halepensis* en áreas con distinta historia de pastoreo por caballos cimarrones (Hipótesis 1).

Objetivo 2: Evaluar la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* bajo distintos niveles de defoliación del estrato herbáceo (Hipótesis 2).

Objetivo 3: Evaluar la biomasa aérea del estrato herbáceo bajo diferentes niveles de intensidad de defoliación (Hipótesis 2).

Objetivo 4: Determinar si la compactación del suelo producida por el pisoteo de los caballos cimarrones afecta la emergencia y la supervivencia de las plántulas de *P. halepensis* (Hipótesis 3).

Objetivo 5: Registrar estacionalmente la biomasa aérea de los distintos componentes de la vegetación herbácea en áreas con distinta historia de pastoreo (Hipótesis 4).

## Materiales y Métodos

El estudio propuesto se llevó a cabo en dos pastizales de piedemonte, uno de ellos sujeto al pastoreo intenso y continuo de caballos cimarrones y otro clausurado a su pastoreo por más de siete años. Cada área de estudio tiene una superficie cercana a las 15 ha y se ubican adyacentes una de la otra (Fig. 8).



Figura 8. Vista del límite entre el área clausurada a los caballos cimarrones (izquierda) y el área bajo pastoreo (derecha).

Entre febrero de 2003 y marzo de 2004 se evaluó el efecto de distintos niveles de defoliación y de compactación del suelo sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* en áreas con distinta historia de pastoreo. Para ello, en el área clausurada se distribuyeron al azar 12 parcelas de 1 m<sup>2</sup> de superficie. Cuatro parcelas fueron sometidas a defoliación moderada (cortes con tijera a 15 cm de altura) y cuatro parcelas a defoliación severa (cortes a 5 cm de altura); las cuatro parcelas restantes se utilizaron como controles (sin defoliación). Los cortes se efectuaron quincenalmente manteniendo la altura constante. Asimismo, se establecieron ocho parcelas del mismo tamaño que fueron distribuidas al azar en el área bajo pastoreo de caballos cimarrones. En la mitad de ellas se disturbó la capa superficial del suelo con una pala hasta una profundidad de 5 -10 cm y la otra mitad se dejó sin disturbar.

A fines del verano de 2003 (fines de febrero) se sembraron 50 semillas de *P. halepensis* en cada parcela establecida en las dos áreas de estudio. Las semillas se obtuvieron a partir de la apertura directa de los conos ocurrida durante el verano de 2003. La cantidad de semillas a sembrar por parcela surgió de estudios previos que evaluaron la densidad de la lluvia de semillas promedio bajo bosques de *P. halepensis* en el área de estudio (Cuevas 2005). En cada parcela, las semillas se ubicaron equidistantes respetando una cuadrícula, sembrándolas a 0,5 cm de profundidad cubriéndolas con una fina capa de suelo para evitar su voladura. Cada 15-20 días se registraron la emergencia y la supervivencia de plántulas de *P. halepensis*, y se midió su altura. La emergencia se calculó como el número de plántulas emergidas/número de semillas sembradas. Las plántulas se consideraron muertas cuando no se observaba color verde en sus tallos y hojas y resultaban quebradizas al tacto. Al finalizar el período de estudio se removieron todas las plántulas de *P. halepensis* sobrevivientes y se midieron la longitud del tallo y de la raíz principal utilizando una regla milimetrada, determinándose también su biomasa aérea y subterránea. Para ello, las partes aéreas y subterráneas fueron lavadas y se registró su peso después de ser secadas en estufa a 60 °C durante 48 hs.

En ambas áreas con distinta historia de pastoreo, se destinaron cinco parcelas de 1m<sup>2</sup> para estimar la biomasa aérea del estrato herbáceo y sus variaciones estacionales. Para ello al final de cada estación del año se cortó la parte aérea de la vegetación herbácea a ras del suelo, el material vegetal obtenido se separó en especies gramíneas (gramíneas y otras monocotiledóneas) y latifoliadas, se secó en estufa a 60 °C durante 48 hs y luego se pesó. Además, en el área clausurada al pastoreo se seleccionaron diez parcelas de 1m<sup>2</sup> distribuidas al azar: cinco con defoliación moderada y cinco con defoliación severa. Con el fin de mantener los niveles de defoliación, se realizaron cortes cada 15 días y la biomasa removida se retiró de las áreas experimentales. Al final del período de estudio, se cortó la parte aérea de la vegetación gramínea y se siguió el mismo procedimiento de secado y registro de peso seco mencionado anteriormente. Los resultados se compararon con los obtenidos en las parcelas sin defoliación del estrato gramíneo.

### **Análisis estadísticos**

Los datos de emergencia, supervivencia, altura, longitud de la raíz principal, biomasa aérea y biomasa subterránea de las plántulas de *P. halepensis* se analizaron mediante un análisis de varianza simple, siguiendo un diseño completamente al azar. Para corregir las varianzas desiguales y la falta de normalidad de los datos, los valores de emergencia y supervivencia se transformaron usando arco seno de la raíz cuadrada; mientras que, para los datos de

altura, longitud de raíz y biomasa aérea y subterránea de las plántulas se utilizó la transformación raíz cuadrada. Los factores de análisis de los datos resultaron de la combinación de la historia de pastoreo con los tratamientos aplicados: con pastoreo y suelo sin disturbar, con pastoreo y suelo disturbado, sin pastoreo y sin defoliación del estrato herbáceo, sin pastoreo y con defoliación moderada del estrato herbáceo, y sin pastoreo y con defoliación severa del estrato herbáceo. Las comparaciones entre las medias se realizaron mediante la prueba de Tukey. Se utilizaron pruebas t para evaluar las diferencias del promedio total de emergencia, supervivencia, altura, longitud de raíz principal y biomasa aérea y subterránea de las plántulas de pino entre las áreas con distinta historia de pastoreo (Sokal y Rohlf 1979).

Para cada estación del año (otoño, invierno, primavera y verano) se analizó la biomasa aérea de la vegetación graminosa y latifoliada mediante un análisis de varianza con un diseño completamente al azar. Los factores evaluados fueron: historia de pastoreo y componente de la vegetación herbácea (graminosa y latifoliada). Para determinar las diferencias en la biomasa graminosa entre los distintos tratamientos de corte se utilizó un análisis de varianza simple con un diseño al azar. Previamente todos los datos fueron transformados utilizando raíz cuadrada y las medias se separaron con una prueba de Tukey (Sokal y Rohlf 1979).

## **Resultados**

### **Emergencia de plántulas**

En ambas áreas experimentales la totalidad de la emergencia de plántulas de *P. halepensis* se produjo durante el mes siguiente a la siembra. La emergencia promedio de plántulas no superó el 30% en ninguno de los tratamientos. La emergencia promedio de plántulas en el área bajo pastoreo ( $28,7 \pm 3,8$ ) resultó significativamente mayor ( $t=3,2$ ;  $P=0,04$ ) a la registrada en el área clausurada a los caballos cimarrones ( $20,3 \pm 4,2$ ).

La defoliación del estrato graminoso afectó la emergencia de las plántulas (Apéndice III). La menor emergencia se registró en las parcelas ubicadas en el área clausurada al pastoreo de los caballos cimarrones donde se mantuvo el estrato graminoso sin defoliar, mientras que no se hallaron diferencias significativas en el porcentaje de plántulas emergidas entre las parcelas con distintos niveles de defoliación en el área clausurada a los

caballos y con la capa superficial del suelo disturbado o sin disturbar en el área bajo pastoreo (Fig. 9).

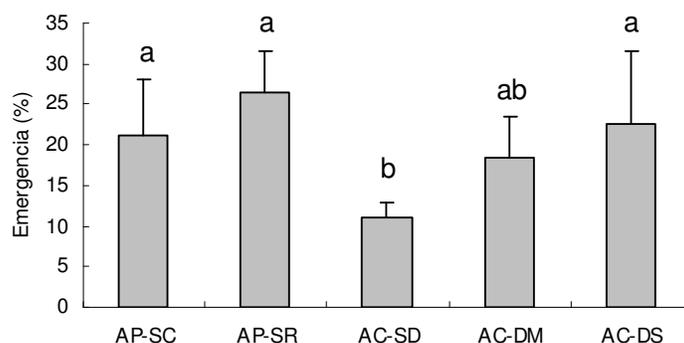


Figura 9. Emergencia (%) de las plántulas de *P. halepensis* registrada en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramíneo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramíneo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramíneo (AC-DS). Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Supervivencia de plántulas

La supervivencia de las plántulas de *P. halepensis* fue afectada principalmente por la historia de pastoreo del área de estudio y por la intensidad de la defoliación de la vegetación herbácea. Al final del período de estudio 2003-2004, la supervivencia promedio total de las plántulas de *P. halepensis* fue mayor ( $t=2,7$ ;  $P=0,02$ ) en el área bajo pastoreo de caballos cimarrones ( $49,7\pm 10,4\%$ ) que en el área clausurada ( $16,5\pm 6,2\%$ ), independientemente de los tratamientos considerados dentro de cada área de estudio (Fig. 10).

La mayor mortalidad de plántulas se concentró entre el primero y el quinto mes posteriores a la emergencia. A partir de ese momento, la cantidad de plántulas sobrevivientes se mantuvo casi constante hasta el final del período de estudio. Existió un efecto significativo de los tratamientos sobre la supervivencia de las plántulas de *P. halepensis* (Apéndice III). Los mayores registros de supervivencia se produjeron en el área bajo pastoreo de caballos cimarrones, tanto en las parcelas con la capa superficial de suelo disturbado como en las parcelas con el suelo sin disturbar (Fig. 10). Dos meses después de la emergencia ya no se observaban plántulas sobrevivientes en los sitios del área clausurada en los que no se defolió la cubierta gramínea. No se detectaron diferencias en

la supervivencia de plántulas asociadas a los niveles severo y moderado de defoliación (Fig. 10).

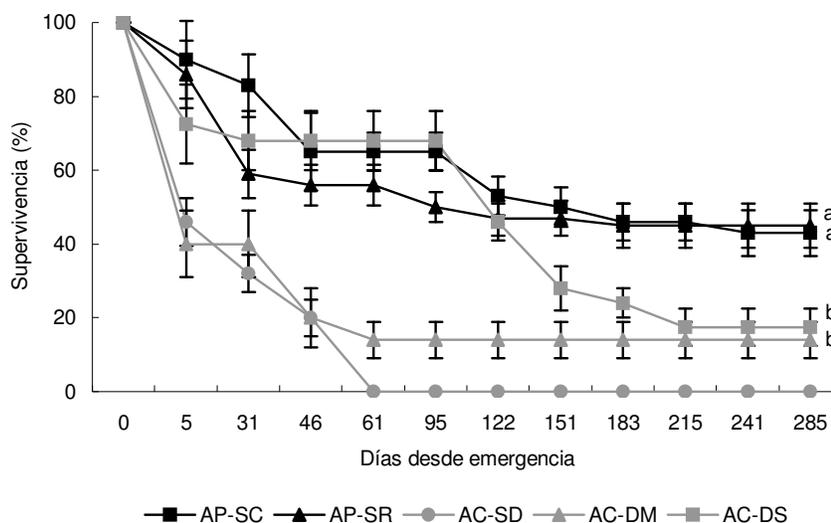


Figura 10. Supervivencia (%) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramíneo (AC-SD), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramíneo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramíneo (AC-DS). Las barras verticales representan el error estándar, curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Crecimiento de plántulas

El crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* fue afectado por la historia de pastoreo del área de estudio y por los niveles de corte del estrato gramíneo (Apéndice III). En el área clausurada al pastoreo de caballos cimarrones la defoliación intensa del estrato gramíneo estuvo asociada a mayores valores de altura, longitud de raíz principal y biomasa aérea y subterránea. El disturbio de la capa superficial del suelo no afectó de manera significativa ( $p>0,05$ ) el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* en los sitios bajo pastoreo de caballos.

La altura de todas las plántulas medidas al final del período de estudio fue un 50% mayor ( $t=6,1$ ;  $P=5,3E-05$ ) en el área bajo pastoreo ( $8,6\pm 1,1$  cm) que en área clausurada al pastoreo de los caballos cimarrones ( $4,5\pm 0,9$  cm). La porción aérea de las plántulas de *P. halepensis* resultó casi tres veces más pesada ( $t=6,8$ ;  $P=1,2E05$ ) en al área bajo pastoreo ( $421,2\pm 30,9$  mg) que en el área clausurada ( $158,4\pm 23,1$  mg). La altura y la biomasa aérea

promedio de las plántulas que crecieron en las parcelas con suelo disturbado y sin disturbar en el área pastoreada fueron significativamente mayores que en los sitios donde se defolió de manera moderada y severa la cubierta gramínea, en el área libre de caballos cimarrones (Figs. 11 y 12).

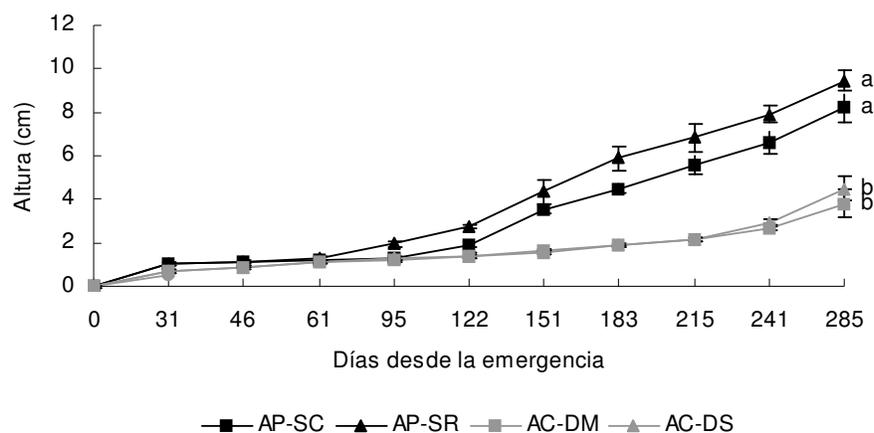


Figura 11. Altura (cm) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramíneo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramíneo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramíneo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas. Las barras verticales representan el error estándar, curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

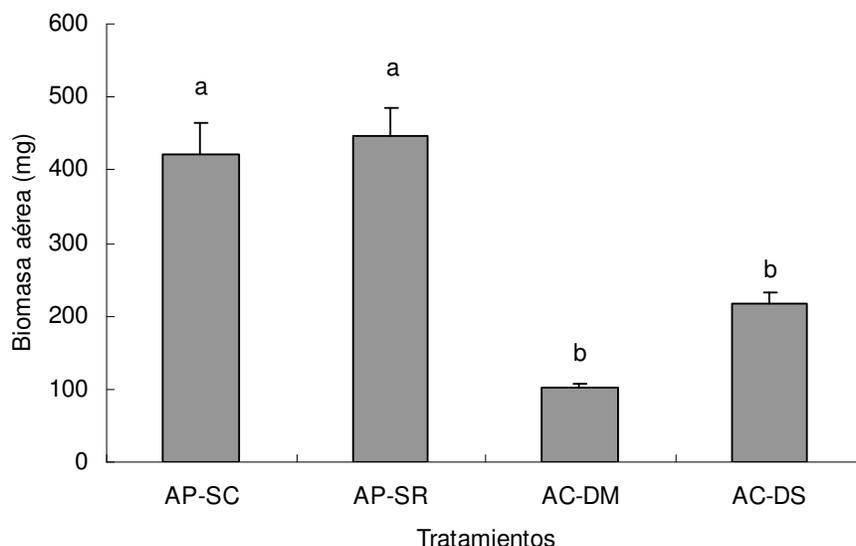


Figura 12. Biomasa aérea (mg) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramíneo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramíneo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramíneo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas. Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

El crecimiento subterráneo de las plántulas de pino fue favorecido por la presencia continua y prolongada de los caballos cimarrones y no se detectó un efecto de la acción del disturbio sobre la capa superficial del suelo, en los parámetros de crecimiento subterráneo evaluados. La longitud promedio de la raíz principal medida en las plántulas extraídas al final del período 2003-2004 fue significativamente mayor ( $t=2,98$ ,  $P=0,009$ ) en los tratamientos bajo pastoreo ( $25,4\pm 2,2$  cm) que en los clausurados a los caballos cimarrones ( $16,3\pm 2,1$ ). La biomasa subterránea de las plántulas que sobrevivieron en los tratamientos bajo el pastoreo de los caballos ( $583,1\pm 21,9$  mg) fue mayor ( $t=3,6$   $P=0,005$ ) que en los tratamientos donde se excluyeron los caballos ( $367,0\pm 57,2$  mg). Los menores valores de longitud promedio de raíces y de biomasa subterránea de las plántulas correspondieron a las parcelas de defoliación moderada, en el área clausurada a los caballos cimarrones (Figs. 13 y 14).

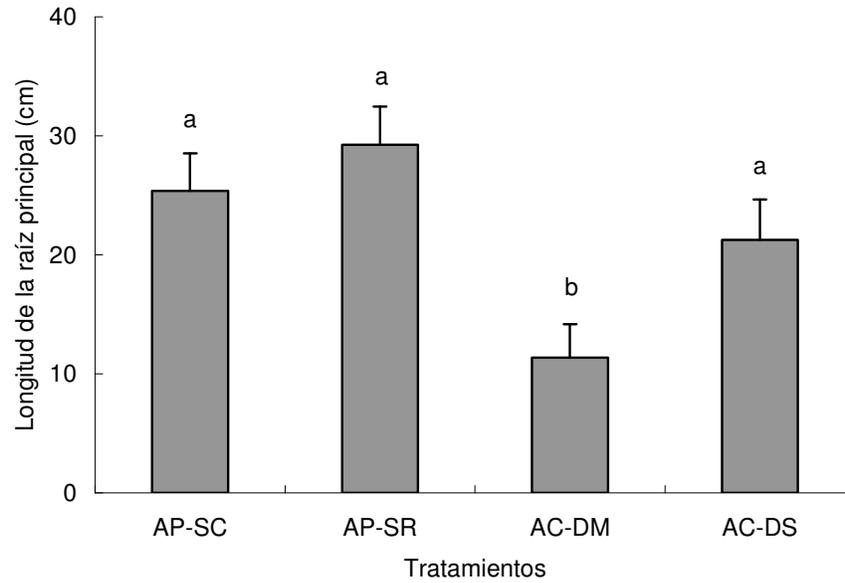


Figura 13. Longitud de la raíz principal (cm) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramíneo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramíneo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramíneo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas. Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

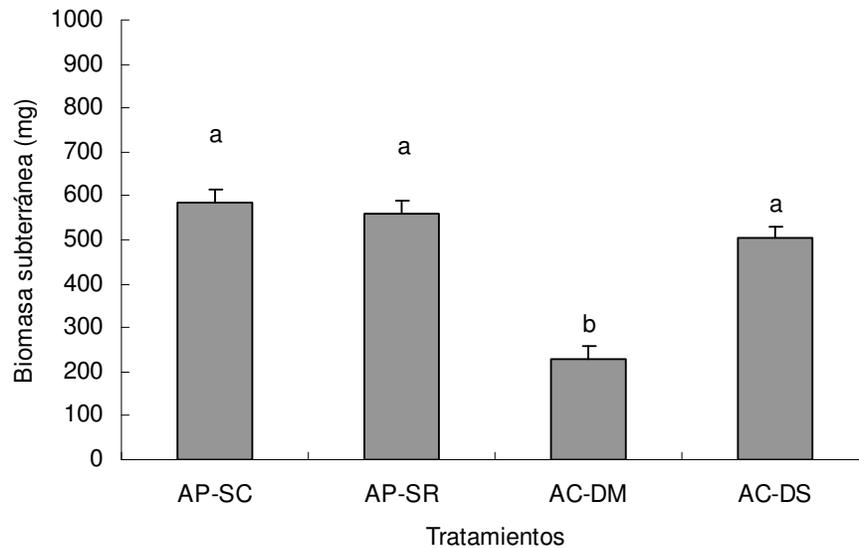


Figura 14. Biomasa subterránea (mg) de las plántulas de *P. halepensis* registradas en los siguientes tratamientos: áreas con pastoreo+suelo sin disturbar (AP-SC), áreas con pastoreo+suelo disturbado (AP-SR), áreas sin pastoreo+defoliación moderada del estrato gramíneo (AC-DM) y áreas sin pastoreo+defoliación severa del estrato gramíneo (AC-DS). Las áreas sin pastoreo+sin defoliar el estrato gramíneo (AC-SD) no se incluyeron en el análisis porque no se registró supervivencia de plántulas en ellas, Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Biomasa aérea de la vegetación herbácea

Se hallaron interacciones significativas ( $p \leq 0,05$ ) en la biomasa aérea entre los factores historia de pastoreo y los componentes gramíneo y latifoliado de la vegetación herbácea, medida al final de cada estación del año durante los años 2003 y 2004 (Apéndice III). En consecuencia, las medias de las biomásas aéreas de los distintos componentes de la vegetación herbácea se analizaron por separado dentro de cada área de estudio.

En el área bajo pastoreo de caballos cimarrones la biomasa de las especies latifoliadas resultó significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) que la biomasa de gramíneas y graminoides, en todas las estaciones de muestreo (Fig. 15). Por el contrario, en el área clausurada la vegetación gramínea pesó significativamente ( $p < 0,05$ ) más que las especies latifoliadas (Fig. 16).

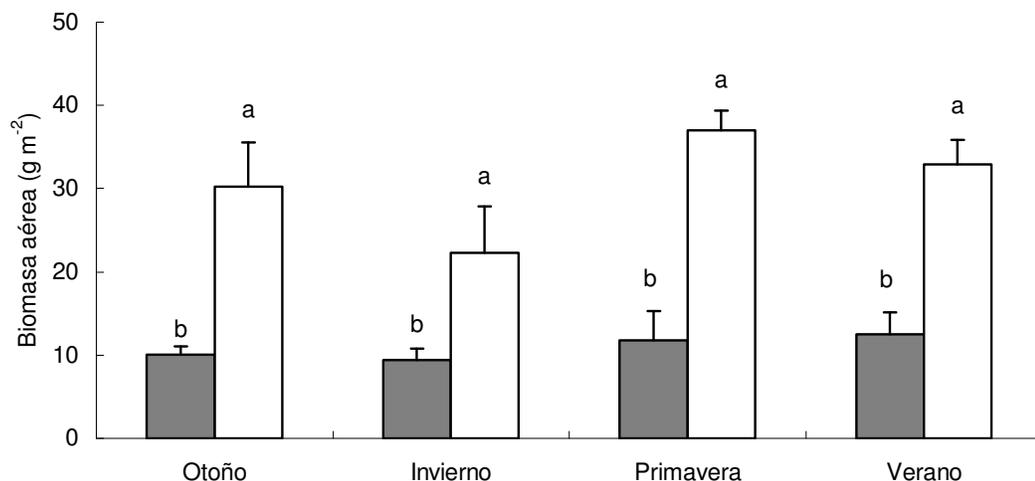


Figura 15. Biomasa aérea (g m<sup>-2</sup>) de los componentes gramíneos (■) y latifoliados (□) de la vegetación herbácea del área con una prolongada historia de pastoreo, al final de cada estación. Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

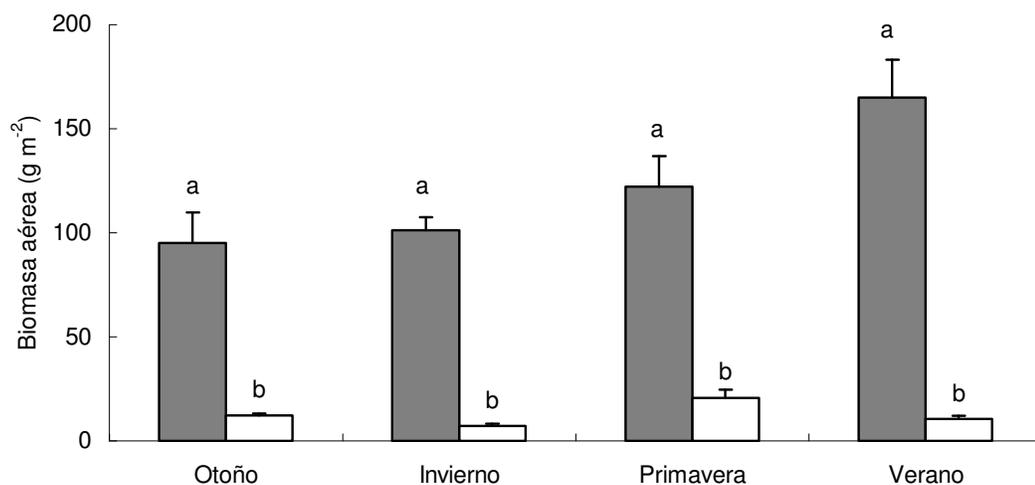


Figura 16. Biomasa aérea (g m<sup>-2</sup>) de los componentes gramíneos (■) y latifoliados (□) de la vegetación herbácea del área clausurada al pastoreo de caballos cimarrones, al final de cada estación. Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

Considerando la biomasa acumulada a lo largo del período de estudio, el componente correspondiente a las plantas herbáceas en el área clausurada fue de  $133\pm 17,1$  g m<sup>-2</sup>, mientras que en el área bajo pastoreo de caballos cimarrones se registró un promedio anual de  $44,5\pm 9,3$  g m<sup>-2</sup>.

