



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**Tesis Doctor en Biología**

**HETEROGENEIDAD DE LA VEGETACIÓN EN EL ECOTONO ENTRE LAS  
PROVINCIAS FITOGEOGRÁFICAS DEL MONTE Y PATAGÓNICA.  
DESCRIPCIÓN Y FACTORES ASOCIADOS.**

**Ana Isabel Casalini**

**BAHÍA BLANCA**

**ARGENTINA**

**2016**

## **PREFACIO**

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 25 de Octubre de 2011 y el 28 de Marzo de 2016 de presentación de la tesis a la misma Secretaría, bajo la dirección del Dr. Alejandro Jorge Bisigato, del Centro Nacional Patagónico (CONICET), y de la Dra. Paula Daniela Pralongo.



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR  
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

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

**Certifico que fueron incluidos los cambios y correcciones sugeridas por los jurados**

**Firma del Director**

A Zule

## **Agradecimientos**

A Ita, por su sonrisa eterna, mi fuente de energía.

A Andrés, por su corazón infinito.

A mis padres en especial y a mis hermanos, cuñados y tíos, regalos de la vida, siempre alentando y apoyando.

A Mateo, el estímulo para el último empujón.

A Ana María, Javier, Yoye, Santi, Oli y Gaby, ejemplo de fortaleza y lucha.

A Alejandro Bisigato, por su paciencia, por escucharme y transmitirme confianza e impulso, también por saber entender las eventualidades que pudo generar una becaria embarazada y con un bebé, gracias por permitirme no descuidar lo importante.

A Paula Pratolongo, por aceptar dirigirme a la distancia y en un ambiente que no conocía tanto, por sus aportes concentrados pero muy intensos e importantes, por sus consejos, su buena predisposición y honestidad.

A Valentín Simpson, que desinteresadamente me permitió la entrada a su estancia y estuvo siempre atento a asistirme cuando surgieron inconvenientes.

A Pablo Bouza, por estar siempre dispuesto a ayudar y por montones de enseñanzas en teoría y práctica geológica.

A Fla, Lalo, Guada y Cintia por las mejores jornadas en el Monte.

A todos los que me ayudaron en las campañas, Lucas, Colo, Ile, Marina, Claudia, Cristian, Romi. Colo gracias también por tu ayuda con el riego cuando tuve que viajar.

A Claudia, Lina, Estela y Romina por enseñarme y ayudarme con las técnicas de laboratorio.

A Julio Lancelotti y Patricia Dell'Arciprete por su asesoramiento desinteresado y paciente con el R y en métodos estadísticos, por esto también un especial agradecimiento a Gustavo Pazos.

A Gabriela Massafarro, por los dibujos en Corel.

A Vicky, por tenerme en cuenta cada vez que encontraba bibliografía o datos que sabía que me podían ayudar.

A Ani por su ayuda botánica siempre entusiasta.

A Fernando Jaguer, Leonardo Hardtke y Lucas Bandieri, por su invaluable ayuda informática, por esto también otro agradecimiento a Clara y a Gaby.

Al personal de automotores, siempre dispuestos a intentar reordenar las campañas que el clima no permitía concretar.

A Romina, Hebe e Ile por bancarme en el día a día, aunque no fueran los mejores.

A Zulma por alentarme, cuidarme y por hacer más confortables los días

A Marlene, Juli, Tomás, Fer y Cecilia por la buena onda.

A Natalia, por su amistad y asesoramiento con los datos climáticos

A Cheli, por estar siempre dispuesto a dar una mano o una oreja.

A “la vecindad” (Naty, Omar, Sil, Dami, Ochi, Pepe) que nos recibió en Madryn como familia postiza y a los que vinieron después y se sumaron a compartir la vida hogareña (Andre, Colo, Eli, Diego, Mili, Mirsha, Marina).

A Geor, Maju, Anahí, Cintia y Flavia, mis terapeutas y consejeras vía mail.

A Aye, por invitarme a compartir juntas los primeros años de estudiantes y acompañar con el corazón desde la cercanía o desde la distancia.

A Paz, Sole e Idi, por estar siempre.

A Magalí por sus mates, consejos, orejas y palabras de aliento, por ser una vecina de hierro.

A los chicos del espacio becarios por dedicar parte de su preciado tiempo para todos y pensar siempre en dar más.

Al CENPAT por darme un lugar de trabajo.

Al CONICET por otorgarme dos becas que me permitieron concretar mi doctorado.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, que en el marco del PICT 2012 No 2436 “*Heterogeneidad de la vegetación en el ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica: importancia de la redistribución de agua de lluvia a escala de paisaje*” financió gran parte de esta tesis doctoral.

A la Universidad del Sur, especialmente al personal del Departamento de Biología, siempre atentos y cordiales cuando necesité ayuda con los trámites, especialmente a Amelia, Sergio, Lucas y Joaquín.

A los miembros del jurado, M. Cabido, D. Peláez y P. Villagra, por sus enriquecedores aportes. Sus comentarios ayudaron a mejorar sustancialmente la versión final de este manuscrito.

A todos los que a lo largo de la historia Argentina lucharon y luchan por la educación pública y gratuita y a quienes apostaron y apuestan al desarrollo de la ciencia en el país.

Finalmente a todos a quienes seguramente me estoy olvidando de nombrar y ayudaron a concretar esta tesis.

¡Gracias!

## **RESUMEN**

La heterogeneidad de la vegetación y la ambiental se encuentran estrechamente relacionadas. Los gradientes ambientales que surgen de la combinación de diversos factores bióticos y abióticos dentro de un área explican frecuentemente el patrón espacial observado en la vegetación. La importancia de los distintos factores como responsables de la heterogeneidad de la vegetación varía a distintas escalas. A su vez, el rol que cumplan los factores ambientales sobre el patrón de la vegetación dependerá también del ensamble de especies bajo consideración.

Procesos como la erosión y la redistribución de agua y otros materiales son controlados por gradientes topográficos definidos por la geomorfología. Estos gradientes determinan la habitabilidad de los ambientes por distintas especies. En los ecotonos, el efecto de estos factores adquiere especial relevancia. Allí, las especies están restringidas a áreas fragmentadas en las que la combinación de los distintos factores define ambientes similares a su bioma núcleo.

En el NE de Chubut, dentro del ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica, la coexistencia espacial de comunidades características de ambas Provincias Fitogeográficas ha dado lugar a discrepancias entre autores en cuanto a la ubicación del límite entre ellas. Esta zona ecotonal coincide con la presencia de sistemas entrelazados de paleocauces y barras pertenecientes a un antiguo abanico aluvial generado por un complejo paleodrenaje del Río Chubut.

A nivel regional se han descripto las comunidades típicas de ambas Provincias Fitogeográficas: la comunidad de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp., típica del Monte Austral y la comunidad de *Chuquiraga avellanadae*, característica de aquellas áreas más relacionadas a la Provincia Fitogeográfica Patagónica.

Los objetivos de esta tesis fueron: 1) describir la heterogeneidad espacial de la vegetación en un área dentro del ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica y las principales variables ambientales asociadas a esa heterogeneidad y 2) evaluar el establecimiento de las especies características de ambas Provincias Fitogeográficas en distintos suelos presentes en el área.

Para lograr estos objetivos se llevaron a cabo censos de vegetación y muestreos de suelo superficial en geoformas contrastantes (paleocauces y barras). Se evaluó la distribución de los arbustos dominantes en general y de las especies en particular en relación a algunas variables topográficas. Además, se realizaron calicatas en ambas geoformas y se registraron

tanto la precipitación como el potencial de agua en el suelo a diferentes profundidades. Por otro lado, se analizaron indicadores espectrales de humedad del suelo para cada estación del año a partir de las imágenes satelitales. Asimismo, se desarrollaron dos experimentos bajo condiciones controladas de invernáculo con el objeto de evaluar el establecimiento de *C. avellanae* y *L. divaricata* en diferentes micrositos de ambas geoformas (paleocauces y barras) bajo distinta disponibilidad hídrica.

En este estudio la distribución de las comunidades se asoció fuertemente a la geomorfología. A escala de paisaje, las dos geoformas principales fueron dominadas por comunidades diferentes y presentaron suelos de origen y características distintas.

La comunidad de *C. avellanae* dominó los paleocauces, topográficamente más bajos. Estos presentaron desarrollo de horizontes argílicos, mayor contenido de materia orgánica, de sales y de yeso, y mayor humedad a lo largo de todo el año. Esta comunidad presentó mayor cobertura vegetal y raíces que exploraron principalmente los primeros 40 cm de profundidad del suelo.

La comunidad de *L. divaricata* dominó las barras, topográficamente más altas con suelos de textura más gruesa, mayor contenido de gravas y carbonatos, y menor humedad. Esta comunidad presentó menor cobertura vegetal y raíces que se extienden a mayor profundidad aunque en superficie su abundancia es menor. Además, en esta comunidad se observó que la densidad de raíces acompañó a las variaciones en la densidad aparente del suelo.

En la zona de estudio la diferente distribución de las especies entre geoformas sería fruto de procesos que operan durante etapas tempranas de la vida de las plantas y no consecuencia de mortalidad diferencial luego de un establecimiento homogéneo. A escala de mayor detalle, se observó una influencia favorable de los montículos asociados a los parches de vegetación sobre el establecimiento y el crecimiento de *L. divaricata* y *C. avellanae*, lo que está en concordancia con trabajos previos realizados en zonas áridas y semiáridas.

La conjunción de tendencias hacia una temperatura media anual mayor y precipitaciones menores en pulsos más intensos pronosticada en los escenarios de clima futuro para la región intensificaría el patrón observado a escala de paisaje. Aunque esta tendencia no sería favorable para ninguna especie en las barras, perjudicaría más a *C. avellanae* en esta geoforma. Por otro lado, pulsos intensos de lluvia podrían aumentar los procesos de escorrentía favoreciendo a *C. avellanae* en los paleocauces.

De acuerdo a los resultados de este estudio en el extremo sur del ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y la Patagónica la coexistencia en el espacio de

horizontes no relacionados pedogenéticamente da lugar a suelos con distintas propiedades, las cuales controlan los patrones de vegetación a través de su efecto sobre el establecimiento de las plántulas.

## **ABSTRACT**

Vegetation is closely related to environmental heterogeneity. Environmental gradients that result from the interaction among different biotic and abiotic factors frequently explain vegetation patterns, especially in arid and semiarid environments. The relative influence of the different factors responsible for vegetation patterns depends on the scale, and also on the assemblage of species taken into consideration.

Erosion processes, as well as redistribution of water and other materials are controlled by topographic gradients defined by geomorphology. These gradients define the environmental suitability for the different species, and become particularly relevant in ecotones, where species are constrained to fragmented areas similar to their core biome.

In Northeastern Chubut Province, characteristic species of both the Monte and Patagonic Phytogeographic Provinces coexist in a wide ecotone, causing that different authors disagree on the boundary location between units. Landscape structure in this ecotone is defined by anastomosing systems of paleochannels and bars, part of an ancient alluvial fan of the Chubut River.

At a regional scale, two plant communities were described: a community of *Larrea divaricata* and *Stipa* spp., typical of the Southern Monte, and a community of *Chuquiraga avellanadae*, which is more related to the Patagonia Phytogeographic Province.

The objectives of this thesis were: 1) to describe the spatial heterogeneity of vegetation at the southern Monte-Patagonia ecotone and the main environmental variables associated with this heterogeneity, and 2) to evaluate the establishment of characteristic species of both Phytogeographic Provinces, in different soils present in the area.

To meet the objectives, vegetation and soil surveys were performed at contrasting landforms (bars and paleochannels). The distribution of dominant shrubs, irrespective of the species, was evaluated in relation to topographic variables, followed by the evaluation of species distribution. In addition, superficial soil samples, as well as samples from soil pits were taken in both landforms. Precipitation and soil water potential at different depths were also recorded in both landforms, and satellite spectral indices of soil moisture were seasonally analyzed. Finally, seedling establishment in different soils was evaluated by means of two factorial experiments developed under controlled greenhouse conditions.

Our results confirmed the existence of a regional ecotone, where plant communities typical from the Monte and Patagonia Phytogeographic Provinces coexist at the landscape scale. In the study area, the presence of this ecotone can be attributed to geomorphology,

since soils from the different landforms differed in their origin and characteristics, and were occupied by different plant communities.

The community of *C. avellaneda* dominated on paleochannels, which were topographically lower, presented argilic horizons, and had higher organic matter, salt and gypsum contents, as well as higher humidity throughout the year. Within this community, vegetation cover was higher and root systems developed through the upper 40 cm of soil.

In contrast, *L. divaricata* dominated on bars, which were topographically higher and had coarser soils, with higher gravel and carbonate contents, and lower humidity. This community presented a lower vegetation cover and root systems that developed to a greater depth. Root development was scarce near the surface, and increased with bulk density.

Species distribution in the study area would be a consequence of processes operating at early stages in plant life cycle, instead of differential mortality patterns after a homogeneous establishment. A positive effect of soil mounds was observed on seedling establishment and growth, at scales of greater detail.

Climate change scenarios predicted higher mean temperatures and lower precipitation, distributed in fewer and more intense rain pulses. Under these conditions, the observed landscape pattern would be intensified. In bars, the predicted trends would be unfavourable for all species, but the effects on *C. avellaneda* would be comparatively worse, reducing its competitive pressure on *L. divaricata* in this landform. On the other hand, the higher intensity of rain pulses could increase rainfall runoff processes favouring *C. avellaneda* in paleochannels.

According to these results, at the southern end of the ecotone between Monte and Patagonic Phytogeographic Provinces, the spatial coexistence of pedogenetically unrelated horizons results in soils with different properties, which control vegetation patterns in the study area through their effects on seedling establishment.

## **ÍNDICE**

Introducción general.....	1
Área de estudio.....	6
Objetivos .....	9
Hipótesis y predicciones.....	9
Capítulo 1: <i>Influencia de la geomorfología en la heterogeneidad de la vegetación en el ecotono Monte Patagonia.</i>	
1.1. Introducción.....	10
1.2. Materiales y métodos	
1.2.1. Censos de vegetación.....	11
1.2.2. Mapeo de individuos y relevamiento topográfico .....	13
1.2.3. Estimación de la cobertura vegetal en las diferentes geoformas a partir de imágenes satelitales .....	15
1.3. Resultados	
1.3.1. Descripción de las comunidades.....	16
1.3.2. Distribución de las especies dominantes a lo largo del gradiente topográfico .....	18
1.3.3. Indicadores espectrales de la cobertura vegetal en las diferentes geoformas .....	21
1.4. Discusión .....	23
Capítulo 2: <i>Factores edafológicos asociados a la heterogeneidad de la vegetación en el ecotono Monte-Patagonia</i>	
2.1. Introducción.....	25
2.2. Materiales y Métodos	
2.2.1. Estudio de perfiles de suelo .....	27
2.2.2. Distribución vertical de las raíces en ambas geoformas .....	27
2.2.3. Mediciones de precipitación y humedad de suelo en el campo.....	28
2.2.4. Medición estacional de la humedad del suelo superficial a través de imágenes satelitales .....	28
2.2.5. Análisis de suelo superficial y de la distribución de la vegetación en el gradiente ambiental .....	29
2.3. Resultados	
2.3.1. Descripción de los perfiles de suelo .....	30
2.3.2. Distribución vertical de las raíces en ambas geoformas .....	33

2.3.3. Variación temporal de la humedad de suelo en ambas geoformas .....	34
2.3.4. Indicadores espectrales estacionales de humedad del suelo .....	35
2.3.5. Caracterización del suelo superficial y su relación con la distribución de la vegetación .....	37
2.4. Discusión .....	38
<i>Capítulo 3: Importancia de los factores edáficos y la disponibilidad hídrica en el establecimiento de las especies dominantes de cada comunidad</i>	
3.1. Introducción.....	42
3.2. Materiales y métodos	
3.2.1. Recolección de suelo y semillas .....	44
3.2.2. Preparación del suelo para los experimentos y análisis de las propiedades físicas y químicas de cada tipo de suelo .....	45
3.2.3. Experimento 1: Emergencia de las plántulas en cada tipo de suelo .....	45
3.2.4. Experimento 2: Establecimiento, supervivencia y variables biométricas en plantas creciendo en cada tipo de suelo y bajo distintos regímenes de suministro hídrico .....	47
3.2.5. Análisis estadístico .....	49
Escribir el título del capítulo (nivel 3).....	
3.3. Resultados	
3.3.1. Variables edafológicas.....	50
3.3.2. Emergencia de las plántulas en cada tipo de suelo.....	52
3.3.3. Establecimiento de plántulas y supervivencia de plantas creciendo en cada tipo de suelo y bajo distintos regímenes de suministro hídrico .....	52
3.3.4. Variables biométricas en plantas creciendo en cada tipo de suelo y bajo distintos regímenes de suministro hídrico.....	54
3.4. Discusión .....	57
Discusión integradora.....	62
Conclusión.....	67
Bibliografía.....	68

## Índice de Figuras

<b>Figura I.1.</b> Mapa Fitogeográfico de Argentina según Cabrera.....	2
<b>Figura I.2.</b> Área de estudio.....	6
<b>Figura I.3.</b> Individuo de <i>L. divaricata</i> y detalle de sus hojas y flor .....	7
<b>Figura I.4.</b> Individuo de <i>C. avellaneda</i> y detalle de su inflorescencia .....	8
<b>Figura 1.1.</b> Detalle del potrero y ubicación de los censos.....	12
<b>Figura 1.2.</b> Dendrograma de censos .....	16
<b>Figura 1.3.</b> Distribución de arbustos de <i>L. divaricata</i> y <i>C. avellaneda</i> junto a los mapas de elevación y de rugosidad para cada parcela .....	19
<b>Figura 1.4.</b> Intensidad de arbustos relativa al sitio para cada parcela .....	20
<b>Figura 1.5.</b> Regiones de alta y baja intensidad de <i>L. divaricata</i> relativa a <i>C. avellaneda</i> .....	20
<b>Figura 1.6.</b> NDVI para el área de estudio en distintas estaciones y períodos .....	22
<b>Figura 2.1.</b> Representación esquemática de los perfiles de suelo .....	31
<b>Figura 2.2.</b> Distribución de raíces en profundidad y densidad aparente en ambas geoformas .....	33
<b>Figura 2.3</b> Precipitación y potenciales agua en el suelo tres profundidades en cada geoforma....	34
<b>Figura 2.4.</b> NDWI para el área de estudio en distintas estaciones y períodos.....	36
<b>Figura 2. 5.</b> Diagrama de ordenamiento producto del análisis de redundancia canónico .....	38
<b>Figura 3.1.</b> Esquema de diseño de los dos experimentos de invernáculo .....	46
<b>Figura 3.2.</b> Fotografías del experimento 1 .....	46
<b>Figura 3.3.</b> Fotografías del experimento 2 .....	47
<b>Figura 3.4.</b> Emergencia de plántulas en cada tipo de suelo para ambas especies .....	52
<b>Figura 3.5.</b> Establecimiento de plántulas en cada tipo de suelo para ambas especies.....	53
<b>Figura 3.6.</b> Supervivencia de juveniles en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico...53	
<b>Figura 3.7.</b> Biomasa total para cada especie en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico .....	54
<b>Figura 3.8.</b> Relación alométrica entre la biomasa subterránea y la biomasa total en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico para cada especie.....	55
<b>Figura 3.9.</b> Área foliar específica media (AFE) para cada especie en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico .....	56
<b>Figura 3.10.</b> Concentración foliar media de clorofilas para ambas especies en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico.....	57

**Índice de Tablas**

<b>Tabla 1.1.</b> Cobertura específica de paleocauces y barras .....	17
<b>Tabla 1.2.</b> Detalle y características topográficas de las parcelas.....	18
<b>Tabla 1.3.</b> Parámetros de los modelos para la distribución de <i>L. divaricata</i> ajustados para cada parcela .....	21
<b>Tabla 1.4.</b> NDVI para las distintas estaciones y períodos .....	22
<b>Tabla 2.1.</b> Características de los horizontes correspondientes a los perfiles analizados .....	32
<b>Tabla 2.2.</b> NDWI para las distintas estaciones y períodos .....	36
<b>Tabla 2.3.</b> Características fisicoquímicas del suelos superficial de paleocauces y barras.....	37
<b>Tabla 3.1.</b> Características físicas y químicas de los suelos utilizados en los experimentos de invernáculo .....	51

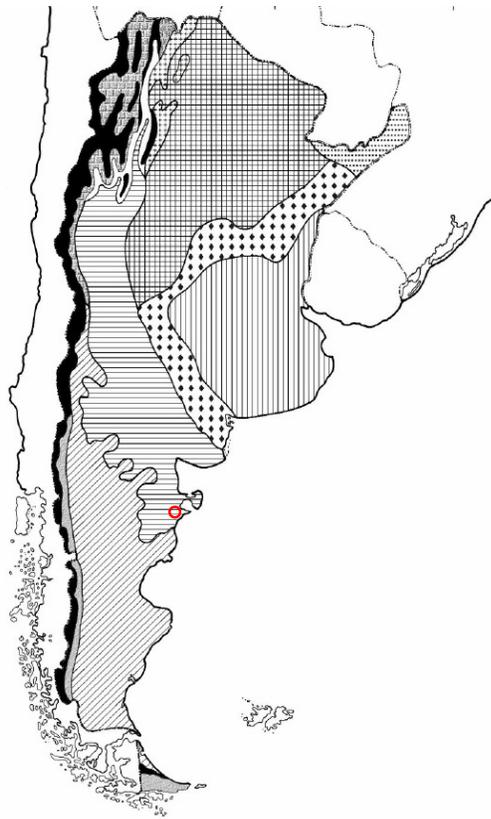
## **Introducción general**

La heterogeneidad de la vegetación se da a una multiplicidad de escalas, desde micrositio a región (Reynolds y Wu 1999, Bisigato y col. 2009). La importancia de distintos factores ambientales como responsables de esa heterogeneidad varía entre estas escalas (Wu 1999). Generalmente, a escalas de menor detalle (paisaje, región) son más importantes los factores abióticos como el clima, la geomorfología o los suelos (Ricklefs 1998); mientras que, a escalas de mayor detalle (parche, stand) suelen ser más relevantes los factores bióticos (Reynolds y Wu 1999). Los gradientes ambientales que surgen de la combinación de estos factores dentro de un área frecuentemente explican el patrón espacial observado en la vegetación (Chaneton 2005, Davies y col. 2007). A su vez, el rol que cumplan los factores ambientales sobre el patrón de la vegetación dependerá tanto de la escala como del ensamble de especies bajo estudio (Sebastiá 2004).