En el área clausurada al pastoreo de los caballos, la biomasa graminosa anual promedio fue mayor ( $p \leq 0,05$ ) en los tratamientos sin defoliación, mientras que el menor valor se registró en los tratamientos sometidos a defoliación severa (Fig. 17).

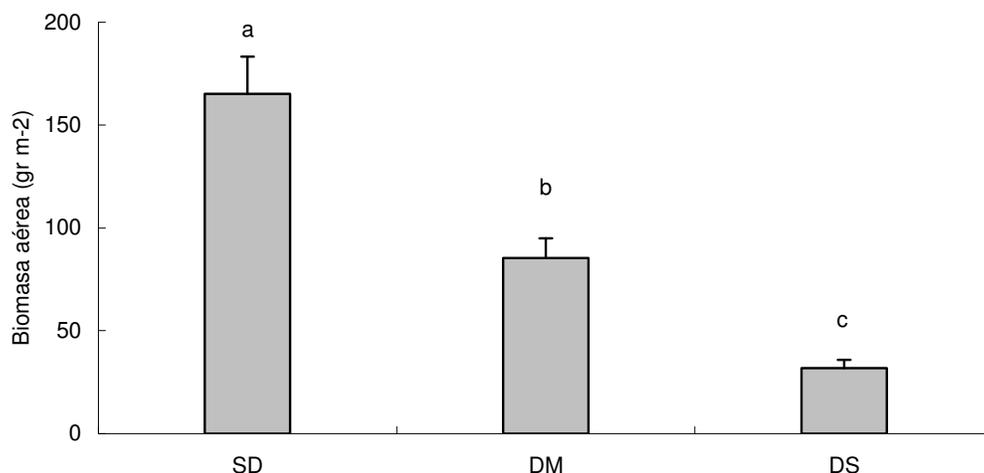


Figura 17. Biomasa aérea de gramíneas ( $\text{g m}^{-2}$ ) registrada en el área clausurada al pastoreo, en los tratamientos sin defoliación del estrato graminoso (SD), defoliación moderada del estrato graminoso (DM) y con defoliación severa del estrato graminoso (DS). Las barras verticales representan el error estándar, columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

## Discusión

### Efecto de la historia de pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*.

Los resultados obtenidos permiten aceptar la hipótesis 1 que relaciona positivamente la historia de pastoreo con el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*. La presencia y actividad de los caballos cimarrones habría favorecido la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *Pinus halepensis*, promoviendo su establecimiento en los pastizales serranos del Parque Tornquist. Efectos directos de los caballos cimarrones sobre el pastizal, como los ocasionados por la reducción de la biomasa de plantas herbáceas, la acción del pisoteo, el incremento de la proporción de suelo desnudo, el agregado de nutrientes al suelo a través de las heces y de la orina, así como las influencias indirectas evaluadas en el Capítulo 1, incluyendo cambios en la composición específica y reducción de la riqueza y diversidad de especies, serían los agentes potencialmente asociados al

aumento de la susceptibilidad de la comunidad a la invasión de *P. halepensis*, como ha sido sugerido para los procesos de invasión de otras especies leñosas (Augustine y McNaughton 1998; Lonsdale 1999).

El pastoreo y el ramoneo de grandes herbívoros resultan determinantes en la invasión de distintas especies de pinos en diversos pastizales (Richardson y Bond 1991). Las plántulas de *Pinus contorta* invaden las laderas de las montañas del oeste de Wyoming (EEUU) cuando éstas son pastoreadas intensamente por el ganado vacuno (Dunwiddie 1977). Resultados similares fueron reportados para el Parque Nacional Yosemite (EEUU) y para áreas naturales del norte de California (EEUU) y de Nueva Zelanda (Vale 1987; Taylor 1990; Ledgard 2001). *Pinus edulis* es un invasor frecuente de pastizales sobrepastoreados por equinos (asnos y caballos) de Nuevo México (EEUU) (Hanks y Dick-Peddie 1974). Por el contrario, en su rango de distribución original, los pinos habrían incrementado su abundancia como consecuencia del decrecimiento de la presión de pastoreo, posiblemente en combinación con las consecuencias del calentamiento climático (Lepart y Debussche 1992; Camarero *et al.* 2005).

Los efectos de la herbivoría sobre la comunidad vegetal se encuentran entre los mecanismos mencionados para explicar la invasión de distintas especies de pino en el Hemisferio Sur (Richardson y Bond 1991). El disturbio y la defoliación producidos por la acción de los grandes herbívoros reducen la intensidad de las interacciones competitivas entre la vegetación residente y las plántulas de pinos exóticos, venciendo la exclusión competitiva y permitiendo que éstos se establezcan (Gurevitch *et al.* 2000). La deposición de heces y orina incrementaría la concentración de nutrientes en el suelo, aumentando las probabilidades de invasión. De manera similar, el pisoteo de los caballos incrementa la tasa de ciclado de los nutrientes y altera su distribución en la comunidad vegetal (Archer y Smeins 1991; Hobbs 1996). Estos cambios en la disponibilidad de recursos constituyen un factor desencadenante de los procesos de invasión (Davis *et al.* 2000). El enriquecimiento del suelo con nutrientes puede cambiar la composición de la comunidad vegetal, hacia un estado en el que dominen especies oportunistas de rápido crecimiento y especies leñosas capaces de aprovechar el aporte extra de recursos, en detrimento de los pastos perennes menos competitivos como consecuencia de la defoliación (Weding y Tilman 1996; Chiarucci *et al.* 1999; Alpert *et al.* 2000). Así, pastizales naturales que incrementaron sus niveles de nitrógeno y fósforo en el suelo mostraron ser más susceptibles a la invasión de especies leñosas (Huenneke *et al.* 1990; Maron y Jefferies 1999).

Las áreas bajo pastoreo ofrecerían mayores oportunidades para el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*, facilitando su propagación en el pastizal serrano. Los caballos cimarrones producirían una reducción de la capacidad de competencia del estrato herbáceo de los pastizales del Parque Tornquist y la consiguiente liberación de recursos, al reducir la biomasa de las especies gramíneas y precipitar un cambio en la composición de especies, así como por el agregado de nutrientes al suelo mediante la deposición de las heces y orina. Esta relación entre la acción de los herbívoros domésticos y el avance de especies leñosas nativas y exóticas ha sido documentada en pastizales naturales del centro de Argentina. Dussart *et al.* (1998) y de Villalobos *et al.* (2005) reportaron que la arbustización con *Prosopis caldenia* en los pastizales semiáridos templados ocurre cuando los mismos son intensamente pastoreados por el ganado vacuno. En el caso de los pinos, el efecto del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas sería dependiente del herbívoro considerado; así, Cattáneo (2002), halló una menor densidad de plántulas de *Pinus contorta* en praderas pastoreadas por ganado ovino que en áreas libres de pastoreo de Nueva Zelanda. La autora adjudicó los resultados obtenidos a que las ovejas reducirían la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de pino como efecto del consumo y el pisoteo.

La cantidad total de plántulas de *P. halepensis* emergidas en áreas con una prolongada historia de pastoreo fue un 18% mayor que en las áreas clausuradas a los caballos cimarrones. En estas mismas áreas se registró también una tasa de supervivencia de plántulas tres veces superior con respecto a la correspondiente a los sectores clausurados a los caballos. El reclutamiento de nuevos individuos en la comunidad vegetal está condicionado por la presencia de micrositios con adecuadas condiciones ambientales. Camarero *et al.* (2005) afirman que los sitios con baja competencia de herbáceas son los responsables del avance de los bosques de pino sobre pastizales y dehesas del nordeste de España. Kuiters y Slim (2003) también registraron mayor reclutamiento de plántulas de *P. sylvestris* en áreas marginales de bosques del este de Bélgica, cuando fueron intensamente pastoreadas por caballos resultando en reducciones del 25% en la cobertura total de especies herbáceas en relación al área protegida de los caballos cimarrones. La reducción en la cobertura de herbáceas por el consumo de los caballos, con el consiguiente incremento de la proporción de suelo desnudo, brindaría espacios disponibles para la emergencia, supervivencia y crecimiento de las plántulas al proporcionar sitios de mínima competencia con el estrato herbáceo. Las discontinuidades en la cubierta herbácea se corresponden también con una sustancial reducción en la biomasa subterránea, con la consiguiente disminución de la competencia por los recursos del suelo. Cahill y Casper (2002) registraron sólo un 25% de masa radical en los parches de suelo desnudo, en

comparación a la matriz de vegetación herbácea circundante de los pastizales de Alberta, Canadá. Esta situación también favorecería el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis*, facilitando su establecimiento, tal como fue demostrado por Kuuluvainen (1994) para plántulas de *P. sylvestris* en los márgenes boscosos de Finlandia. No obstante, es importante considerar que podría existir relación entre la reducción de la cobertura vegetal y la supervivencia de plántulas de *P. halepensis*, ya que una baja cobertura de gramíneas y/o de arbustos puede aumentar la mortalidad por desecación, aún cuando los parámetros de crecimiento fueran en general mayores que en sitios con mayor cobertura, como fue demostrado por Castro *et al.* (2004) para *P. sylvestris*.

Como era de esperar, la combinación de una prolongada historia de pastoreo con la reducción de la cobertura y la biomasa de herbáceas, principalmente de gramíneas, también parece favorecer la emergencia de plántulas de *P. halepensis*. Menor biomasa y cobertura de herbáceas facilitarían la emergencia de las plántulas, al reducir la intensidad de la competencia por recursos limitantes como son la luz incidente y el agua en el suelo. Ferrandis *et al.* (2001) determinaron que el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* estaría afectado por la presencia y el vigor de la vegetación herbácea, y Zalba *et al.* (2007) establecieron que la eliminación de la cubierta herbácea por acción del fuego actuó como uno de los desencadenantes en la invasión de pinos en el Parque Ernesto Tornquist. Estudios realizados en la región mediterránea han demostrado que la probabilidad que las semillas de *P. halepensis* germinen depende de la ocurrencia de determinados factores ambientales, entre los cuales se destacan la disponibilidad de luz y de agua en el suelo y una baja cobertura de herbáceas (Henning-Server *et al.* 1996; Trabaud *et al.* 1997; Itzhaki *et al.* 2000). Las semillas de *P. halepensis* no son dormantes ni forman un banco perdurable en el suelo, germinando rápidamente en espacios abiertos, características típicas de especies pioneras (Itzhaki *et al.* 2000). La emergencia acumulada en los experimentos a campo detallados en el presente trabajo alcanzó apenas el 30% en ambas áreas de estudio; sin embargo, ensayos de germinación de semillas de pino de Alepo efectuados bajo condiciones controladas (13hs luz a 20°C y 11hs en oscuridad a 15°C) llegaron a niveles del 90% (Cuevas y Zalba 2004). La incubación de semillas de *P. contorta* en condiciones óptimas también arrojó valores altos de germinación (65 a 90%). No obstante, sólo 20 % de las semillas sembradas en el campo germinaron (Despain 2001). Del mismo modo, las semillas de *P. nigra* y *P. sylvestris* apenas superaron el 10% de emergencia en el campo (Debain *et al.* 2005). Este desbalance entre los valores de germinación y emergencia de las plántulas de *P. halepensis* ilustran cuán críticas resultan estas dos etapas del ciclo de vida para el establecimiento de las plántulas de esta especie.

Una vez ocurrida la emergencia, las plántulas deben sobrevivir y desarrollarse en el para establecerse. Para esto, deben ser capaces de vencer la competencia por los recursos limitantes como la luz, los nutrientes del suelo y el agua. Los meses posteriores a la emergencia de las plántulas de especies leñosas constituyen el momento más vulnerable frente a condiciones de alta competencia y bajo nivel de recursos. En este trabajo de tesis, la mayor mortalidad de plántulas de *P. halepensis* se concentró en los primeros meses después de ocurrida la emergencia y menos del 30% del total de las plántulas emergidas sobrevivió hasta el final del período de estudio. Resultados similares fueron presentados por Gasque y García-Fayos (2004). Prévosto *et al.* (2003) registraron una mortalidad en los primeros meses posteriores a la emergencia de hasta el 80% de las plántulas de *P. sylvestris* en áreas de cultivo abandonadas en el Macizo Central francés. Los autores adjudican la baja supervivencia de las plántulas a la competencia por el espacio con la vegetación herbácea, la que se incrementa rápidamente en los campos después de la suspensión de las tareas de laboreo.

Las plántulas de *P. halepensis* sobrevivieron en mayor número en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones que en los sitios clausurados. La competencia interespecífica puede reducir la supervivencia de los individuos, siendo este proceso más crítico cuando una de las especies que compiten se encuentra en estado de plántula (Harper 1977; di Castri 1989). Los resultados obtenidos en esta tesis indican que la reducción de la biomasa aérea de las especies potencialmente competidoras y la consecuente alteración de las interacciones competitivas, podrían favorecer la supervivencia de las plántulas de *P. halepensis*. El pastoreo intenso y frecuente de los caballos cimarrones redujo la competencia de herbáceas al reducir la cobertura de gramíneas e incrementar la proporción de suelo desnudo, favoreciendo la supervivencia de las plántulas de *P. halepensis*. Resultados similares fueron reportados por Prévosto *et al.* (2003): el pastoreo de las ovejas favoreció la supervivencia de *P. sylvestris* al reducir la altura de los pastos y crear parches de baja competencia. Sarasola *et al.* (2006) encontraron menor supervivencia de plántulas de *P. ponderosa* en sitios de la estepa patagónica de Argentina sin la presencia de ovinos, o con una presión leve de pastoreo que en áreas intensamente pastoreadas.

Los resultados obtenidos en este estudio también indican que el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* resulta favorecido en áreas sujetas a una prolongada historia de pastoreo por caballos cimarrones. Una mayor interferencia competitiva por luz, agua y/o nutrientes ejercida por las gramíneas sería en parte responsable del menor crecimiento, tanto aéreo como subterráneo, que tuvieron las plántulas de *P. halepensis* en el área clausurada, condicionando su establecimiento definitivo en la comunidad. Hanley y Fenner

(2001) establecieron que la concentración de nutrientes en el suelo, la interferencia aérea y subterránea de la vegetación herbácea y la disponibilidad de agua en el suelo determinan la capacidad de crecimiento de las plántulas de *P. halepensis*.

La mayor altura, longitud radical y biomasa aérea y subterránea de las plántulas de *P. halepensis* que crecieron en el área bajo pastoreo les habrían conferido ventajas en la captura de recursos como la luz, el agua y los nutrientes del suelo. La ausencia o la menor cantidad de vegetación herbácea, principalmente graminosa, que fue medida en las áreas bajo pastoreo (Capítulo 1), habría creado mejores condiciones ambientales para el crecimiento aéreo y subterráneo de las plántulas de *P. halepensis*, favoreciendo la adquisición de recursos. La competencia por la luz sería una importante fuente de interferencia para el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*, así como de otras especies de pinos (Despain 2001). La altura de las plántulas de *P. contorta* fue afectada por la competencia de la vegetación vecina, excepto cuando ésta fue disturbada (Coates *et al.*, 1991). Las plántulas de *P. sylvestris* que crecieron en parcelas defoliadas fueron más altas que en sitios con la cobertura herbácea sin defoliar (Debain *et al.* 2005).

La interferencia subterránea condicionaría el establecimiento de las plántulas de especies leñosas (Coutts 1987). El establecimiento de las plántulas está sujeto a la capacidad de crecimiento de su sistema radical y a que éste alcance rápidamente profundidades del suelo no explotadas por la vegetación herbácea establecida, evitando así competencia. Las plántulas de *P. halepensis* que crecieron en el área bajo pastoreo tuvieron mayor longitud y biomasa radical que aquellas que emergieron en el área clausurada. Este crecimiento diferencial habría mejorado su oportunidad de explotar más eficientemente los recursos del suelo, superando la competencia con las raíces de la vegetación residente. Mayor asignación de recursos en los tejidos radicales generaría mayor biomasa radical que resulta en una mayor capacidad de exploración, lo que permitiría a las plántulas de *P. halepensis* usar el agua del suelo más eficientemente y tener mayor probabilidad de supervivencia bajo condiciones de estrés hídrico, como las que son habituales durante el verano.

*Pinus halepensis* es mencionado como invasor en Nueva Zelanda, Israel, Sudáfrica y en el sudoeste de Francia (Hunter y Douglas, 1984; Acherar *et al.* 1984 y Richardson 1998a). En todos estos casos, la falta o la reducción de la competencia de la vegetación herbácea, principalmente graminosa, a causa del fuego, el sobrepastoreo o el laboreo de la tierra, es considerada como el factor principal que permite el establecimiento exitoso de sus plántulas. Cuando la proximidad entre distintos componentes de la vegetación es máxima y

si además explotan el perfil del suelo a la misma profundidad, la competencia se vuelve más intensa, convirtiéndose en un regulador del establecimiento y de la permanencia de las especies en la comunidad (Tilman 1982; Aguiar *et al.* 1992). Los pastos más intensamente consumidos poseen una menor tasa de asimilación, debido principalmente a la reducción del área foliar; como consecuencia de esto los mecanismos de exploración del suelo son limitados, reduciéndose su capacidad competitiva frente a las especies poco a nada consumidas (Briske 1991). Según Peláez *et al.* (1994), la superposición espacial entre las raíces de las gramíneas establecidas y las raíces de las plántulas de leñosas en pastizales naturales ocurriría entre los 0 y 30 cm de profundidad, lo cual podría afectar la supervivencia de estas últimas. Las raíces producidas por las plántulas de *P. contorta* apenas alcanzan 15 cm de profundidad en promedio el primer año de vida. Eso las vuelve muy vulnerables a la competencia por los recursos del suelo, en especial por el agua, con las gramíneas perennes (Despain 2001). Por lo tanto, las plántulas que generen mayor biomasa subterránea y longitud radical tendrían mayores probabilidades de sobrevivir y de establecerse. Las plántulas de *P. halepensis* de este trabajo alcanzaron en promedio 27 cm de longitud radical el primer año de vida en el área con caballos; mientras que esta medida fue en promedio 10 cm menor en el área de clausura. Esto las haría más vulnerables a la competencia con las raíces de la vegetación gramínea.

### **Efecto de la intensidad de defoliación del estrato herbáceo sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*.**

Como plantea la segunda hipótesis de trabajo, la intensidad de la defoliación de la vegetación herbácea está positivamente relacionada con el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*. En las áreas clausuradas al pastoreo de los caballos cimarrones, el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* se concentró en los sitios donde se defolió intensamente la vegetación herbácea. La reducción intensa o la eliminación sistemática del área foliar reduce la capacidad fotosintética, la superficie de transpiración, la actividad radical y la producción de semillas, y aumenta la mortalidad y la susceptibilidad a otros disturbios de las gramíneas más defoliadas (Cox *et al.* 1988; Ferraro y Oesterheld 2002). Peng *et al.* (2007) determinaron que niveles elevados de defoliación reducen significativamente la eficiencia en el uso del agua por parte de gramíneas perennes de pastizales psamófilos de China. La defoliación frecuente afectó el crecimiento y la capacidad reproductiva de plantas de *Nassella clarazii* en pastizales del sudeste de la Pampa, limitando su capacidad competitiva en condiciones de déficit hídrico frente a plantas de gramíneas que no fueron defoliadas (Moretto y Distel 1999). En pastizales de Estados Unidos, la defoliación intensa y repetida de plantas de *Festuca idahoensis* facilitó el

establecimiento de *Centaurea maculosa*, una planta exótica invasora (Olson y Wallander 1997). La defoliación intensa de la biomasa graminosa es también el principal factor que favorece el establecimiento de las plántulas de *Ulmus pumila*, *Ligustrum lucidum* y *Gleditsia triacanthos* en la región pampeana (Mazía *et al.* 2001) y de *Prosopis caldenia* en el sur del Cardenal (Distel *et al.* 1996).

En las áreas clausuradas a los caballos cimarrones, el menor porcentaje de emergencia de plántulas de *P. halepensis* registrado en los tratamientos sin defoliar (controles) o en los tratamientos de defoliación moderada, puede ser explicado por una combinación de menos luz y humedad en la capa superficial del suelo. El sombreado generado por la cubierta de gramíneas cespitosas, principalmente compuesta por plantas de porte medio a alto como las representantes del género *Nassella* y *Piptochaetium*, reduciría la cantidad de luz incidente, un factor disparador de la germinación de las semillas y emergencia de las plántulas de *P. halepensis*. Asimismo, la vegetación graminosa explota el agua de las capas superficiales del suelo, disminuyendo el volumen disponible para desencadenar la germinación y el crecimiento temprano de las plántulas de *P. halepensis*. Scott *et al.* (2000) y Cattaneo (2002) hallaron que la regeneración de *P. contorta* y *P. sylvestris* fue mayor en sitios con baja altura del estrato herbáceo. Sin embargo, Debain *et al.* (2005) hallaron que la vegetación herbácea favoreció la emergencia de plántulas de *P. nigra* y *P. sylvestris*, probablemente al disminuir los efectos de la desecación y reducir la tasa de evapotranspiración por acción del sombreado. Este efecto se revirtió al medir la supervivencia y el crecimiento de las plántulas a largo plazo, cuando la presencia de las plantas vecinas interfirió con la adquisición de recursos de las plántulas. Resultados similares fueron reportados para la regeneración de bosques de *P. halepensis* en Grecia (Thanos y Daskalaku 2000).

Como fue expuesto en el Capítulo 1 de esta tesis, el área clausurada posee una densa cobertura de gramíneas. La misma actuaría como una barrera contra la invasión de *P. halepensis*, pero su capacidad de resistir la invasión se ve condicionada si se la somete a defoliación intensa. En el área clausurada a los caballos cimarrones, se registró la menor supervivencia y crecimiento de plántulas de *P. halepensis* en los tratamientos con las gramíneas defoliadas moderadamente o sin defoliar. Más aún, la supervivencia de plántulas de *P. halepensis* al final del período de estudio resultó nula en las parcelas donde no se defolió el estrato graminoso. Asimismo, la altura, la longitud de la raíz principal, y las biomásas aérea y subterránea de las plántulas que crecieron en las parcelas con defoliación moderada fueron menores que en las parcelas con defoliación intensa del estrato graminoso. Estos resultados sugieren que la presencia de la vegetación nativa intacta o con

bajo nivel de disturbio condiciona el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*. Richardson *et al.* (1994) afirman que la baja invasión de pinos en áreas con una abundante cobertura de vegetación herbácea se debe a la reducida oportunidad de encontrar sitios propicios para la emergencia y el crecimiento de las plántulas. Una cobertura del estrato herbáceo abundante y continua opondría una barrera al establecimiento de las plántulas de pino al impedir la emergencia de los cotiledones o reducir el acceso de la radícula al suelo (Castro *et al.* 2002). El mayor impedimento para el establecimiento de *P. nigra* en la region mediterránea ibérica fue la baja disponibilidad de agua en el suelo debida a la presencia de una cubierta densa de gramíneas y graminoides (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). Del mismo modo, el sombreado de los pastos reduciría la cantidad y la calidad de luz incidente, afectando el desarrollo tanto aéreo como subterráneo de las plántulas de pino. El sombreado de las gramíneas también afectó el crecimiento aéreo de las plántulas de *Celtis* sp. y *Sapinum* sp., dos leñosas invasoras del SE de Estados Unidos (Rogers y Siemann 2002), además de reducir la tolerancia de las plántulas de pino al déficit hídrico (Vance y Zaeer 1991).

### **Efecto de la compactación del suelo sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*.**

Los resultados obtenidos no validan la tercera hipótesis de trabajo planteada, ya que el disturbio de la capa superficial del suelo no afectó la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de pino. Según Holt *et al.* (1996), la resistencia ejercida por el suelo compactado puede afectar la emergencia de las plántulas al presentar una barrera física que impida la elongación de la radícula y del hipocótilo. Sin embargo, en el área bajo pastoreo de los caballos cimarrones estudiada, la cantidad de plántulas que emergieron y sobrevivieron en los tratamientos con y sin disturbio de la capa superficial del suelo no variaron significativamente. Resultados similares fueron reportados por Clarke y Davison (2001) para la emergencia de plántulas de *Eucalyptus* spp. en pastizales del centro de Australia. El efecto del pisoteo del ganado vacuno y de herbívoros nativos sobre el suelo tampoco modificó la capacidad de establecimiento de las plántulas de *Tarchonanthus camphoratus* (Asteraceae), un arbusto invasor de las sabanas sudafricanas (Coetzee *et al.*, 2007). La compactación del suelo también puede reducir el desarrollo del sistema radical de las plántulas al ejercer una resistencia física al crecimiento subterráneo y reducir la disponibilidad de oxígeno y agua en el suelo (Basset *et al.*, 2005). Sin embargo, no se hallaron diferencias significativas en la longitud de la raíz principal ni en la biomasa subterránea entre las plántulas de *P. halepensis* que emergieron en las parcelas con y sin disturbio de la capa superficial del suelo en el área bajo pastoreo de los caballos cimarrones

en el Parque Tornquist. De manera similar, Clarke y Davison (2001), señalan que la resistencia de la capa superficial del suelo, aún cuando pudo retardar el momento de la emergencia, no impidió la elongación de las partes aéreas y subterráneas ni alteró la tasa de crecimiento de las plántulas de especies leñosas. Sin embargo, Jordon *et al.* (2003) hallaron que la compactación del suelo afectaba de manera indirecta el crecimiento de las plántulas de *Quercus coccinea* al dificultar la absorción de N. Más aún, la compactación del suelo reduce el crecimiento radical de las plántulas de *P. ponderosa* y *P. taeda*, limitando su establecimiento (Siegel Issem *et al.* 2005).