Los ecotonos son zonas de alta heterogeneidad espacial ubicados en la transición entre dos porciones de hábitat contrastantes (Holland y col. 1991, Cadenasso y col. 2003). En ellos, el efecto de la geomorfología sobre la vegetación es especialmente importante. Allí, las especies están restringidas por los factores ambientales, ocupando áreas fragmentadas similares a su bioma núcleo (Neilson 1993, Buxbaum y Vandervit 2007, Reed y col. 2009). A su vez, la existencia de estos ecotonos y su nivel de gradualidad pueden estar determinados por los gradientes generados a partir de la redistribución de agua y sedimentos entre geoformas. Así, los ecotonos abruptos se encuentran cuando la transición entre geoformas de erosión y acumulación involucra poca transferencia de materiales; mientras que, los ecotonos graduales existen dónde grandes cantidades de materiales son transferidas (Wondzell y col. 1996), formando complejos patrones que responden a las condiciones edáficas y crean mosaicos de distinto tipo de cobertura a diferentes escalas espaciales (Reed y col. 2009).

Diversos estudios han demostrado la importancia de tener en cuenta la heterogeneidad en la vegetación y en el ambiente al momento de comprender el funcionamiento de los ecosistemas áridos y su dinámica, principalmente ligada a los procesos de desertificación (Bestelmeyer y col. 2006, Peters y col. 2006) y al impacto que provocan las perturbaciones locales o globales (Lezama y col. 2006, Zeballos y col. 2014). Incluso, la descripción de esta heterogeneidad puede generar hipótesis acerca de cuáles son las variables ambientales que definen la estructura espacial y la dinámica de las comunidades vegetales (Watt 1947, Camarero y col. 2000, Liebhold y Gurevitch 2002).

En el NE del Chubut la coexistencia espacial de comunidades características de las Provincias Fitogeográficas (o Regiones Biogeográficas) del Monte y Patagónica ha dado lugar a discrepancias entre autores en cuanto a la ubicación de sus límites (Morello 1958). Algunos autores han sostenido que el NE del Chubut se encuentra enteramente dentro de la primera Provincia (Soriano 1950, Morello 1958, Abraham y col. 2009, Roig y col. 2009); mientras que, otros autores han propuesto que la zona se encuentra atravesada por el límite entre ambas Provincias (Cabrera 1978 en Soriano 1983, Rundel y col. 2007, Carrera y col. 2009). Incluso, el trabajo más citado al momento de hacer referencia a los sistemas fitogeográficos de Argentina, correspondiente a Cabrera 1976, es ambiguo respecto de este límite, existiendo incongruencias entre el relato y los límites trazados en el mapa (Fig. II). Simultáneamente este límite sufre variaciones en publicaciones del mismo autor correspondientes a diferentes fechas (Ribichich 2002).



**Figura I.1.** Clasificación cartográfica de Provincias Fitogeográficas según Cabrera (1976). El área con líneas horizontales corresponde a la Provincia Fitogeográfica del Monte, mientras que el área con líneas diagonales corresponde a la Provincia Fitogeográfica Patagónica. El círculo rojo señala el área de estudio.

A escalas de menor detalle, estas Provincias Fitogeográficas se diferencian fundamentalmente en la estacionalidad de las lluvias y la temperatura (Paruelo y col. 1998). Mientras que los ecosistemas patagónicos reciben la mayor parte de las precipitaciones en invierno, los ecosistemas del Monte la reciben en verano. Ello, sumado a la menor temperatura en los primeros, hace que la evapotranspiración potencial sea mayor en los segundos, lo que redundará en un mayor déficit hídrico (Burgos y Vidal 1951). Todo esto sugiere que las especies típicas del Monte estarían mejor adaptadas a tolerar la sequía que las patagónicas. Sin embargo, en el Monte Austral y la Patagonia Septentrional la precipitación no presenta una estacionalidad definida y las temperaturas son intermedias entre las zonas núcleo de cada Provincia Fitogeográfica, por lo que el clima no sería tan relevante como factor determinante del patrón.

En los ecosistemas áridos y semiáridos, como el área de estudio, el agua es la principal limitante de los procesos bióticos (Noy-Meir 1973). La disponibilidad de este recurso, junto a otros factores medioambientales, afecta la distribución de la vegetación principalmente a través de sus efectos sobre la germinación de las semillas, la supervivencia de las plántulas y su crecimiento y establecimiento (Schwinning y col. 2005). Aunque todos los sitios de un paisaje determinado reciben más o menos la misma precipitación, la cantidad de agua que ingresa al perfil (y que en definitiva es la que pueden utilizar las plantas) puede diferir grandemente entre ellos como consecuencia de la redistribución horizontal del agua y de las diferencias en el almacenamiento, retención y percolación en los distintos suelos.

La redistribución de agua y sedimentos a lo largo del relieve así como la heterogeneidad edáfica del paisaje son definidas por la geomorfología y determinan la distribución de las comunidades vegetales en el paisaje (McAuliffe 1994, Wonzell y col. 1996). Los límites topográficos de una cuenca de drenaje definen los límites físicos y la dirección del flujo superficial; y por lo tanto, controlan procesos geomorfológicos como la erosión, el transporte y la deposición de materiales. De esta manera, los puntos de inflexión de las pendientes frecuentemente marcan los límites entre suelos (Wysocki y col. 2011). Por ejemplo, el gradiente textural que existe a lo largo de una toposecuencia en los ambientes áridos y semiáridos (i.e. suelos más finos en posiciones bajas) resulta en gradientes de disponibilidad de agua en el suelo (Acebes y col. 2010).

La textura del suelo y otras características físico-químicas de los suelos imponen restricciones al almacenaje y al movimiento de agua en el suelo y, por lo tanto, a la oferta de agua para la vegetación (Fernández 2007). En suelos de textura fina la cantidad de agua retenida tanto a capacidad de campo como en el punto de marchitez permanente es mayor que

en suelos de textura gruesa. La diferencia de contenido hídrico entre estas dos medidas, que determina el volumen de agua disponible para las plantas (agua útil), tiende a ser máxima para suelos finos a francos (Fernández y Trillo 2005). Por su parte, la acumulación de carbonato de calcio disminuye la conductividad hidráulica y aumenta la retención de humedad (Bestelmeyer y col. 2006, Gutierrez-Jurado y col. 2006). A su vez, tanto la elevación del terreno como la humedad del suelo pueden determinar las propiedades químicas del suelo y el patrón de la vegetación en estos sistemas (Solon y col. 2007). Así, la geomorfología define gradientes topoedáficos que determinan la habitabilidad de los ambientes por distintas especies (Parker 1991, He y col. 2007).

La alta heterogeneidad espacial en los atributos del suelo es característica de muchos sistemas áridos (Bestelmeyer y col. 2006). En Argentina, diversos estudios realizados a escala de paisaje en diferentes ambientes de las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica asocian la heterogeneidad de la vegetación principalmente con variables geomorfológicas y edafológicas (Ares y col. 1990, León y col. 1998, Rundel y col. 2007). Por ejemplo, en los valles cordilleranos de la Patagonia se encuentran vegas de ciperáceas y gramíneas (Boelcke 1957, Cabrera 1976); mientras que, en el sureste del Chubut, donde disminuye la altitud y aumenta el porcentaje de arcilla y la salinidad, se encuentran especies nanofanerófitas como *Atriplex lampa* y *Chuquiraga avellanadae* (Rueter y Bertolami 2010). Por su parte, en el Monte Central se detectaron tres grandes unidades de vegetación, correlacionadas estrechamente con la textura del suelo: los matorrales abiertos de *Larrea divaricata* y *Aristida adscencionis* en los médanos, con suelos arenosos sueltos de origen eólico; el bosque abierto de *Prosopis flexuosa* en los suelos franco arenosos de los interfluvios y el matorral de *Larrea cuneifolia* y *Trichloris crinita* en los suelos más arcillosos (Rossi 2004).

A pesar de su importancia, los efectos de la topografía y del suelo sobre la dinámica de la vegetación y las interrelaciones entre la vegetación y la morfología del suelo en regiones áridas y semiáridas no han sido adecuadamente documentados (Gutierrez-Jurado y col. 2006). En la región se han descrito comunidades típicas de ambas Provincias Fitogeográficas. Por ejemplo, Bisigato y Bertiller (1997) describieron a la comunidad de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp., típica del Monte Austral. Igualmente, Beeskow y col. (1995) describieron la comunidad de *Chuquiraga avellanadae*, característica de aquellas áreas más relacionadas a la Provincia Fitogeográfica Patagónica. Regionalmente, ambas comunidades ocupan suelos distintos, siendo la principal diferencia entre ellos la presencia de horizontes argílicos en los suelos asociados a *C. avellanadae* (Chartier y Rostagno 2006, Bouza y col. 2007). A escalas de mayor detalle, es posible identificar, en ambas comunidades, dos micrositos; los montículos

asociados a arbustos y los intermontículos presentes entre ellos, con baja cobertura vegetal (Rostagno y del Valle 1988, Peter y col. 2012). El suelo superficial de los montículos presenta mayores concentraciones de nitrógeno y materia orgánica (Rostagno y col. 1991), y también mayor biomasa microbiana (Mazzarino y col. 1996).

Por otro lado, Hardtke y col. (2010) analizaron la distribución espacial de las comunidades mencionadas a escala regional empleando información satelital con resolución de 1 km, y concluyeron que la comunidad de *Larrea* ocupa áreas más altas, más alejadas del mar, con mayores temperaturas en verano y menores en invierno. Sin embargo, existe una amplia zona dónde ambas comunidades coexisten, desconociéndose su distribución a escala de mayor detalle (paisaje). Por otro lado, algunos trabajos muestran que la vegetación que ocupa las áreas más bajas del paisaje tiene un arreglo espacial distinto de aquel de la vegetación de áreas más altas (Ares y col. 2003, Bisigato y col. 2009), lo que podría deberse a que se trata de comunidades distintas.

Aunque numerosos trabajos han analizado la heterogeneidad de la vegetación en el ecotono bajo estudio, la mayoría de ellos estuvieron concentrados en evaluar el efecto del pastoreo y/u otros disturbios a escalas de más detalle (Bisigato y Bertiller 1997, Rostagno y col. 2006, Pazos y Bertiller 2008, Bär Lamas y col. 2013). No obstante, y a diferencia de lo que ocurre en otras regiones de la Diagonal Árida, son escasos los estudios destinados a evaluar la existencia o no de distintas comunidades vegetales y de su distribución en este paisaje (Bisigato y col. 2009). Un mejor entendimiento de los patrones ecotonales y de sus causas ayudaría a desentrañar los procesos que producen estos ecotonos y a generar hipótesis sobre su desarrollo (Malanson y col. 2001).

## Área de estudio

El área de estudio corresponde a la Formación Bajo Simpson (Fig. I2). Esta Formación se encuentra topográficamente por debajo de los Rodados Patagónicos y sus depósitos datan del Pleistoceno superior (Haller y col. 2000). Un complejo paleodrenaje del antiguo abanico aluvial del río Chubut dio origen al paleovalle que da nombre a esta Formación (González-Díaz y Di Tommaso 2011). En esta unidad de paisaje, constituida por depósitos de gravas con matriz arenosa (Bouza 2012), se observan discontinuidades litológicas propias de un sistema con hábito entrelazado, el cual es registrado por la presencia de paleocauces que alternan con barras fluviales, estas últimas constituidas por rasgos topográficos positivos. La ocurrencia de distintos procesos de erosión-sedimentación y pedogénesis en este sistema habrían dado lugar a la coexistencia de suelos no relacionados pedogenéticamente (Bouza com. pers).



**Figura I2.** Área de estudio. Se pueden apreciar las ciudades de Puerto Madryn y Trelew, el actual valle del Río Chubut (en verde oscuro al sur de Trelew), el paleovalle Simpson (flecha punteada roja) y la ubicación del potrero dónde se realizó el trabajo de campo (línea negra). El mapa inserto muestra la ubicación del área de estudio en la Patagonia.

El clima es árido, templado y ventoso. La temperatura media anual es 13.5°C y la precipitación media anual es 233,8 mm, con alta variación entre años y sin un patrón claro de estacionalidad (serie 1984-2013) (Laboratorio de Climatología CENPAT-CONICET Puerto Madryn).

La cobertura de plantas se distribuye en forma de parches asociados a montículos que contienen uno o más arbustos y debajo de los cuales crecen otros grupos funcionales tales como gramíneas, hierbas y micrófitas (Rostagno y del Valle 1988, Cecchi y col. 2001, Peter y

col. 2012). Estos montículos, también llamados islas o parches, se originan en muchos sistemas áridos a partir de la erosión y depósito diferencial de sedimentos en el terreno y de los disturbios bióticos y están dispersos en una matriz de suelo desnudo, los intermontículos (Bisigato y Bertiller 1997).

Este trabajo se enfocó en el estudio de la distribución de dos especies, *Larrea divaricata* y *Chuquiraga avellanadae*. Estas especies dominan cada una de las comunidades características de las dos Provincias Fitogeográficas del ecotono Monte-Patagonia bajo estudio.

### ***Larrea divaricata* Cav., Zygophyllaceae**

Esta especie se distribuye desde Perú hasta la Patagonia chilena y argentina, en la región seca del oeste. En la Patagonia argentina se la halla desde Mendoza y el límite S de Buenos Aires, hasta Chubut (Correa 1988). De hábito arbustivo perenne, sus individuos alcanzan hasta los 3 m de altura (Fig. I3). Ellos son característicamente ramosos, con tallos



**Figura I3.** Individuo de *L. divaricata* y detalle de sus hojas y flor.

leñosos y ramas jóvenes pubescentes. No posee espinas. Las hojas, resinosas, son subsésiles con dos folíolos y un pequeño mucrón central. Las flores son solitarias y el fruto es un esquizocarpo, fácilmente separable en 5 mericarpos (Rossi y col. 1999). Las semillas son lisas y miden aproximadamente 4 mm (Correa 1988). La floración comienza en octubre y el pico de floración es en noviembre (Rossi y col. 1999); mientras que, en diciembre ya hay formación de frutos (Rossi y col. 1999). Sus raíces se extienden hasta los 3 m de profundidad (Bertiller y col. 1991) permaneciendo activa durante casi todo el año (Bertiller y col. 2004).

***Chuquiraga avellanadae*** Lorentz, Compositae

Esta especie endémica de la estepa Patagónica, se distribuye desde el sudoeste de Mendoza hasta el norte de Santa Cruz (Correa 1988). Es frecuente en el Distrito Central de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, donde llega a ser dominante. Sus individuos son arbustos hemisféricos perennes redondeados que alcanzan ente 0,5 y 1 m de altura (Fig. I4). Sus hojas, subsésiles, coriáceas y rígidas son espinescentes en el ápice. La profundidad de sus raíces alcanza 1,5 m (Bertiller y col. 1991). Su actividad tiene lugar en correspondencia con la evolución de las temperaturas en primavera tardía-verano (Bertiller y col. 2004). El pico de floración ocurre durante el mes de diciembre. Sus capítulos son sésiles, terminales y axilares. La fructificación tiene lugar en febrero (Bertiller y col. 1991).



**Figura I4.** Individuo de *C. avellanadae* y detalle de su inflorescencia.

Objetivos:

- 1) Describir la heterogeneidad espacial de la vegetación a escala de paisaje en el ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica y las principales variables ambientales asociadas a esa heterogeneidad.
- 2) Evaluar el establecimiento de especies características de ambas Provincias Fitogeográficas en suelos de distintas geoformas.

Hipótesis (H) y predicciones (P):

H1: La comunidad de *C. avellanadae* ocupa en el paisaje áreas más bajas que la comunidad de *L. divaricata*.

P1: La distribución en el paisaje de los individuos de las especies que dominan ambas comunidades se apartará de aquella esperada por azar. La densidad de *L. divaricata* aumentará con la cota del terreno mientras que la de *C. avellanadae* mostrará el patrón inverso.

H2: La comunidad de *C. avellanadae* ocupa áreas con suelos más arcillosos y con mayor disponibilidad hídrica que la comunidad de *L. divaricata*.

P2: La presencia de una comunidad u otra a lo largo del ecotono se asociará con las características del suelo. Suelos más finos y con mayor disponibilidad hídrica serán ocupados por *C. avellanadae*, mientras que *L. divaricata* ocupará los suelos con características opuestas.

H3: La distribución espacial de ambas comunidades en el paisaje refleja la aptitud de sus especies dominantes para establecerse en distintos tipos de suelo.

P3: La emergencia, el establecimiento y la biomasa de *L. divaricata* serán mayores en suelos arenosos, mientras que para *C. avellanadae* serán mayores en suelos arcillosos y bajo condiciones de alta disponibilidad hídrica.

## **CAPÍTULO 1: Influencia de la geomorfología en la heterogeneidad de la vegetación en el ecotono Monte-Patagonia.**

### **1.1. Introducción**

Las geoformas, junto al tipo de sedimentos subyacentes y a la calidad del sustrato edáfico, ocasionan cambios en la fisonomía de la vegetación y en su composición florística (Bliss y Cox 1964) y determinan la gradualidad de estas variaciones (Ponce y col. 1994). La topografía controla procesos geomórficos como la erosión, el transporte y la deposición de agua y sedimentos, su dirección e intensidad (Wysocki y col. 2011). En los ambientes áridos o semiáridos las áreas bajas acumulan agua. Esa acumulación origina reacciones químicas y biológicas, y favorece el transporte de materiales solubles y coloidales hacia capas profundas del perfil. De esta manera, la heterogeneidad topográfica y geomorfológica determina variaciones considerables en las propiedades de los suelos, en sus regímenes hídricos y en la vegetación que los coloniza. Estas variaciones se expresan a múltiples escalas, aún en aquellos paisajes con pendientes suaves (Batista y León 1992, Solon y col. 2007, Bennie y col. 2008). A pesar de su relevancia, las interrelaciones entre la vegetación y la geomorfología que podrían definir los arreglos espaciales no han sido adecuadamente documentadas en la mayoría de las regiones áridas (Gutierrez-Jurado y col. 2006, Moeslund y col. 2013).

Algunos antecedentes resaltan la relación entre geomorfología y heterogeneidad de la vegetación en algunos sitios de la Provincia Fitogeográfica del Monte y de la Patagónica. Por ejemplo, se señala el desarrollo de estepas gramíneas en los sectores más altos de la Patagonia (Beeskow y col. 1982) y la ausencia de vegetación en las cuencas endorreicas con características salinas dentro de esta Provincia Fitogeográfica (León y col. 1998). Asimismo, en el Monte Central, se observa un reemplazo de *L. divaricata* por *L. nitida* en sitios de mayor altitud en los que la humedad es mayor y la temperatura menor, así como también en depresiones donde se acumula el aire frío más húmedo (Rundel y col. 2007).

Los efectos de la geomorfología sobre la vegetación toman especial relevancia en los ecotonos. En estos sitios las especies están restringidas por los factores ambientales, ocupando áreas fragmentadas, topoedáficamente similares a su bioma núcleo (Neilson 1993, Buxbaum y Vandervit 2007, Reed y col. 2009). Estos antecedentes sugieren que la geomorfología podría también ser un factor relevante para la distribución de las comunidades características de ambas Provincias Fitogeográficas en la zona ecotonal entre ambas.

Una mejor comprensión de los patrones ecotonales y de sus causantes ayudaría a desentrañar los procesos que producen estos ecotonos y a generar hipótesis sobre su desarrollo (Malanson y col. 2001). En este capítulo se evaluó cómo se distribuyen las comunidades en el paisaje y que rol cumple la topografía en esa distribución. Para ello, se llevaron a cabo censos de vegetación en geofomas contrastantes (paleocauces y barras) y se ajustaron modelos considerando la disposición espacial de los individuos y las diferentes variables topográficas (elevación y rugosidad del terreno). Como primera aproximación se evaluó la distribución de arbustos con relación al ambiente pero independiente de la especie, luego se evaluaron modelos que tenían en cuenta el atributo especie.

Considerando a) las discontinuidades topográficas que caracterizan al área de estudio, con la presencia de paleocauces que alternan con barras fluviales de rasgo topográfico positivo, cabría esperar la ocurrencia de eventos de escorrentía, discurriendo el agua desde las barras a los paleocauces; y b) el menor grado de xerofitismo que caracterizaría a *C. avellanadae* respecto de *L. divaricata*; se planteó la hipótesis 1: “La comunidad de *C. avellanadae* ocupa en el paisaje áreas más bajas que la comunidad de *L. divaricata*”, y su respectiva predicción “La distribución en el paisaje de los individuos de las especies que dominan ambas comunidades se apartará de aquella esperada por azar. La densidad de *L. divaricata* aumentará con la cota del terreno mientras que la de *C. avellanadae* mostrará el patrón inverso”.

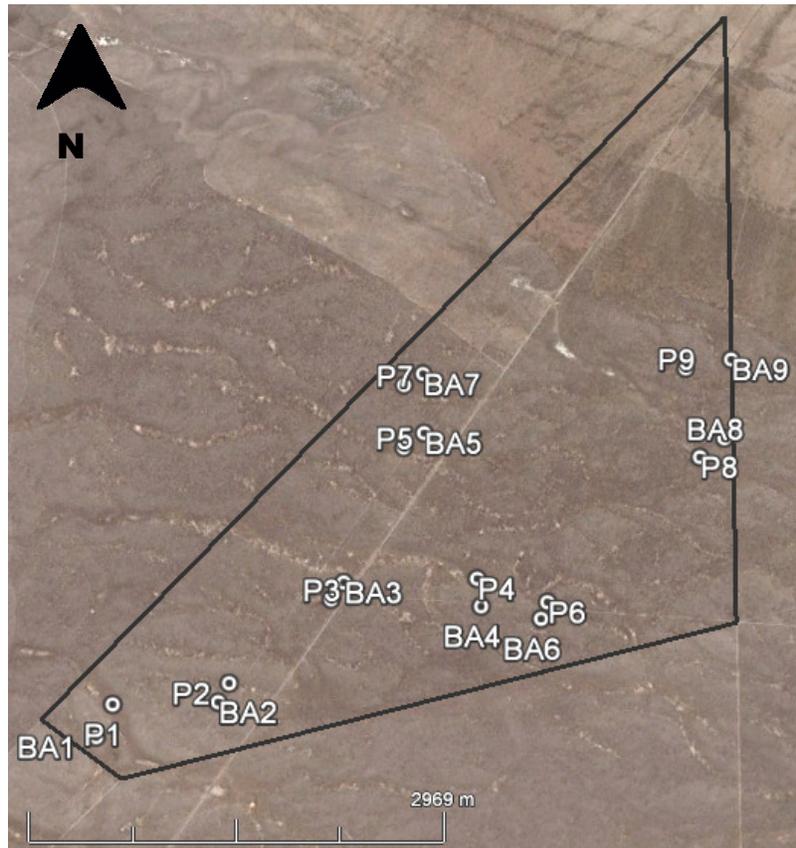
## **1.2. Materiales y métodos**

### **1.2.1. Censos de vegetación**

Se seleccionó un potrero dentro del ecotono regional entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica (Fig. 1.1). Allí se identificaron 9 paleocauces y 9 barras asociadas a éstos. En cada uno de ellos se estableció un sitio (n=18) y se realizaron censos de vegetación siguiendo el método de la línea de intercepción (Mueller Dombois y Ellenberg 1974) entre los meses de octubre de 2011 y febrero de 2012. En el centro de cada sitio se establecieron tres transectas de 50 m paralelas al curso del paleocauce y distanciadas entre sí por 5 m. Debido a que los censos se realizaron a lo largo de varios meses la presencia de anuales invierno-primaverales no pudo ser detectada en todos los sitios. Esta situación obligó, al igual que en otros estudios realizados en la zona (Bisigato y col. 2005 y Palacio y

col. 2014), a excluir a estas especies del análisis. Los datos de cobertura obtenidos en las 3 transectas fueron promediados y sometidos a análisis de agrupamiento (*cluster*) con el objeto de identificar las distintas comunidades y/o la existencia de gradientes de composición florística. Para el análisis de agrupamiento se utilizaron la distancia euclídeana y el ligamiento promedio.

A su vez, las diferencias en la cobertura fueron analizadas con ANOVA de una vía. Cuando no se cumplieron los supuestos se aplicó el test de Mann-Whitney. Ambos análisis se realizaron usando el paquete ‘stats’ del proyecto-R (version 3.1.2; R Development Core Team, 2014). Para determinar cuáles eran las especies indicadoras de la comunidad de cada geoforma se utilizó el análisis de especies indicadoras (Dufrêne y Legendre 1997). Los valores indicadores (IV) de cada especie se calcularon utilizando el paquete ‘labdsv’ versión 1.6-1 (Roberts 2013).



**Figura 1.1.** Detalle del potrero de la estancia “Bajo Simpson”, donde se realizó el trabajo de campo. La línea negra indica los límites del potrero. El norte del potrero fue afectado por un incendio en el año 2001, por ello no se realizaron censos en esa área. Los puntos señalan la ubicación de los censos. BA= barra, P= paleocauce.

### 1.2.2. Mapeo de individuos y relevamiento topográfico

Para determinar la relación entre la topografía y la distribución de las especies dominantes (*L. divaricata* y *C. avellanadae*) se realizó un mapeo detallado de la ubicación de los individuos de estas especies. En cuatro de los pares paleocauce-barra antes mencionados se dispusieron parcelas de 10 m de ancho. Cada parcela se estableció desde el centro de un paleocauce hasta el punto más alto de la barra adyacente más cercana. La distancia entre estos puntos definió la longitud de cada parcela, por lo que esta no fue constante entre parcelas. Se registraron las coordenadas (x, y) y el nivel del suelo (z) del centro de cada uno de los individuos de estas especies con una estación total Pentax V-227. Este equipo permite una precisión de  $\pm 3$  mm en las tres dimensiones dentro de un radio de 1.300 m. A su vez, se registraron las coordenadas y el nivel del suelo en puntos entre los arbustos y de aquellos montículos que no presentaran ningún individuo de *L. divaricata* o *C. avellanadae* (situación muy infrecuente) con el objetivo de obtener un modelo digital de terreno más realista.

#### *Modelado del terreno*

En un entorno SIG, por interpolación (Kriging) de los puntos registrados con la estación total se construyó, para cada una de las cuatro parcelas un modelo digital de terreno (DEM), con celdas (píxeles) de 0,5 m de lado. Para la construcción de estos modelos se usaron los paquetes 'geoR' versión 1.7-4 (Ribeiro y Diggle 2001) y 'raster' versión 2.1-66 (Hijmans y col. 2013) en el software estadístico R versión 3.1.2 (R Development Core Team, 2014). La rugosidad, que representa la variación microtopográfica, fue derivada a partir de cada DEM. Esta fue calculada para cada píxel, como la máxima diferencia existente entre su valor de elevación y el de sus ocho vecinos. Valores altos de rugosidad son indicadores de gran variación altitudinal (Mukherjee y col. 2013).

#### *Distribución de los arbustos (independientemente de la especie)*

Para analizar la heterogeneidad espacial en la distribución de los arbustos dominantes se usó el paquete 'spatstat' versión 1.31-3 (Baddeley y Turner, 2005) del software R. Como una primera aproximación se estudió la distribución de arbustos en el espacio a través de la intensidad. La intensidad  $\lambda(r)$  se define como el número medio de eventos (en este caso individuos) por unidad de área en un punto  $r$  y es la característica de primer orden más simple

de un patrón de puntos (Maestre y col. 2008). Para evaluar el comportamiento de esta variable a lo largo de la parcela se calcularon los cocientes de intensidad de arbustos relativa al sitio para cada parcela:  $C = \lambda(r)/\text{densidad en la parcela}$ , donde *densidad en la parcela* es el cociente entre el número total de individuos y el área de la parcela. A su vez, se generaron superficies de valores  $p$  a través del método de *Monte Carlo*, re-localizando 99 veces y de manera aleatoria a todos los individuos. Para calcular estos valores  $p$  luego de cada aleatorización se volvieron a calcular los cocientes  $C$  para cada celda de la grilla y se contrastaron a los valores observados. Posteriormente, se extrajeron las líneas de contorno correspondientes a los valores  $p$  0,025 y 0,975 y se superpusieron a los mapas de intensidad usando el paquete 'maptools' (versión 0.8-34; Bivand y col. 2015).

La dependencia de la intensidad con las covariables se evaluó a través de modelos inhomogeneos de Poisson ajustando funciones log-lineares,

$$\log(\lambda(\mu)) = \beta_0 + \sum_{n=1}^k \beta_n Z_n(\mu)$$

Donde  $\beta_0$  es la intercepción,  $\beta_n$  las pendientes y  $Z_n(\mu)$  los valores de las  $k$  covariables (elevación y rugosidad) en la localización  $\mu$ . Los modelos fueron ajustados usando la función ppm (modelo de proceso de puntos) en el paquete 'spatstat' ya mencionado.

### ***Distribución de las especies y características topográficas***

Posteriormente, con el fin de comprobar si existían diferencias significativas en la distribución de las especies se realizó otra prueba de Monte Carlo, pero basada en el etiquetado aleatorio de individuos. En cada celda de cada parcela se calcularon 99 cocientes de intensidad entre especies. Esto es:  $\rho_s(x) = \lambda_{Ld} / \lambda_{Ca}$ , donde  $\lambda_{Ld}$  representa la intensidad para *L. divaricata* y  $\lambda_{Ca}$  el mismo valor para *C. avellanadae*. Del mismo modo, se contrastaron estos cocientes con los valores observados. Se extrajeron las líneas de contorno de valores  $p$  0,025 y 0,975 y se superpusieron a los mapas de  $\rho_s(x)$  utilizando el paquete 'maptools' ya mencionado.

La intensidad por especie fue tratada como una variable de respuesta binaria y relacionada a las variables topográficas a través de modelos lineales generalizados (MLG) usando la función de vínculo binomial. El ajuste del modelo se llevó a cabo usando la función 'glm' en el software R (Gómez Rubio y López Quílez 2013) determinando la probabilidad de que un arbusto sea *L. divaricata* en cada localización. La regresión está dada por la ecuación

$$\text{logit}(p_i) = \ln\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = \beta_0 + \sum_{n=1}^k \beta_n Z_{n,i}$$

donde  $p_i$  es la probabilidad de éxito (en el caso de que un arbusto sea *L. divaricata*) asociada a una observación  $i$  (cada arbusto) y  $n$  son covariables (elevación y rugosidad).

Los modelos binomiales fueron optimizados a través de la reducción de la devianza. Siguiendo el proceso de selección hacia atrás se fueron eliminando del modelo completo aquellos términos no significativos y se compararon los cambios en la devianza con test  $\chi^2$  hasta que todas las variables en el modelo eran significativas. Luego del ajuste del modelo, se estimó la probabilidad de cada punto en el mapa de ser ocupado por una especie determinada.

### **1.2.3 Estimación de la cobertura vegetal en las diferentes geoformas a partir de imágenes satelitales**

Se obtuvieron imágenes Landsat TM (tamaño de píxel 30 m) del área de muestreo, correspondientes a distintas estaciones de años húmedos y años secos, disponibles a través de un convenio específico entre la CONAE y la Universidad Nacional del Sur. Cada imagen componente de la serie fue corregida geoméricamente y georreferenciada en un mismo sistema cartográfico (Posgar 94) a fin de asegurar la correspondencia espacial entre píxeles. Además, debido a que se trata de un análisis multitemporal, se realizaron las correcciones radiométricas y atmosféricas (Dark Object Subtraction) necesarias para obtener valores de reflectancia de la superficie, robustos frente a variaciones en la geometría de iluminación y condiciones atmosféricas. A partir de las imágenes debidamente pre-procesadas se produjeron series temporales de índice verde normalizado (NDVI). Ese índice se basa en la alta reflectancia de la radiación infrarroja de los tejidos fotosintéticos y en la pobre reflectancia de la radiación roja de esos tejidos. El índice es comúnmente utilizado como indicador de la cobertura del canopeo y su productividad, para el estudio de la fenología de la vegetación y para estimar variables biofísicas tales como el Índice del Área Foliar (Gu y col. 2008, Peña y col. 2008, Bertolami y col. 2010).

Este índice se calcula a partir de la ecuación

$$\text{NDVI} = (\text{IRC} - \text{R}) / (\text{IRC} + \text{R})$$

Donde NDVI= índice verde normalizado,

IRC= banda 4, correspondiente al infrarrojo cercano (0,76-0,90  $\mu\text{m}$ ) y

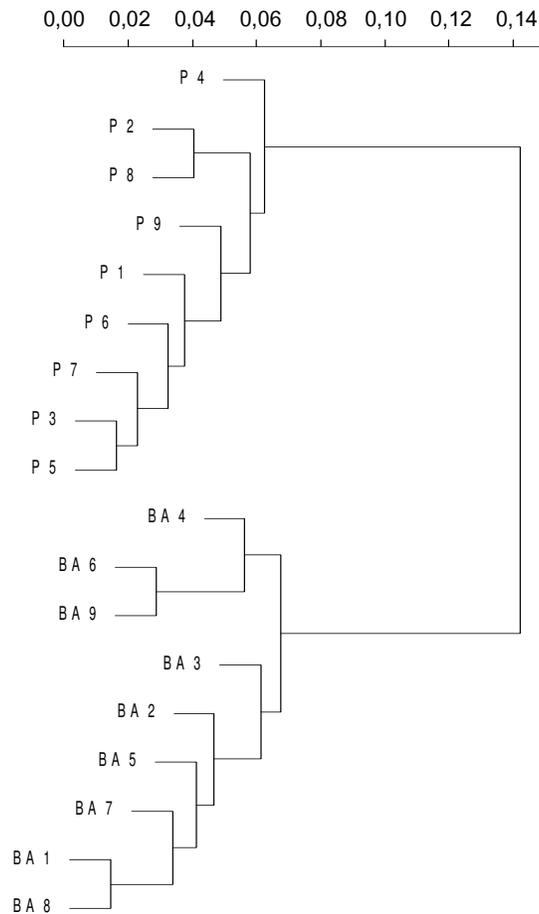
R= banda 3, correspondiente al rojo (0,63-0,69  $\mu\text{m}$ )

Para la generación de las series de este índice se evaluaron en cada fecha los promedios de los valores correspondientes a 28 paleocauces y 35 barras distribuidas en el potrero de estudio.

### 1.3. Resultados

#### 1.3.1. Descripción de las comunidades

Los censos correspondientes a las barras (BA) se separaron de los correspondientes a los de los paleocauces (P) en el dendrograma (Fig. 1.2). Los paleocauces presentaron mayor cobertura total que las barras. Las especies dominantes en cada comunidad fueron *C. avellanadae* y *L. divaricata*, respectivamente (Tabla 1.1).



**Figura 1.2.** Dendrograma que agrupa los censos de vegetación de acuerdo a su distancia euclidiana (ligamiento promedio). BA: Barra, P: Paleocauce.

<b>Especies</b>	<b>Paleocauce</b>	<b>Barra</b>
<b>Dicotiledóneas perennes</b>	<b>20,42±1,61<sup>a</sup></b>	<b>14,72±1,68<sup>b</sup></b>
<i>Acantholippia seriphioides</i>	+	0,17±0,07
<i>Baccharis</i> spp.		+
<i>Boopis anthemoides</i>	+	+
<i>Bougainvillea spinosa</i>	<u>0,64±0,30</u>	+
<i>Chuquiraga aurea</i>	+	
<i>Chuquiraga avellanadae</i>	<u>14,58±0,82</u>	2,67±0,51
<i>Chuquiraga erinacea</i> spp. <i>hystrix</i>		<u>2,33±0,63</u>
<i>Condalia microphylla</i>	+	+
<i>Cyclolepis genistoides</i>	+	
<i>Ephedra ochreatea</i>	+	
<i>Junellia seriphioides</i>	+	+
<i>Hoffmannseggia erecta</i>		0,01±0,01
<i>Hoffmannseggia trifoliata</i>	<u>0,30±0,07</u>	0,10±0,05
<i>Larrea divaricata</i>	+	<u>5,05±0,66</u>
<i>Larrea nitida</i>	<u>0,49±0,21</u>	+
<i>Lycium ameghinoi</i>	<u>2,04±0,67</u>	
<i>Lycium chilense</i>	0,67±0,19	0,36±0,13
<i>Nassauvia fuegiana</i>		+
<i>Mulguraea ligustrina</i>	+	<u>0,53±0,22</u>
<i>Perezia recurvata</i>		0,03±0,03
<i>Prosopidastrum globosum</i>	0,70±0,27	2,21±0,82
<i>Prosopis alpataco</i>	0,74±0,37	0,66±0,23
<i>Schinus johnstonii</i>	+	0,33±0,22
<b>Pastos</b>	<b>0,66±0,15<sup>a</sup></b>	<b>1,20±0,24<sup>a</sup></b>
<i>Bromus catharticus</i>	+	0,04±0,03
<i>Elymus</i> sp.	+	+
<i>Nassella tenuis</i>	0,19±0,07	0,52±0,18
<i>Jarava neaei</i>	0,07±0,03	0,03±0,02
<i>Pappostipa humilis</i>	+	0,02±0,01
<i>Pappostipa speciosa</i>	0,26±0,07	0,40±0,13
<i>Poa lanuginosa</i>	0,01±0,01	0,08±0,03
<i>Poa ligularis</i>	0,12±0,06	0,12±0,03
<b>Total</b>	<b>21,09±1,66<sup>a</sup></b>	<b>15,93±1,80<sup>b</sup></b>

**Tabla 1.1.** Cobertura específica (% , promedio ± EE, n=9) de paleocauces y barras. +: Cobertura específica < 0,01%. Superíndices con letras distintas indican diferencias significativas en la cobertura vegetal entre geoformas. Las coberturas subrayadas indican especies con valores indicadores significativos.