En general, los resultados obtenidos en este estudio indicarían que la compactación del suelo no sería un obstáculo importante para el crecimiento radical de las plántulas de *P. halepensis*, al menos a los niveles de compactación registrados en el área de estudio.

### **Efecto de la composición de especies y de la estructura del pastizal sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*.**

La composición de especies, la abundancia relativa de grupos funcionales y la riqueza y diversidad específica de la comunidad vegetal habrían influenciado el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* en los pastizales del Parque Ernesto Tornquist. La ocurrencia de una invasión de especies exóticas depende de la resistencia que ofrece la comunidad vegetal al establecimiento de las plántulas. Alta diversidad de especies, ausencia de disturbios antrópicos y abundante cobertura vegetal son mencionados entre los factores de resistencia a la invasión de especies exóticas en ecosistemas naturales (Rějmaneck 1989; Symstad 2000).

Los factores que determinan la resistencia o susceptibilidad de un ambiente incluyen el nivel de competencia de la vegetación residente (Williams y Wardle 2007). Altos niveles de diversidad y riqueza de especies pueden resultar en una mayor cantidad de competidores y menor cantidad de nichos y recursos disponibles, impidiendo el establecimiento de las especies exóticas (Guo *et al.* 2006). Sin embargo, otros estudios dan cuenta que comunidades ricas en especies tienden a ser más invadidas que comunidades con menor cantidad de especies (Smith y Knapp 1999; Stadler *et al.* 2000; Stohlgren *et al.* 2003). Más aún, Crawley *et al.* (1999) sugieren que los tipos de taxones involucrados son más importantes que la riqueza de especies en la resistencia de las comunidades vegetales a la invasión de especies exóticas.

Se define como disturbio aquel evento acotado en el tiempo capaz de eliminar individuos o de reducir significativamente su biomasa (Sousa *et al.* 1984; D'Antonio *et al.* 1999). Los disturbios son mencionados como facilitadores de las invasiones biológicas (Elton 1958; Lodge 1993). La capacidad de los disturbios para facilitar las invasiones estaría determinada por el suministro extra de recursos (luz, nutrientes, agua) que las plantas exóticas requieren para establecerse y propagarse exitosamente (Williams y Wardle 2007). Según Hobbs (2000), el sobrepastoreo puede influenciar en la susceptibilidad de la comunidad vegetal a la invasión de especies exóticas. Si el pastoreo se incrementa en intensidad y/o frecuencia mas allá de la capacidad de resistencia del sistema, la presión o barrera biótica que ejerce la competencia de la vegetación nativa se ve afectada, facilitando la propagación de especies que no son pastoreadas o que poseen mecanismos que les permiten tolerar el pastoreo o aprovechar los recursos liberados por la reducción de la competencia de la vegetación residente.

La resistencia de los pastizales del Parque Tornquist a la invasión de *P. halepensis* no sería una propiedad estática del sistema, si no que dependería de la intensidad de uso de los caballos cimarrones. Las áreas pastoreadas del Parque Ernesto Tornquist serían particularmente vulnerables a la invasión de *P. halepensis* porque reunirían dos condiciones consideradas fundamentales para un proceso de invasión exitoso: estar altamente disturbadas y con gran cantidad de recursos no utilizados, ya sea por falta de competencia o por aportes extras (Huston, 2004). La acción de los caballos cimarrones sobre los pastizales del Parque Ernesto Tornquist ha modificado sustancialmente la composición de especies, alterando las relaciones de competencia e intensificando el régimen de pastoreo original. Esta combinación de factores funcionaría como un disparador de la invasión de *P. halepensis*. Una comunidad resulta más susceptible a la invasión si la magnitud de los recursos disponibles se incrementa. Davis *et al.* (2000) establecieron que la disponibilidad de recursos es el factor clave para determinar el éxito o el fracaso de una invasión. Cualquier factor que incremente la disponibilidad de un recurso limitante, incrementaría la vulnerabilidad de una comunidad a la invasión. Ambientes más pobres en especies y/o de menor diversidad específica dejarían disponibles recursos o nichos vacantes que pueden ser ocupados por especies oportunistas e invasoras (Hobbs 1989). La combinación de un menor número y diversidad de especies y de una mayor abundancia de especies anuales y oportunistas (ver Capítulo 1) generarían espacios libres y recursos disponibles espacial y temporalmente, favoreciendo el establecimiento de *P. halepensis* en los pastizales intensamente pastoreados del Parque Ernesto Tornquist. Cuando el vigor, la abundancia y/o la diversidad de las plantas nativas son reducidas como consecuencia del pastoreo, las

especies invasoras pueden establecer poblaciones con la capacidad de autopropagarse y dispersarse en la comunidad (Vitousek *et al.* 1996).

En esta tesis se observó que el área clausurada al pastoreo tuvo mayor cantidad de especies y mayor diversidad específica que las áreas bajo el pastoreo continuo de los caballos cimarrones (ver Capítulo 1). Una comunidad más rica en especies sería capaz de utilizar de manera más eficiente los recursos, tanto aéreos (principalmente la luz incidente) como subterráneos (agua y nutrientes), lo que habría reducido la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* en los pastizales libres del pastoreo de los caballos, como fuera señalado en otras situaciones similares por Sher y Hyatt (1999) y Davis *et al.* (2000).

La naturaleza de la interacción entre las plántulas de *P. halepensis* y las especies que componen el pastizal varía en función de la identidad de las especies dominantes (Crawley *et al.* 1999; Debain *et al.* 2005). Huston (2004) pone énfasis en la importancia de la biomasa y de la densidad de la vegetación gramínea en la contención de las invasiones de plantas exóticas, más que en la riqueza de especies. Como se describe en el primer Capítulo de esta tesis, las gramíneas y gramínoideas fueron los grupos funcionales más abundantes en las áreas clausuradas a los caballos cimarrones; mientras que en las áreas bajo pastoreo se registró mayor cantidad de latifoliadas postradas y en roseta. Además, la biomasa de gramíneas y gramínoideas fue menor en el área bajo pastoreo que en el área clausurada a los caballos cimarrones. Aguiar *et al.* (1992) determinaron que las gramíneas compiten más eficientemente por los recursos del suelo frente a otras especies herbáceas al tener mayores tasas de crecimiento y de producción de estructuras reproductivas. Por lo tanto, una mayor abundancia de gramíneas perennes en el área clausurada reduciría la extensión y la calidad de los micrositios disponibles para la emergencia de las plántulas de pino. Esta situación fue comprobada en bosques de *Nothofagus* sp que mostraron una alta resistencia a la invasión de *P. radiata*, limitándose la emergencia de plántulas sólo a sectores intensamente disturbados del bosque, donde la vegetación del sotobosque, compuesta principalmente por gramíneas perennes, fue eliminada o reducida (Pauchard *et al.* 2004). Las especies de pino son heliófilas y el establecimiento de nuevos individuos requiere de la ocurrencia de disturbios que generen sitios con mayor intensidad lumínica (Daskalaku y Thanos 1996; Thanos y Daskalaku 2000). La mayor abundancia de gramíneas en el área clausurada a los caballos reduciría la cantidad de luz incidente, limitando tanto la germinación como el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis*.

## Capítulo 3

### Efecto de la estacionalidad del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *Pinus halepensis* en pastizales naturales del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

#### Introducción

Las relaciones competitivas entre las especies dentro de una comunidad vegetal varían en intensidad de acuerdo a diversos factores, entre los cuales se encuentra la cantidad y disponibilidad de recursos, el régimen de disturbios, las condiciones climáticas, edáficas y topográficas y las características fenológicas de las especies dominantes. Según Davis *et al.* (1998), la intensidad de la competencia dependería, además de los cambios en la abundancia de los competidores, de las variaciones temporales en la disponibilidad de los recursos dentro de la comunidad vegetal. En los pastizales naturales, la acción de los grandes herbívoros constituye un factor modelador del sistema como resultado del pastoreo selectivo, el pisoteo y la deposición de orina y heces (Adler y Lauenroth 2000; Prieur-Richard y Lavorel 2000; Chaneton *et al.* 2002; Holmgren, 2002). Pero cuando el pastoreo sobrepasa la capacidad de resistencia del sistema, es decir el uso de un pastizal por parte de los herbívoros va más allá de la capacidad de recuperación de las especies herbáceas predominantes, puede causar cambios en la composición de especies y precipitar la invasión de plantas exóticas y los mecanismos involucrados en este proceso dependerían entre otros factores, de la estacionalidad del pastoreo (Archer y Smeins 1991; Huntly 1991; Lockwood y Lockwood 1993, Hobbs 1996; Van Auken 2000; Watkinson y Ormerod 2001, Golubiewski y Hall-Beyer 2007).

Los mecanismos de respuesta de una comunidad vegetal al pastoreo varían aún para el mismo sitio, en función del tipo de manejo implementado. Según Bullock *et al.* (2001), el pastoreo coincidente con el momento de la germinación y la emergencia de las plántulas de especies invasoras afectaría su probabilidad de establecimiento de manera distinta a lo que sucede cuando el pastoreo ocurre más tarde en el ciclo de desarrollo de las plántulas. En el mencionado trabajo, *Cirsium vulgare* logró invadir pastizales pastoreados intensa y continuamente, mientras que aquellos sujetos a pastoreo periódico fueron más resistentes a la invasión. Por el contrario, los pastizales bajo pastoreo intenso de ganado ovino durante los meses de primavera y verano registraron mayor densidad de especies leñosas invasoras (Bullock *et al.* 1994).

La estación en que se produce el pastoreo altera de manera diferencial la composición y la diversidad de las comunidades vegetales al modificar las condiciones que influyen sobre el establecimiento y la supervivencia de las especies (Smith *et al.* 2000). Esta situación dió origen a las técnicas de manejo estacional del ganado que se caracterizan por la reducción de la carga animal, en coincidencia con cambios fenológicos y en la temperatura y precipitación, favoreciendo el establecimiento y crecimiento de las pasturas (Vallentine 1990). Estas técnicas de manejo han probado ser efectivas para el mantenimiento de estados deseables del pastizal, con baja proporción de especies exóticas y leñosas (Leonard y Kirkpatrick 2004). De esta manera, los sistemas de manejo temporal del pastoreo serían capaces de prevenir o mitigar los efectos perjudiciales del ganado doméstico sobre las comunidades vegetales (Asner *et al.* 2004).

Uno de los principales objetivos de los sistemas de pastoreo sustentable es el mantenimiento de la condición del pastizal a largo plazo, evitando procesos de degradación como la pérdida de cobertura de especies herbáceas palatables, la erosión del suelo, la arbustización y la invasión de especies exóticas (Peterson *et al.* 2002). Un sistema de pastoreo comprende el control de la densidad de los grandes herbívoros en el espacio y en el tiempo (Levin 1993). El tipo de vegetación, las condiciones climáticas, edáficas y topográficas y la naturaleza y frecuencia de los disturbios son factores a tener en cuenta para establecer un sistema adecuado de pastoreo (Holecheck *et al.* 1989). Estos últimos autores afirman que es posible modificar la vulnerabilidad de las comunidades vegetales a la invasión de especies exóticas a través de la manipulación del momento y de la intensidad del pastoreo. Según Marty (2005) la composición y la estructura de un pastizal pueden ser conservadas mediante el pastoreo del ganado doméstico, siempre que su manejo contemple también la estacionalidad y la frecuencia e intensidad del pastoreo de los herbívoros nativos.

El cambio en los patrones temporales de acción de los herbívoros, aún en ambientes con una prolongada historia de pastoreo, puede precipitar alteraciones en la composición y estructura de los pastizales naturales. La distribución estacional del pastoreo de ungulados silvestres y domésticos afectó la heterogeneidad, composición y estructura de los pastizales del Serengeti (McNaughton 1985; Metzger *et al.* 2005). El pastoreo intenso durante la estación seca afectó de manera más intensa la capacidad de recuperación de la vegetación gramínea respecto de áreas donde la acción de los herbívoros se produjo durante la estación lluviosa, resultando en plantas de menor altura y en la producción reducida de estructuras reproductivas y de macollas, lo que a su vez redujo la capacidad competitiva, la biomasa en pie y la abundancia de los pastos. Asimismo, el mayor pastoreo durante la estación seca estaría correlacionado con un incremento del establecimiento de especies

exóticas, de la arbustización y del aumento de la proporción de suelo desnudo en dichos pastizales africanos (Metzger *et al.* 2005).

Laycock (1994) estableció que la composición, productividad y estructura de un pastizal pueden alcanzar múltiples estados, siendo cada uno de ellos consecuencia de determinadas acciones de manejo sobre la frecuencia e intensidad del pastoreo. Según Augustine y McNaughton (2004) la estacionalidad del pastoreo sería uno de los factores claves en la regulación de la relación entre plantas herbáceas y leñosas, de manera tal que la dinámica de incremento de la abundancia de especies leñosas en los pastizales naturales estaría determinada por el equilibrio entre la vegetación herbácea y el régimen de pastoreo (Lockwood y Lockwood 1993). El estado fenológico de las plantas herbáceas, entre otros factores, condiciona la capacidad de respuesta y la habilidad competitiva del pastizal para evitar el avance de las plantas leñosas exóticas (Puettmann y Saunders 2001). El manejo de la frecuencia y del momento del pastoreo considerando el estado fenológico de las especies dominantes o competitivamente más relevantes del estrato herbáceo puede limitar el establecimiento de las especies exóticas, en particular de las leñosas (Stohlgren *et al.* 1999; Westoby *et al.* 1989; Angassa y Oba 2007). La regulación de la presión de pastoreo de manera estacional limitó y hasta redujo la abundancia de los arbustos en las sabanas del sur de Etiopía, aún cuando la acción del ganado vacuno favoreció siempre el establecimiento de vegetación leñosa (Angassa y Oba 2007). La manipulación temporal de la presión de pastoreo de ganado ovino controló el establecimiento de renovales de *P. radiata* en los pastizales de la isla sur de Nueva Zelanda (Richardson *et al.* 1994). En todos los casos, cuando el pastoreo fue manejado de manera tal que permitió el crecimiento de la vegetación graminosa, la probabilidad de establecimiento de las plántulas de especies leñosas decreció sensiblemente, como concluyen Asner *et al.* (2004) en su revisión sobre el manejo de los pastizales naturales de Australia, África y Asia. Sin embargo, esta relación no es directa en todo el ciclo de vida de las plantas. Debain *et al.* (2005) encontraron que una elevada cobertura de gramíneas ejerció un efecto negativo sobre la supervivencia de plántulas de *P. sylvestris* y *P. nigra* en los meses inmediatos a la emergencia, mientras que una abundante cobertura graminosa no interfirió con el crecimiento de los renovales de dichas especies en los estadios más avanzados de desarrollo.

Los efectos de la defoliación intensa y frecuente a nivel individual son usualmente negativos (Ferraro y Oesterheld 2002). Un régimen de pastoreo frecuente y severo reduce la biomasa, tanto aérea como subterránea, de las gramíneas y al mismo tiempo compromete el desarrollo del tejido reproductivo, comprometiendo la competencia por los recursos

(Johnson y Parson 1985; Noy-Meir y Briske 1996). Sin embargo, la relevancia de estos efectos sería también función del momento del año en que se produce la acción de los herbívoros y por lo tanto del estadio fenológico de las plantas defoliadas (Hutchings y Gordon 2001). El pastoreo continuo afecta la tasa de crecimiento, generando plantas de menor tamaño y altura, con escasa producción de flores y semillas (Damhoureyeh y Hartnett 2002). Un pastoreo severo durante la estación de crecimiento reduce el área foliar de las gramíneas, con la consiguiente disminución de su capacidad fotosintética. Es así que el tejido perdido es poco o nada reemplazado y el desarrollo de las plantas se limita a sus órganos subterráneos (Briske y Richards 1994). La defoliación durante la etapa reproductiva afecta principalmente la posibilidad de diseminación de la especie, comprometiendo su permanencia en la comunidad (Damhoureyeh y Hartnett 2002). No obstante, algunos estudios destacan el efecto positivo del pastoreo sobre la productividad y el éxito reproductivo de las plantas defoliadas (McNaughton 1979; Paige y Whitham 1987; Vail 1992; Hayashi *et al.* 2007). En los casos citados, los efectos positivos del pastoreo están relacionados con el crecimiento compensatorio de las plantas consumidas en respuesta al incremento en la calidad y cantidad de luz disponible para el tejido vegetal remanente, a la reducción de la pérdida de agua a través de la transpiración foliar, a la relocalización de biomasa hacia las partes aéreas de las plantas y el aumento del ciclado de nutrientes a través de la excreta de los herbívoros y la descomposición del tejido vegetal muerto o senescente (Leriche *et al.* 2001). Todos estos factores poseen una fuerte composición estacional (Grime 2002). Sin embargo, si el pastoreo se intensifica y ocurre en los períodos más sensibles del ciclo vital de las plantas, puede reducir o suprimir la capacidad de recuperación de los pastos y, al agotarse las reservas destinadas al reemplazo de las partes vegetales consumidas, la eficiencia en la explotación de los recursos, la dispersión y la permanencia en la comunidad se deterioran progresivamente (Noy-Meir y Briske 1996; de Mazancourt y Loreau 2000; Leriche *et al.* 2003).

Los pastizales ubicados en la base de los cerros y en las laderas hasta los 850 msnm en la Sierra de la Ventana presentan dos picos de crecimiento: uno a fines de verano-principios de otoño y otro a fines de primavera. La floración de las gramíneas en el área alcanza su apogeo en diciembre y la fructificación se extiende hasta el otoño siguiente (Pérez 1995). Se puede predecir que estos períodos resultarían críticos en el ciclo de vida de estas especies, haciéndolas más sensibles al sobrepastoreo y que, de ese modo, la acción de los herbívoros durante esos meses podría comprometer más intensamente la resistencia del sistema frente al avance de las especies leñosas. El objetivo de esta etapa experimental del estudio fue determinar si el manejo de la estacionalidad del pastoreo de caballos cimarrones en pastizales naturales con distinta historia de pastoreo en el Parque

Ernesto Tornquist produce cambios sobre las características de los pastizales que afecten el establecimiento de las plántulas de *Pinus halepensis*.

Para ello se propusieron las siguientes hipótesis:

**Hipótesis general:** Los efectos directos e indirectos de la estacionalidad del pastoreo afectan el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* en los pastizales serranos del Parque Ernesto Tornquist.

Hipótesis 1: La cobertura y la altura de la vegetación herbácea son afectadas por la estacionalidad y la historia de pastoreo.

Hipótesis 2: La defoliación del estrato herbáceo favorece el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* de manera particular si ocurre durante los primeros meses después de la emergencia.

Hipótesis 3. El efecto de la estacionalidad es más marcado en áreas con presencia de caballos cimarrones que bajo condiciones de defoliación artificial.

En función de las hipótesis propuestas se establecieron los siguientes objetivos:

Objetivo 1: Estimar la altura y la cobertura de la vegetación herbácea en sitios con distintos períodos de defoliación del estrato herbáceo, en áreas con diferentes historias de pastoreo por caballos cimarrones (Hipótesis 1 y 2).

Objetivo 2: Evaluar la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas de *P. halepensis* en sitios con diferente estacionalidad de defoliación del estrato herbáceo y en áreas con diferentes historias de pastoreo por caballos cimarrones. (Hipótesis 2 y 3).

## **Materiales y Métodos**

Entre febrero de 2004 y marzo de 2005 se evaluó el efecto del momento del pastoreo de caballos cimarrones sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* en cuatro valles de piedemonte ubicados al NE del cordón serrano principal de la Sierra de la Ventana, dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Dos áreas estuvieron sujetas a pastoreo intenso y continuo de caballos cimarrones y otras dos áreas estuvieron clausuradas al pastoreo por más de seis años. Cada área de estudio tiene una superficie cercana a las 15 ha.

En las dos áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones se establecieron los siguientes tratamientos: a) pastoreo continuo de los caballos cimarrones, b) exclusión permanente al pastoreo c) exclusión durante otoño e invierno y pastoreo durante el resto del año y d) exclusión durante primavera y verano y pastoreo durante el resto del año. Cada uno de los tratamientos tuvo ocho parcelas de 1 m<sup>2</sup> ubicadas al azar, cuatro en cada una de las áreas bajo pastoreo. Para los tratamientos b, c y d se utilizaron jaulas de exclusión (Fig. 18) que fueron mantenidas durante todo el año en el caso del tratamiento b (exclusión permanente) y colocadas y quitadas alternativamente, simulando los pastoreos de otoño-invierno y de primavera-verano, en los tratamientos c y d. Las jaulas eran circulares, de 1 m<sup>2</sup> de superficie, construidas en hierro, y cerradas también en su parte superior de modo de impedir el acceso de los caballos a la vegetación que crecía dentro de cada parcela.



Figura 18. Jaula utilizada para los tratamientos de exclusión del pastoreo permanente y estacional en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones.

En cada una de las áreas clausuradas al pastoreo se establecieron distintos tratamientos de defoliación mecánica del estrato herbáceo, con el fin de simular las distintas frecuencias de pastoreo: a) defoliación durante todo el año, b) defoliación únicamente durante otoño e invierno, c) defoliación únicamente durante primavera y verano y d) sin defoliación durante todo el año. Dieciséis parcelas fueron distribuidas en cada área clausurada al pastoreo de los caballos cimarrones y asignadas al azar a cada uno de los tratamientos. La defoliación se realizó mecánicamente hasta una altura de 5 cm, repitiéndose periódicamente de manera de mantener la altura antes señalada durante el tiempo asignado a cada tratamiento. El material vegetal cortado fue retirado de cada una de las parcelas. Los períodos de defoliación mecánica y de clausura al pastoreo se seleccionaron considerando la temporalidad de las prácticas ganaderas en la zona de Sierra de la Ventana (Ricci 1992).

Las parcelas y jaulas fueron establecidas en diciembre de 2003. A fines de febrero de 2004 se sembraron 50 semillas de *P. halepensis* en cada parcela y jaula. La cantidad de semillas a sembrar por parcela se definió a partir de estudios previos que evaluaron la intensidad promedio de la lluvia de semillas de *P. halepensis*, en un bosque ubicado próximo a las áreas de estudio (Cuevas 2005). Cada 15-20 días se registró la emergencia y la supervivencia de plántulas de *P. halepensis*. La emergencia se calculó como el número de

plántulas emergidas/número de semillas sembradas. Las plántulas se consideraban muertas cuando no se observaba color verde en sus tallos y hojas y resultaban quebradizas al tacto. Además, en cada fecha de muestreo se midió la altura de las plántulas sobrevivientes con una regla milimetrada. Las plántulas sobrevivientes se retiraron al final del período de estudio. En cada una de ellas se midió la longitud de la raíz principal, y se registró el peso seco de la porción aérea y subterránea. Para este fin fueron previamente lavadas y secadas en estufa a 60 °C durante 48 hs.

Con el fin de determinar las variaciones en la vegetación herbácea asociadas a los distintos tratamientos de oportunidad de pastoreo, se midió la altura de las gramíneas y se estimó la cobertura aérea promedio al final de cada estación del año en cada una de las parcelas experimentales. Para la estimación de la cobertura se utilizó el método de Braun-Blanquet (Krebs 2001). La altura de las gramíneas se obtuvo realizando cinco mediciones con regla milimetrada en cada parcela: una en el centro y cada una de las cuatro restantes en la porción media de cada cuadrante.

### **Análisis estadísticos**

Los datos de emergencia, supervivencia, altura, longitud de la raíz principal, biomasa aérea y biomasa subterránea de las plántulas de *P. halepensis* se analizaron mediante un análisis de varianza factorial, siguiendo un diseño completamente al azar. Para corregir las varianzas desiguales y la falta de normalidad de los datos, los valores de emergencia y supervivencia se transformaron usando arco seno de la raíz cuadrada; mientras que para los datos de altura, longitud de raíz y biomasa aérea y subterránea de las plántulas se utilizó la transformación raíz cuadrada. Los factores de análisis fueron, para todos los casos, historia de pastoreo (bajo pastoreo y clausurada a los caballos cimarrones) y oportunidad de pastoreo (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) y la posible interacción entre los factores. Las comparaciones entre las medias se realizaron mediante el test de Tukey (Sokal y Rohlf 1979).

La altura promedio y la cobertura aérea de la vegetación herbácea se analizaron mediante un ANOVA con un diseño completamente al azar con dos factores: historia de pastoreo y oportunidad de pastoreo. Previamente, todos los datos fueron transformados utilizando raíz cuadrada y las medias se separaron con una prueba de Tukey (Sokal y Rohlf 1979).

## Resultados

### Emergencia de plántulas

Se detectó una interacción significativa entre el efecto de la historia de pastoreo y el de los tratamientos de defoliación del estrato herbáceo sobre la emergencia de las plántulas de *P. halepensis* (Apéndice IV). Por lo tanto, los resultados registrados en cada área experimental (bajo pastoreo y clausurada a los caballos cimarrones) fueron analizados por separado.