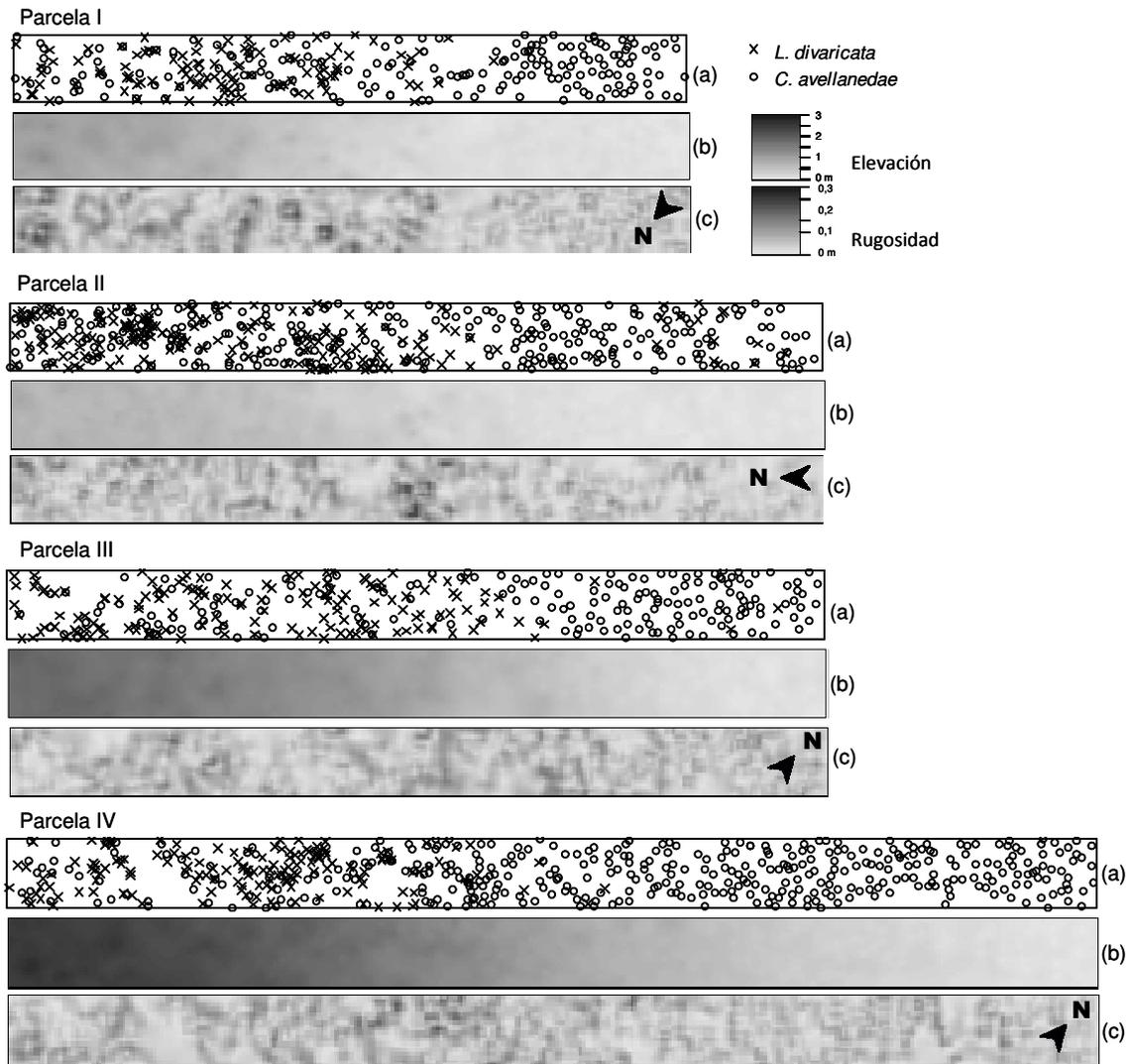
Las especies indicadoras de la comunidad del paleocauce fueron *Lycium ameghinoi* (IV=0,89), *C. avellaneda* (IV=0,84), *Larrea nitida* (IV=0,84), *Hoffmannseggia trifoliata* (IV=0,74) y *Bougainvillea spinosa* (IV=0,62) (Tabla 1.1). Del mismo modo, *Chuquiraga erinacea* spp. *hystrix* (IV=1,00), *L. divaricata* (IV=0,99) y *Mulguraea ligustrina* (IV=0,88) fueron las especies indicadoras de la comunidad de la barra.

### 1.3.2. Disposición de las especies dominantes a lo largo del gradiente topográfico

En cada parcela fueron registrados, para la construcción del DEM, entre 454 y 760 puntos (incluyendo arbustos y puntos entre arbustos). La longitud de las parcelas varió entre 100 y 160 m, con diferencias en elevación de entre 0,93 y 2,70 m; mientras que, los valores de máximos de rugosidad se mantuvieron entre 0,18 y 0,23 m (Tabla 1.2). Las posiciones de los arbustos y las características topográficas de cada parcela se muestran en la Figura 1.3. Entre 288 y 543 posiciones de arbustos fueron registradas en las parcelas (Tabla 1.2). *Chuquiraga avellaneda* fue más abundante que *L. divariacata* en todas las parcelas, representando entre el 55 y el 71 % de los individuos.

	<b>I</b>	<b>II</b>	<b>III</b>	<b>IV</b>
<b>Nº de individuos</b>	288	465	328	543
<b>Nº de puntos registrados</b>	454	568	477	760
<b><i>C. avellaneda</i></b>	180	282	182	388
<b><i>L. divaricata</i></b>	108	183	146	155
<b>Área (m<sup>2</sup>)</b>	1000	1200	1200	1600
<b>Diferencia en elevación (m)</b>	1,27	0,93	2,01	2,70
<b>Rugosidad mín-máx (m)</b>	0-0,22	0-0,23	0-0,18	0-0,21

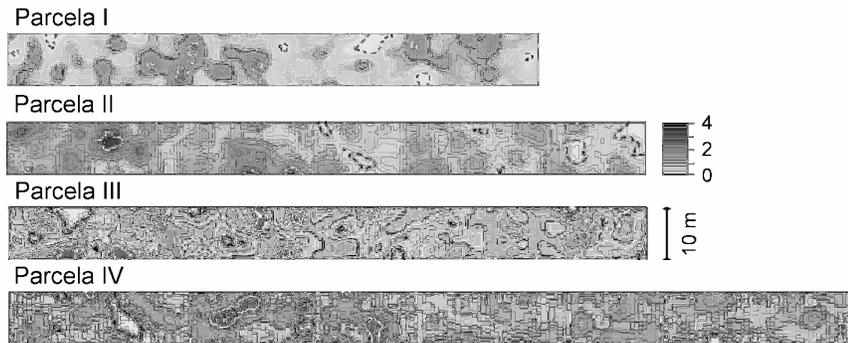
**Tabla 1.2.** Área de la parcela, número de puntos registrados para construir los DEMs (incluyendo individuos y puntos entre arbustos), número de individuos de *C. avellaneda* y *L. divaricata* y características topográficas de cada parcela. Las parcelas están ordenadas en orden creciente según su área.



**Figura 1.3.** (a) Patrón de puntos de *L. divaricata* (x) y *C. avellaneda* (o) y mapas de (b) elevación y (c) rugosidad para cada parcela (I-IV). El largo de las parcelas varió entre 100 y 160 m. En todas las imágenes, las barras se encuentran en el lateral izquierdo y los paleocauces en el derecho. Las referencias de los mapas presentadas para el sitio I son válidas para todos los sitios. La flecha a la derecha en cada mapa de rugosidad indica el Norte geográfico.

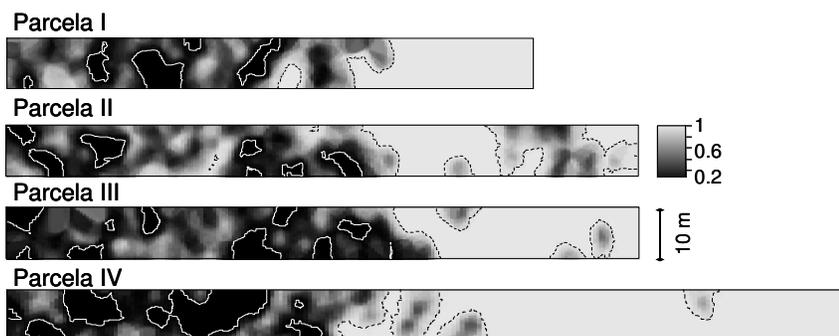
Por lo general, la intensidad de arbustos no estuvo relacionada con las características topográficas. Sin embargo, en la Parcela II la elevación ( $\beta=1,36\pm 0,18$ ;  $p<0,01$ ) y en la IV la rugosidad ( $\beta=3,50 \pm 1,37$ ,  $p<0,05$ ) resultaron significativas, relacionándose positivamente con la intensidad de arbustos. Estos resultados se pueden apreciar en la Figura 1.4, donde los parches de alta (áreas oscuras encerradas en línea blanca continua) y baja (áreas claras

encerradas en línea negra interrumpida) intensidad son pequeños y dispersos y no siguen un patrón definido, e indican que, en términos generales, la densidad de arbustos no difiere entre geoformas, pero puede ser afectada por diferencias locales en las dos variables topográficas analizadas.



**Figura 1.4.** Intensidad de arbustos relativa al sitio para cada parcela. Con líneas continuas blancas se delimitan las áreas de intensidad significativamente alta y con líneas interrumpidas negras las áreas de intensidad significativamente baja. Las barras están a la izquierda y los paleocauces a la derecha. Las referencias de escala presentadas en los sitios II y III son válidas para todos los sitios.

En las barras de todas las parcelas se detectaron varios parches de alta intensidad de *L. divaricata* en relación a *C. avellanadae* (sector izquierdo de las parcelas en Fig. 1.5) y en los paleocauces se hallaron algunos parches más grandes de baja intensidad de *L. divaricata* en relación a *C. avellanadae* (lado derecho de las parcelas en Fig. 1.5).



**Figura 1.5.** Regiones de alta (línea continua blanca) y baja (línea punteada negra) intensidad de *L. divaricata* relativa a *C. avellanadae*. La coloración de cada píxel es indicadora del valor  $p$  (de acuerdo al test de Monte Carlo) para el cociente de intensidades. Las barras están a la izquierda y los paleocauces a la derecha. Las referencias de escala presentadas en los sitios II y III son válidas para todos los sitios.

La elevación fue la variable explicativa más fuerte en todos los modelos; mientras que, la rugosidad redujo significativamente la devianza del modelo únicamente en la Parcela II (Tabla 1.3), la cual presentó el mayor rango de rugosidad y menor rango de elevación (Tabla 1.2). En todos los casos, la asociación de las características topográficas con *L. divaricata* fue positiva. Estos resultados sugieren que *L. divaricata* se concentra en áreas más altas y en ocasiones más rugosas respecto de *C. avellanadae*. La devianza explicada varió entre 8,84 y 38,47% (Tabla 1.3), siguiendo el rango de elevación.

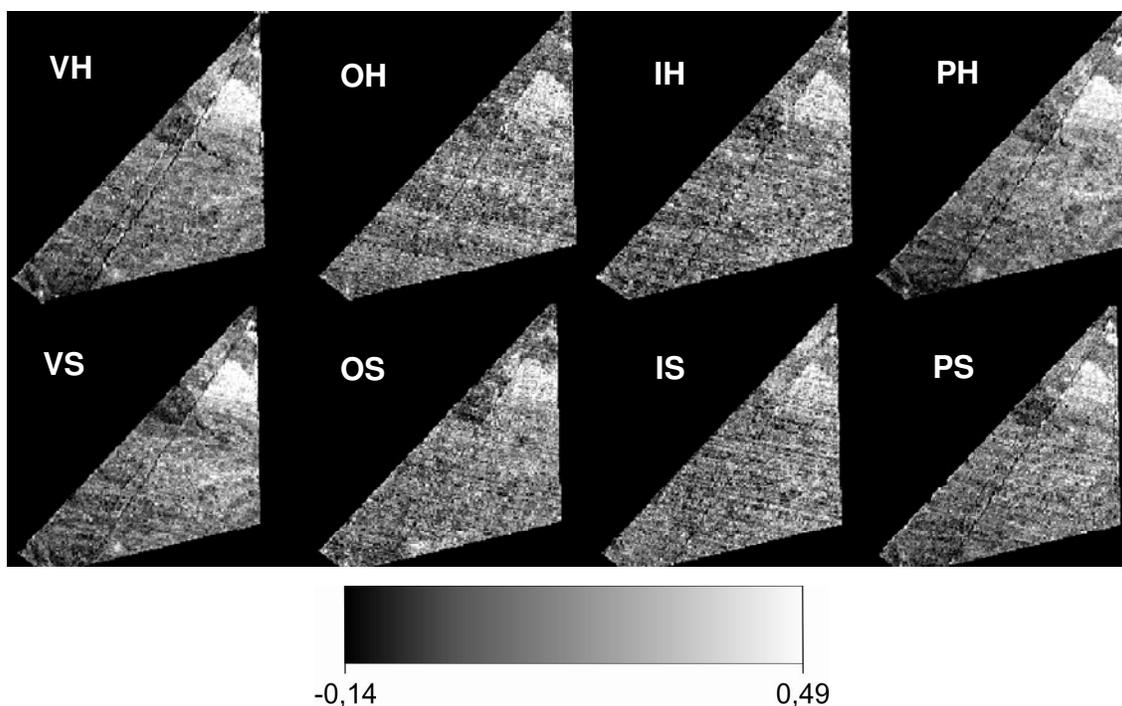
La probabilidad de encontrar *L. divaricata* derivada de los modelos de regresión logística siguen un patrón similar al de elevación (Tablas 1.2 y 1.3). Esto es coherente con el resultado que indica que esta variable resultó ser el factor más importante en determinar la distribución de las especies.

Parcela	Intercepción	Elevación	Rugosidad	Devianza explicada (%)	P
I	-2,06	2,95	-	15,18	<0,0001
II	-2,08	2,63	6,96	8,84	<0,0001
III	-2,39	2,05	-	22,17	<0,0001
IV	-4,74	2,53	-	38,47	<0,0001

**Tabla 1.3.** Coeficientes correspondientes a los MLG ajustados en cada parcela para la distribución de *L. divaricata*, porcentajes de la devianza explicada por los modelos y valores  $p$  de los test  $\chi^2$  para cada parcela. Los coeficientes correspondientes a los modelos ajustados para *C. avellanadae* son iguales en magnitud y de signo opuesto.

### 1.3.3. Indicadores espectrales de la cobertura vegetal en las diferentes geoformas

En términos generales el NDVI fue mayor en los paleocauces, donde domina *C. avellanadae*, respecto de las barras, donde domina *L. divaricata* (Fig. 1.6). En todas las estaciones menos en la primavera seca las diferencias entre geoformas fueron significativas (Tabla 1.4).



**Figura 1.6.** Valores de NDVI para el área de estudio y las fechas estudiadas. La fila superior muestra las imágenes correspondientes a los periodos húmedos mientras que la fila inferior las de los periodos secos. De izquierda a derecha se presentan verano (V), otoño (O), invierno (I) y primavera (P). H: húmedo y S: seco. Al pie de la figura se incluye la escala de valores.

NDVI	Paleocauce	Barra	F	Fecha
VH	0,167±0,005	0,154±0,009	12,59**	26/1/2006
VS	0,147±0,004	0,134±0,008	9,19**	28/1/2007
OH	0,118±0,008	0,103±0,014	6,3**	17/5/2006
OS	0,164±0,005	0,155±0,009	14,72**	7/4/2009
IH	0,159±0,005	0,141±0,005	39,7**	21/8/2006
IS	0,139±0,012	0,132±0,011	15,8**	8/8/2007
PH	0,185±0,009	0,169±0,009	8,04**	25/11/2006
PS	0,133±0,007	0,125±0,006	2,34	29/10/2008

**Tabla 1.4.** Valores promedio de NDVI y su correspondiente error estándar, estadístico F y la significancia de las diferencias entre geformas para cada estación. La última columna señala la fecha de la imagen desde la que se obtuvo el índice. Acrónimos de las estaciones como en la Figura 1.6.

\*= $p < 0,05$ , \*\*= $p < 0,01$ .

#### 1.4. Discusión

Los resultados obtenidos demuestran que las dos geoformas son ocupadas por comunidades vegetales diferentes. En las barras encontramos comunidades caracterizadas por la presencia de *L. divaricata*, que se comporta como dominante, *C. erinacea* y *M. ligustrina*, acompañadas por otras especies de arbustos y herbáceas. En los paleocauces las especies que caracterizan a la comunidad son, dominando, *C. avellanadae*, *B. spinosa*, *H. trifoliata*, *L. nitida* y *L. ameghinoi*. Al analizar la abundancia de las especies a lo largo del gradiente paleocauce-barra se produce un reemplazo gradual y parcial de *C. avellanadae* por *L. divaricata*, manteniéndose la densidad de arbustos más o menos constante.

En términos generales, la intensidad de arbustos (su densidad) fue independiente de la elevación y la rugosidad. Sin embargo, cuando las diferencias en la elevación son pequeñas sobresalen las diferencias a escala de parche, manifestadas a través de la rugosidad. En estas condiciones se evidencia la asociación entre arbustos y montículos.

La elevación es uno de los factores ambientales más frecuentemente relacionados a la distribución de las especies en los paisajes de desierto (Florinsky y Kuryakova 1996, Reynolds 1999, Miller y Franklin 2002, Cantón 2004, He y col. 2007, Bisigato y col. 2009), pero también en bosques (Anic 2010), pastizales (Peco y col. 1998) y ciénagas (Luoto y Seppälä 2002). En concordancia con esto, los muestreos de vegetación (Tablas 1.1 y 1.3) muestran que la comunidad dominada por *L. divaricata* se concentra en áreas de mayor elevación (las barras), mientras que la comunidad dominada por *C. avellanadae* lo hace en áreas de menor elevación (los paleocauces). La relevancia de la elevación como variable explicativa también se ve resaltada por el hecho de que el poder explicativo del modelo binomial fue acrecentándose con el rango de altura (Tabla 1.3).

Los resultados confirman la existencia de un ecotono regional donde las comunidades vegetales relacionadas a las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica coexisten a escala de paisaje. La existencia de este ecotono podría ser la razón de las fuertes discrepancias entre autores acerca de la localización del límite entre estas Provincias (Morello 1958, Abraham y col. 2009). Por otro lado, como los organismos que crecen en los ecotonos se suelen encontrar en los límites de su tolerancia, podrían producirse corrimientos en el límite de su distribución en un escenario de cambio climático (Hansen y col. 1988, Allen y Breshears 1998). Teniendo en cuenta que las barras y los paleocauces representan geoformas contrastantes, el comportamiento del agua en la zona vadosa sería diferente, así como también la estrategia de las especies para capturar agua. Según Campanella y Bertiller (2009) *L.*

*divaricata* es más sensible a las variaciones en la precipitación que *C. avellanadae* y está más adaptada a entrar en actividad vegetativa y reproductiva a temperaturas más altas. Las predicciones de clima futuro (Barros y col. 2015) sostienen que en el área se producirá un aumento en la temperatura acompañado de una disminución de la precipitación media junto a un aumento en la frecuencia de las precipitaciones intensas. Los efectos de esos cambios sobre *L. divaricata* son difíciles de predecir. Aunque la mayor temperatura podría favorecer a esta especie, las menores precipitaciones y particularmente su mayor intensidad, la perjudicarían, ya que podría verse favorecida la ocurrencia de escorrentía hacia los paleocauces. Por otro lado, *C. avellanadae*, aunque tampoco sería favorecida en las barras, podría encontrar mayor disponibilidad de agua en los paleocauces en forma periódica.

Al igual que en otros estudios (Millar y Franklin 2002) las plantas no estarían respondiendo a la elevación de manera directa, sino a una serie de factores bióticos y abióticos que covarían con ella. En este estudio, la máxima amplitud de elevación fue de 2,70 m en una distancia horizontal de 160 m. Este rango de elevación no permitiría variaciones significativas en factores como insolación o temperatura, que típicamente covarían con la altura en otros sistemas. Sin embargo, además de ser una consecuencia de la presencia de geoformas distintas es una diferencia de relieve que podría permitir procesos de redistribución de materiales como el agua, principal recurso limitante en este tipo de sistemas.

En relación al análisis de imágenes satelitales, el NDVI de los paleocauces, dominados por *C. avellanadae*, fue generalmente superior al observado en las barras, dominadas por *L. divaricata*. Estos resultados son consistentes con la mayor cobertura aérea estimada en esa comunidad. Por otro lado, la no significancia de la diferencia de NDVI en la primavera seca podría estar relacionada con la capacidad de *L. divaricata* de explorar agua a mayores profundidades, lo que le permite mantenerse activa en períodos de menor disponibilidad hídrica.

En síntesis, al estudiar las relaciones entre la vegetación y la topografía se deben tener en cuenta múltiples aspectos como la escala, las comunidades bajo estudio y el rango de variación de las variables ambientales (Solon y col. 2007, Xu y col. 2008). Como se mencionara, aunque la densidad de arbustos se mantuvo a lo largo del gradiente paleocauce/barra, tuvo lugar un reemplazo parcial de *C. avellanadae* por *L. divaricata*. Este resultado apoya la H1.

## **Capítulo 2: Factores edáficos asociados a la heterogeneidad de la vegetación en el ecotono Monte-Patagonia**

### **2.1. Introducción**

El suelo es, entre otros factores ambientales, de suma importancia para el crecimiento de las plantas (Lu y col. 2006, Fernández y Trillo 2005, Grellier y col. 2014). La variación espacial en las propiedades del suelo, especialmente su textura a lo largo del perfil, puede modificar la disponibilidad de nutrientes (Bechtold y Naiman 2006, Sugihara y col. 2010), la capacidad de infiltración de agua, la conductividad hidráulica y la profundidad de su almacenamiento (Sperry y col. 2002, Hamerlynck y col. 2004, Corwin y Lesch 2005, Weng y Luo 2008). De esta manera, la coexistencia de suelos distintos en un mismo paisaje da lugar a diferencias espaciales y temporales en la distribución y disponibilidad de recursos. Al mismo tiempo, frente a distinto tipo de disturbios, la respuesta de la vegetación se ve condicionada por el contexto geomorfológico, edáfico e hidrológico (McAuliffe y col. 2014).

En particular, en los sistemas áridos y semiáridos del mundo se ha observado que la textura, la profundidad del suelo, las acumulaciones de carbonato de calcio y el desarrollo de horizontes argílicos tienen fuerte influencia sobre los recursos y las estrategias de reclutamiento disponibles para las plantas (Hamerlynck y col. 2000, Maestre y col. 2003). Estos factores ejercen un fuerte control sobre los patrones de vegetación a distintas escalas (Whittaker y Niering 1965, Yeaton y Cody 1979, Bestelmeyer y col. 2006, Solon y col. 2007). En estas regiones, la disponibilidad de agua es la principal limitante de los procesos bióticos, especialmente la producción primaria neta (Noy-Meyr 1973, Fernández y Trillo 2005, Fernández 2007, Bisigato y López Laphitz 2009). Consecuentemente, el estudio de los procesos y patrones ecológicos requiere del conocimiento de la variación espacial y de la distribución de los suelos, del comportamiento hidrológico de estos suelos y de las formas en las cuales ese comportamiento afecta a las plantas (McAuliffe 1994).

En la diagonal árida de Argentina distintos autores mencionan cambios en la cubierta vegetal como manifestación de diferencias en las propiedades del suelo (Bran y col. 1988, Ares y col. 1990, León y col. 1998). Diversos autores resaltaron una disminución en la altura, cobertura y estratificación de la vegetación en ambientes halomórficos y en suelos con drenaje impedido, en contraposición a los suelos con drenaje desarrollado donde dominan las comunidades de estratos arbustivos o subarbustivos y pastos amacollados (Cabrera 1976, Beeskow y col. 1987, Rueter y Bertolami 2010). Igualmente, se reportaron matorrales de

estratos superiores más densos y de mayor altura en suelos neutros y ausencia de especies prostradas subarbutivas en coironales y matorrales en suelos poco fértiles en el sur de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (León y col. 1998). Florísticamente también se registran asociaciones entre la composición de especies y determinadas propiedades edáficas. Rossi (2004) resalta en el Monte Central la presencia de matorrales abiertos de *L. divaricata* y *Aristida adscencionis* en suelos arenosos sueltos de origen eólico, de bosques abiertos de *Prosopis flexuosa* en suelos franco arenosos correspondientes a los interfluvios y de matorrales de *Larrea cuneifolia* y *Trichloris crinita* en los suelos más arcillosos de los desagües. Igualmente, León y col. (1998) destacan la presencia de murtillares dominados por *Empetrum rubrum* en suelos ácidos, con alto contenido de materia orgánica pobremente descompuesta y baja saturación de bases en el Distrito Magallánico de la Provincia Fitogeográfica Patagónica. Por último, Bran y col. (1998) mencionan reemplazos en el estrato gramíneo de acuerdo a la clase textural del suelo en el Monte Oriental. Considerando la importancia de las restricciones que imponen los distintos tipos de suelo a la composición florística y la coexistencia de distintas comunidades dentro del paisaje en estudio, debe considerarse la existencia de diferencias consistentes entre los suelos asociados a cada una de ellas.

Se estudió si las propiedades químicas y físicas del suelo y la disponibilidad de agua se asocian a la distribución de las comunidades de *L. divaricata*, típica del Monte Austral (Bisigato y Bertiller 1997) y de *C. avellanadae*, característica de áreas más relacionadas a la Provincia Patagónica (Beeskow y col. 1995). Para lograrlo se llevaron a cabo calicatas y muestreos de suelo superficial en ambas geoformas a la vez que se registraron las precipitaciones y el potencial agua en el suelo de ambas geoformas a diferentes profundidades. Por otro lado, se analizaron indicadores espectrales de humedad del suelo para cada estación del año en las imágenes satelitales ya mencionadas en el anterior capítulo.

Teniendo en cuenta a) que la presencia de comunidades de *C. avellanadae* en la región ha sido asociada a la presencia de horizontes argílicos, b) que los matorrales de *L. divaricata* dentro del Monte se encuentran en suelos sueltos y arenosos, y c) que el clima de la Provincia de la que *C. avellanadae* es característica se distingue por presentar un menor déficit hídrico, se propuso la hipótesis 2: La comunidad de *C. avellanadae* ocupa áreas con suelos más arcillosos y con mayor disponibilidad hídrica que la comunidad de *L. divaricata*.

## **2.2. Materiales y métodos:**

### **2.2.1. Estudio de perfiles de suelo**

Se realizaron dos calicatas, una en cada geoforma, con el objeto de describir los perfiles de suelo asociados a cada una de ellas. Los suelos fueron clasificados según la taxonomía de suelos de Soil Survey Staff (1999). Las descripciones morfológicas de los perfiles edáficos se realizaron según Schoeneberger y col. (2002).

Se tomaron muestras de suelo de cada uno de los horizontes. Las muestras extraídas en cada horizonte fueron secadas al aire y pasadas a través de un tamiz de 2 mm de abertura de malla. Se separó la fracción mayor a 2 mm (gravas) y se calculó su porcentaje en peso. La fracción menor a 2 mm (fracción fina) fue la utilizada para las determinaciones analíticas. El análisis de la distribución de tamaños de partículas se realizó por el método de la pipeta, previa eliminación de la materia orgánica, carbonatos y sales solubles (Gee y Bauder 1986). La concentración de carbonato de calcio equivalente se evaluó por gravimetría (U.S. Salinity Laboratory Staff 1954). El pH fue determinado a partir de un extracto suelo-agua 1:2,5. Para la obtención de la solución del suelo, se preparó un extracto de saturación suelo-agua y luego de 24 hs, la solución fue extraída por filtrado al vacío. En el extracto de saturación se midió la conductividad eléctrica (CE) y se determinaron los cationes y aniones solubles. Los contenidos de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  fueron determinados por complejometría con EDTA y el  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$  por fotometría de llama. El porcentaje de sodio intercambiable (PSI) fue determinado a partir de los contenidos de cationes solubles. Todas estas determinaciones químicas fueron realizadas según los procedimientos de U.S. Salinity Laboratory Staff (1954).

### **2.2.2. Distribución vertical de las raíces en ambas geoformas**

Se tomaron muestras de suelo sobre las que se determinó el porcentaje de raíces en peso para cada comunidad. Las muestras para determinar esta variable se tomaron en capas de 10 cm desde la superficie hasta los 100 cm de profundidad y en capas de 20 cm hasta los 160 cm de profundidad. En cada una de estas capas, las raíces fueron separadas cuidadosamente del suelo, secadas a 45°C por 48 hs y pesadas. El suelo libre de raíces fue secado a 105°C por 48 hs y pesado. Finalmente el porcentaje de raíces fue calculado como peso de raíces / peso de suelo x 100.

Dada la influencia de la densidad aparente del suelo en la distribución de las raíces (Jones 1983), en cada una de las capas anteriormente mencionadas se tomó una muestra de suelo para determinar su densidad aparente. Para ello, se utilizó el método de los cilindros, siempre que el tamaño y la densidad de las gravas no impidieran la toma de la muestra. Este método consiste en la introducción en el suelo, a la profundidad deseada, de un cilindro metálico de volumen conocido y su posterior extracción cuidadosa para preservar el volumen que ocupaba *in situ*. Posteriormente la muestra se seca a 105°C y se pesa. La densidad aparente se calcula como la masa de suelo seco dividida el volumen del cilindro contenedor de la muestra. Cuando en los horizontes dominó la presencia de calcretes se utilizó el método de agregados o terrones. Cada una de las muestras fue pesada y posteriormente cubierta por parafina. A continuación, se sumergió cada muestra en agua y se midió el volumen desplazado (Blake 1965).

### **2.2.3. Mediciones de precipitación y humedad de suelo en el campo**

En un sitio representativo de cada geofорма se instalaron estaciones meteorológicas *Davis Vantage Pro2*. Estos dispositivos permitieron registrar las precipitaciones y la humedad del suelo (en forma de potencial agua, en unidades de centibares) a tres profundidades, 5 cm, 15 cm y 50 cm, a intervalos de media hora. El registro de los datos abarcó 3 años, desde octubre de 2012 a octubre de 2015.

### **2.2.4. Medición estacional de la humedad del suelo superficial a través de imágenes satelitales**

Las mediciones de campo mencionadas en el punto anterior presentan la limitación de haber sido realizadas en un único sitio por geofорма. Para poder explorar la relación entre los indicadores espectrales de humedad del suelo de ambas comunidades, se generaron series temporales de índice de humedad normalizado (NDWI). Este índice responde al contenido de agua líquida del canopy y a la humedad del suelo siendo complementario al NDVI (Gao 1996, Gu y col. 2008, Hosseini y Saradjian 2011). El NDWI utiliza dos canales correspondientes al infrarrojo y se define como:

$$\text{NDWI} = (\text{IRC} - \text{IRM}) / (\text{IRC} + \text{IRM})$$

Donde NDWI= índice de humedad normalizado,

IRC= banda 4, correspondiente al infrarrojo cercano (0,76-0,90  $\mu\text{m}$ ) y

IRM= banda 5, correspondiente al infrarrojo medio (1,55-1,75  $\mu\text{m}$ )

La absorción del agua de la vegetación en el infrarrojo cercano es despreciable; mientras que, en el infrarrojo medio, aunque la absorción es débil, se ve aumentada por el efecto de dispersión (scattering) del canopeo y aumenta con el número de capas de hojas, indicando sensibilidad a la cantidad total de agua líquida en las hojas (Gao 1996). Este índice es también sensible a la humedad del suelo (Gu y col. 2008, Hosseini y Saradjian 2011). Las series de NDWI se originaron a partir de las mismas imágenes Landsat 5 ya mencionadas en el capítulo 1 (Fig. 1.6), evaluando los promedios de valores del índice en 28 paleocauces y en 35 barras. Las diferencias en las medias entre geoformas fueron analizadas con ANOVA de una vía. Cuando no se cumplieron los supuestos se aplicó el test de Kruskal - Wallis.

### **2.2.5. Análisis de suelo superficial y de la distribución de la vegetación en el gradiente ambiental**

A escala de micrositio, los montículos e intermontículos suelen diferir en las variables edafológicas (Rostagno y col. 1991, Bisigato y col. 2008). En cada uno de los 9 pares de sitios considerados en el Capítulo 1 se trazó una línea de 50 m perpendicular a la pendiente topográfica sobre la que se registró la intercepción de montículos e intermontículos. Con un sacabocados de suelo, sobre cada línea, se tomaron al azar 3 muestras del suelo superficial (0-10 cm) de cada micrositio.

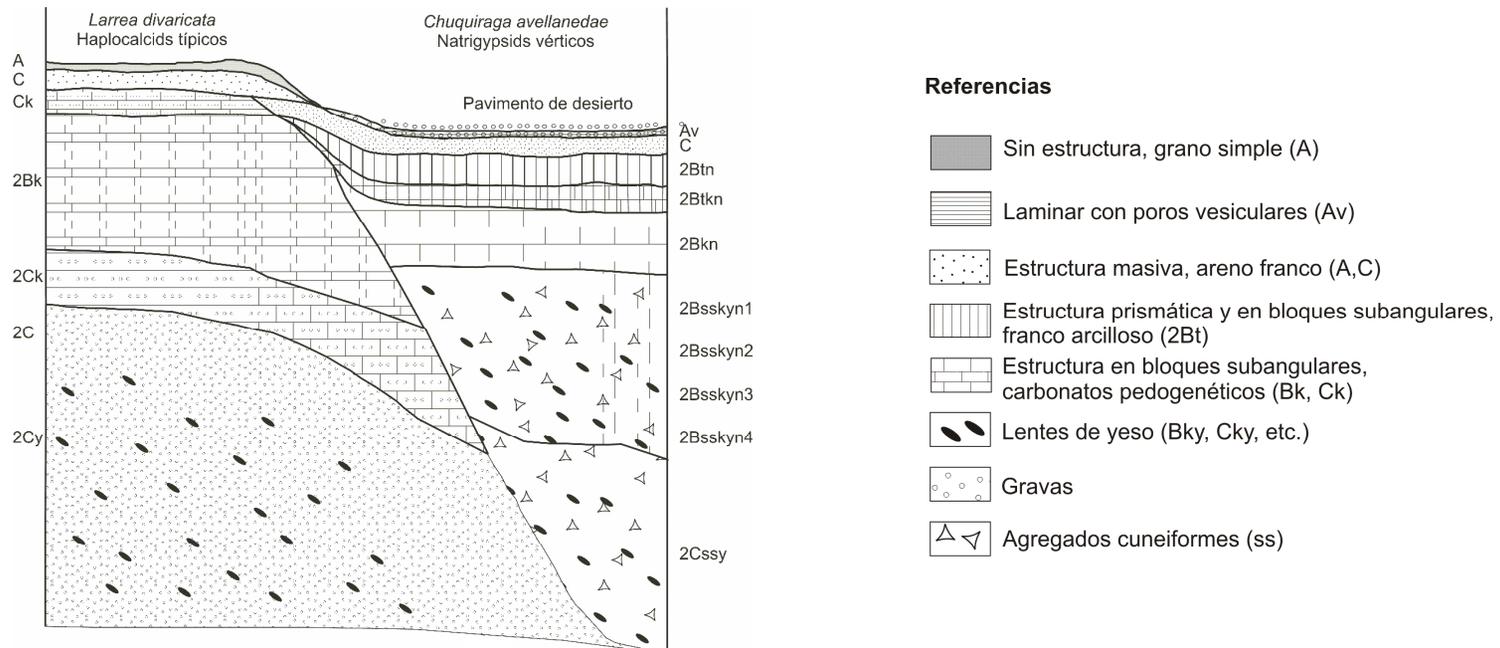
En el laboratorio se construyó una muestra compuesta representativa de cada sitio, considerando la cobertura relativa de los distintos micrositos. En cada muestra compuesta se determinó la concentración de nitrógeno total del suelo siguiendo la metodología Micro-Kjeldahl (Page y col. 1982). Por combustión húmeda se determinó la concentración de materia orgánica (Nelson y Sommers 1982). La textura del suelo se determinó por el método del densímetro (Bouyoucos 1962), separando las partículas en tres categorías: arenas (2 mm - 50  $\mu\text{m}$ ), limos (50  $\mu\text{m}$  - 2  $\mu\text{m}$ ) y arcillas (<2  $\mu\text{m}$ ). La conductividad eléctrica se determinó en extractos de saturación transcurridas 24 h de su preparación, con un conductímetro Y.S.I. 31 (Richards 1974). La concentración de carbonatos se determinó a través del método de gravimetría (Allison y col. 1954). Las diferencias en las medias de estas variables entre comunidades fueron analizadas con ANOVA de una vía. Cuando no se cumplieron los

supuestos se aplicó el test de Mann-Whitney. Ambos análisis se realizaron usando el paquete 'stats' del proyecto-R. Posteriormente, se evaluó la relación existente entre las variables ambientales y los censos de vegetación a través de análisis canónicos. Para poder evaluar la contribución de las variables ambientales a la heterogeneidad de la vegetación se usó el análisis de redundancia canónico (Borcard y col. 1992) usando la función 'rda' del paquete 'vegan' (Oksanen y col. 2013) del software R (R Development Core Team). Previo a este análisis se evaluó la existencia o no de correlación entre las variables ambientales medidas, dejando sólo una cuando dos o más estaban correlacionadas.

## **2.3. Resultados**

### **2.3.1 Descripción de los perfiles de suelo**

Dadas las condiciones climáticas (régimen de humedad árido) y la presencia de ciertos horizontes diagnósticos, los suelos en el área de estudio fueron clasificados como Aridisoles (Soil Survey Staff, 1999). El perfil de suelo correspondiente a los paleocauces (Tabla 2.1) presenta en los horizontes subsuperficiales (en los primeros 100 cm de profundidad) abundantes concentraciones de agregados de yeso pedogenético (secundario) que superan ampliamente el 1 % en volumen, lo cual reúne las condiciones de horizonte gypsic, y por tanto, dicho suelo es clasificado a nivel de Suborden como Gypsid. Asimismo, se observan evidencias de iluviación de arcillas, no sólo entre los granos minerales, sino también entre las caras de los agregados. Esta característica junto con el elevado valor de porcentaje de sodio intercambiable ( $PSI > 15\%$ ) reúne las condiciones de horizonte nátrico, por lo cual, a nivel de Gran Grupo corresponde a Natrigypsid. Finalmente, la presencia de grietas en profundidad y de agregados cuneiformes de fuerte desarrollo le confieren al suelo características vérticas, por lo cual a nivel de Subgrupo el suelo en el paleocauce fue clasificado como un Natrigypsid vértico. El perfil correspondiente a las barras (Tabla 2.1) presenta solamente un horizonte cálcico dentro de los 100 cm de profundidad, por lo cual corresponde a un Haplocalcid típico.



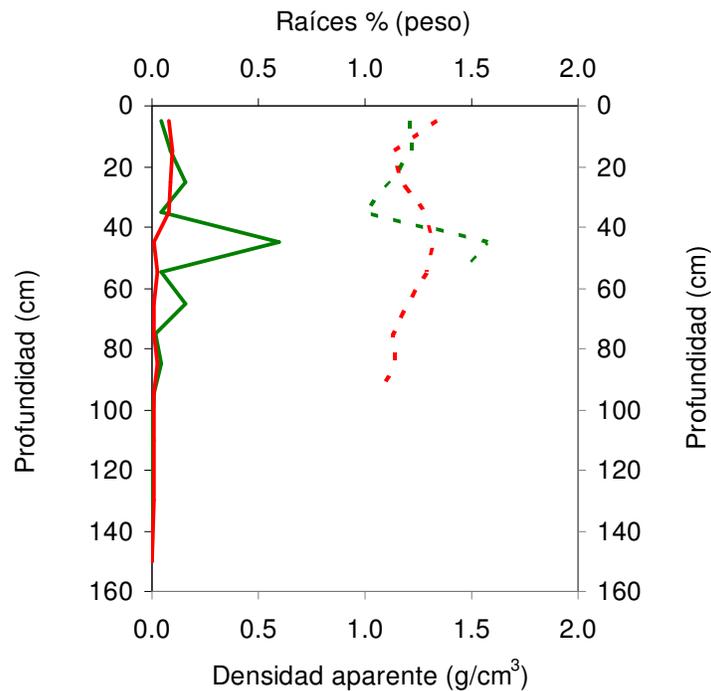
**Figura 2.1.** Representación esquemática de una sección transversal del paisaje perteneciente al antiguo abanico aluvial del área de estudio. A la izquierda del esquema se muestra el perfil de suelo de las barras y a la derecha el de los paleocauces. La escala vertical (~2 m) se exagera respecto de la horizontal (~150 m).