En las áreas bajo pastoreo, la emergencia promedio ( $\pm$ ES) fue de  $44,2\pm 8,7$  plántulas/m<sup>2</sup>. La emergencia de las plántulas de *P. halepensis* fue afectada por la estacionalidad del pastoreo de los caballos cimarrones. La menor emergencia de plántulas se registró en las parcelas con exclusión permanente al pastoreo de los caballos; mientras que la mayor cantidad de plántulas emergidas correspondió a las parcelas con pastoreo continuo y con el pastoreo permitido durante el período otoño-invierno (Fig. 19).

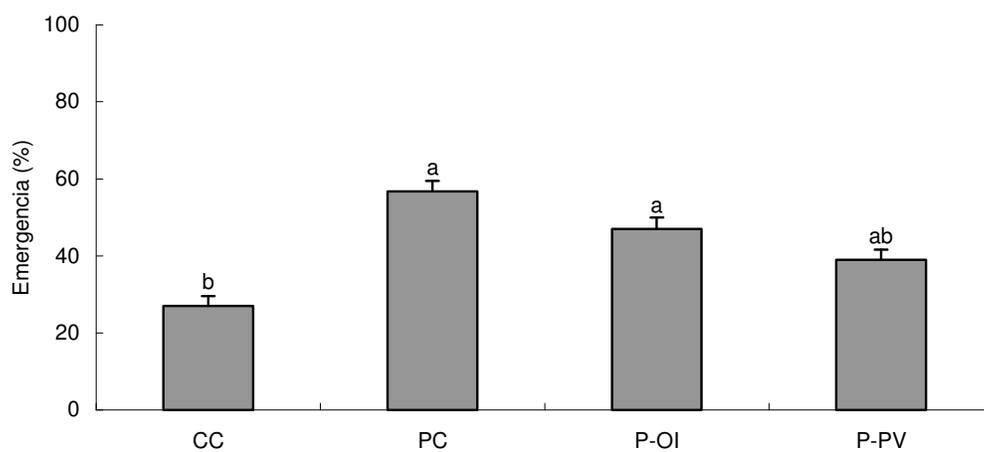


Figura 19. Emergencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo durante otoño e invierno (P-OI) y pastoreo durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p>0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

El total de la emergencia de plántulas en el área clausurada al pastoreo de caballos cimarrones durante el primer mes después de la fecha de siembra (marzo de 2004) apenas superó el 10% ( $10,2 \pm 2,0$ ). Aquí también la defoliación estacional del estrato herbáceo afectó la emergencia de las plántulas ( $p < 0,05$ ). La mayor emergencia ocurrió en el tratamiento sujeto a defoliación del estrato herbáceo durante todo el año y en aquel en el que la defoliación se concentró en el período otoño-invierno; mientras que la emergencia fue significativamente menor en los sitios sin defoliar y en los que la defoliación se efectuó en los meses de primavera y verano (Fig. 20).

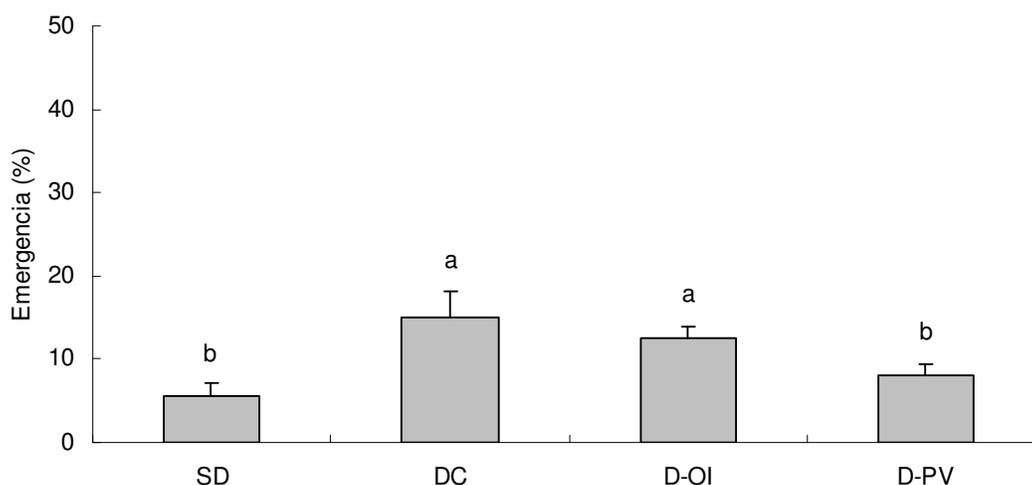


Figura 20. Emergencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliación del estrato herbáceo (SD), sujetas a defoliación continua (DC), sujetas a defoliación durante otoño e invierno (D-OI) y sujetas a defoliación durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Supervivencia de plántulas

En todas las áreas experimentales la mayor mortalidad de plántulas se concentró durante el primer mes posterior a la emergencia (marzo) y durante el verano siguiente al final del período de estudio. La interacción entre los factores historia de pastoreo y los tratamientos de defoliación del estrato herbáceo fue significativa para el porcentaje de supervivencia de plántulas de *P. halepensis* (Apéndice IV); por lo tanto, los resultados de cada área experimental (bajo pastoreo y clausurada a los caballos cimarrones) fueron analizados por separado. En las áreas bajo pastoreo, la supervivencia de plántulas fue cinco veces mayor ( $43,7 \pm 7,4\%$ ) que en las áreas clausuradas ( $8,7 \pm 2,9\%$ ).

En las áreas pastoreadas sobrevivieron en promedio 20% más plántulas en las parcelas que fueron pastoreadas durante todo el período de estudio y en las que el pastoreo fue permitido durante otoño e invierno respecto de aquellas parcelas pastoreadas durante los meses de primavera y verano y de las que no fueron pastoreadas por los caballos cimarrones durante la todo el período de estudio ( $p < 0,05$ ) (Fig. 21).

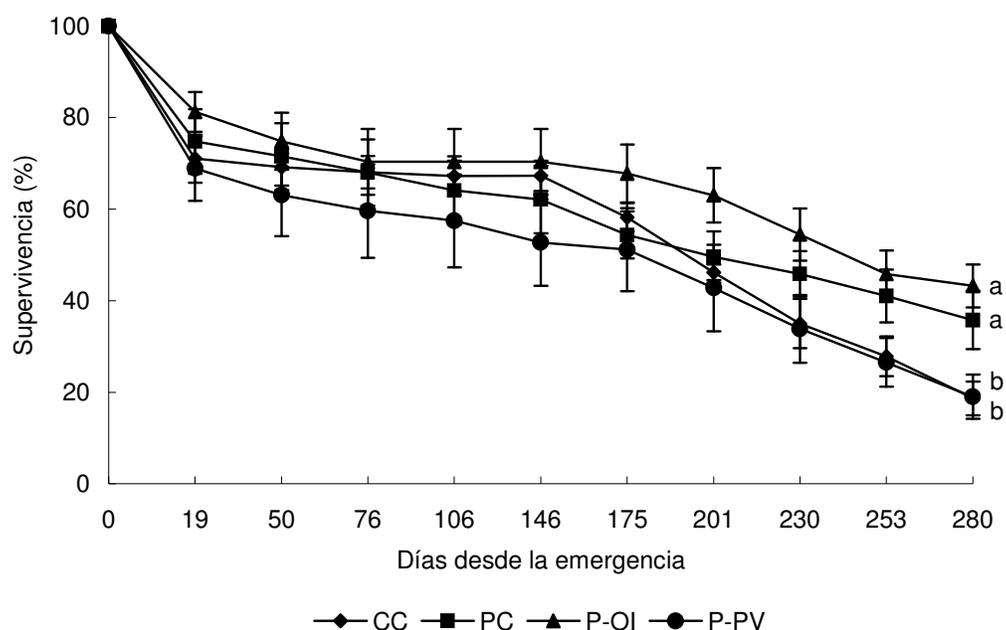


Figura 21. Supervivencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

En las áreas clausuradas a los caballos, la menor supervivencia de plántulas se registró en las parcelas en las que no se defolió el estrato herbáceo y en aquellas en las que la defoliación se realizó en los meses de primavera y verano; mientras que, en promedio un 10% más de plántulas sobrevivieron hasta el final del período de estudio en las parcelas bajo defoliación continua y en las que la defoliación se produjo durante otoño e invierno (Fig. 22).

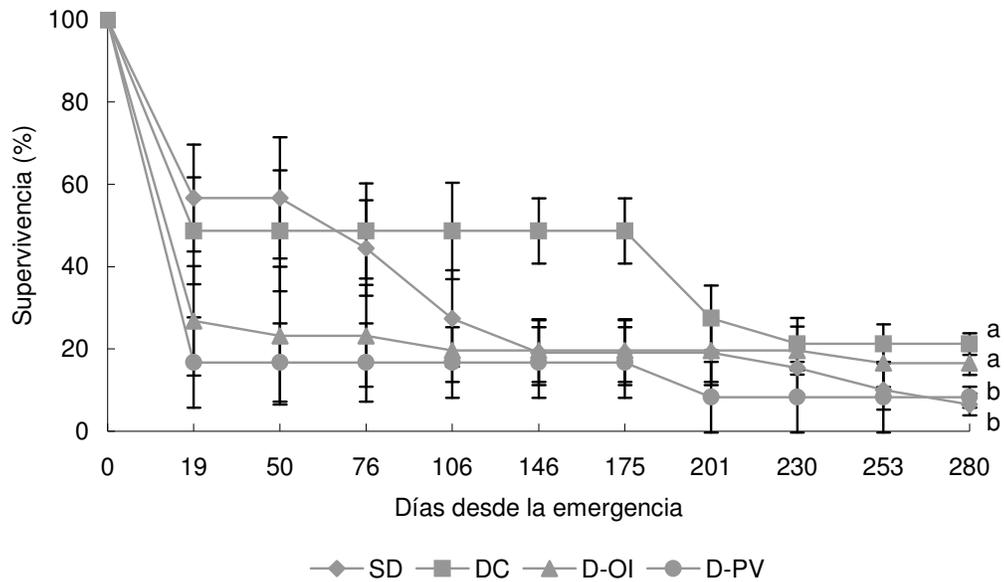


Figura 22. Supervivencia promedio de las plántulas de *P. halepensis* en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: defoliación continua (DC), sin defoliar (SD), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Crecimiento de plántulas

Tanto el crecimiento aéreo como subterráneo de las plántulas de *P. halepensis* fue mayor en las áreas bajo pastoreo que en las clausuradas a los caballos cimarrones. Se hallaron interacciones significativas entre los factores historia de pastoreo y los tratamientos de frecuencia de pastoreo o defoliación del estrato herbáceo para los valores de altura, longitud de raíz principal, y biomasa aérea y subterránea de las plántulas sobrevivientes de *P. halepensis* (Apéndice IV). En consecuencia, se analizaron por separado los resultados registrados para cada parámetro de crecimiento en cada área experimental (bajo pastoreo de los caballos cimarrones y clausurada a los caballos). La altura promedio de las plántulas sobrevivientes en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones fue el doble ( $6,7 \pm 1,1$  cm), que el registrado en las plántulas que crecieron en las áreas clausurada al pastoreo ( $3,4 \pm 0,6$  cm). Del mismo modo, la biomasa aérea promedio de las plántulas sobrevivientes al final del período 2004-2005 en las áreas bajo pastoreo ( $422,4 \pm 32,1$  mg) fue tres veces mayor que la registrada para las plántulas que crecieron en las áreas clausuradas ( $119,0 \pm 13,2$  mg). Al final del período de estudio la longitud promedio de la raíz principal medida en las plántulas que crecieron en las áreas bajo pastoreo fue  $19,2 \pm 3,5$  cm; mientras que, en las áreas

clausuradas resultó de  $13,4 \pm 2,2$  cm. Las biomásas subterráneas de las plántulas en las áreas clausuradas resultaron, en promedio 150 mg menos pesadas que las correspondientes a las plántulas provenientes de las áreas con presencia de caballos cimarrones ( $229,3 \pm 21,9$  mg y  $385,1 \pm 40,4$  mg, respectivamente).

En las áreas bajo pastoreo, la altura promedio de las plántulas de *P. halepensis* que crecieron en los parcelas que fueron pastoreados durante todo el período de estudio y en aquellas parcelas en las que el pastoreo fue permitido durante otoño e invierno, superó en 3 cm a la correspondiente en las parcelas clausuradas a los caballos cimarrones durante todo el período de estudio y donde se permitió el acceso de los caballos durante primavera y verano nueve meses después de la emergencia (Fig. 23). Por el contrario, los distintos tratamientos de defoliación del estrato herbáceo no afectaron de manera significativa la altura de las plántulas que crecieron en las áreas clausuradas a los caballos cimarrones (Fig. 24).

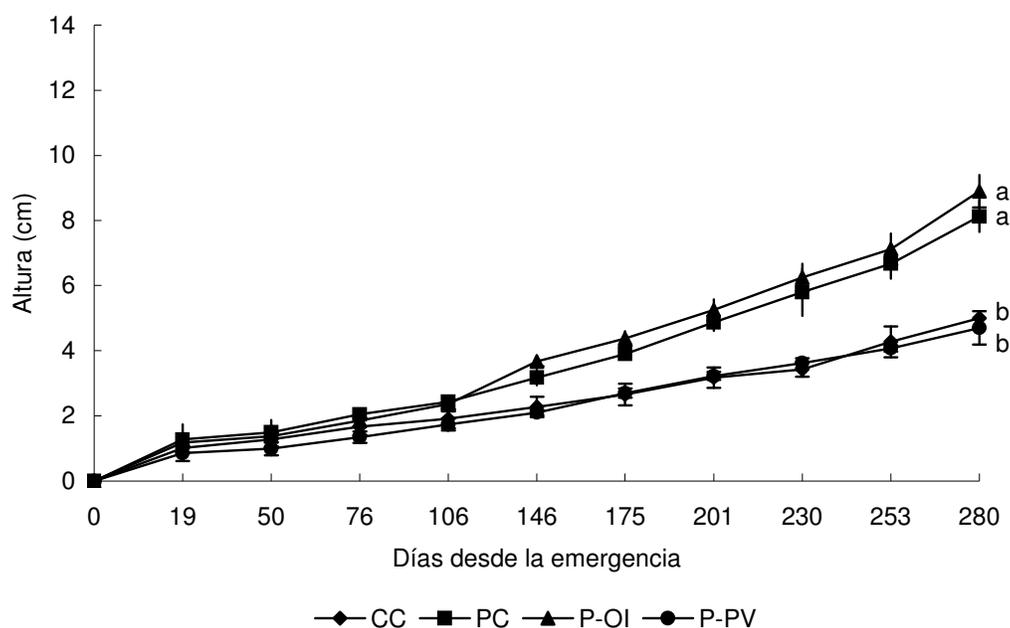


Figura 23. Altura de las plántulas de *P. halepensis* registradas en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

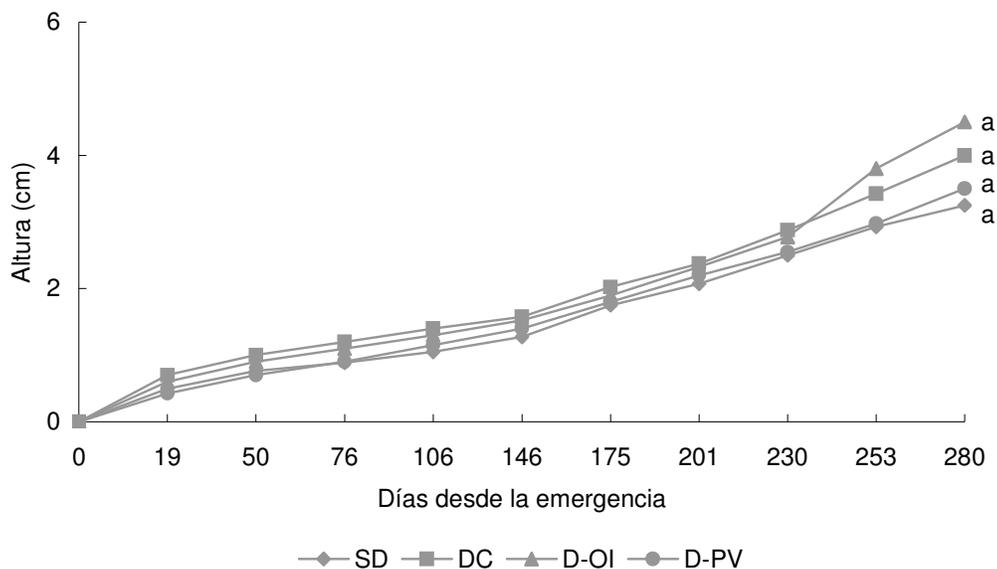


Figura 24. Altura de las plántulas de *P. halepensis* registradas en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: defoliación continua (DC), sin defoliar (SD), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las curvas con la misma letra no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

En las áreas bajo pastoreo, la mayor biomasa aérea promedio correspondió a las plántulas que crecieron en los tratamientos donde el pastoreo ocurrió durante todo el período de estudio y en las pastoreadas durante el período otoño-invierno ( $p < 0,05$ ) (Fig. 25). En cambio, no se encontraron diferencias significativas ( $p > 0,05$ ) en la biomasa aérea de las plántulas que crecieron bajo distintos tratamientos de defoliación en las áreas clausuradas a los caballos (Fig. 26).

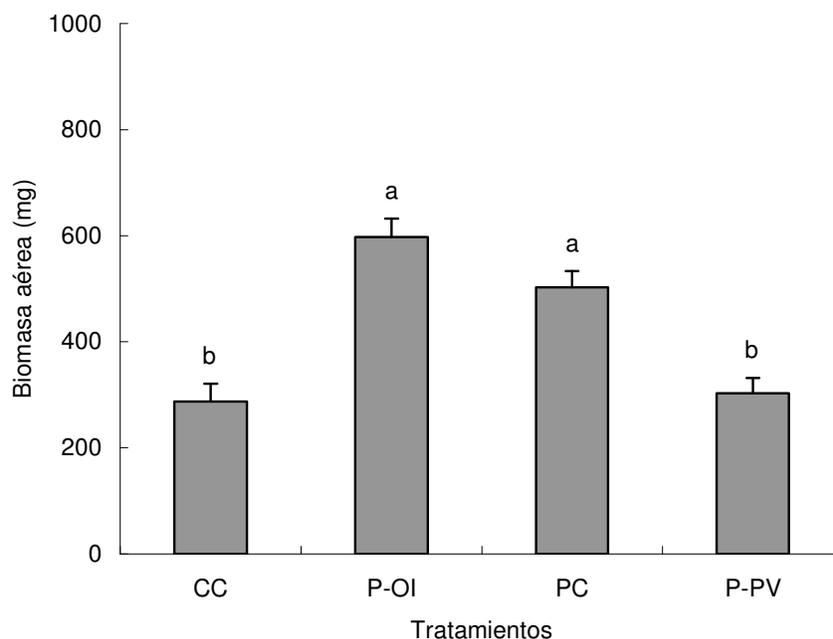


Figura 25. Biomasa aérea de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: exclusión permanente al pastoreo (CC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), pastoreo continuo (PC) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

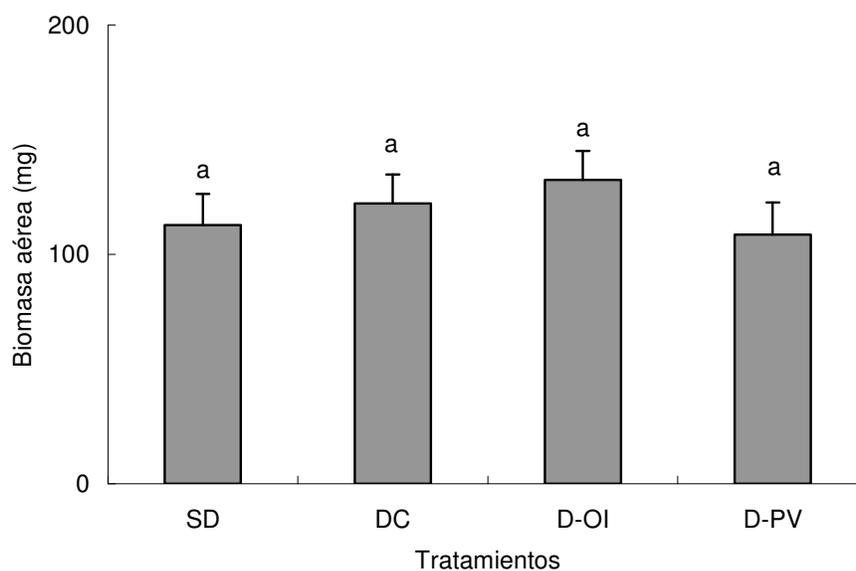


Figura 26. Biomasa aérea de las plántulas de *P. halepensis* en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

En las áreas bajo pastoreo, la mayor longitud promedio de la raíz principal y la mayor biomasa subterránea promedio se registraron en las plántulas extraídas de los tratamientos con pastoreo continuo y con pastoreo durante otoño e invierno (Figs. 27 y 29). En las áreas sin caballos la menor extensión de raíz principal y la menor biomasa subterránea promedio se midieron en las plántulas que crecieron en parcelas sin defoliación del estrato herbáceo (Figs. 28 y 30).

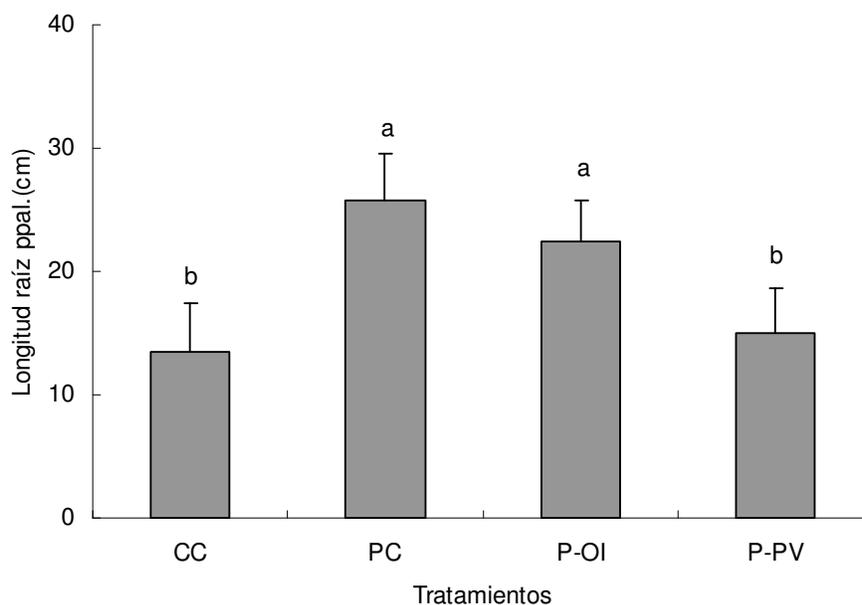


Figura 27. Longitud de la raíz principal de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: exclusión permanente al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

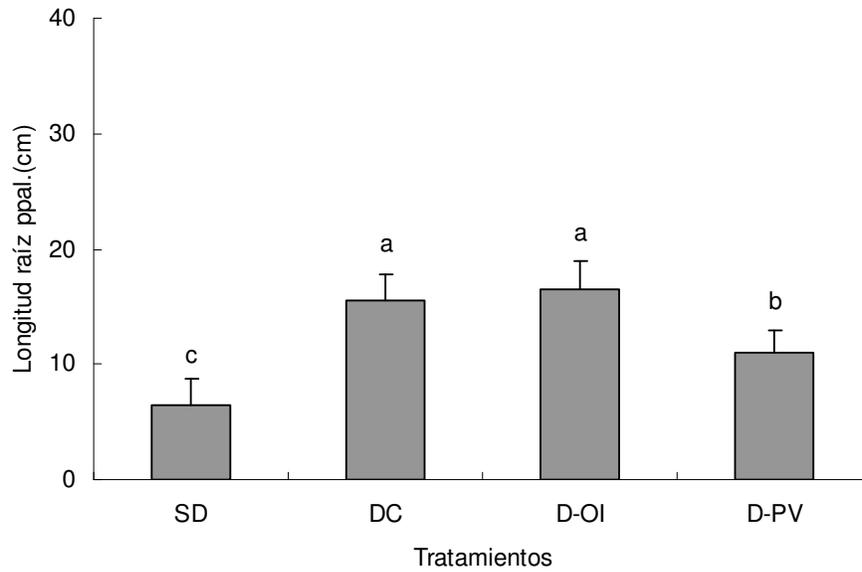


Figura 28. Longitud de la raíz principal de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas clausurada al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

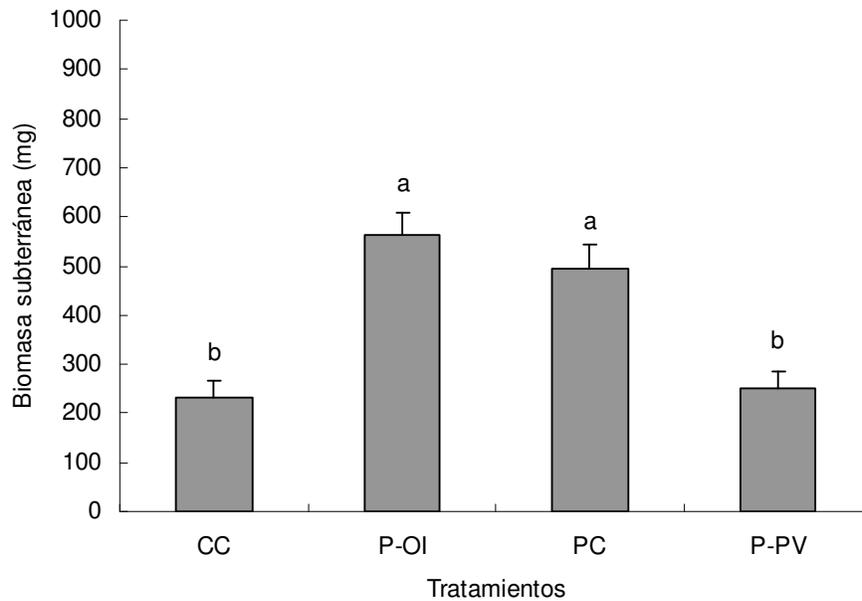


Figura 29. Biomasa subterránea de las plántulas de *P. halepensis* en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: exclusión permanente al pastoreo (CC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), pastoreo continuo (PC) y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

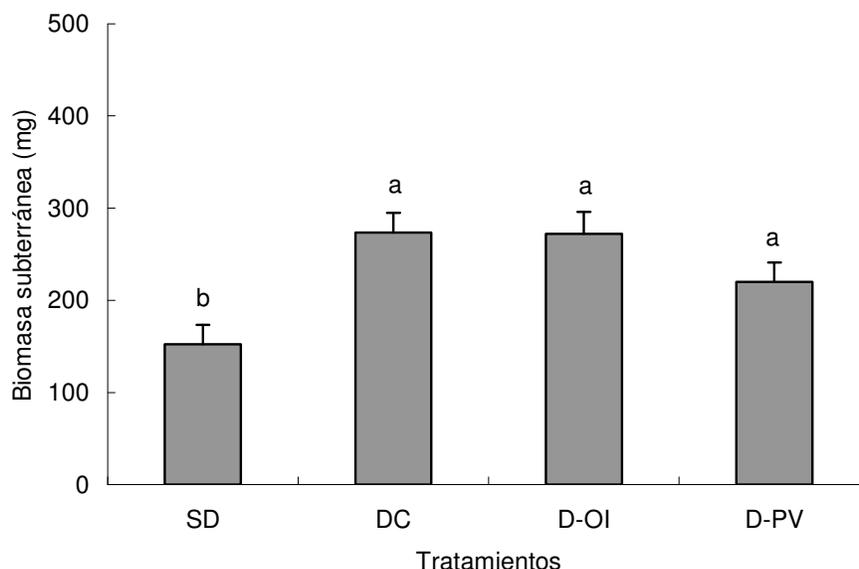


Figura 30. Biomasa subterránea de las plántulas de *P. halepensis* en áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar, las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

### Altura y cobertura de la vegetación herbácea

La altura y el porcentaje de cobertura promedio de la vegetación herbácea fueron afectadas por la estacionalidad de la defoliación y por la historia de pastoreo de las áreas experimentales, encontrándose interacciones significativas ( $p < 0,05$ ) entre estos factores (Apéndice IV). En consecuencia, se analizaron por separado los datos de altura y cobertura de la vegetación herbácea de las áreas con distinta historia de pastoreo.