Horizontes	Profundidad	Gravas (%)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	%H2O sat	NT%	CO%	%CO <sub>3</sub>	pH 1:2.5	CE mS	Ca	Mg (mmolL <sup>-1</sup> )	Na	SO <sub>4</sub> <sup>-2</sup> (mmolL <sup>-1</sup> )	PSI	
Haplocalcid típico																	
A	0-3	23,79	78,41	16,59	5,00	38,88	0,04	0,33	1,11	8,41	0,56	5,24	3,49	0,87	1,54	0	
A2	3-15	9,69	77,43	18,73	3,84	35,14	0,03	0,37	2,35	8,82	0,38	3,26	1,96	0,00	2,02	0	
Ck	15-30	5,74	69,08	26,34	4,58	38,88	0,03	0,43	10,95	8,37	0,52	4,04	1,03	0,00	3,36	0	
2Bk1	30-44	42,59	66,00	7,50	26,50	56,25			28,25	8,17	0,48	2,94	1,32	1,22	1,69	0	
2Bk2	44-77	69,54	48,88	10,86	45,96	56,25			54,63	8,75	0,50	2,01	2,69	2,78	0,95	1,40	
2Btk	77-120	79,03	62,98	9,57	27,45	51,51			37,85	9,11	0,64	1,21	2,07	4,87	1,15	4,16	
2Ck	120-153	79,51	68,87	15,99	15,14	51,51			15,75	9,42	1,04	0,96	0,96	5,65	1,65	6,76	
2C	153-199	81,45	83,01	8,90	8,09	38,88			0,57	9,10	6,81	18,06	7,57	109,57	61,55	30,47	
2Cy1	199-229	45,92	78,71	17,30	4,00	42,86			0,88	7,90	5,16	29,30	8,82	65,22	62,51	17,18	
2Cy2	>229	65,72	90,34	5,17	4,49	31,58			1,02	7,77	5,32	27,45	7,75	68,70	63,75	18,61	
Natrígypsid vértico																	
Av	0-2	29,05	47,08	38,27	14,65	31,58	0,03	0,42	0,54	7,30	4,65	4,54	9,21	77,39	33,57	29,69	
C	2-8	3,87	61,86	26,56	11,58	25	0,02	0,14	0,52	6,93	8,51	4,08	6,68	139,13	1,74	46,55	
2Btn	8-23	1,75	44,83	44,29	10,88	66,66	0,03	0,31	0,36	8,62	9,85	2,37	8,09	173,91	8,75	52,55	
2Btkn	23-34	1,86	51,09	41,88	7,02	66,66		0,38	6,07	8,92	9,64	2,92	5,91	170,43	10,77	54,18	
2Bkn	34-53	4,16	64,16	19,67	16,16	92,31			13,07	9,39	6,85	2,46	3,51	126,96	24,59	51,68	
2Bsskyn1	53-73	1,94	29,86	54,39	15,75	108,33			11,99	8,76	16,61	20,68	19,56	143,48	110,75	31,44	
2Bsskyn2	73-103	2,44	23,66	28,16	48,18	113,04			7,39	8,62	19,65	25,97	18,95	104,35	113,35	23,77	
2Bsskyn3	103-133	8,25	37,62	44,61	17,78	127,27			11,34	8,76	15,15	18,76	17,08	201,74	94,05	40,81	
2Bsskyn4	133-167	2,74	46,59	23,35	30,06	138,09			12,04	8,93	12,27	8,28	9,62	86,96	68,72	29,36	
2Cssy	>167	2,79	36,08	22,66	41,26	92,31			12,00	8,35	18,45	25,54	19,04	104,35	103,48	23,84	

**Tabla 2. 1.** Características físico-químicas de los horizontes de los perfiles de suelo realizados en un paleocauce (Natrígypsid vértico) y en una barra (Haplocalcid típico). Se incluyen las principales variables usadas para caracterizar y clasificar los suelos. Los porcentajes de las fracciones de suelo están calculados sobre la fracción menor a 2mm.

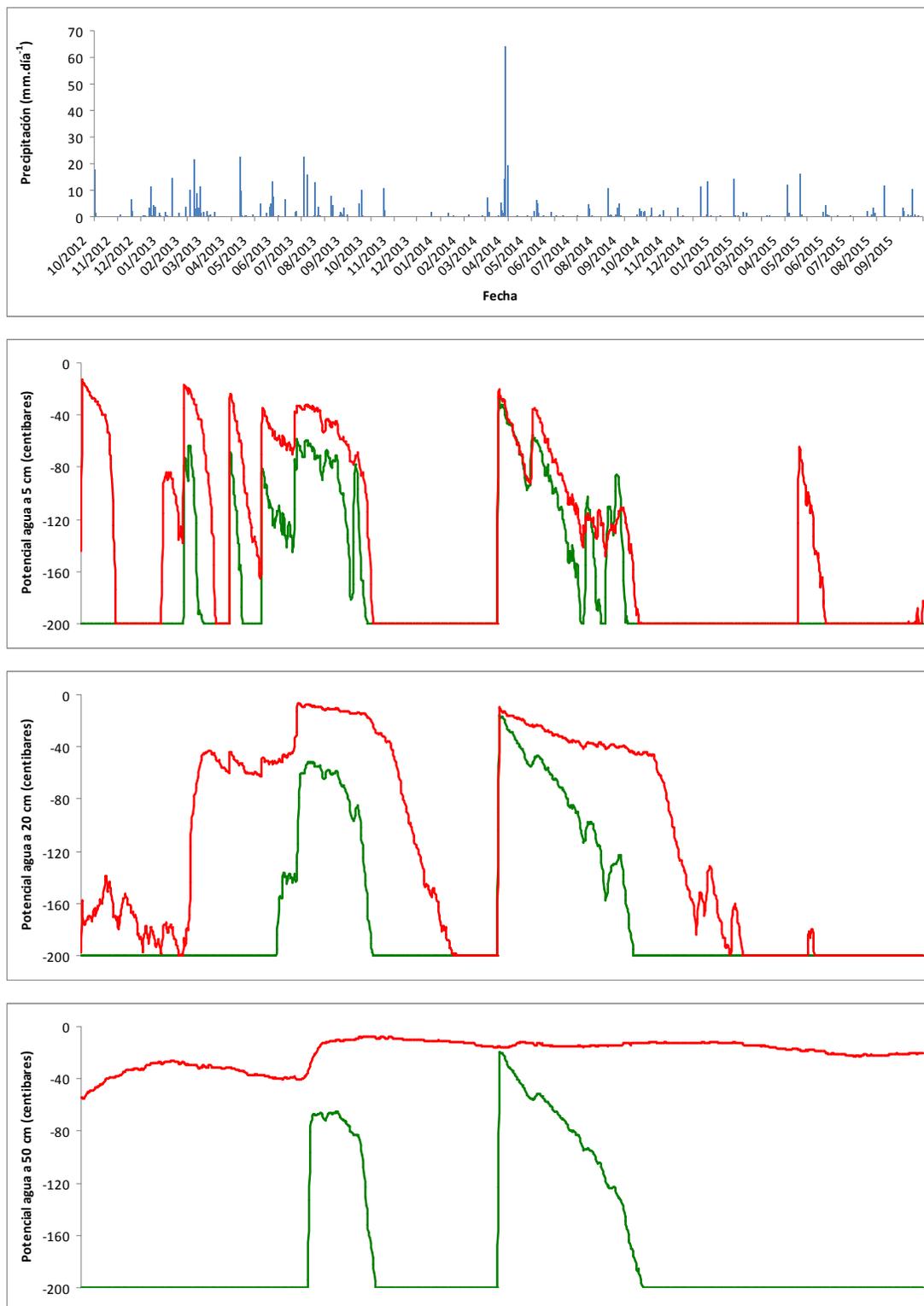
### 2.3.2. Distribución vertical de las raíces en ambas geoformas

Como se observa en la Figura 2.2 la distribución de las raíces difiere entre los suelos de las distintas geoformas. En los paleocauces la mayoría de las raíces se concentra en la capa superficial y su abundancia va disminuyendo de manera paulatina hasta los 40 cm de profundidad, donde se ve un descenso más marcado, desarrollándose en menor medida a profundidades mayores. En cambio, en las barras se observa un desarrollo radical en picos a diferentes profundidades, el mayor entre los 40 y 60 cm. Este último coincide con un importante aumento de la densidad aparente del suelo. La prevalencia de gravas de gran tamaño a profundidades mayores a los 60 cm imposibilitó la obtención de valores de densidad aparente del suelo para esas profundidades.



**Figura 2.2.** Distribución de raíces (líneas continuas) y densidad aparente de suelo (líneas punteadas) en ambas geoformas (barra en verde y paleocauce en rojo).

### 2.3.3. Variación temporal de la humedad de suelo en ambas geoforma

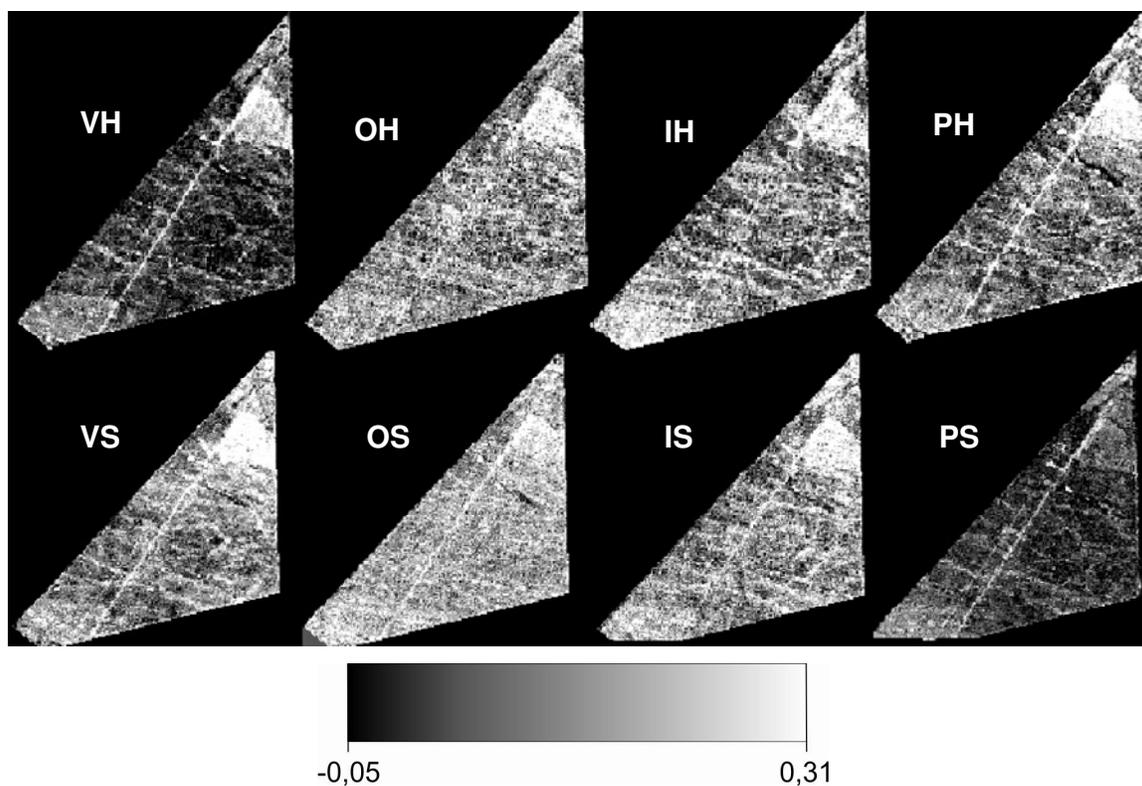


**Figura 2.3** Precipitación (a) y potenciales agua en el suelo a 5 (b), 15 (c) y 50 (d) cm. de profundidad en cada geoforma (barra en verde y paleocaice en rojo).

Durante los tres años de estudio se registraron algunos períodos húmedos (la mayor parte del año 2013, principalmente los meses más fríos, y abril de 2014), alternando con períodos secos (verano 2013-2014 y desde fines de 2014 hasta la primavera de 2015) (Fig. 2.3). En abril de 2014 hubo un evento extraordinario de lluvia, superando los 80 mm en alrededor de 48 horas, lo cual representa más de un tercio del promedio anual de lluvia para la zona. Este evento logró mojar los perfiles hasta la mayor profundidad medida. En general, el potencial agua en el suelo del paleocauce mostró aumentos de potencial más frecuentes, mostrando sensibilidad a eventos de lluvia pequeños en todas las capas, al mismo tiempo que se secó a menor velocidad. Estas diferencias en la dinámica del potencial agua entre perfiles se hicieron más importantes a medida que aumentaba la profundidad. Por otro lado, en las capas profundas la barra mostró aumentos de potencial mucho menos frecuentes pero más veloces ante los mayores eventos de lluvia. En particular la capa más profunda del paleocauce (50 cm) se mantuvo siempre en potenciales cercanos a 0 centibares, mientras que en la barra esta capa registró potenciales mayores a los -200 centibares únicamente luego de los dos períodos húmedos.

#### **2.3.4. Indicadores espectrales estacionales de humedad del suelo**

El NDWI mostró diferencias entre comunidades, mostrando valores mayores en los paleocauces, donde se asienta la comunidad de *C. avellanadae* (Fig. 2.4 y Tabla 2.2). La diferencia entre geofomas fue significativa para todas las fechas excepto para el otoño y la primavera secos. La imagen correspondiente al otoño de un año seco fue capturada por el satélite el día posterior a una lluvia, por lo que se estaría detectando el agua acumulada en forma superficial y temporaria sobre el suelo y la vegetación. Debido al poco tiempo transcurrido desde la lluvia, los fenómenos de escorrentía, infiltración diferencial entre suelos y absorción de agua por parte de los sistemas radicales, que ocasionarían diferencias entre las geofomas, aún no habrían tenido lugar. La primavera seca, por el contrario se correspondió con los valores promedio más negativos, (coloración oscura en todo el potrero PS de la Fig. 2.4), sugiriendo que las diferencias entre geofomas se minimizan ante condiciones de máxima sequía.



**Figura 2.4.** Valores de NDWI para el área de estudio y las fechas estudiadas. La fila superior muestra las imágenes correspondientes a los años húmedos y la fila inferior las de los años secos. De izquierda a derecha se presentan verano (V), otoño (O), invierno (I) y primavera (P). H: húmedo y S: seco.

Al pie de la figura se incluye la escala de valores.

Estación	NDWI		
	Paleocauce	Barra	Estadístico
VH	-0,025±0,006	-0,029±0,005	4,55*
VS	0,022±0,003	0,012±0,002	9,31**
OH	0,053±0,004	0,029±0,003	23,55**
OS	0,047±0,002	0,046±0,002	0,15
IH	0,048±0,004	0,025±0,005	5,09*
IS	0,052±0,004	0,032±0,003	16,26**
PH	0,013±0,002	0,003±0,002	10,30**
PS	-0,034±0,002	-0,036±0,003	1,69

**Tabla 2.2.** Valores promedio de NDWI y su correspondiente error estándar para cada geoforma y fecha.

Acrónimos de las estaciones como en la Figura 2.4.

\*= $p < 0,05$ , \*\*= $p < 0,01$ .

### 2.3.5. Caracterización del suelo superficial y su relación con la vegetación

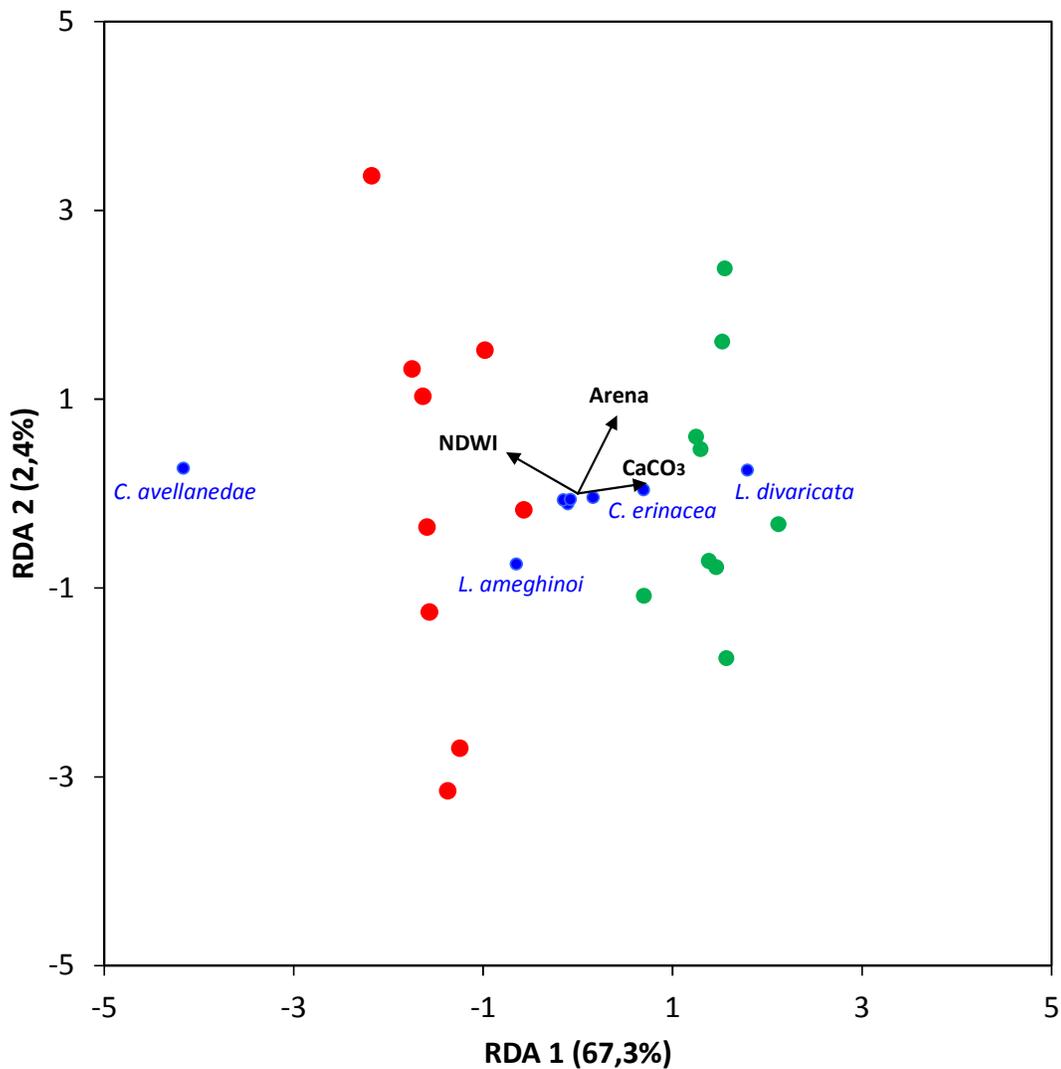
El ANOVA que comparó las variables edáficas entre comunidades solo detectó diferencias en las concentraciones de carbono orgánico (CO) y carbonatos (CO<sub>3</sub>) y en el NDWI promedio (Tabla 2.3). Mientras que la concentración de CO y el NDWI fueron mayores en los paleocauces, la concentración de CO<sub>3</sub> fue mayor en las barras.

Características del suelo	Paleocauce	Barra	F
Textura del suelo (%)			
Arena	77,2±1,7	80,6±0,8	3,32
Limo	12,3±1,1	10,6±1,6	1,32
Arcilla	10,5±1,3	8,8±1,2	0,89
Conductividad eléctrica (μS.cm <sup>-1</sup> )	2056±661	580±66	2,51
Nitrógeno total (%)	0,057±0,004	0,056±0,003	0,05
Carbono orgánico (%)	0,717±0,101	0,449±0,018	9,22**
Carbonato (%)	1,90±0,22	3,34±0,30	14,78**
NDWI	0,034±0,003	0,021±0,003	7,75*

**Tabla 2.3** Características fisicoquímicas de los suelos de paleocauces y barras (n = 9, promedio ± EE).

\*=p<0,05, \*\*=p<0,01.

Las variables limo, arcilla y conductividad eléctrica fueron excluidas del análisis de redundancia canónico (RDA) por estar correlacionadas al porcentaje de arena; mientras que, se excluyó la concentración de nitrógeno total por estar correlacionada a la del carbono orgánico. La relación entre la cobertura de las especies y las características del suelo (RDA) fue significativa, indicando que las variables ambientales medidas se relacionan de modo significativo con la cobertura de las especies, explicando el 71,2% de su variación. Los dos primeros ejes explicaron conjuntamente el 69,7% (eje 1: 67,3%, eje 2: 2,4%). El primer eje ordenó a los sitios de muestreo según la abundancia de las especies dominantes, separando a las comunidades relevadas en los paleocauces, con dominancia de *C. avellanadae*, de las relevadas en las barras, en las que dominó *L. divaricata*. Las comunidades de *C. avellanadae* se caracterizaron por presentar menor porcentaje de arena y carbonatos y valores mayores de NDWI que las comunidades de *L. divaricata* (Fig. 2.5).



**Figura 2. 5.** Diagrama de ordenamiento en el espacio bidimensional generado por los primeros componentes del análisis de redundancia canónico. Los porcentajes de varianza explicados por cada eje se indican entre paréntesis. Los círculos rojos corresponden a los censos de paleocauce, los círculos verdes a los censos de barras y los azules a las especies indicadoras. Se muestran también las variables estadísticamente significativas y su correspondencia con los ejes.

## 2.4. Discusión

Los suelos sobre los que se asientan las dos comunidades presentan diferentes características. Las barras en las que domina *L. divaricata* están conformadas por suelos con mayor contenido de gravas, arena y carbonatos, y presentan menor humedad. En cambio, los

paleocauces donde domina *C. avellanae* se caracterizan por presentar suelos más ricos en materia orgánica con menor concentración de carbonatos, presencia de yeso, mayor PSI (porcentaje de sodio intercambiable) y mayor humedad a lo largo del perfil de suelo (Tablas 2.1 y Fig. 2.3).

Los resultados obtenidos en este capítulo son coherentes con lo reportado en la bibliografía por Rueter y Bertolami (2010), quienes describieron el aumento en la frecuencia de *C. avellanae* en suelos arcillosos y salinos a escala de paisaje. Por otro lado, en Norte América los límites de las comunidades de *Larrea tridentata*, una especie muy similar a *L. divaricata*, se han relacionado con cambios en el material parental del suelo (Barbour 1969). Allí, la dominancia de esta especie sobre suelos cálcicos ha sido asociada a su tolerancia a suelos de alto contenido de carbonato de calcio (Buxbaum y Vanderbilt 2007).

La mayor humedad en superficie medida por la estación meteorológica y señalada por los indicadores espectrales en la comunidad de *C. avellanae* respecto de la correspondiente a *L. divaricata* podría estar relacionada a una mayor capacidad de retención en los paleocauces respecto de las barras, fruto de su textura más fina. Por otro lado, teniendo en cuenta la topografía del terreno, en caso de lluvias intensas podría tener lugar escorrentía superficial, escurriendo el agua desde las barras hacia los paleocauces, disminuyendo la precipitación efectiva en las primeras y aumentando en los segundos.

El mayor potencial agua de los horizontes subsuperficiales en los paleocauces (Fig. 2.3) sería coherente con el mayor contenido de partículas finas respecto de las barras, lo que le permitiría acumular la humedad durante las estaciones frías por períodos más largos a profundidades donde no tiene lugar la evaporación, como fuera observado en otros suelos áridos con horizontes subsuperficiales ricos en arcilla y limo (Franco-Vizcaíno 1994, Buxbaum y Vanderbilt 2007). Adicionalmente, el yeso presente en esta geoformas puede almacenar agua, favoreciendo la supervivencia de la vegetación gipsófila bajo condiciones de aridez (Meyer y col. 1992, Pueyo y Alados 2007).

Al mismo tiempo, los horizontes subsuperficiales de las barras se saturan a porcentajes de agua menores a los de los paleocauces, siendo entonces más estrecho el rango de agua almacenada por debajo de la superficie, en las capas que contienen los mayores porcentajes de raíces que explotan el recurso (Fig. 2.2) y; por lo tanto, son susceptibles a agotarse con mayor rapidez. De esta manera, las “ventanas” de disponibilidad de agua serían menos frecuentes para la vegetación que habita en las barras respecto de los paleocauces.

Aunque la frecuencia de mojado del perfil a profundidades mayores a los 50 cm podría ser igual o menor que la de las capas superiores, se desconoce la permanencia del agua en

estas capas y la velocidad de absorción de ellas por parte de las raíces. Sin embargo, un trabajo previo realizado en suelos similares a los de las barras demostró que aunque esas capas se mojan muy infrecuentemente, en ellas la humedad perdura durante varios años, independientemente de las precipitaciones de esos años (Bisigato y López Laphitz 2009). Al mismo tiempo, el perfil de distribución de raíces de la comunidad de *L. divaricata* (Fig. 2.2) mostró que, aunque a bajas densidades, las raíces se encuentran presentes a esas profundidades en las barras, lo que favorecería la supervivencia de las plantas durante los periodos de sequía.

Por lo anteriormente expuesto *L. divaricata*, limitada a las barras, soporta condiciones de mayor aridez. La exclusión de esta especie de los paleocauces respondería a otros factores. Por un lado, el alto contenido de sodio de los suelos correspondientes a los paleocauces puede afectar y limitar fisiológicamente el proceso de enraizamiento de las plantas (Lorenz 1995). Por otro lado, la saturación del horizonte argílico en los paleocauces expondría a las raíces a situaciones de privación de oxígeno con mayor frecuencia agregando una limitación química a la expansión de las raíces ya limitada físicamente por su menor porosidad y por el encostramiento superficial al que son susceptibles los suelos gípsicos (Meyer y col. 1992). El limitado desarrollo radical hace más vulnerables a las plantas ante circunstancias de sequía. Por el contrario, la textura más arenosa de las barras favorece el crecimiento de especies que poseen sistemas radicales profundos (Bucci y col. 2009). En estos suelos, tanto la penetrabilidad del suelo como la disponibilidad de oxígeno son mayores; mientras que, al retener menor cantidad de agua, se ve estimulada la exploración de zonas más profundas por parte de las raíces, donde el potencial agua es menos negativo (Sperry y Hacke 2002).

Las diferencias en el sistema de raíces han sido utilizadas frecuentemente para explicar, al menos parcialmente, la coexistencia de especies en los desiertos, argumentando que permite a las especies hacer un uso diferencial del agua en el suelo (Montaña y col. 1995, Breshears y Barnes 1999, Gibbens y Lenz 2001, Golluscio y Oesterheld 2007, Bucci y col. 2009). Siendo *L. divaricata* una especie cuyas raíces alcanzan profundidades mayores que *C. avellanadae* (Bertiller y col. 2004), podría requerir de grandes eventos de lluvia de baja intensidad que permitan la infiltración dentro de la zona radical. Por el contrario, en aquellos sitios donde el agua es más superficial, ya sea porque las características del suelo demoran la infiltración o porque el microrelieve impide la acumulación de agua, *L. divaricata* sería menos competitiva en relación a otras especies, como *C. avellanadae*.

La coexistencia de especies en los desiertos ha sido frecuentemente explicada, al menos parcialmente, por diferencias en el sistema de raíces, lo que permite a las especies

hacer un uso diferencial del agua en el suelo (Peláez y col. 1994, Montaña y col. 1995, Breshears y Barnes 1999, Gibbens y Lenz 2001, Golluscio y Oesterheld 2007). Siendo *L. divaricata* una especie con raíces más profundas que *C. avellanadae* (Bertiller y col. 2004), podría requerir de grandes eventos de lluvia de baja intensidad o de acumulación local de agua, que permitan su llegada a la zona radical. Por el contrario, en aquellos sitios donde el agua del suelo es más superficial, ya sea porque sus características demoran la infiltración o porque el microrelieve impide la acumulación de agua, *L. divaricata* sería menos competitiva que otras especies, como *C. avellanadae*.

Estos resultados muestran que, al igual que en otros ecotonos de regiones áridas del mundo (Bestelmeyer y col. 2006, Buxbaum y Vanderbilt 2007, Robinson y col. 2008, Reed y col. 2009) y como ya fuera observado en el Monte Central (Roig y Rossi 2001), las características del suelo pueden influenciar la distribución de especies en el área ecotonal entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica. Además, se refuerza la importancia de estudiar no sólo las características superficiales del suelo, sino también las propiedades de los horizontes más profundos y del comportamiento del agua a lo largo del perfil, factores que podrían ejercer un fuerte control sobre la vegetación. En particular, la comunidad de *C. avellanadae* ocupó áreas con suelos de textura más fina con mayor disponibilidad de agua a lo largo del año, lo cual apoya la H2.

### **Capítulo 3: Importancia de los factores edáficos y la disponibilidad hídrica en el establecimiento de las especies dominantes de cada comunidad**

#### **3.1. Introducción**

El establecimiento a partir de semillas es una fase especialmente vulnerable del ciclo de vida de las plantas en los ecosistemas áridos (Yang y col. 2010). Las diferencias en los requerimientos ambientales de las especies en sus primeras etapas de vida son críticas en la dinámica poblacional de las especies y pueden ser responsables de la coexistencia o no de distintas especies y; por lo tanto, de la diversidad natural de las comunidades (Grubb 1977, Fowler 1986, Nathan y Casagrandi 2004, Schwinning y col. 2005). A su vez, como los requerimientos de hábitat de las plántulas pueden diferir de aquellos de los de las plantas adultas (Grubb 1977), puede ocurrir también que las etapas críticas aparezcan más tarde en el desarrollo de las plantas, y que la mortalidad diferencial actúe sobre un establecimiento más o menos homogéneo (Losos 1995; Ehrlén y Eriksson 2000; Münzbergová 2004). Por ello, la ausencia de algunas especies en determinados sitios puede encontrar su explicación en procesos que operan en diferentes fases de su ciclo de vida.

Para que tenga lugar el reclutamiento de poblaciones de plantas es determinante tanto la disponibilidad de semillas como de sitios seguros para el establecimiento de plántulas (Duncan 2009). Los sitios seguros son aquellos que ofrecen condiciones bióticas y abióticas adecuadas para la germinación y el establecimiento de las plántulas de cada especie (Harper y col. 1961). El importante grado de heterogeneidad en las propiedades del suelo a distintas escalas que caracteriza a los ambientes áridos y semiáridos define micrositios seguros y no seguros para las especies en esta etapa de su desarrollo (Fowler 1988, Bird y col. 2007, Bisigato y col. 2009). Aunque esta influencia del suelo sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas cumple un rol central en la dinámica del ecosistema, los estudios al respecto son limitados (Maestre y col. 2003, Bestelmeyer y col. 2006).

Tanto los resultados del capítulo anterior, como resultados de otros trabajos (McAuliffe 1994, Bechtold y Naiman 2006, Wysocki 2011), muestran que las diferentes geoformas que ocupan un paisaje suelen asociarse a suelos distintos con diferente disponibilidad hídrica a lo largo del año., En los ecosistemas áridos, a escala de mayor detalle (micrositio), tanto las características físicas como químicas del suelo superficial están fuertemente influenciadas por la cobertura vegetal (Garner y Steinberger 1989, Mazzarino y col. 1998). En estos ecosistemas la vegetación favorece el entrapamiento de sedimentos y

de restos vegetales acarreados por erosión hídrica y eólica (Schlesinger y col. 1996). Como consecuencia de ello debajo de la vegetación se originan montículos de suelo con características contrastantes a las del suelo de las áreas sin cobertura vegetal (intermontículos) (Buis y col. 2010). Por ejemplo el suelo de los montículos suele tener menor densidad aparente (Callaway 1995), textura más gruesa y más materia orgánica y nutrientes (Tiedemann y Klemmedson 1973, Aguiar y Sala 1999, Dhillion 1999, Titus y col. 2002, Bisigato y col. 2009, Allington y Valone 2010). Asimismo, el suelo de los montículos suele presentar menor temperatura máxima y por lo tanto menor evaporación que los intermontículos (Moro y col. 1997, Rossi 2004). A su vez, el suelo de estos últimos es más propenso a sufrir encostramiento superficial (Bouza y col. 1993), lo cual reduce la infiltración de agua, viéndose incrementada la escorrentía y disminuyendo por ello el agua disponible en esos micrositios (Maestre y col. 2003). Diferencias en la humedad del suelo y en la estabilidad de la disponibilidad de agua, aunque sean pequeñas, han demostrado ser cruciales en el establecimiento exitoso de algunas especies (Aguilera y Lauenroth 1995).

Las cercanías de la vegetación establecida suelen ser también sitios de acumulación de propágulos (Guo y col. 1998, Bertiller 1998), en parte por la producción de semillas *in situ* pero también por la acumulación de semillas luego de la dispersión (Aguiar y Sala 1997). Todas esas diferencias hacen que los micrositios ubicados debajo del canopeo de las plantas (i.e. montículos) sean en general más favorables para el establecimiento de nuevos individuos que los micrositios expuestos (intermontículos) (Owens y col. 1995, Shumway 2000, Rossi 2004). Según Aguiar y Sala (1999), esos mecanismos contribuyen a que la vegetación de los desiertos esté organizada en forma de parches (grupos de individuos separados de otros grupos por áreas de suelo sin colonizar o sólo colonizadas por matas aisladas de pastos). Sin embargo, bajo algunas circunstancias la competencia con la vegetación ya establecida en los parches puede ser lo suficientemente intensa como para contrarrestar los efectos positivos enumerados más arriba y convertir a los montículos asociados a los parches en lugares menos favorables para el establecimiento que los intermontículos (Cipriotti y Aguiar 2015).

Independientemente de la escala, las variaciones en las condiciones ambientales inducen la expresión de variabilidad fenotípica en las especies, lo que se conoce como plasticidad (Weiner 2004, Miner y col. 2005). Entre otras manifestaciones, en las plantas esta plasticidad produce cambios en el crecimiento relativo de sus órganos y en su estructura, maximizando el desempeño de los individuos en los distintos ambientes (Coleman y col. 1994, Bucci y col. 2009). El análisis de las relaciones alométricas en las plantas provee un método directo de interpretar los cambios que ocurren en cada órgano tanto de forma

independiente como los que ocurren de manera interrelacionada y es una herramienta útil para estudiar sus necesidades y estrategias (Coleman y col. 1994, Weiner 2004). Cella Pizarro y Bisigato (2010) encontraron que en respuesta al estrés hídrico, además de la biomasa, también cambia la partición de biomasa de los distintos órganos en varias especies de desierto; mientras que, Franco Pizaña (1996) encontró diferencias en la partición de biomasa a raíces también en relación al micrositio. Sin embargo, esta misma plasticidad impone la necesidad de ejercer control sobre algunas de las variables ambientales de manera de poder discernir cuales son los factores que desencadenan los distintos tipos de respuesta (Sultan 2000).

Los resultados obtenidos hasta aquí muestran que *L. divaricata* y *C. avellanadae* ocupan geoformas distintas con suelos diferentes y distinta disponibilidad hídrica. Con el objetivo de evaluar si este patrón tiene lugar a partir de diferencias en la capacidad de ambas especies de establecerse en los distintos micrositios de las dos geoformas y/o a diferencias en la disponibilidad hídrica se desarrollaron dos experimentos factoriales en condiciones controladas de invernáculo. De este modo se puso a prueba la H3: “La distribución espacial de ambas comunidades en el paisaje refleja la aptitud de sus especies dominantes para establecerse en distintos tipos de suelo.”

### 3.2. Materiales y métodos:

#### 3.2.1. Recolección de suelo y semillas

Para ambos experimentos se colectó material (suelo y frutos) en el potrero de estudio (Fig. 1.1). Durante el verano de 2012 se colectaron frutos maduros de *L. divaricata* y *C. avellanadae* y se conservaron en oscuridad y a temperatura ambiente hasta el mes de agosto del mismo año. Estos frutos fueron empleados en el experimento 2. A su vez, se recolectó suelo superficial (0-20 cm) de cada tipo de geoforma (paleocauce y barra) y micrositio (montículo e intermontículo), de manera que se colectaron cuatro **tipos de suelo**: PM: montículo de paleocauce, PI: intermontículo de paleocauce, BAM: montículo de barra, BAI: intermontículo de barra. En febrero de 2015 se recolectaron los frutos para el experimento 1 y se mantuvieron en oscuridad y a temperatura ambiente hasta su empleo la primavera siguiente. Inmediatamente antes de cada experimento se retiró el pericarpio de los frutos de *L. divaricata* y se procedió a la escarificación de las semillas por lijado de su cubierta para romper su dormición. Los aquenios de *C. avellanadae* no sufrieron pretratamiento alguno

antes de su empleo en los experimentos. De aquí en adelante se empleará la palabra semillas para referirse a los propágulos de ambas especies, aunque en el caso de *C. avellaneda* se trate de aquenios.

### **3.2.2. Preparación del suelo para los experimentos y análisis de las propiedades físicas y químicas de cada tipo de suelo**

El suelo fue tamizado para la separación de las gravas utilizando una malla de 2 mm. En cinco muestras de cada tipo de suelo se procedió a la determinación de la distribución de tamaños de las partículas del suelo utilizando el método del hidrómetro (Bouyoucos 1962), la conductividad eléctrica fue evaluada en extractos de saturación (Richards 1974), el N total por medio de la técnica de Micro-Kjeldahl (Page y col. 1982), el carbono orgánico por el método de Walkley y Black (1934) (micrométodo) y el contenido de carbonatos por gravimetría. A su vez se determinó la densidad aparente correspondiente a cada tipo de suelo en las macetas. Los contenidos hídricos correspondientes a capacidad de campo y a punto de marchitez permanente, información necesaria para conocer la lámina de agua útil para cada suelo, fueron estimados por medio de ensayos de capacidad de retención de agua para cada tipo de suelo. La capacidad de campo fue obtenida por saturación y posterior drenaje de tres macetas por tipo de suelo. Se asumió que el punto de marchitez permanente fue igual al valor de humedad edáfica residual (Houser y col. 2001).