En las áreas con caballos cimarrones se observó una disminución estacional en la altura de las plantas herbáceas en los distintos tratamientos, en coincidencia con el momento en que se permitió el pastoreo de los caballos. La altura de la vegetación herbácea en las parcelas con pastoreo constante fue significativamente menor en todo el período de estudio ( $p < 0,05$ ); mientras que la mayor altura promedio se midió en las parcelas clausuradas permanentemente a los caballos cimarrones (Fig. 31). Tanto en las parcelas pastoreadas durante otoño e invierno como en aquellas abiertas al pastoreo durante primavera y verano, la vegetación herbácea fue significativamente más baja que en las parcelas permanentemente clausuradas a los caballos ( $p < 0,05$ ). Una vez cerradas al

pastoreo, las parcelas bajo ambos tratamientos recuperaron valores de altura superiores a los de las parcelas bajo pastoreo constante (Fig. 31).

En las áreas clausuradas a los caballos cimarrones, la vegetación herbácea más baja, en promedio, correspondió a las parcelas defoliadas durante todo el período de estudio y las mayores alturas promedio a las parcelas sin defoliar (Fig. 32). Las parcelas sujetas a los distintos tratamientos estacionales de defoliación mostraron un comportamiento errático que las aproximaba, alternativamente, a los promedios mínimos y máximos registrados en zonas bajo pastoreo o exclusión continua, respectivamente (Fig. 32).

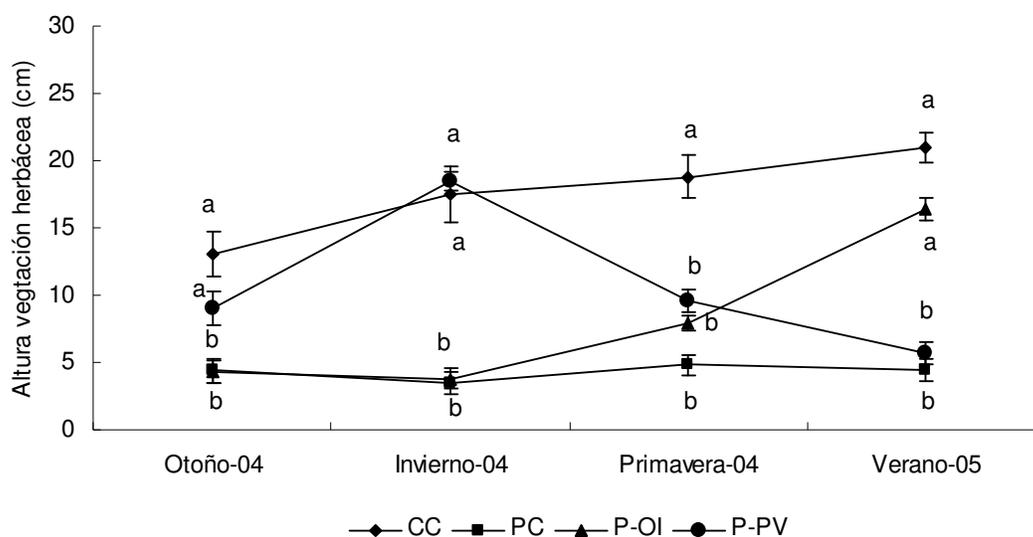


Figura 31. Cambios en la altura promedio de la vegetación herbácea en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

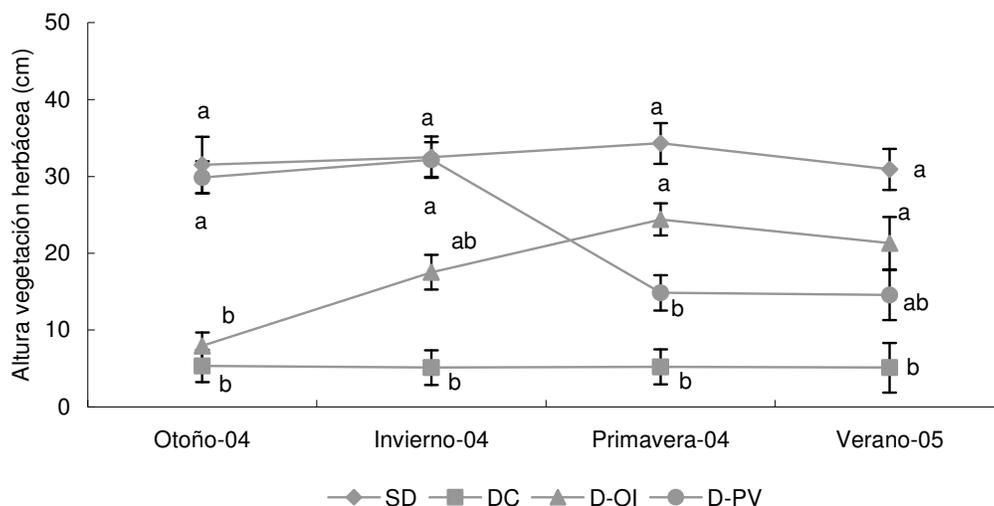


Figura 32. Cambios en la altura promedio de la vegetación herbácea en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

En las áreas bajo pastoreo, el porcentaje promedio de cobertura de especies herbáceas varió en función de los distintos tratamientos de pastoreo. En invierno, la cobertura de especies herbáceas correspondiente a las parcelas pastoreadas desde el otoño fue significativamente menor a la correspondiente a las parcelas clausuradas permanentemente a los caballos y a las pastoreadas en primavera y verano ( $p < 0,05$ , Fig. 33). Estas últimas registraron la menor cobertura a fines de verano, justo en el momento de finalizar su exposición al pastoreo, mostrando en ese momento valores que no diferían significativamente de aquellos de las parcelas bajo pastoreo permanente ( $p > 0,05$ , Fig. 33). En las parcelas emplazadas en las áreas clausuradas a los caballos, la cobertura promedio de especies herbáceas se mantuvo constante durante todo el período de estudio, sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos ( $p > 0,05$ , Fig. 34).

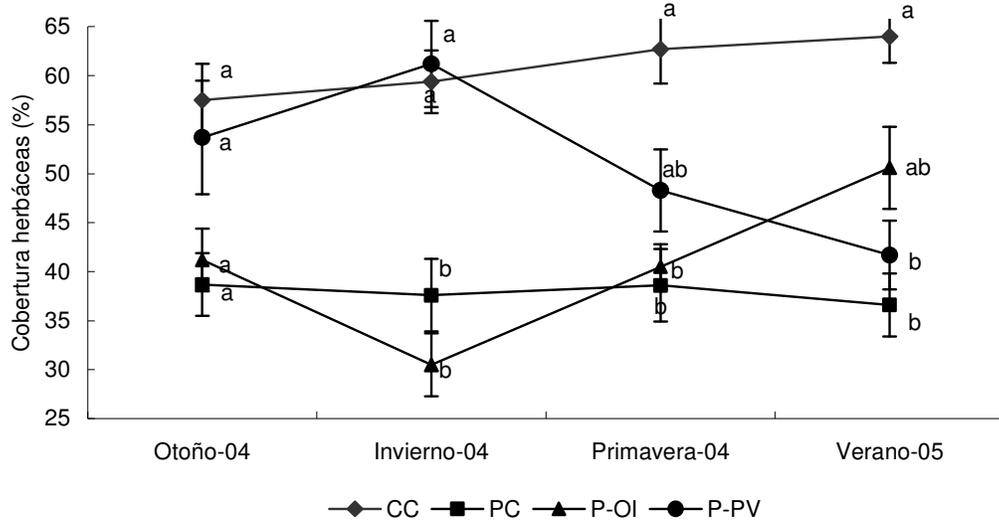


Figura 33. Cambios en la cobertura promedio de la vegetación herbácea en las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: clausura continua al pastoreo (CC), pastoreo continuo (PC), pastoreo únicamente durante otoño e invierno (P-OI), y pastoreo únicamente durante primavera y verano (P-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

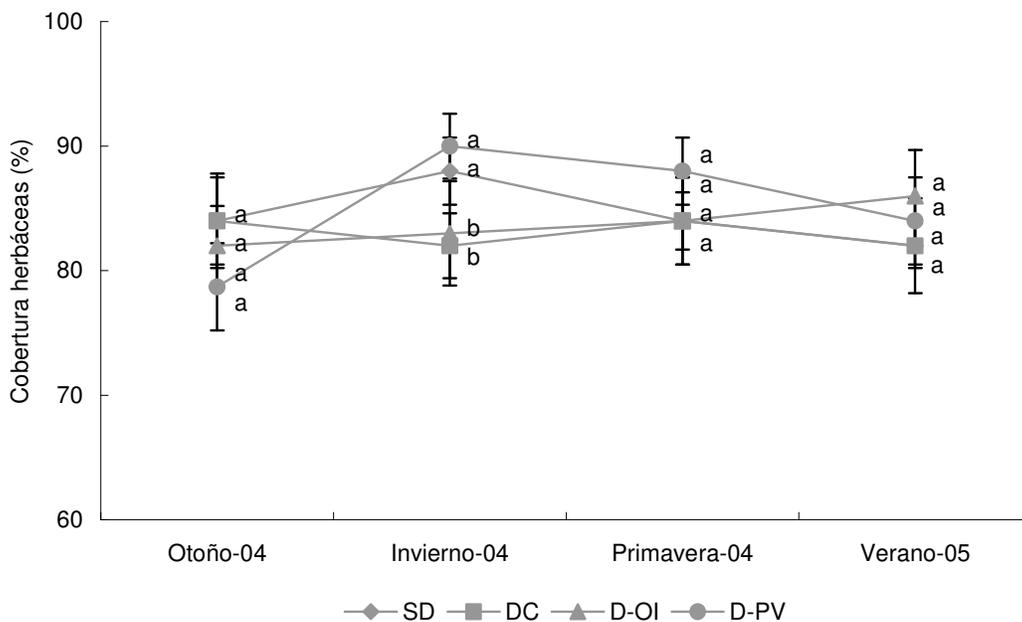


Figura 34. Cambios en la cobertura promedio de la vegetación herbácea en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones de acuerdo con los siguientes tratamientos: sin defoliar (SD), defoliación continua (DC), defoliación únicamente durante otoño e invierno (D-OI) y defoliación únicamente durante primavera y verano (D-PV). Las barras verticales representan el error estándar. Dentro de cada estación, los promedios con la misma letra no presentan diferencias significativas ( $p > 0,05$ ). Los resultados se presentan sin transformar.

## Discusión

### **Efecto de la estacionalidad del pastoreo y de la defoliación experimental de la vegetación herbácea sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis***

Los resultados obtenidos sugieren la existencia de una relación compleja entre la habilidad de *Pinus halepensis* para establecerse e invadir los pastizales serranos, la historia de pastoreo del pastizal y la estacionalidad del pastoreo y de la defoliación. Así, el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* no sólo dependería de la ocurrencia e intensidad del pastoreo, si no también del momento del año en que éste se produzca.

Los parámetros utilizados para evaluar el éxito del establecimiento de *P. halepensis* (emergencia, supervivencia y crecimiento aéreo y subterráneo de las plántulas) resultaron siempre mayores en las áreas bajo pastoreo que en las clausuradas al pastoreo de los caballos cimarrones. Estos resultados corroborarían la hipótesis que propone que la presencia de continua de los caballos cimarrones favorece el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*, independientemente de la estacionalidad de la defoliación. Sin embargo, el comportamiento de los parámetros utilizados para evaluar el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* fue afectado por la estacionalidad de la defoliación. El establecimiento de plántulas siempre fue mayor en los sitios donde la defoliación de la vegetación herbácea se practicó durante todo el período de estudio, ya fuera a través del pastoreo de los caballos o mecánicamente. Dentro de las áreas con caballos cimarrones se registraron valores superiores de emergencia, supervivencia y crecimiento temprano de las plántulas de *P. halepensis* en las parcelas donde se permitió el pastoreo durante todo el período de estudio, respecto de las parcelas clausuradas permanentemente. Del mismo modo, en las áreas sin presencia de caballos la emergencia de plántulas fue favorecida por la defoliación continua a lo largo de todo el período de estudio. El efecto negativo de la defoliación intensa sobre la capacidad competitiva de las gramíneas podría, al menos en parte, explicar estos resultados. El pastoreo constante e intenso reduciría significativamente la abundancia, la altura y la capacidad de rebrote y de producción de estructuras reproductivas de las gramíneas, reduciendo la capacidad del sistema de excluir a las plántulas de *P. halepensis*. Mas aún, García *et al.* (2003) encontraron, en coincidencia con los resultados de esta tesis, que la resistencia de los pastizales del macizo central francés a la proliferación de plantas exóticas resultó mayor donde el pastoreo de herbívoros domésticos se restringió a los meses de primavera y verano y en sitios donde fue impedido durante todo el año.

El impacto del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* variaría de acuerdo al tiempo transcurrido desde la emergencia, lo que permitiría corroborar la hipótesis de trabajo que establece que la estacionalidad de la defoliación del estrato herbáceo afecta las probabilidades de establecimiento de *P. halepensis*, al influir diferencialmente sobre la emergencia, la supervivencia y el crecimiento temprano de las plántulas. El período durante el cual el efecto negativo de la competencia de la vegetación herbácea afecta de manera más severa el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* no se prolongaría más allá de los seis primeros meses desde el momento de la emergencia. Esta idea estaría apoyada por los resultados que muestran que la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas que emergieron en los sitios donde el pastoreo ocurrió en otoño e invierno, fue similar a la de los sitios pastoreados durante todo el año; mientras que los sitios pastoreados en primavera y verano registraron aproximadamente la misma supervivencia y crecimiento (aéreo y subterráneo) que las plántulas provenientes de las parcelas clausuradas a los caballos durante todo el período de estudio. Peltzer y Köchy (2001) registraron un incremento de dos a cinco veces en la probabilidad de supervivencia y crecimiento temprano de plántulas de *Eleagnus commutata* cuando la vegetación herbácea vecina fue defoliada en el momento de la emergencia. Sin embargo, algunos estudios destacan que la vegetación acompañante puede favorecer a los renovales de especies leñosas en los primeros estadios de su desarrollo, al amortiguar los efectos de la desecación y brindar protección contra los herbívoros (Gill y Marks 1991; Vandenberghe *et al.* 2008). Después de los primeros meses de vida, la presencia de la cubierta vegetal favoreció la supervivencia y el crecimiento las plántulas de *Pinus monophylla* (Chambers, 2001) y *P. uncinata* (Camarero *et al.* 2005) al amortiguar los efectos de las altas temperaturas y del estrés hídrico. Más aún, estudios realizados en la sabana etíope determinaron que la densidad de plántulas y de renovales de varias especies de *Acacia* eran mayores en áreas clausuradas al pastoreo del ganado doméstico y silvestre que en áreas continuamente pastoreadas. Tampoco se hallaron diferencias entre este último tratamiento y parcelas con distintas frecuencias de pastoreo (Angassa y Oba 2007).

Dentro de las áreas clausuradas a los caballos, las parcelas en las que la defoliación de la vegetación herbácea se realizó en otoño e invierno exhibieron valores similares de emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas de *P. halepensis* a los de aquellas en las que la defoliación se practicó durante todo el período de estudio. La defoliación intensa del estrato herbáceo puede incrementar de 60 a 100% la luz incidente y entre 30 y 50% la humedad del suelo, como así también puede aumentar de tres a cinco veces la disponibilidad de N en el suelo, como fue demostrado en pastizales del sudeste de Canadá (Peltzer y Köchy 2001). Del mismo modo, la presencia de vegetación graminosa sin defoliar

implica una reducción en la cantidad y calidad de luz que estimula la germinación de las plántulas de *Pinus* (Prach 1996), un decrecimiento del espacio disponible para la emergencia (Husheer *et al.* 2006) y la disminución de la disponibilidad de agua y de nutrientes necesarios para la elongación de las radículas e hipocótilos (Puettmann y Sanders 2001). Uno o varios de estos factores serían responsables de reducir las probabilidades de germinación de las semillas y la emergencia y supervivencia de plántulas de *P. halepensis*, en los tratamientos donde se dejó intacta la vegetación herbácea o donde ésta fue defoliada durante la primavera y el verano. Por otro lado, Kolb y Robberetch (1996) hallaron que la competencia por los recursos del suelo con gramíneas cespitosas incrementó hasta un 80% la mortalidad de *P. ponderosa* en las primeras tres semanas de vida; mientras que las probabilidades de sobrevivir fueron mayores para las plántulas que emergieron en sitios con defoliación constante o durante el primer semestre de vida.

El momento en que se produce la defoliación sería crucial para determinar el nivel de competencia de las especies gramíneas. El impacto más severo del pastoreo del ganado doméstico sobre la vegetación gramínea se produciría durante los meses de mayor requerimiento de recursos (etapas de crecimiento y reproducción) (Leonard y Kirkpatrick 2004). El pastoreo del ganado doméstico durante el período de mayor actividad de las gramíneas afectaría particularmente la capacidad competitiva de los pastos. Este efecto se manifestaría en una reducción de la biomasa y de la capacidad de crecimiento posterior a la defoliación (Bullock *et al.* 2001). El ciclo de crecimiento de los géneros de gramíneas predominantes en pastizales serranos del sur de la provincia de Buenos Aires (*Stipa* y *Piptochaetium*) se concentra en los meses de otoño, invierno y primavera (Cabrera, 1969). Un pastoreo intenso durante los meses de otoño, en coincidencia con el momento de germinación de las semillas de *P. halepensis* (fin de verano y principio de otoño, Trabaud *et al.* 1997; Cuevas 2005), facilitaría la emergencia y el crecimiento temprano de las plántulas favoreciendo su establecimiento. En las áreas clausuradas al pastoreo, la defoliación de la vegetación herbácea durante primavera y verano habría favorecido el crecimiento subterráneo de las plántulas de *P. halepensis*, muy posiblemente debido a la menor competencia de los pastos por los recursos del suelo, con respecto a los sitios donde no se defolió durante todo el período de estudio. Resultados similares fueron reportados por Hester *et al.* (1996) para plántulas de *Fraxinus excelsior*. Davis y Lang (1991) señalan que la competencia por los recursos del suelo con la vegetación gramínea, en particular por el agua, es uno de los principales factores de la mortalidad de plántulas de *Quercus macrocarpa* en los primeros estadios de su desarrollo; mientras que la presencia de vegetación acompañante en los últimos meses del primer año de vida habría favorecido la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, al amortiguar las altas temperaturas y la

pérdida de agua por evapotranspiración. El sombreado también mejoraría la capacidad de las plántulas para adquirir los nutrientes del suelo (Davis *et al.* 1998).

La susceptibilidad de una comunidad vegetal a la invasión de leñosas no es un atributo estático y permanente del sistema, sino que fluctúa de acuerdo a la disponibilidad de recursos y a las oscilaciones en la abundancia e identidad de las especies dominantes en la comunidad (Prévosto *et al.* 2003). Las variaciones temporales en la disponibilidad de los recursos del suelo, en particular el agua, estarían relacionadas, a su vez, con los ciclos de crecimiento de las distintas especies que componen la comunidad del pastizal y con su habilidad para utilizarla eficientemente (James *et al.* 2003). Según estos autores, la capacidad de los pastos para amplificar la heterogeneidad temporal del contenido de agua en el suelo podría contribuir a la exclusión de plantas leñosas en pastizales naturales. Dado que el volumen de raíces y raicillas es 20 veces mayor en pastizales que en bosques (Jackson *et al.*, 1997), la capacidad competitiva de los pastos para usar el agua del suelo es cinco veces mayor que la de las especies leñosas (Köchy y Wilson 2000), particularmente después de precipitaciones esporádicas y escasas (Jackson *et al.*, 1997). Es así que, como consecuencia de la reducción de la abundancia y el vigor de los pastos por acción del pastoreo de los caballos cimarrones, la disponibilidad de agua en el suelo para las plántulas de *P. halepensis* aumentaría, lo que a su vez favorecería su supervivencia y crecimiento.

Gramíneas y plantas leñosas difieren en la profundidad del suelo a la que explotan el recurso hídrico. Las raíces fibrosas de las gramíneas están especializadas en adquirirlo cerca de la superficie; mientras que las leñosas lo obtienen a mayores profundidades (Walter 1971). Sin embargo, cuando las especies leñosas se encuentran en estado de plántula se produce una superposición entre las profundidades de uso de ambos grupos (Mordelet y LeRoux 2006). El pastoreo de las estructuras aéreas reduce la biomasa subterránea de los pastos (Oesterheld 1992; Painter y Belsky 1993). Una reducción del 50% del área foliar detiene el crecimiento radical de las gramíneas perennes por más de 15 días, reduciendo su biomasa y volumen radical (Briske y Richards 1994). Esta reducción de la biomasa radical se debería a la movilización de las reservas subterráneas destinadas a compensar el tejido aéreo perdido y restaría capacidad de explorar y utilizar los recursos del suelo, disminuyendo su capacidad de competir con las plántulas de *P. halepensis*. Los pastos intensamente defoliados tendrían un limitado acceso a los nutrientes y al agua del suelo y este proceso podría facilitar el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*, principalmente cuando coincide con el período de germinación de las semillas.

El mismo mecanismo estaría involucrado en el aumento observado en la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas de *P. halepensis* en los sitios donde la defoliación mecánica o el pastoreo de los caballos se limitaron a los meses de otoño e invierno, en comparación a aquellos en los que ocurrieron en primavera y verano. La reducción de la capacidad competitiva de la vegetación herbácea como efecto de la defoliación intensa, funcionaría como un estimulador del establecimiento de *P. halepensis* cuando ésta ocurre temprano durante el desarrollo de las plántulas. La relajación de las relaciones competitivas durante el período de germinación y emergencia de las plántulas les daría la oportunidad de utilizar recursos con mayor eficiencia, favoreciendo su crecimiento aéreo y subterráneo e incrementando su capacidad de establecerse en el pastizal. En coincidencia con los resultados obtenidos en esta tesis, el reclutamiento de plántulas de *Betula pubescens* en Inglaterra fue mayor en los ambientes bajo pastoreo intenso de ovinos que en sitios clausurados, y superior también cuando el pastoreo ocurrió en invierno en comparación con pastoreo de verano (Hester *et al.* 1996). Según Bullock *et al.* (2001) el pastoreo otoño-invernal incrementa la proporción de suelo desnudo, favoreciendo a las especies colonizadoras y tolerantes al estrés capaces de emerger y establecerse en praderas naturales del Reino Unido. De este modo, las plántulas de *P. halepensis* se verían doblemente favorecidas, al reducirse tanto la competencia por luz solar como por los recursos del suelo. Sin embargo, Kuiters y Slim (2003) registraron mayor supervivencia de plántulas de *Pinus sylvestris* y de otras leñosas, como *Quercus robur* y *Frangula agnus*, en las praderas del sur de Bélgica pastoreadas por caballos durante la primavera e inicio del verano, que en otoño-invierno. Posiblemente la diferencia en este caso se deba a que el pastoreo de primavera-verano coincide con la temporada de menores precipitaciones, de manera que la acción de los herbívoros en esa época habría reducido la intensidad de la competencia por el agua con las plántulas de leñosas, en un período de particular escasez de agua en el suelo.

### **Efecto de la oportunidad de pastoreo y de la defoliación experimental sobre el crecimiento y la abundancia de la vegetación herbácea.**

La historia de pastoreo tuvo una influencia significativa sobre la respuesta de los pastos a la defoliación estacional. La acción prolongada y continua de los caballos cimarrones afectó los cambios en altura y cobertura de la vegetación herbácea registrados a lo largo del período de estudio en los distintos tratamientos de defoliación. Tanto la cobertura como la altura de las herbáceas fueron más sensibles a la estacionalidad del pastoreo en las áreas con caballos que en las áreas clausuradas a los caballos cimarrones. En las áreas bajo pastoreo, la cobertura y la altura promedio de la vegetación herbácea

registradas en el final de cada estación del año variaron en función de los tratamientos de defoliación, midiéndose la mayor altura en las parcelas sin defoliación y la menor en los sitios defoliados a lo largo de todo el período de estudio o pastoreados durante otoño e invierno. Tal circunstancia habría actuado como un factor favorable para el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* en las parcelas asignadas a estos tratamientos, corroborando la presunción de que la estacionalidad y la historia de pastoreo afectan la altura y la cobertura de la vegetación herbácea. Según Haywood (2000), una reducción del 50% en la cobertura de la vegetación herbácea al momento de la emergencia de *Pinus palustris* es suficiente para asegurar el establecimiento exitoso de sus plántulas. Asimismo, la supervivencia y el crecimiento temprano de las plántulas de *P. palustris* fueron mayores cuando éstas emergieron en sitios con baja cobertura de herbáceas, aún cuando la cobertura aumentara significativamente después del primer año de vida (Sword y Haywood 2006). Peltzer y Köchy (2001) también hallaron mayor biomasa aérea y subterránea en plántulas de *Eleagnus commutata* que crecían en sitios con baja abundancia de gramíneas al inicio de la estación de crecimiento. El efecto de la estacionalidad de la defoliación no se manifestó en las áreas clausuradas a los caballos sobre la altura de las gramíneas, en los resultados obtenidos durante el período de estudio, excepto en el caso de las parcelas bajo defoliación permanente. Considerando que los tratamientos de estacionalidad de la defoliación fueron aplicados sólo por un año, un estudio a más largo plazo otorgaría más confianza en estos resultados

Como se observa en las figuras 31 y 33, en las áreas bajo pastoreo, las parcelas pastoreadas durante otoño e invierno reemplazaron la biomasa vegetal perdida, aproximándose al final del verano a las mediciones registradas en las parcelas no defoliadas. Por otra parte, las parcelas bajo pastoreo durante primavera y verano alcanzaron valores similares a los de las hierbas bajo pastoreo continuo al final del período de estudio. Esos resultados revelarían que la vegetación gramínea de los pastizales del Parque Ernesto Tornquist posee una gran capacidad de recuperación en lo que respecta a su crecimiento en el tiempo en que se aplicaron los tratamientos, aún después de ser pastoreadas de manera intensa durante parte de su ciclo de crecimiento. Contrario a los resultados aquí presentados, Leonard y Karl (1995) hallaron que el sobrepastoreo en los meses de otoño e invierno puede comprometer la permanencia de los pastos en la comunidad vegetal, si reduce o elimina los tejidos y reservas utilizados en la floración y fructificación y si no se los protege de los pastoreadores en la primavera. Noy-Meir y Briske (1996) hallaron que la cantidad de estructuras florales de *Triticum dicoccoides* se redujo un 50% cuando las plantas fueron sometidas a una defoliación intensa y continua durante este mismo período del año.

El efecto de los cambios estacionales en la defoliación sobre la cobertura de la vegetación herbácea repercutió con mayor intensidad en las áreas con caballos que en las clausuradas. Como se detalla en la figura 34, en las áreas clausuradas a los caballos, la cobertura de herbáceas se mantuvo sin variaciones a lo largo de todo el período de estudio para todos los tratamientos de defoliación. En coincidencia con estos resultados, Damhoureyeh y Hartnett (2002) reportaron una reducción significativa en la cobertura de la vegetación graminosa en pastizales pastoreados con ganado doméstico después de la práctica de defoliaciones repetidas; mientras que el mismo tratamiento no tuvo un efecto significativo cuando se efectuó en áreas protegidas al pastoreo. Los mismos autores reportan asimismo una reducción significativa de la biomasa subterránea en las especies herbáceas defoliadas en sitios con una prolongada historia de pastoreo.

La reducción en la cobertura de las especies herbáceas en las áreas bajo pastoreo habría funcionado como un facilitador para el establecimiento de plántulas de *P. halepensis*. El modelo de explotación a dos profundidades de suelo por componentes leñosos y herbáceos en los pastizales naturales establece que los pastos típicamente compiten con la vegetación leñosa al interceptar el agua disponible de las capas superiores del suelo, previniendo el reclutamiento de nuevos individuos e impidiendo la percolación del agua a mayor profundidad, donde se ubican la mayoría de los sistemas radicales leñosos. Cuando el pastoreo intenso reduce severamente la cobertura herbácea, la humedad del suelo queda disponible para las leñosas, permitiendo su reclutamiento (Walker *et al.* 1981). Por lo tanto, la relajación de la intensidad de la competencia entre los pastos y las plántulas de *P. halepensis* durante su emergencia y crecimiento temprano podría determinar el éxito de su establecimiento e invasión.

La habilidad de ajustar el régimen de pastoreo en orden a dirigir el cambio de los pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist hacia una comunidad más resistente a la invasión de especies exóticas, en particular de pinos exóticos, requiere de un adecuado conocimiento de los mecanismos por los cuales las plantas responden a distintas intensidades y frecuencias de pastoreo. Por lo pronto, y en función de los resultados obtenidos en el lapso de tiempo de aplicación de los distintos tratamientos, el pastoreo continuo y durante los meses de otoño e invierno, favorecería el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*. El debilitamiento de la resistencia de los pastizales a la propagación de *P. halepensis* estaría dado por la reducción de la capacidad competitiva de la vegetación herbácea como consecuencia de la defoliación selectiva, particularmente cuando la misma coincide con la etapa de emergencia y crecimiento temprano de las

plántulas. Según Alpert *et al.* (2000), la manipulación del régimen de pastoreo es una valiosa herramienta para el control de las invasiones de especies leñosas. La regulación de la altura y la cobertura de la vegetación herbácea a través de la manipulación de la estacionalidad del pastoreo, determinaría los momentos de mayor resistencia del pastizal serrano a la invasión de *P. halepensis*. Eddleman *et al.* (1994) proponen un uso leve a moderado de los pasturas en los períodos de emergencia y de crecimiento temprano de las plántulas de *Juniperus* sp., para evitar su propagación en los pastizales de Wyoming. Inclusive los autores recomiendan evitar completamente el pastoreo cuando coinciden períodos de sequía con el ciclo de crecimiento de los pastos, en las áreas próximas a bosques de *Juniperus*. Contrariamente, McCreary y George (2005) establecieron que el pastoreo continuo del ganado bovino limita las probabilidades de establecimiento de *Quercus douglasii*, al dañar por acción del pisoteo y el ramoneo a las plántulas y renovales. Principalmente el daño producido está influenciado por la intensidad y la distribución espacial y temporal del ganado. La suspensión del pastoreo durante el período otoño invernal no habría reducido la supervivencia de las plántulas de *Q. douglasii*; sin embargo, cuando la suspensión del pastoreo ocurrió durante los meses de primavera, la competencia por el agua del suelo con la vegetación herbácea afectó la emergencia de las plántulas. Las plantas de *Avena fatua*, *Bromus diandrus* y *Lolium multiflorum* utilizan el agua del suelo más eficientemente que las plántulas recién emergidas de *Q. douglasii*, dificultando también su crecimiento y supervivencia durante la primavera, siempre y cuando las parcelas donde crecen estas gramíneas se mantengan libres de bovinos (McCreary y George 2005). Sintetizando la información obtenida a partir de las experiencias desarrolladas, la reducción de la carga de caballos cimarrones junto al manejo estacional de la oportunidad de pastoreo, tratando de evitar o reducir la intensidad de pastoreo durante los meses de otoño e invierno, son dos prácticas recomendables para reducir el riesgo de invasión de *P. halepensis* en los pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

## Conclusiones

Los resultados obtenidos permiten concluir que el pastoreo continuo de los caballos cimarrones, debido a sus efectos directos e indirectos, favorece la invasión de *P. halepensis* en los pastizales serranos del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

La emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis* fueron claramente mayores en los pastizales sujetos a la presencia continua de caballos cimarrones que en el área clausurada al pastoreo. Esta situación se mantuvo aún en los sectores pastoreados que fueron aislados de la presencia de los caballos durante este estudio. Esto pondría de manifiesto la importancia de la historia de pastoreo sobre el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*.

Las plántulas de *P. halepensis* tendrían mayores probabilidades de establecerse en sitios con menor riqueza y diversidad de especies, con baja cobertura de gramíneas perennes y con mayor proporción de especies anuales y exóticas. Los mecanismos relacionados con el pastoreo de los caballos que parecen influir sobre el proceso de invasión son: a) la presencia de nichos vacantes debida a la reducción de la riqueza y la diversidad de especies y el incremento de la proporción de suelo desnudo de los pastizales en las áreas evaluadas; y b) la alteración del balance competitivo entre las especies como consecuencia de la defoliación diferencial y el consiguiente cambio en las proporciones de los distintos grupos funcionales.

La mayor emergencia y supervivencia de las plántulas de *P. halepensis* ocurrió en los tratamientos donde la defoliación fue intensa. Estos resultados indicarían que la competencia ejercida por las gramíneas perennes sería un factor clave para condicionar el establecimiento de *P. halepensis*. Por el contrario, la compactación del suelo no afectó la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *P. halepensis*.

El establecimiento de las plántulas de *P. halepensis* no sólo depende del pastoreo de los caballos cimarrones, si no también de cuando éste ocurre. El pastoreo de los caballos durante los meses de otoño e invierno favorece de manera particular el establecimiento de las plántulas de *P. halepensis*, a causa del debilitamiento de la capacidad competitiva de los pastos perennes en coincidencia con la emergencia y el crecimiento temprano de sus plántulas.

La invasión de especies leñosas es un proceso extremadamente complejo debido a la gran cantidad de factores que inciden tanto directa como indirectamente sobre él. Futuras

experiencias son necesarias para profundizar el estudio de los distintos mecanismos relacionados con la vulnerabilidad de los pastizales serranos a la propagación de *P. halepensis*. Aún así, la información obtenida en esta tesis aporta algunas claves que permiten elaborar recomendaciones de manejo con el fin de evitar la propagación de esta especie. La reducción de la carga de caballos cimarrones junto al manejo estacional de la oportunidad de pastoreo son dos prácticas recomendables para reducir el riesgo de invasión de *P. halepensis* en los pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

## Bibliografía

- Acherar, M., Lepart, J. y Debussche, M. 1984. La colonisation des tranches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Languedoc méditerranéen. *Acta Oecologica* 19: 179-189.
- Adler P.B. y Lauenroth W.K. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3: 213-222.
- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Sala, O.E., Burke, I.C. y Lauenroth, W.K. 2005. Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush and Patagonian steppe. *Ecological Applications* 15: 774-792.
- Aguiar, M.R., Soriano, A. y Sala, O.E. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppes. *Functional Ecology* 6: 66-70.
- Alpert, P., Bone, E. y Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native species. *Perspectives in Plants Ecology, Evolution and Systematics* 3: 52-66.
- Anderson, V.J. y Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: Is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5: 1014-1024.
- Angassa, A. y Oba, G. 2007. Effects of management and time on mechanism of bush encroachment in southern Ethiopia. *African Journal of Ecology* 38: 321-329.
- Archer, S. 1994. Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: Rates, patterns and proximate causes. Pp. 13-68. En: Vavra, M., Laycock, W. A. y Pieper, R. D. (eds.). *Ecological implications of livestock herbivory in the west*. Society for Range Management, Denver, CO.
- Archer, S. 1996. Assessing and interpreting grass-woody plant dynamics. Pp. 101-134. En: *The ecology and management of grazing systems*. J. Hodgson and A. Illius (eds.). CAB International, Wallingford, Oxon.
- Archer S. y Smeins S. 1991. Ecosystem-level processes. Pp. 109-139. En: *Grazing Management. An Ecological Perspective*. R.K. Heitschmidt y J.W. Stuth (eds), Timber Press, Portland, Oregon.
- Arroyo, M.T.K., Marticorena, C.M., Matthei, O. y Caviaras, L. 2000. Plant invasions in Chile: Present patterns and future predictions. Pp: 385-421. En: *Impact of global change on invasive species*. Mooney, H.A. y Hobbs, R. (eds.). Island Press, Washington.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. y Harris, A.T. 2004. Grazing systems, ecosystem responses and global change. *Annual Review of Environment Resources* 29: 261-299.
- Augustine, D.J. y McNaughton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62: 1165-1183.
- Augustine, D.J. y McNaughton, S.J. 2004. Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates of East African rangeland. *Journal of Applied Ecology* 41: 45-58.
- Ayala, L., Perevolotsky, A., Kigel, J. y Noy-Meir, I. 2005. Invasion of *Pinus halepensis* from plantations into adjacent natural habitats. *Applied Vegetation Science* 8: 85-92.
- Bassett, I.E., Simcock, R.C., y Mitchell, N.D. 2005. Consequences of soil compaction for seedling establishment: implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology* 30, 827-833.

- Belsky, A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3: 187-200.
- Belsky, A.J. 1996. Viewpoint: Western juniper expansion: is it a threat to arid northwestern ecosystems? *Journal of Range Management* 49:53-59.
- Bilenca, D.N. y Miñarro, F. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur del Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Brailovsky, A.E. y Foguelman, D. 2006. Memoria verde: historia ecológica de la Argentina. Editorial Sudamericana. Buenos Aires.
- Brais, S. 2001. Persistence of Soil Compaction and Effects on Seedling Growth in Northwestern Quebec. *Soil Science Society of America Journal* 65:1263-1271.
- Briske, D. D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. Pp. 85-108. En: *Grazing Management. An Ecological Perspective*. Heitschmidt, R.K. and Stuth, J.W. (eds.). Timber Press, Portland.
- Briske, D.D. y Richards, J.H. 1994. Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance, P.p. 147-176. En: M. Vavra, W.A. Laycock, and R.D. Pieper, (eds.). *Ecological implications of herbivory in the West*. Society for Range Management, Denver.
- Bullock, J.M., Clear Hill, B., Dale, M.P. y Silvertown, J. 1994. An experimental study of vegetation change due to sheep grazing in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *Journal of Applied Ecology* 31: 493-507.
- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J. y Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38: 253-267.
- Burdon, J.J. y Chilvers, G.A. 1994. Demographic changes and the development of competition in a native Australian eucalypt forest invaded by exotic pines. *Oecologia* 97: 419-423.
- Burgos, J. 1968. El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. Pp. 33-100. En: Cabrera A. L. (ed.) *Flora de la Provincia de Buenos Aires*, Colección Científica INTA. Buenos Aires.
- Burkart, S.E., León, R.J.C. y Movia, C.P. 1990. Inventario fitosociológico de la depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30: 27-69.
- Bustamante, R.O. y Castor, C. 1998. The decline of an endangered temperate ecosystem: the rui ( *Nothofagus alessandrii* ) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1607-1626.
- Bustamante, R.O., I. Serey y Pickett, S.T.A. 2003. Forest fragmentation, plant regeneration and invasion processes in Central Chile. Pp. 145-160. En: Bradshaw G. y Marquet, P. (eds.). *How landscapes change. Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer-Vergal, New York.
- Bustamante, R.O. y Simonetti J.A. 2005. Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in Central Chile?: demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions* 7: 243-249.
- Cabrera A. L. 1969. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.

- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, A C M E, Buenos Aires.
- Cahill, J.F. y Casper, B.B. 2002. Canopy gaps are sites of reduced belowground competition in a productive old field. *Plant Ecology* 164: 29-36.
- Calder, J.A., Wison, J.B., Mark, A.F. y Ward, A.G. 1992. Fire, succession and reserve management in a New Zealand snow tussock grasslands. *Biological Conservation* 62: 35-45.
- Callaway, R.M. y Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Camarero, J.J., Gutierrez, E., Fortín, M.-J. y Ribbens, E. 2005. Spatial patterns of tree recruitment in a relict population of *Pinus uncinata*: forest expansion through stratified diffusion. *Journal of Biogeography* 32: 1979-1992.
- Carson, W.P. y Peterson, C. J. 1990. The role of litter in an old-field community: Impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85: 8-13.
- Castro, J., Zamora, R. y Hódar, J.R. 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science* 5: 725-731.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.R. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) and its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.
- Cattaneo, M. 2002. Effects of microsites characteristics, competition and grazing on *Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii* seedling establishment. Magister of Forest Science Thesis. School of Forestry, University of Canterbury, New Zealand, pp: 155.
- Chambers, J.C. 2001. *Pinus monophylla* establishment in an expanding *Pinus-Juniperus* woodland: environmental conditions, facilitation and interacting factors. *Journal of Vegetation Science* 12: 27-40.
- Chaneton, E.J., Facelli, J.M. y León, R.J.C. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grassland of Argentina. *Journal of Range Management* 4: 495-499.
- Chaneton E.J. y Facelli J.M. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- Chaneton, E.J., Perelman, S.B., Omacini, M. y León, R.J.C. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- Chébez, J.C. 1994. Los Que Se Van. Especies Argentinas en Peligro. Editorial Albatros. Buenos Aires.
- Chiarucci, A., Maccherinin, S., Bonini, I. y DeDominicus, V. 1999. Effects of nutrients additions on community productivity and structure of serpentine vegetation. *Plant Biology* 1: 121-126.
- Cingolani A.M., Noy Meir I. y Díaz S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: A synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15: 757-773.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camil, P., Cleveland, B., Hill Ris Lambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J. y Wickoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Clarke, P.J. y Davison, E.A. 2001. Experiments on the mechanism of tree and shrub establishment in temperate grassy woodlands: Seedling emergence. *Austral Ecology* 26: 400-412.

- Coates, K.D., Emmingham, W.H. y Radosevich, S.R. 1991. Conifer-seedling success and microclimate at different levels of herb and shrub cover in a *Rhododendron-Vaccinium-Menziesia* community of south central British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 858-866.
- Coetzee, B.W.T., Tincani, L. Wodu, Z. y Mwasi, S.M. 2007. Overgrazing and bush encroachment by *Tarchonanthus camphoratus* in a semi-arid savanna. *African Journal of Ecology* 46: 449-451.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M. y Steinauer, E.M. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* 280:745-747.
- Coop, J.D. y Givnish, T.H. 2007. Spatial and temporal patterns of recent forest encroachment in montane grasslands on the Valles Calderas, New Mexico, USA. *Journal of Biogeography* 34: 914-927.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, A., Pausas, J.G. y Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Coutts, M.P. 1987. Developmental processes in tree root systems. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 761-767.
- Cox, R., Parr, T.W. y Plant, R.A., 1988. Water use and water-use-efficiency of perennial ryegrass swards as affected by height and frequency of cutting and seed rate. *Grass and Forage Science* 44: 97-104.
- Crawley, M.J., Brown, S.L., Heard, M.S. y Edwards, G.R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* 2: 140-148.
- Cronk, Q.C.B. y Fuller, J.L. 1995. *Plant invaders*. Chapman & Hall, London.
- Cuevas, Y. y Zalba, S.M. 2004. Banco de semillas de *Pinus halepensis*, una especie invasora del pastizal pampeano. Libro de resúmenes II Reunion Binacional de Ecología, Mendoza, Argentina, p. 251.
- Cuevas, Y.A. 2005. Plan de manejo de *Pinus halepensis* para el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional de Córdoba. 84 pp.
- Cushman, J.H., Tierney, T.A. y Hinds, J.M. 2004. Variable effects of feral pig disturbances on native and exotic plants in a California grassland. *Ecological Applications* 14: 1746-1756.
- Damhoureyeh, S.A. y Hartnett, D.C. 2002. Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany* 89: 1634-1643.
- D'Antonio, C.M., Mack, M.M. y Dudley, T.L. 1999. Disturbance and biological invasion: direct effects and feedbacks. Pp: 413-452. En: Walker, L.R. (ed.). *Ecosystem of the World N° 16: Ecosystem of Disturbed Ground*. Elsevier Press, Amsterdam.
- Daskalidou, E.N. y Thanos, C.A. 1996. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *International Journal of Wildland Fire* 6: 59-66.
- Daskalidou, E.N. y Thanos, C.A. 2004. Post-fire regeneration of Aleppo pine –the temporal pattern of seedling recruitment. *Plant Ecology* 171: 81-89.
- Davis, M.R. y Lang, M.H. 1991. Increased nutrient availability in topsoils under conifers in the South Island high country. *New Zealand Journal of Forest Science* 21: 165-179.

- Davis, M.R., Grace, L.J. y Horrel, R.F. 1996. Conifer establishment in South Island high country: influence of mycorrhizal inoculation, competition removal fertilizer application and animal exclusion during seedling establishment. *New Zealand Journal of Forestry Science* 26: 380-394.
- Davis, M.A., Wrage, K. J. y Reich, P.B. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86: 652-661.
- Davis, M.A., Grime, J.P. y Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Davis, M.A. y Thompson, K. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of American* 81:226-230
- Debain, S., Curt, T. y Lepart, J. 2005. Indirect effects of grazing on the establishment of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra*. *Ecoscience* 12: 192-201.
- De Blois, S., Brisson, J. y Bouchard, A. 2004. Herbaceous cover to control tree invasion in rights-of-way: ecological concepts and applications. *Environmental Management* 33: 606-619.
- De Clerck-Floate, R. 1997. Cattle as dispersers of hound's tongue on rangelands in southeastern British Columbia. *Journal of Range Management* 50: 239-243.
- de Mazancourt, C. y Loreau, M. 2000. Effect of herbivory and plant species replacement on primary production. *The American Naturalist* 155: 735-754.
- De Pietri, D.E. 1992. The search for ecological indicators: is it possible to biomonitor forest system degradation caused by cattle ranching activities in Argentina? 1992. *Vegetatio* 101: 109-121.
- Despain, D.G. 2001. Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *Forest Ecology and Management* 141: 59-68.
- de Villalobos A.E., Peláez D.V. y Elia O.R. 2005. Factors related to establishment of *Prosopis caldenia* Burk. seedlings in central rangelands of Argentina. *Acta Oecologica* 27: 99-106.
- Di Castri F. 1989. History of Biological Invasions with special emphasis on the Old World. Pp: 1-30. En: Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Krüger, F.J., Rejmanek, M. y Williamson M. (eds.) *Biological Invasions: A Global Perspective*, SCOPE 37 John Wiley & Sons Ltd Chichester.
- Distel, R.A., Peláez, D.V., Bóo, R.M., Mayor, M.D. y Elía, O.R. 1996. Growth of *Prosopis caldenia* seedling in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. *Journal of Arid Environments* 32: 251-257.
- Duarte, L.D., Dos-Santos, M. M., Hartz, S.M. y Villar.D.V. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grasslands in south Brasil. *Austral Ecology* 31:520-528.
- Dukes, J.S. y Mooney, H.A.1999. Does global change increase the success of biological invaders? *TREE* 14: 135-139.
- Dunwiddie, P.W. 1977. Recent tree invasion in subalpine meadows in the Wind River Mountains, Wyoming. *Arctic and Alpine Research* 9: 393-399.
- Dussart, E., Lerner, P. y Peinetti, R. 1998. Long term dynamics of 2 populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *Journal of Range Management* 51: 685-691.
- Dyer M. I., Turner C. L. y Seastedt T. R. 1993 Herbivory and its consequences. *Ecological Applications* 3:10-16.

- Eddelman, L.E., Miller, P.M., Miller, R.F. Dysart, P.L. 1994. Western *Juniperus* woodlands (of the Pacific Northwest). Science Assessment. Interior Columbia Basin Ecosystem Management Project. [http://www.sagebrushsea.org/threat\\_juniper\\_invasion.htm](http://www.sagebrushsea.org/threat_juniper_invasion.htm)
- Elton, C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- Eriksson, O. y Ehrlen, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Facelli, J.M. y Pickett, S.T.A. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*. 57: 1-32.
- Fahnestock J.T. y Detling J.K. 1999 The influence of herbivory on plant cover and species composition in the Pryor Mountain Wild Horse Range, USA. *Plant Ecology* 144: 145-157.
- Ferrandis, P., de las Heras, J., Martínez-Sánchez, J.J. y Herranz, J.M. 2001. Influence of a low-intensity fire on a *Pinus halepensis* Mill. forest seed bank and its consequences on the early stages of plant succession. *Israel Journal of Plant Science* 49: 105-114.
- Ferraro, D.O. y Oosterheld, M. 2002. Effect of defoliation in grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133.
- Fiori, S.; A.L. Scorolli y S.M. Zalba. 1997. Plan de Manejo para el Parque Provincial E. Tornquist. Ministerio de Asuntos Agrarios, Buenos Aires.
- Fisher, M. y Wipf, S. Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows. *Biological Conservation* 104:1-11.
- Foster, B.L. y Gross, K.L. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*: 79: 2593-2602.
- Frangi, J.L. y Bottino, O. 1995. Las comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana. *Revista de la Facultad de Agronomía (UNLP)* 71: 93-133.
- García, F., Carrére, P., Soussana, J.F y Baumont, R. 2003. How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass Forage Science* 58: 138-150.
- Gasque, M. y García-Fayos, P. 2004. Interaction between *Stipa tenasissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189: 251-261.
- Gauch, H. G. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Structure*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gill, D. S. y Marks, P. L. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New-York. *Ecological Monographs* 61: 183-205.
- Golubiewski, N. E. y Hall-Beyer, M. 2007. Woody encroachment in the southwestern United States. En: *Encyclopedia of Earth*. Cutler J. Cleveland (ed). Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment. Washington, D.C  
[http://www.eoearth.org/article/Woody encroachment in the southwestern United States](http://www.eoearth.org/article/Woody_encroachment_in_the_southwestern_United_States)
- Gower, S.T. 2008. Are horses responsible for introducing non-native plants along forest trails in the eastern United States? *Forest Ecology and Management* 256: 997-1003.

- Grigulis, K., Sheppard, A. W., Ash, J. E. y Groves, R. H. 2001. The comparative demography of the pasture weed *Echium plantagineum* between its native and invaded ranges. *Journal of Applied Ecology* 38: 281–290.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, Second Edition, John Wiley and Sons (eds.), Chichester,
- Grosholz, E.D. 2005. Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *PNAS* 102: 1088-1091
- Grotkopp, E., Rejmanek, M. y Rost, T.L. 2002. Toward a casual explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 Pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* 159: 396-419.
- Guerrero, P.C. y Bustamante, R.O. 2007. Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantations in Chile? Evidence from field and laboratory experiments. *Forest Ecology and Management* 253: 97-102.
- Guo, Q., Qian, H., Ricklefs, R.E. y Xi, W. 2006. Distribution of exotics plants in eastern Asia and North America. *Ecology Letters* 9: 827-834.
- Gurevitch, J., Morrison, J.A. y Hedges, L.V. 2000. The interaction between competition and predation: A meta-analysis of field experiments. *The American Naturalist* 155: 435-453.
- Hanks, J.P. y Dick-Peddie, W.A. 1974. Vegetation patterns of the White Mountains, New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 18: 371-381.
- Hanley, M.E. y Fenner, M. 2001. Growth of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) deprived of single mineral nutrients. *Journal of Mediterranean Ecology* 2: 107-112.
- Hannah, L., Carr, J.L. y Lankerani A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation* 4: 128-155.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Hayashi, M., Fujita, N. y Yamauchi A. 2007. Theory of grazing optimization in which herbivory improves photosynthetic ability. *Journal of Theoretical Biology* 248: 367-376.
- Haywood, J.D. 2000. Mulch and hexazinone herbicide shorten the time longleaf pine seedlings are in the grass stage and increase height growth. *New Forester* 19: 279-290.
- Henning-Server, N., Eshel, A. y Ne'eman, G. 1996. pH and osmotic potential of pine ash as post-fire germination inhibitors. *Physiological Plantarum* 96: 71-76.
- Hester, A.J., Mitchell, F.J.G. y Kirby, A.J. 1999. Effects of season and intensity of sheep grazing on tree regeneration in a British upland woodland. *Forest Ecology and Management* 88: 99-106.
- Hickman, K.R.; Hartnett, D.C.; Cochran, R.C. y Owensby, C.E. 2004. Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management* 57: 58-65.
- Higgins, S.I. y Richardson, D.M. 1998. Pine invasion in the southern hemisphere: modeling interaction between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology* 135: 79-93.
- Higgins, S.I., Richardson, D.M., Cowling, R.M. y Trinder Smith, T.H. 1999. Predicting the landscape distribution of invasive alien plant and their threat to native plant diversity. *Conservation Biology* 13: 303-313.

- Hobbs, R.J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. Pp. 389-405. En: Drake, J.A., Mooney, H.J. Di Castri, F. Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M. y Williamson, M. (eds.). *Biological invasions. A global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Hobbs, R.J. 1991. Disturbance, a precursor to weed invasion in native vegetation. *Plant Protection Quarterly* 6: 99-104.
- Hobbs, R. J. y Mooney, H. A. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 72:59-68.
- Hobbs, R.J. y Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasions: implication for conservation. *Conservation Biology*. 6: 324-337.
- Hobbs, R.J. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60: 695-713.
- Hobbs, R.J. 2000. Land use change and invasion. Pp: 385-421. En: Mooney, H.A. y Hobbs, R.J. (eds.). *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- Hobbs, R.J. 2001. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing and biotic invasions in Southwestern Australia. *Conservation Biology* 15: 1522–1528.
- Hohhot Declaration 2008. World Temperate Grasslands Conservation Initiative. XXI International Grasslands Congress/VIII International Rangeland Congres. Junio 2008, Hohhot, China.
- Holecheck, J. L., Pieper R. D. y Herbel C. H.. 1989. *Range Management Principles and Practices*. Prentice Hall, New Jersey.
- Holmgren, M. 2002 Exotic herbivores as drivers of plant invasions and switch to ecosystem alternative states. *Biological Invasions* 4: 25-33.
- Holt, J.A., Bristow, K.L. y McIvor, J.G. 1996. The effects of grazing pressure on soil animals and hydraulic properties of two soils in semi-arid tropical Queensland. *Australian Journal of Soil Research* 34: 69-79.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S., Koide, R., Mooney, H. y Vitousek, P. 1990. Effects of soils resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 77: 478-491.
- Hunter, G.G. y Douglas, M.H. 1984. Spread of exotics conifers on south island rangelands. *New Zealand Journal of Forestry* 29: 78-96.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Husheer, S. W., Robertson, A. W., Coomes, D.A. y Frampton, C.M. 2006. Herbivory and plant competition reduce mountain beech seedling growth. *Plant Ecology* 183: 245-256.
- Huston, M.A. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance and competition. *Diversity and Distribution* 10: 167-178.
- Hutchings N.J. y Gordon I.J. 2001. A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. *Ecological Modelling* 136: 209-222.
- Itzhaki, I., Henig-Sever, N. y Ne' eman, G. 2000. Soil seed bank in Mediterranean Aleppo pine forests: the effect of heat, cover and ash on seedlings emergence. *Journal of Ecology* 88: 667-675.
- Jackson, R.B., Mooney, H.A. y Schulze, E.-D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 7362–7366.

- James, S.E., Pärtell, M., Wilson, S.D. y Peltzer, D.A. 2003. Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest. *Journal of Ecology* 91: 234-239.
- Johnson, B. E., y J. H. Cushman. 2007. Influence of a large herbivore reintroduction on plant invasions and community composition in a California grassland. *Conservation Biology* 21:515-526.
- Johnson I.R. y Parsons A.J. 1985. Use of a model to analyse the effects of continuous grazing management on seasonal patterns of grass production. *Grass and Forage Science* 40: 449-458.
- Johnstone, I.M. 1986. Plant invasions windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews* 6: 369-394.
- Jordon, D., Ponder, J.F., Hubbard, V.C., 2003. Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity. *Applied Soil Ecology* 23: 33-41.
- Keane, R.M. y Crawley, N.J. 2002. Exotic plants invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-170.
- Köchy, M. y Wilson, S. D. 2000. Competitive effects of shrubs and grasses in prairie. *Oikos* 91: 385-395.
- Kolb, P.F. y Robberecht, R. 1996. *Pinus ponderosa* seedling establishment and the influence of competition with the bunchgrass *Agropyron spicatum*. *International Journal of Plant Science* 157: 509-515.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecological methodology*. Addison-Wesley, California.
- Kristensen, M. J. y Frangi, J. L. 1995a. La Sierra de la Ventana: una isla de biodiversidad. *Ciencia Hoy* 5: 25-34.
- Kristensen, M. J. y Frangi, J. L. 1995b. Mesoclimas de Pastizales de la Sierra de la Ventana. *Ecología Austral* 5: 5-64.
- Krivánek, M. y Pysek, P. 2006. Predicting invasión by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europa). *Diversity and Distributions* 12: 231-327.
- Kuiters, A.T. y Slim, P.A. 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse grazing: the role of bramble as facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181: 239-251.
- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland. A review. *Annales Zoologici Fennici* 31: 35-51.
- Lanta, V. y Leps, J. 2008. Effect of plant species richness on invasibility of experimental plant communities. *Plant Ecology* 198: 253-263.
- Landsberg, J., Lavorel, S. y Stol, J. 1999. Grazing Response Groups among Understorey Plants in Arid Rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10: 683-696.
- Laycock, W.A. 1994. Implications of Grazing vs. No Grazing on Today's Rangelands. Pp: 250-280. En Vavra, M., Laycock, W.A. y Peiper, R.D. (eds.). *Ecological Implication of Livestock Herbivory in the West*. Society for Range Management. Denver, CO.
- Ledgard, N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 141: 43-57.

- Leege, T.A., Herman, D.J. y Zamora, B. 1981. Effects of cattle grazing on Mountain Meadows in Idaho. *Journal of Range Management* 34: 324-328.
- Legendre, P. y Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Leonard, S.G. y Karl, M.G. 1995. Rangeland ecology and grazing management: Pp.: 763-792. En: *Landscape Dynamics*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Walla Walla.
- Leonard, S. y Kirkpatrick, J.B. 2004 Effects of grazing management and environmental factors on native grassland and grassy woodland, Northern Midlands, Tasmania. *Australian Journal of Botany* 52: 529-542.
- Lepart, J. y Debussche, M. 1992. Human impacts on landscape of patterning: Mediterranean examples. Pp: 46-106. En: Hansen, A.J. y Di Castri, F. (eds.). *Landscape boundaries, consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer, New York.
- Le Maitre, D.C., van Wilgen, B.W., Chapman, R.A. y McKelly, D.H. 1996. Invasive plants and water resources in the Western Cape Province, South Africa: modeling the consequences of a lack of management. *Journal of Applied Ecology* 33: 161-172.
- Le Maitre, D.C. 1998. Pines in cultivation: a global view. Pp: 407-431. En: Richardson, D.M. y Higgins, S.I. (eds.). *Ecology and Biogeography of *Pinus**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leriche, H., Le Roux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L. y Loreau, M. 2001. Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grasslands? *Oecologia* 129: 114-124.
- Leriche, H., Le Roux, X., Desnoyers, F., Benest, D., Simioni, G. y Abbadie, L., 2003. Grass response to clipping in an African savanna: testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Applications* 13: 1346–1354.
- Lever, C. 1994 *Naturalized animals. The ecology of successfully introduced species*. Poised Natural History. London.
- Levin, S.A. 1993. Grazing theory and rangeland management. *Ecological Applications* 3: 1-2.
- Levine, J.M. y D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invisibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Lindenmayer, D.B., McCarthy, M.A., Parris, K.M. y Pope, M.L. 2000. Habitat fragmentation, landscape context and mammalian assemblages in southeastern Australia. *Journal of Mammalogy* 81: 787-797.
- Liu, Z., Li, Z., Dong, M., Nijs, I., Bogaert, J., and El-Bana, M.I. 2007. Small-scale spatial associations between *Artemisia frigida* and *Potentilla acaulis* at different intensities of sheep grazing. *Applied Vegetation Science* 10: 139-148.
- Lockwood, J.A. y Lockwood, J.R. 1993. Catastrophe theory: a unified paradigm for rangeland ecosystems dynamics. *Journal of Range Management* 46: 282-288.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 133-137.
- Long, M.A. y Grassini, C. M. 1997. Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Ministerio de Asuntos Agrarios, Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional del Sur, Argentina.
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80: 1522-1536.

- Loreti, J., Oesterheld, M. y Sala, O.E. 2001. Intraspecific variation in the resistance to defoliation in a grass that evolved under light grazing pressure. *Plant Ecology* 157:197-204.
- Louda, S.M., Potvin, M.A. y Collinge, S.K. 1990. Predispersal seed predation, postdispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings of a native thistle in Sandhills prairie. *American Midland Naturalist* 124: 105-113.
- Loucougaray, G., Bonis, A. y Bouzillé J.-B. 2004. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation* 116: 59-71.
- Loydi, A. y Zalba, S.M. 2009. Feral horses dung piles as invasion windows for alien plants in natural grasslands. *Plant Ecology* 201: 471-480.
- Mack, R. N. 1989. Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: Characteristics and consequences. Pp: 155-179. En: *Biological invasions: a global perspective*. Drake, J. A., Mooney, H. A., DiCasti, F., Groves, R. H., Kruger, F.J., Rejmanek M. y Williamson M. (eds). Wiley & Sons, Chinchester.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. y Bazzaz, F. 2000. Invasiones biológicas: Causas, epidemiología, consecuencias globales y control. *Tópicos en Ecología* 5: 2-21.
- Malo, J.E., Jiménez, E. y Suárez, F. 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in the Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322-328.
- Malo, J.E. y Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seeds dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Maron, J.L. y Jefferies, R.L. 1999. Bush lupine mortality, altered resources availability, and alternative vegetation states. *Ecology* 80: 443-454.
- Martinez-Vilalta, J. y Piñol, J. 2002. Drought induced mortality and hydraulic architecture in pine population in NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.
- Martino, D. 2004. Conservación de praderas del cono sur: Valoración de las áreas protegidas. *Ecosistemas* 2004/2 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/042/informe1.htm>).
- Marty, J.T. 2005. Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. *Conservation Biology* 19: 1626-1632.
- Matteucci, S. D. y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie de biología. Monografía no.22. EUDEBA.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J., Ghersa, C.M. y León, R.J.C. 2001 Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* 128: 594-602.
- McCreary, D.D. y George, M.R. 2005. Managed grazing and seedling shelters enhanced oaks regeneration on rangelands. *California Agriculture* 59: 217-222.
- McCune, B. y Grace, J.B. 2002 *Analysis of Ecological Communities*, MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- McIntyre, S., Lavorel, S. y Tremont, R.L. 1995. Plant life history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-40.
- McKenney, D.W., Hopkin, A.A., Campbell, K.L., Mackey B.G. y Footitt, R. 2003. Opportunities for improved risk assessments of exotic species in Canada using bioclimatic modeling. *Environmental Monitoring and Assessment* 88: 445-461.

- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113: 691-703.
- McNaughton, S.J., 1985. Ecology of a grazing system: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- McNaughton, S. J., Banyikwa, F.F. y McNaughton, M.M.. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology* 79: 587-592.
- Metzger, K.L., Coughenour, M.B., Reich, R.M. y Boone, R.B. 2005. Effects of seasonal grazing on plant species diversity and vegetation structure in a semi-arid ecosystem. *Journal of Arid Environments* 61: 147-160.
- Milchunas, D.G; Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effect of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-363.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. y Burke, I.C. 1998. Livestock grazing animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship with ecosystem function. *Oikos* 3: 65-74.
- Mitchell, C.E. y Power, A.G. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625-627.
- Molinillo, M. y Monasterio, M. 1997. Pastoralism in paramo environments: practices, forage, and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17: 197-211.
- Mordelet, P. y Le Roux, X. 2006. Tree/grass interactions. Pp: 139-161. En: Lamto: structure, functioning, and dynamics of a savanna ecosystem. Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X. y Lepage, M. (eds). Springer Verlag, Ecological Studies, 179, New York,
- Moretto, A.S. y Distel, R.A. 1999. Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Journal of Arid Environments* 42: 167-175.
- Mortenson, S.G. y Mack, R.N. 2006. The fate of alien conifers in long-term plantings in the USA. *Diversity and Distributions* 12: 456-466.
- Mulholland, B. y Fullen, M.A. 1991. Cattle trampling and soil compaction on loamy sands. *Soil Use and Management* 7:189-193.
- Nai-Begraglio, M.; Pucheta, E. y Cabido, M. 2002. El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña de Centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 613-623.
- Naveh, Z. 1973. The ecology of fire in Israel. Pp: 133–170. En: Proceedings 13th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference, Tallahassee, Florida,
- Noy-Meir, I. y Briske, D.D. 1996. Fitness components of grazing-induced population reduction in a dominant annual, *Triticum dicoccoides* (wild wheat). *Journal of Ecology* 84: 439-448.
- Nuñez, C.I. y Nuñez, M.A. 2006. Do exotic conifer plantations constitute a threat to native *Austrocedrus* forests? Abstract of Workshop on Forest Fragmentation in South America, Bariloche, Argentina.
- Oesterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia* 92: 313–316.

- Olf, H. y Ritchie, M.E. 1998 Effects of herbivores on grassland plant diversity. *TREE* 13: 261-265.
- Olson, B.E. y Wallander, R.T. 1997. Biomass and carbohydrates of spotted knapweed and Idaho fescue after repeated grazing. *Journal of Range Management* 50: 409-412.
- Paige, K.N. y Whitham, T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129: 407-416.
- Painter, E.L. y Belsky, A.J. 1993. Application of herbivore optimization theory to rangelands of the western United State. *Ecological Applications* 3: 2-9.
- Parker, J.D., Burkepile, D.E. y Hay, M.E. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311: 1459-1461.
- Parodi, L.R. 1942. ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonaerense? *Revista del Centro de Estudiantes de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Buenos Aires* 30:387-390.
- Pauchard, A., Cavieres, L., Bustamante, R., Becerra, P. y Rapoport, E. 2004. Increasing the understanding of plant invasions in southern South America: first symposium of Alien Plant Invasions in Chile. *Biological Invasions* 6: 255-257.
- Peláez, D.V., Bóo, R.M., Elia, O.R. y Mayor, M.D. 1994. Water relations between shrubs and grasses in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 27:71-78.
- Pellerin, S., Huot, J. y Coté, S.D. 2006. Long term effects of deer browsing and trampling of the vegetation of peatlands. *Biological Conservation* 128: 316-326.
- Peltzer, D.A. y Köchy, M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89: 519-527.
- Peng, Y., Jiang, G.M., Liu, X.H., Niu, S.L., Liu, M.Z. y Biswas, D.K. 2007. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of four plant species with grazing intensities in Hunshandak sandland, China. *Journal of Arid Environments* 70: 304-315.
- Peña, E. y Pauchard, A. 2001. Coníferas introducidas en áreas protegidas: un riesgo para la biodiversidad. *Bosque Nativo* 30: 3-7.
- Pérez, C.A. 1995. Productividad en pastizales serranos a lo largo del gradiente altitudinal. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 232 pp.
- Peterson, D.L., Price, K.P. y Martinko, E.A. 2002. Investigating grazing intensity and range condition of grasslands in northeastern Kansas using Landsat Thematic Mapper Data. *Geocarto Internacional* 17: 1-11.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. J. Wiley & Sons, New York.
- Pietola, L., Horn, R. y Yli-Halla, M. 2005. Effects of trampling by cattle on hydraulic and mechanical properties of soil. *Soil and Tillage Research* 82: 99-108.
- Prach, K. 1996. Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study. *Journal of Vegetation Science* 7: 681-684.
- Prévosto, B., Hill, D.R.C. y Coquillard, P. 2003. Individual-based model of *Pinus sylvestris* invasions after grazing abandonment in the French Massif Central. *Plant Ecology* 168: 121-137.
- Prieur-Richard, A.-H. y Lavorel S. 2000. Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* 25: 1-7.

- Pucheta E., Cabido M., Díaz S. y Funes G. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of Central Argentina. *Acta Oecologica* 19: 97-105.
- Puettmann, K. J. y Saunders, M. R. 2001. Patterns of growth compensation in eastern white pine (*Pinus strobus* L.): the influence of herbivory intensity and competitive environments. *Oecologia* 129: 376-384.
- Rejmánek, M. 1989. Invasibility of plants communities. Pp. 369-388 En: Drake, J.A., Mooney, H.J. Di Castri, F. Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M. y Williamson, M. (eds.). *Biological invasions. A global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Rejmánek, M. y Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Rejmánek, M. y Richardson, D.M. 2003. Invasiveness of conifers: Extent and possible mechanisms. *Proceedings of the Fourth International Conifer Conference. Acta Horticulturae* 615:375-380.
- Ricci, S. 1992. Relaciones entre la vegetación y la actividad agropecuaria en el área de Sierra de la Ventana. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 171 pp.
- Richardson, D.M. y Bond, W.J. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *The American Naturalist* 137: 639-668.
- Richardson, D.M., Williams, P.A. y Hobbs, R.J. 1994. Pine invasion in the Southern Hemisphere: determinants of spread and variability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- Richardson, D.M. 1998a. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12:18-26.
- Richardson, D.M. (Ed.). 1998b. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, New York.
- Richardson, D.M. y Higgins, S.I. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. Pp: 450-473. En: Richardson, D.M. y Higgins, S.I. (eds.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge..
- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. y West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6:93-107.
- Richardson, D.M. y Rejmánek, M. 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions* 10: 321-331.
- Richardson, D.M., van Wilgen, B.W. y Nuñez, M.A. 2008. Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biological Invasions* 10: 573-577.
- Robinson, G.R., Quinn, J.F. y Stanton, M.L. 1995. Invasibility of experimental habitat island in a California winter annual grassland. *Ecology* 76: 786-794.
- Rogers, W.E. y Siemann, E. 2002. Effects of simulated herbivory and resources availability on native and invasive exotic tree seedlings. *Basic and Applied Ecology* 3: 297-307.
- Rouget, M., Richardson, D.M., Milton, S.J. y Polakow, D. 2001. Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecology* 152: 79-92.
- Sala, O.E., Oesterheld, M., León, R.J.C. y Soriano, A. 1986 Grazing effects upon plant community structure in subhumid grassland of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.

- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., MacNaughton, S.J., Rusch, G. y Xinshi, Z. 1996 Biodiversity and ecosystems functioning in grasslands. Pp: 129-149. En: Functional roles of biodiversity: a global perspective. Mooney, H.A., Cushman, J.H., Medina, E., Sala, O.E. y Schulze, E.D. (eds.) Wiley and Sons, London.
- Sarasola, M.M., Rush, V.E., Schlichter, T.M., y Ghersa, C.M. 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepas y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral* 16: 143-156.
- Schiffman, P.M. 1997. Animal-mediated dispersal and disturbance: driving forces behind alien plant naturalization. Pp: 87-94. En: Luken, J.O. & Thieret, J.W (eds.). *Assessment and management of plant invasions*. Springer-Verlag, New York.
- Scholes, M.C. y Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Scholes, M.C. y Nowicki, T.E. 1998. Effects of pines on soil properties and processes. Pp: 3-46. En: Richardson, D.M. y Higgins, S.I. (eds.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schupp, E.W. y Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- Scorolli, A. 1999. Demografía y áreas de actividad de una población de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Magister en Biology. Universidad Nacional del Sur, Argentina.
- Scorolli, A. 2007. Dinámica poblacional y organización social de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist Doctorado en Biología. Universidad Nacional del Sur. Argentina.
- Scott, D., Welch, D., Thurlow, M. y Elston, D.A. 2000. Regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural pinewood in NE Scotland following reduction in grazing by *Cervus elaphus*. *Forest Ecology and Management* 130: 199-211.
- Shatford, J., Hibbs, D. y Norris, L. 2003. Identifying plant communities resistant to conifer establishment along utility rights-of-way in Washington and Oregon, US. *Journal of Arboriculture* 29: 172-176.
- Sher, A.A. y Hyatt, L.A. 1999. The disturbed resource-flux invasions matrix: A framework for patterns of plants invasions. *Biological Invasions* 1: 107-114.
- Siegel-Issem, C.M., Burger, J.A., Powers, R.F., Ponder, F. y Patterson, F.C. 2005. Seedling root growth as a function of soil density and water content. *Soil Science Society of America* 69: 215-226.
- Simberloff, D. y Von Holle, B. 1999. Positive interactions of non-indigenous species: invasion meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Simberloff, D., Relva, M.A. y Nuñez, M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasión in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4: 35-53.
- Simberloff, D. 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17:83-92.
- Smith M. y Knapp, A. 1999. Exotic plant species in C4 dominated grassland: invisibility, disturbance and community structure. *Oecologia* 120: 605-612.
- Snedecor G.W. y Cochran W.G. 1980. *Statistical Methods*. 7<sup>th</sup> edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa.

- Sokal, R.R. y Rolf, F.J. 1979. Biometry. First edition. W.H. Freeman and Co. New York
- Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, M.A., Cahuepé, M.A., Scaglia, O.A., Velásquez, C.A. y Lemcoff, M.H. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp: 367-407 .En: Coupland, R.T. (ed.) Ecosystems of the world. Natural grasslands. Introduction and western Hemisphere. Elsevier, New York.
- Smith, M.D. y Knapp, A.K. 1999. Exotic plant species in a C-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia* 120: 605-612
- Smith, R.S., Shiel, R.S., Millward, D. y Corkhill, P. 2000. The interactive effects of management on the productivity and plant community structure of an upland meadow: an 8-year field trial. *Journal of Applied Ecology* 37: 1029-1043.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Spegazzini, C. 1896. Contribución al estudio de la flora de la Sierra de la Ventana. Ministerio de Obras Públicas. Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Stadler, J., Trefflich, A., Klotz, S. y Brandl, R. 2000. Exotic plant species invade diversity hot spots: The alien flora of Northwestern Kenya. *Ecography* 23: 169-176
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E.D. y Kigel, J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37: 224-237.
- Stohlgren, T.J., Schell, L.D. y Vandell Heuvel, B. 1999. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in rocky mountain grassland *Ecological Application* 9: 45-64.
- Stohlgren, T.J., Chong, G.W., Schell, L.D., Rimar, K.A., Otsuki, Y. Lee, M., Kalkhan, M.A. y Villa, C.A. 2002. Assessing vulnerability to invasion by nonnative plant species at multiple scales. *Environmental Management* 29: 566-577.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D. y Kartesz, J. 2003. The rich get richer: Pattern of plant invasion in United States. *Frontiers in Ecology and Environment* 1: 11-14.
- Strang, R. M. 1974. Some man-made changes in successional trends on the Rhodesian Highveld. *Journal of Applied Ecology* 11: 249-263.
- Stringham, T.K., Krueger, W.C., y Shaver, P.L. 2003. State and transition modeling: An ecological process approach. *Journal of Range Management*. 56: 106-113.
- Suero, T., 1972. Compilación geológica de las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires. Ministerio de Obras Públicas, LEMIT, División Geología. *Anales* 3: 135-147.
- Sword, M.A. y Haywood, J.D. 2006. Fine root production and carbohydrate concentrations of mature longleaf pine (*Pinus palustris* P. Mill.) as affected by season of prescribed fire and drought. *TREE* 20: 165-175.
- Symstad, A.J., Tilman, D., Willson, J., y Knops, J.M.H. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81:381-397.
- Symstad, A.J. 2000. A test of the effects of functional groups richness and composition on grassland invisibility. *Ecology* 81: 99-109.
- Tapias, R., Gil, L., Fuentes-Utrilla, P. y Pardos, J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster*, Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Ecology* 89: 629-638.

- Taylor, A.H. 1990. Tree invasion in meadows of Lassen Volcanic National Park, California. *Professional Geographer* 42: 457-470.
- Thanos, C.A. 2000. Ecophysiology of seed germination in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. Pp: 37-50. En: Ne'eman, G. y Trabaud, L. (eds.). *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Thanos, C.A., Daskalakou, E.N. y Nikolaidou, S. 1996. Early post-fire regeneration of a *Pinus halepensis* forest on Mount Párnis, Greece. *Journal of Vegetation Science* 7:273-280.
- Thanos, C.A. y Daskalakou, E.N. 2000. Reproduction in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. Pp: 79-90. En: Ne'eman, G. y Trabaud, L. (eds.). *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman, D. 1997. Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92.
- Todd, S.W. y Hoffman, M.T. 1999. A fence-line contrast effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology* 142: 169-178.
- Trabaud, L., Martínez-Sánchez, J.J., González-Ochoa, A.I., Ferrandis, P., Herranz, J.M. 1997. Vegetation epigee et banque de semences du sol: le contribution a la stabilité cyclique des pinèdes mixte de *Pinus halepensis* et *P. pinaster*. *Canadian Journal of Botany* 75: 1012-1021.
- Vail, S.G. 1992. Selection for overcompensatory plant responses to herbivory: a mechanism for the evolution of plant-herbivore mutualism. *The American Naturalist* 13: 1-8.
- Vale, T.R. 1987. Vegetation change and park purposes in the high elevations of Yosemite National Park, California. *Annals of the Association of American Geography* 77: 1-18.
- Vallentine, J.F. 1990. *Grazing management*. Academic Press, San Diego.
- Van Auken, O.W. 2000. Shrub invasion of North American semiarid grassland. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 197-215.
- Vance, N.C. y Zaeer, J.B. 1991. The influence of drought stress and low irradiance on plant water relations and structural constituents in *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology* 8: 175-184.
- Van de Koppel, J. y Rietkerk, M. 2000. Herbivore regulation and irreversible vegetation change in semi-arid grazing systems. *Oikos* 90: 253-261.
- Vandenberghe, C., Freléchoux, F. y Buttler, A. 2008. The influence of competition from herbaceous vegetation and shade on simulated browsing tolerance of coniferous and deciduous saplings. *Oikos* 117: 415-423.
- Vavra, M., Parks, C.G. y Wisdom, M.J. 2007. Biodiversity, exotic plants, and herbivory: The good, the bad and the ungulate. *Forest Ecology and Management* 246: 66-72.
- Vazquez, D.P. y Simberloff, D. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters* 6: 1077-1083.
- Vesk, P.A. y Westoby, M. 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38: 897-909.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L. y Westbrooks, R. 1996. Biological invasion as a global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.

- Walker, B.H., Ludwig, D., Holling, C.S. y Peterman, R.M. 1981. Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology* 69: 473-498.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Edinburgh: Oliver and Boyd
- Wang, Y., Shiyomi, M., Tsuiki, M., Tsutsumi, M., Yu, X. y Yi, R. 2002 Spatial heterogeneity of vegetation under different grazing intensities in the Northwest Steppe of China. *Agriculture Ecosystem Environment* 90: 217-229.
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I. y Ghani, A. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forest: aboveground and belowground consequence. *Ecological Monographs* 71: 587-614.
- Watkinson, A.R. y Ormerod, S.J. 2001. Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology* 38: 233-237.
- Weding, D.A. y Tilman, D. 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274: 1720-1723.
- Weltz, M.A., Kidwell, M.R. y Fox, H.D. 1998. Influence of abiotic and biotic factors in measuring and modeling soil erosion on rangelands: state of knowledge. *Journal of Range Management* 51: 482-495.
- Westoby, M.; Walke, B. y Noy-Mei, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
- Wiegand, T. y Milton, S.J. 1996. Vegetation change in semiarid communities. *Plant Ecology* 125: 169-183.
- Williams, M.C. y Wardle, G.M. 2007. *Pinus radiata* invasion in Australia: Identifying key knowledge gaps and research directions. *Austral Ecology* 32: 721-739.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Zalba, S.M. 1994. Plantas leñosas exóticas del Parque Provincial Ernesto Tornquist: evaluación de impacto y propuesta de control. Tesis Magister en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. 125 pp.
- Zalba, S.M. y Villamil, C.B. 2002. Woody plant invasions in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4: 55-72.
- Zalba, S.M., Cuevas, Y.A. y Bóo, R.M. 2007. Invasion of *Pinus halepensis* Mill. following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. *Journal of Environmental Management* 88: 549-556.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 4th edition, Prentice Hall (Ed), New Jersey.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J. y Mooney, H.A. 2001 Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 454-459.
- Zavaleta, E. S. y Hulvey, K. B. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* 306:1175-1177.
- Zhang, J.Y., Wang, Y., Zhao, X., Xie, G. y Zhang, T. 2005. Grassland recovery by protection from grazing in a semi-arid sandy region of northern China. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 48: 277-28.
- Ziller, S.R. y Galvão, F. O processo de degradação da Estepe Gramíneo-Lenhosa no Paraná por contaminação biológica de *Pinus elliotti* e *P. taeda*. *Revista Floresta* 32: 41-47.

## Apéndices

### Apéndice I

Cobertura promedio de las especies registradas en las áreas bajo pastoreo (AP) y en las áreas clausuradas al pastoreo de los caballos cimarrones (AC). Cada especie está asignada a uno de los siguientes grupos funcionales: gramíneas y graminoides (gramíneas anuales y perennes, y otras monocotiledóneas) (G); gramíneas cespitosas perennes (GP); hierbas dicotiledóneas perennes (LP); hierbas dicotiledóneas anuales (LA); leñosas (sufrútices y arbustos) (A) y hierbas en rosetas (R).

	Cobertura promedio (%)		Grupo funcional
	AP	AC	
<i>Abutilon terminale</i>	20	20	LP
<i>Acmella decumbens</i>	10	25	LP
<i>Adesmia pampeana</i>	-	10	LP
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	-	10	LP
<i>Aristida spagazzinii</i>	60	40	G
<i>Arjona tuberosa</i>	-	5	LP
<i>Baccharis artemisioides</i>	-	10	LP
<i>Baccharis articulata</i>	5	10	LP
<i>Baccharis crispa</i>	-	20	LP
<i>Bromus catharticus</i>	-	30	G
<i>Calotheca brizoides</i>	-	80	G
<i>Calystegia sepium</i>	10	30	LP
<i>Carex sp</i>	-	5	G
<i>Cerastium mollissimum</i>	20	20	LP
<i>Chaptalia runcinata</i>	30	10	LP
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	70	40	G
<i>Chevreulia acuminata</i>	10	30	LP
<i>Convolvulus hermanniae</i>	15	5	LP
<i>Crepis vesicaria</i>	-	30	LP
<i>Cressa truxillensis</i>	10	20	LP
<i>Crocanthemum brasiliense</i>	10	10	LP
<i>Danthonia cirrata</i>	20	-	GP
<i>Daucus pusillus</i>	60	20	R
<i>Dichondra sericea</i>	50	25	P

<i>Discaria americana</i>	40	20	A
<i>Echium plantagineum</i>	60	5	R
<i>Eleusine tristachya</i>	10	10	G
<i>Eragrostis lugens</i>	-	15	G
<i>Erodium cicutarium</i>	5	25	LA
<i>Eryngium nudicaule</i>	30	30	LP
<i>Eryngium paniculatum</i>	-	30	LP
<i>Eupatorium buniifolium</i>	-	10	LP
<i>Euphorbia caespitosa</i>	5	-	LP
<i>Evolvulus sericeus</i>	10	20	P
<i>Facelis retusa</i>	-	20	LP
<i>Gamochaeta</i> sp	20	40	R
<i>Geoblasta pennicillata</i>	5	-	R
<i>Geranium albicans</i>	5	10	LP
<i>Gomphrena pulchella</i>	15	5	LP
<i>Helenium radiatum</i>	5	10	LP
<i>Heliotropium amplexicaule</i>	-	25	P
<i>Holocheilus brasiliensis</i>	5	-	LP
<i>Hordeum euclaston</i>	10	70	G
<i>Hybanthus parviflorus</i>	5	-	LP
<i>Hypochaeris variegata</i>	5	-	R
<i>Jarava juncoides</i>	-	70	GP
<i>Juncus</i> sp.	-	5	G
<i>Lathyrus tomentosus</i>	5	-	LP
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	10	20	A
<i>Medicago minima</i>	-	30	LA
<i>Melica argyrea</i>	20	50	G
<i>Mimosa rocae</i>	80	40	A
<i>Modiola caroliniana</i>	80	50	LP
<i>Nassella filiculmis</i>	-	50	GP
<i>Nassella neesiana</i>	-	90	GP
<i>Nassella tenuis</i>	20	65	GP
<i>Nassella trichotoma</i>	-	80	GP
<i>Noticastrum</i> sp	5	-	LP
<i>Oxalis articulata</i>	50	30	R
<i>Oxalis perdicaria</i>	-	20	R
<i>Pavonia cymbalaria</i>	50	30	LP
<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	10	15	LP
<i>Pfaffia gnaphaloides</i>	30	25	LP
<i>Piptochaetium hackelii</i>	90	50	GP
<i>Piptochaetium montevidense</i>	-	75	GP
<i>Piptochaetium stipoides</i>	-	100	GP
<i>Plantado berroi</i>	5	-	R
<i>Plantado lanceolata</i>	40	20	R
<i>Plantado myosuroides</i>	30	-	R
<i>Plantado patagonica</i>	20	15	R
<i>Poa lanuginosa</i>	5	40	GP
<i>Podocoma hirsuta</i>	-	10	LP
<i>Polygala</i> sp	-	5	LP
<i>Rhynchosia senna</i>	-	5	LP
<i>Scleranthus annuus</i>	-	20	LP
<i>Senecio madagascariensis</i>	5	-	LP
<i>Sherardia arvensis</i>	5	-	LA
<i>Silene gallica</i>	-	30	LA

Sisyrinchium minutiflorum	-	5	G
Sommerfeltia spinulosa	5	-	A
Stellaria media	5	-	LA
Tragia geraniifolia	-	10	LP
Vulpia bromoides	15	30	G
Wigginsia tephrocantha	10	5	R

La nomenclatura utilizada sigue la detallada en Zuloaga, F.O. Morrone, O. y Belgrano, M.J. 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis.

## Apéndice II

Análisis de Varianza para los datos de diversidad de especies (índice de Shannon-Wiener) en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
SE	1	0,41372031	0,41372031	6,10114278	0,01575172
HP	1	24,6730887	24,6730887	363,854601	1,06E-30
HP x SE	1	0,01375052	0,01375052	0,20277923	0,65376878
Error	76	5,15358261	0,0678103		
Total	79	30,2541422			

Análisis de Varianza para los datos de la riqueza de especies en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
SE	1	0,40739556	0,40739556	2,69787731	0,10461351
HP	1	24,1224485	24,1224485	159,745008	2,2914E-20
HP x SE	1	0,80511715	0,50310523	3,33169115	0,07188582
Error	76	11,4764531	0,15100596		
Total	79	36,8114143			

Análisis de Varianza para los datos de la uniformidad en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
SE	1	0,0028066	0,0028066	0,34823081	0,55686688
HP	1	2,32218247	2,32218247	288,125951	1,4218E-27
HP x SE	1	8,8683E-05	8,8683E-05	0,01100337	0,91673394
Error	76	0,61253027	0,00805961		
Total	79	2,93760803			

Análisis de Varianza para los datos de porcentaje de especies exóticas en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,8107957	0,8107957	33,5443135	1,4851E-07
HP	1	0,15433893	0,15433893	6,38532411	0,01358499
HP x SE	1	0,02172623	0,02172623	0,89885936	0,3460927
Error	76	1,83698716	0,02417088		
Total	79	2,82384802			

Análisis de Varianza para los datos de porcentaje de suelo desnudo en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,0092969	0,0092969	0,44299752	0,50769426
HP	1	8,90834503	8,90834503	424,482742	7,7448E-33
HP x SE	1	0,17480862	0,06987685	3,32963287	0,07197184
Error	76	1,59496289	0,02098635		
Total	79	10,6874134			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de gramíneas y graminoides en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	2,24268779	2,24268779	31,711706	2,8713E-07
HP	1	4,54987815	4,54987815	64,3354811	1,0038E-11
HP x SE	1	0,23009637	0,23009637	3,25357304	0,07523063
Error	76	5,37480615	0,07072113		
Total	79	12,5389107			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de gramíneas cespitosas perennes en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,87215155	0,87215155	9,38297377	0,00302892
HP	1	12,0457197	12,0457197	129,592927	4,3025E-18
HP x SE	1	0,34564869	0,34564869	3,71863424	0,05754336
Error	76	7,06423354	0,09295044		
Total	79	20,4207039			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de hierbas dicotiledóneas anuales en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,07068333	0,07068333	1,58356923	0,2120995
HP	1	0,0001183	0,0001183	0,00265034	0,95907692
HP x SE	1	0,00832593	0,00832593	0,18653177	0,66704186
Error	76	3,39229439	0,04463545		
Total	79	3,47142195			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de hierbas dicotiledóneas perennes en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,03845905	0,03845905	0,52760334	0,46984742
HP	1	0,2968831	0,2968831	4,07281273	0,04710793
HP x SE	1	0,02592103	0,02592103	0,35559961	0,55273238
Error	76	5,53993449	0,07289387		
Total	79	5,90119767			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de leñosas (sufrútices y arbustos) en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,01327937	0,01327937	0,38218292	0,53828559
HP	1	2,17958824	2,17958824	62,7289614	1,565E-11
HP x SE	1	0,01317188	0,01317188	0,37908921	0,53993063
Error	76	2,64070539	0,03474612		
Total	79	4,84674488			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de hierbas en rosetas en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
SE	1	0,08612171	0,08612171	0,52760334	0,46984742
HP	1	1,68750555	1,68750555	4,07281273	0,04710793
HP x SE	1	0,00304643	0,00304643	0,35559961	0,55273238
Error	76	2,43651489	0,03205941		
Total	79	4,21318858			

Análisis de Varianza para los datos de abundancia de hierbas con crecimiento postrado en los sitios de estudio (SE) con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
----------------------------	------------------------	--------------------------	-------------------------	----------	----------

	<b>libertad</b>	<b>Cuadrados</b>	<b>Medios</b>		
SE	1	0,00373651	0,00373651	0,06479359	0,79976137
HP	1	2,56249181	2,56249181	44,4353449	3,7138E-09
HP x SE	1	0,00252345	0,00252345	0,04375834	0,83486356
Error	76	4,38275832	0,05766787		
Total	79	6,9515101			

## Apéndice III

Análisis de Varianza para los datos de porcentaje de emergencia de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos (T).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
T	4	0,1307	0,0526	4,4401	0,0144
Error	15	0,2008	0,0134		
Total	19	0,3316			

Análisis de Varianza para los datos de porcentaje de supervivencia de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos (T).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
T	4	2,0751	0,5187	5,0552	0,0087
Error	15	1,5393	0,1026		
Total	19	3,6148			

Análisis de Varianza para los datos de la altura (cm) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos (T).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
T	3	3,1043	1,0347	22,30	3,38E-05
Error	12	0,5567	0,0463		
Total	15	3,6611			

Análisis de Varianza para los datos de longitud de raíz principal (cm) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos (T).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
T	3	7,4589	2,4863	16,52	0,0001
Error	12	1,8050	0,1504		
Total	15	9,2639			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos (T).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
T	3	307,30	102,43	36,55	2,581E-06
Error	12	33,62	2,80		
Total	15	340,91			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa subterránea (mg) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos (T).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
T	3	227,64	75,88	36,65	2,541E-06
Error	12	24,84	2,07		
Total	15	252,48			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) de los componentes de la vegetación herbácea (gramíneas y latifoliadas) CVH recolectada en otoño en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
CVH	1	7,40316206	7,40316206	55,9198752	1,31593E-06
HP	1	7,64747602	7,64747602	57,7653037	1,07119E-06
HP x CVH	1	18,6060039	18,6060039	140,540678	2,45326E-09
Error	16	2,11821991	0,13238874		
Total	19	35,7748619			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) de los componentes de la vegetación herbácea (gramíneas y latifoliadas) CVH recolectada en invierno en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
CVH	1	8328,25997	8328,25997	92,7846753	4,613E-08
HP	1	7471,5863	7471,5863	83,2405223	9,687E-08
HP x CVH	1	14449,1828	14449,1828	160,977531	9,1395E-10
Error	16	1436,14405	89,7590032		
Total	19	31685,1731			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) de los componentes de la vegetación herbácea (gramíneas y latifoliadas) CVH recolectada en primavera en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
CVH	1	7250,432	7250,432	26,6270235	9,4887E-05
HP	1	10764,8	10764,8	39,5334489	1,0817E-05
HP x CVH	1	18240,8	18240,8	66,9888651	4,1191E-07
Error	16	4356,736	272,296		
Total	19	40612,768			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) de los componentes de la vegetación herbácea (gramíneas y latifoliadas) CVH recolectada en verano en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
CVH	1	22398,1245	22398,1245	51,7367913	2,1418E-06
HP	1	21353,1125	21353,1125	49,3229478	2,8774E-06
HP x CVH	1	38115,1805	38115,1805	88,0411723	6,6128E-08
Error	16	6926,792	432,9245		
Total	19	88793,2095			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) del estrato gramíneo en respuesta a los tratamientos de defoliación (TD) el área clausurada al pastoreo de los caballos cimarrones.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
TD	2	65512,7893	32756,3947	41,0783132	4,2853E-06
Error	12	9568,96	797,413333		
Total	14	75081,7493			

## Apéndice IV

Análisis de Varianza para los datos de porcentaje de emergencia de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	0,3039	0,3039	46,7350	6,449E-09
OP	3	0,0846	0,0282	4,3384	0,0080
HP x OP	3	0,0688	0,0229	3,5282	0,0205
Error	56	0,3641	0,0065		
Total	63	0,8214			

Análisis de Varianza para los datos de porcentaje de supervivencia de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	4,0359	4,0359	71,999	1,23E-11
OP	3	0,7396	0,2465	4,3983	0,0075
HP x OP	3	0,5767	0,1922	3,4293	0,0233
Error	56	0,3641	0,0065		
Total	63	8,4914			

Análisis de Varianza para los datos de la altura (cm) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	4,0359	4,0359	71,999	1,23E-11
OP	3	0,7396	0,2465	4,3983	0,0075
HP x OP	3	0,5767	0,1922	3,4293	0,0233
Error	56	0,3641	0,0065		
Total	63	8,4914			

Análisis de Varianza para los datos de la longitud de raíz principal (cm) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	14,5691829	4,85639431	41,1560072	3,4798E-14
OP	3	8,59589689	8,59589689	72,8468019	1,0265E-11
HP x OP	3	10,4821773	2,4940591	21,1361574	1,09E-07
Error	56	6,60798022	0,11799965		
Total	63	30,5212778			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa aérea (mg) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	200,545964	66,8486548	64,6203783	3,4876E-18
OP	3	1496,77305	1496,77305	1446,88088	1,0696E-41
HP x OP	3	131,896143	43,965381	42,4998762	1,8769E-14
Error	56	57,9310237	1,03448257		
Total	63	1887,14618			

Análisis de Varianza para los datos de biomasa subterránea (mg) de las plántulas de *Pinus halepensis* en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	401,103804	133,701268	73,3068016	2,1965E-19
OP	3	291,777953	291,777953	159,978352	4,7236E-18
HP x OP	3	102,330359	34,1101196	18,7021694	1,5789E-08
Error	56	102,136103	1,82385898		
Total	63	897,348218			

Análisis de Varianza para los datos de altura (cm) de la vegetación gramínea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en otoño en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	24,04058	24,04058	261,9991	8,87E-23
OP	3	75,6339	25,2113	274,7579	1,85E-33
HP x OP	3	16,09933	5,366443	58,48459	2,94E-17
Error	56	5,138461	0,091758		
Total	63	120,9123			

Análisis de Varianza para los datos de altura (cm) de la vegetación gramínea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en invierno en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	30,25555	30,25555	319,3034	8,44E-25
OP	3	78,02496	26,00832	274,4801	1,9E-33
HP x OP	3	16,33818	5,446061	57,47526	4,24E-17
Error	56	5,306272	0,094755		
Total	63	129,925			

Análisis de Varianza para los datos de altura (cm) de la vegetación gramínea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en primavera en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	20,4304	20,4304	367,4678	2,84E-26
OP	3	84,24338	28,08113	505,0761	1,69E-40
HP x OP	3	18,06721	6,022404	108,3209	2,71E-23
Error	56	3,113478	0,055598		
Total	63	125,8545			

Análisis de Varianza para los datos de altura (cm) de la vegetación herbácea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en verano en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	6,590319	6,590319	100,2865	4,34E-14
OP	3	92,86356	30,95452	471,0424	1,11E-39
HP x OP	3	6,217112	2,072371	31,53577	4,52E-12
Error	56	3,680036	0,065715		
Total	63	109,351			

Análisis de Varianza para los datos de la cobertura aérea de la vegetación herbácea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en otoño en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	3,80086171	3,80086171	62,5597564	1,0896E-10
OP	3	0,67960097	0,22653366	3,72859933	0,01627635
HP x OP	3	0,7373084	0,24576947	4,04520848	0,01130071
Error	56	3,40231913	0,0607557		
Total	63	8,62009022			

Análisis de Varianza para los datos de la cobertura aérea de la vegetación herbácea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en invierno en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

Fuente de Variación	Grados libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	F	P
HP	1	2,65820766	2,65820766	45,0857362	1,024E-08
OP	3	1,52604341	0,50868114	8,62771702	8,4509E-05
HP x OP	3	0,69129701	0,23043234	3,90835209	0,01322608
Error	56	3,3017012	0,05895895		
Total	63	8,17724928			

Análisis de Varianza para los datos de la cobertura aérea de la vegetación herbácea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en primavera en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
HP	1	3,56933078	3,56933078	79,8626235	2,2837E-12
OP	3	0,61613365	0,20537788	4,59526382	0,00604181
HP x OP	3	0,52956232	0,17652077	3,94959529	0,01261286
Error	56	2,50282942	0,04469338		
Total	63	7,21785617			

Análisis de Varianza para los datos de la cobertura aérea de la vegetación herbácea en respuesta a los tratamientos de oportunidad de pastoreo (OP) (sin pastoreo, siempre pastoreados, pastoreado durante otoño e invierno exclusivamente, pastoreado durante primavera y verano exclusivamente) registrada en verano en las áreas con distinta historia de pastoreo (HP).

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
HP	1	3,78606516	3,78606516	81,8058442	1,5273E-12
OP	3	1,3218734	0,44062447	9,52061179	3,5358E-05
HP x OP	3	1,34824543	0,44941514	9,7105527	2,947E-05
Error	56	2,59174208	0,04628111		
Total	63	9,04792608			