### **3.2.3. Experimento 1: Emergencia de las plántulas en cada tipo de suelo**

Se evaluó la capacidad de *L. divaricata* y de *C. avellaneda* para emerger en los cuatro tipos de suelo. El experimento se realizó en macetas de ½ litro de capacidad, disponiendo en septiembre de 2015 20 semillas por maceta que fueron enterradas a 1 cm de profundidad. Se destinaron seis macetas por tipo de suelo para cada especie (*L. divaricata* – *C. avellaneda*), contando en total con 48 macetas. Las macetas fueron mantenidas a capacidad de campo con riegos diarios. Todos los días las macetas eran revisadas, registrándose cada nueva plántula emergida (Figs. 3.1 y 3.2). El experimento se consideró concluido al cabo de un mes, cuando no emergió ninguna plántula durante una semana. Para cada maceta la emergencia se calculó como:

Emergencia: # plántulas emergidas / # de semillas sembradas

Donde # = número

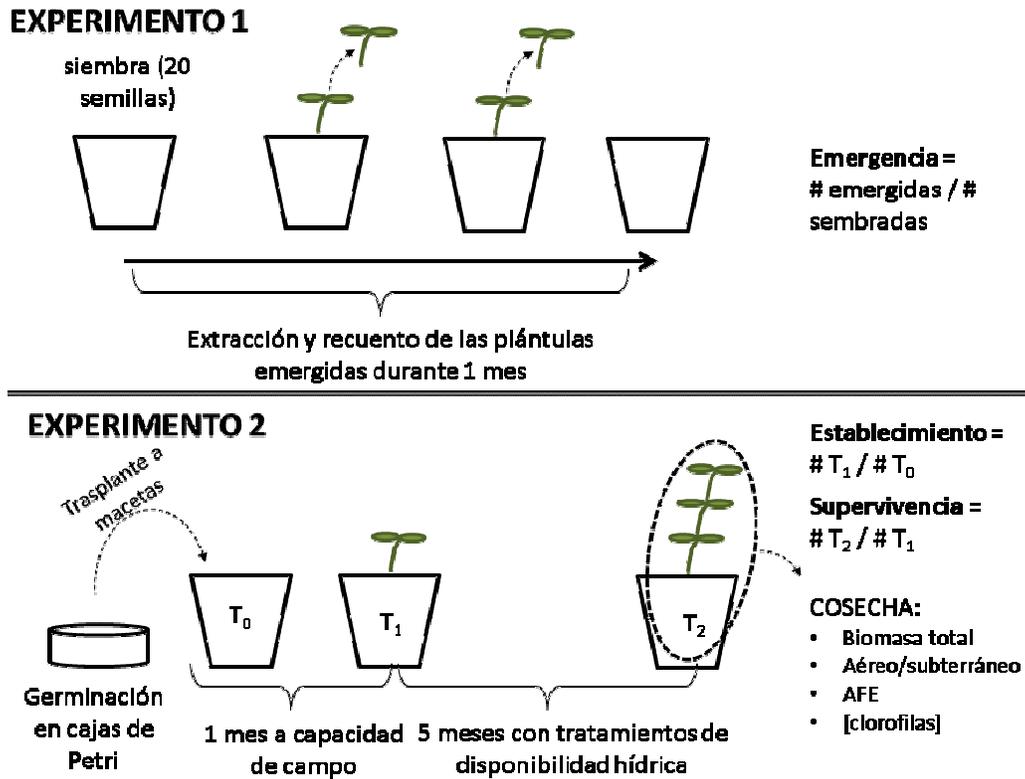


Figura 3.1. Diseño de los dos experimentos realizados en invernáculo.

Para evitar la competencia entre plántulas, luego de registrar cada emergencia, las plántulas fueron extraídas de las macetas.



Figura 3.2. a) Maceta con una plántula de *C. avellanae* completamente emergida y con sus cotiledones abiertos, b) vista general de las macetas utilizadas en el experimento de emergencia con los cuatro tipos de suelo y las semillas sembradas, c) maceta con dos plántulas de *L. divaricata* completamente emergidas, la que se encuentra al centro y arriba muestra sus cotiledones abiertos. Los círculos indican las plántulas.

### 3.2.4. Experimento 2: Establecimiento, supervivencia y variables biométricas en plantas creciendo en cada tipo de suelo y bajo distintos regímenes de suministro hídrico

En agosto de 2012 se dispusieron las semillas de cada especie en cajas de Petri sobre papel secante y algodón humedecidos con agua destilada para lograr su germinación. Las cajas de Petri fueron mantenidas a temperatura ambiente en el laboratorio y bajo condiciones de luz natural (fotoperiodo 10,5 a 12,5 hs). Lograda la germinación de las semillas y la emergencia de los cotiledones las plántulas se transplantaron a las macetas ya acondicionadas (Fig. 3.3.a y b). Las macetas, de 2 litros de capacidad, contenían suelo de cada tipo de suelo (combinaciones geofoma-micrositio). Cada una de ellas fue dispuesta al azar dentro del invernáculo bajo luz natural, cambiando la ubicación de cada una diariamente de forma aleatoria a lo largo de todo el experimento. Las temperaturas medias máxima y mínima durante todo el experimento fueron  $31,6 + 0,4^{\circ}\text{C}$  /  $14,3 + 0,3^{\circ}\text{C}$ .

Durante el primer mes, cada maceta fue regada diariamente, permitiendo su drenaje, para facilitar el establecimiento de las plántulas. Las plántulas que murieron durante este período fueron registradas y reemplazadas por otras recién germinadas. Las plántulas que sobrevivieron al cabo del primer mes luego del trasplante se consideraron establecidas (Fig. 3.1). De este modo, el establecimiento se evaluó en 8 tratamientos (2 especies x 4 tipos de suelo).



**Figura 3.3.** a) Macetas con los cuatro tipos de suelo considerados, b) plántula de *C. avellanadae* recién trasplantada, c) juveniles de ambas especies, d) plantas a momento de ser cosechadas, e) planta de *C. avellanadae* lavada, lista para llevar a estufa y f) mortero utilizado para la extracción de pigmentos.

En octubre de 2012 se le asignó a cada maceta uno de dos regímenes de suministro hídrico. Los regímenes difirieron en el contenido hídrico mínimo que alcanzaron las macetas antes de ser regadas: 33 y 66% de agua útil. Al primero de ellos se lo llamó “régimen de suministro hídrico esporádico” y al segundo “régimen de suministro hídrico frecuente”. De este modo, quedaron establecidos 16 tratamientos, resultantes de todas las combinaciones de los factores especie, geoforma, microsítio y régimen de suministro hídrico. Cada tratamiento originalmente constó de 10 repeticiones ( $n=160$ ), aunque algunas plantas murieron durante el experimento por lo que al momento de la cosecha el número final de réplicas fue menor en algunos tratamientos. El contenido hídrico del suelo fue controlado diariamente. Cada maceta fue pesada y regada hasta alcanzar el contenido hídrico correspondiente a capacidad de campo para ese suelo, siempre que su contenido hídrico haya decrecido por debajo de su nivel mínimo de humedad definido de acuerdo al tratamiento (Pisani y Distel 1998). Este enfoque experimental tiene en cuenta las diferencias en la demanda atmosférica, así como el uso del agua diferencial por las plantas de diferentes especies y tipos de suelo (Cella Pizarro y Bisigato 2010). El agua utilizada para el riego de las macetas se encontraba atemperada en bidones dentro del invernáculo para evitar cambios en la temperatura en las macetas regadas, lo que podría ocasionar un efecto adicional (Passioura 2006).

El establecimiento de las plántulas se definió como la proporción de plántulas que sobrevivieron un mes luego del trasplante (Fig. 3.3.c). La supervivencia de juveniles fue calculada como la proporción de plantas vivas al finalizar el ensayo sobre los individuos establecidos (Fig. 3.3d).

En marzo de 2013, se procedió a la cosecha de las plántulas (Fig. 3.3.e). Las raíces fueron cuidadosamente lavadas sobre una malla fina debajo de una corriente de agua. Cada planta fue secada en estufa a 45°C durante 48 hs y pesada. La biomasa total se separó luego en aérea y subterránea.

A fin de obtener medidas de la concentración de pigmentos fotosintéticos, se pesaron tres hojas por individuo (maceta) y, por separado, se molieron con mortero en 10 ml de acetona fría / solución tampón Tris (80:20 vol:vol, pH = 7,8) (Fig. 3.3.f). Posteriormente, se centrifugó la solución a 3000 G durante 5 min (Sims y Gamon 2002, Pockock y col. 2004). El sobrenadante se utilizó para la estimación espectrofotométrica de clorofila *a* y *b* con un espectrofotómetro Fisher (S42669ND) utilizando los coeficientes de extinción y las ecuaciones determinadas por Lichtenthaler (1987). Durante todo el procedimiento de extracción y medición se mantuvieron condiciones de luz tenue y baja temperatura con el fin de evitar la oxidación de los pigmentos.

Para la obtención de los valores de área foliar específica, se escanearon tres hojas totalmente expandidas de cada planta (maceta) con un scanner de escritorio, se secaron a 45°C y se pesaron. El área foliar se midió utilizando el software Leaf Area.

Las variables de respuesta fueron el establecimiento de plántulas y la supervivencia de juveniles al final del ensayo, la biomasa total alcanzada por cada individuo y la proporción de la biomasa subterránea con respecto a la biomasa total, la concentración de clorofilas *a* y *b* en las hojas y el área foliar específica (AFE) (Fig. 3.1).

### 3.2.5. Análisis estadístico

Se probó la normalidad de todas las variables con el test de Shapiro-Wilk y la homocedasticidad de las varianzas mediante la prueba Levene. Cuando se cumplieron los supuestos, se aplicaron ANOVAs múltiples para probar el efecto de los factores especie, geoforma, micrositio y régimen de suministro hídrico, cuando correspondiera, y el de sus interacciones.

La significancia de las diferencias en las propiedades del suelo entre las dos geoformas y micrositios se analizó a través de un ANOVA de dos vías. Las medias fueron comparadas con el test de Tukey.

La proporción de plántulas emergidas (emergencia) fue analizada a través un ANOVA triple, evaluando las diferencias ente especies, geoformas y micrositios. Los pares de medias fueron comparados por medio del test de Tukey.

La desviación de la homogeneidad en el establecimiento de plántulas y en la supervivencia de juveniles fue evaluada con MLGs para poner a prueba el efecto de los factores especie, geoforma y micrositio en ambas variables, sumando el régimen de suministro hídrico en la supervivencia de juveniles, sobre las diferencias entre los valores observados y los esperados por azar. Tratándose de variables de respuesta binaria se ajustó un modelo con estructura de errores binomial y función de vínculo “logit”.

Los análisis de las variables biométricas (biomasa total, proporción de la biomasa subterránea con respecto a la biomasa total, AFE y concentración de clorofila en el tejido foliar) se realizaron para cada especie por separado luego de probar la homocedasticidad de sus varianzas y la normalidad de los datos crudos o de sus transformaciones (cuando fueron requeridas). Cuando no se alcanzaron los supuestos del ANOVA se aplicaron modelos lineales generalizados (MLG). En el caso de la biomasa total se procedió a su análisis a través de MLGs de la familia gamma. El análisis de alometría para evaluar la asignación diferencial

de recursos a biomasa aérea y subterránea para las distintas especies, suelos y regímenes de suministro hídrico se hizo con un análisis de la covarianza (ANCOVA). La significancia de las diferencias en concentración de clorofilas y AFE fueron analizadas con un ANOVA de tres vías poniendo a prueba el efecto de los factores geoforma, micrositio y régimen de suministro hídrico, y el de su interacción. En el caso del AFE la variable fue transformada a su inversa para corregir problemas con la normalidad y homocedasticidad.

### 3.3. Resultados

#### 3.3.1. Variables edafológicas

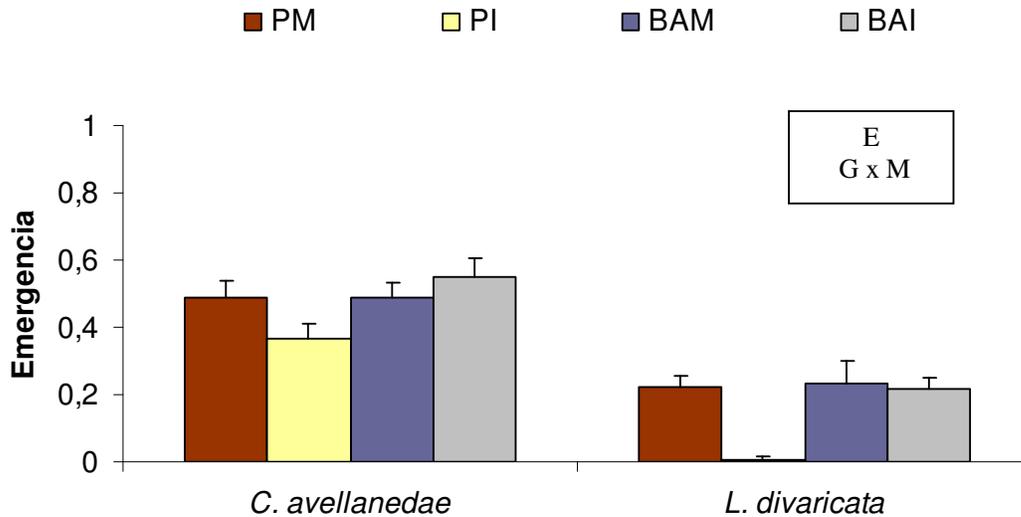
Los resultados de los análisis de las propiedades del suelo se pueden apreciar en la Tabla 3.1. Los factores geoforma y micrositio presentaron interacción en el análisis de todas las fracciones de textura de suelo. En particular, para el porcentaje de arena esta interacción responde a que dicha proporción alcanza su máximo valor en el montículo de paleocauce y el mínimo en el intermontículo de esa misma geoforma. El porcentaje de limo sólo se diferenció en el montículo de paleocauce, donde alcanzó su mínimo valor; mientras que, el porcentaje de arcilla fue mayor en el intermontículo de paleocauce, no presentando diferencias entre los otros tipos de suelo. El suelo de los paleocauces resultó más denso ( $F_{1, 18}=11,99, p<0,01$ ) que el suelo de las barras. Aunque el suelo desnudo de las barras parece presentar menor conductividad eléctrica la diferencia no resultó significativa ni entre geoformas ( $F_{1, 8}=2,12, p=0,18$ ) ni entre micrositios ( $F_{1, 8}=1,56, p=0,25$ ) no habiendo presentado interacción ( $F_{1, 8}=0,74, p=0,41$ ). El ANOVA ajustado para nitrógeno total tampoco mostró interacción ( $F_{1,8}=1,458, p=0,262$ ) ni diferencias significativas entre factores ( $F_{1, 8}=0,36, p=0,56$  para geoforma y  $F_{1, 8}=0,92, p=0,37$  para micrositio). En el caso del porcentaje de carbono orgánico ambos factores fueron significativos ( $F_{1, 8}=12,32, p<0,01$  para geoforma y  $F_{1, 8}=22,73, p<0,01$  para micrositio) sin presentar interacción entre ellos ( $F_{1,8}= 2,91, p=0,13$ ). Por otro lado, el contenido de carbonatos solo presentó diferencias entre geoformas ( $F_{1, 8}= 9,50, p<0,05$ ), mientras que no fue significativa la diferencia entre micrositios ( $F_{1, 8}= 3,47, p=0,10$ ) ni la interacción entre factores ( $F_{1, 8}=0,001, p=0,98$ ).

	<b>Paleocauce</b>				<b>Barra</b>			
	Montículo		Intermontículo		Montículo		Intermontículo	
Arena (%)	84,4±2,0	a	61,5±3,6	c	78,6±0,9	ab	76,6±0,5	b
Limo (%)	9,2±0,9	a	14,6±1,1	b	16,6±0,8	b	14,7±0,5	b
Arcilla (%)	6,4±2,3	a	23,9±2,6	b	4,8±0,8	a	8,7±0,5	a
Densidad aparente (g.cm <sup>-3</sup> )	1,57±0,03	ab	1,67±0,05	a	1,42±0,01	c	1,52±0,06	bc
Conductividad eléctrica (mS.cm <sup>-1</sup> )	5,08±0,63		4,73±1,30		4,55±0,39		2,65±1,00	
N total (%)	0,0437±0,003		0,0434±0,004		0,0529±0,005		0,0375±0,005	
Carbono orgánico (%)	0,525±0,056	b	0,313±0,069	b	0,887±0,094	a	0,438±0,048	b
Carbonatos (%)	0,096±0,020	b	0,318±0,165	ab	0,600±0,222	ab	2,007±1,188	a

**Tabla 3.1.** Valores medios y error estándar de las características físicas y químicas de los diferentes tipos de suelo (combinaciones de geoformas y micrositios, n=5). Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) entre tipos de suelo.

### 3.3.2. Emergencia de las plántulas en cada tipo de suelo

*Chuquiraga avellanedae* presentó mayor emergencia que *L. divaricata* sin mostrar diferencias entre tipos de suelo ( $F_{1, 40}=93,5$ ,  $p<0,01$ ), mientras que *L. divaricata* alcanzó el menor porcentaje de emergencia en los intermontículos. Por otro lado el efecto del micrositio difirió entre geoformas ( $F_{1, 40}=9,28$ ,  $p<0,01$ ), no observándose diferencias entre micrositios de las barras (Fig. 3.4).

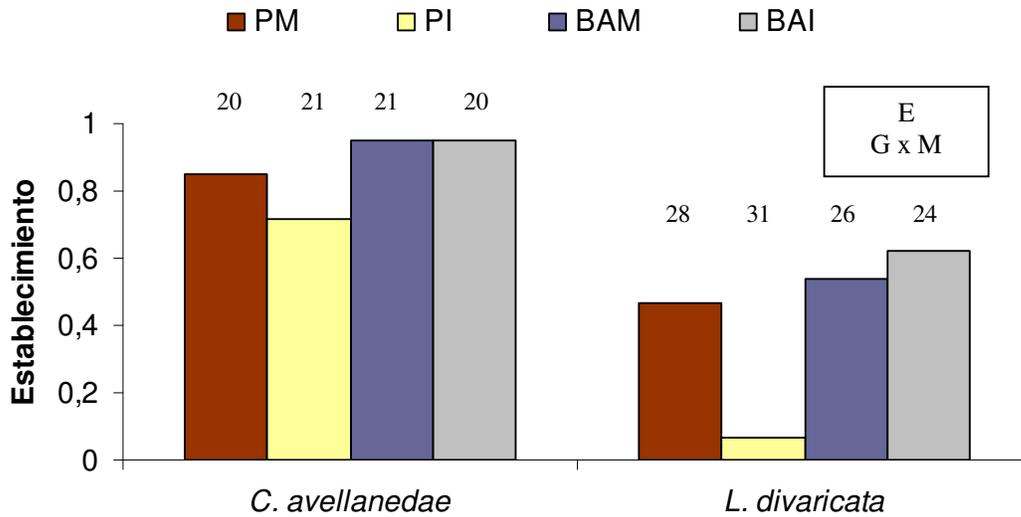


**Figura 3.4.** Emergencia de plántulas en cada tipo de suelo para ambas especies. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo. En el recuadro se indican los factores y/o interacciones significativos. E = especie, G = geoforma, M = micrositio.

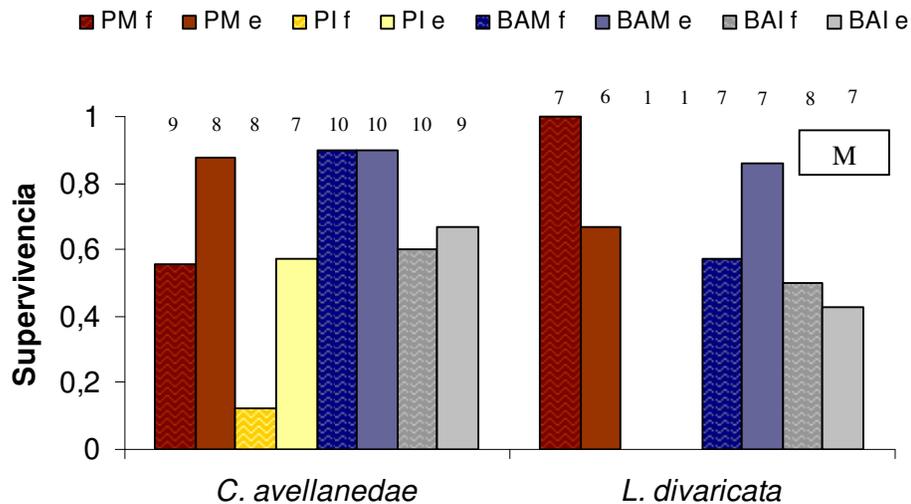
### 3.3.3. Establecimiento de plántulas y supervivencia de plantas creciendo en cada tipo de suelo y bajo distintos regímenes de suministro hídrico

El establecimiento de plántulas mostró diferencias significativas ( $p<0,01$ ) entre especies sin interacción con otros factores, siendo *C. avellanedae* más exitosa que *L. divaricata* en todos los suelos (Fig. 3.5). Por otro lado, la respuesta difirió entre micrositios para las distintas geoformas, presentando ambas especies un inferior desempeño en los intermontículos de paleocauce. Particularmente, de *L. divaricata* sólo sobrevivieron 2 de los 31 individuos transplantados en los intermontículos de los paleocauces a la fecha de la asignación de los regímenes de suministro hídrico. Adicionalmente, al separar el análisis por especie, *C. avellanedae* mostró diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre geoformas,

estableciéndose mejor en los suelos correspondientes a Barra respecto de los correspondientes a Paleocauce.



**Figura 3.5.** Establecimiento de plántulas en cada tipo de suelo para ambas especies. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo. En el recuadro se indican los factores y/o interacciones significativos. E = especie, G = geoforma, M = micrositio. Los números sobre las barras indican el número inicial de plántulas.

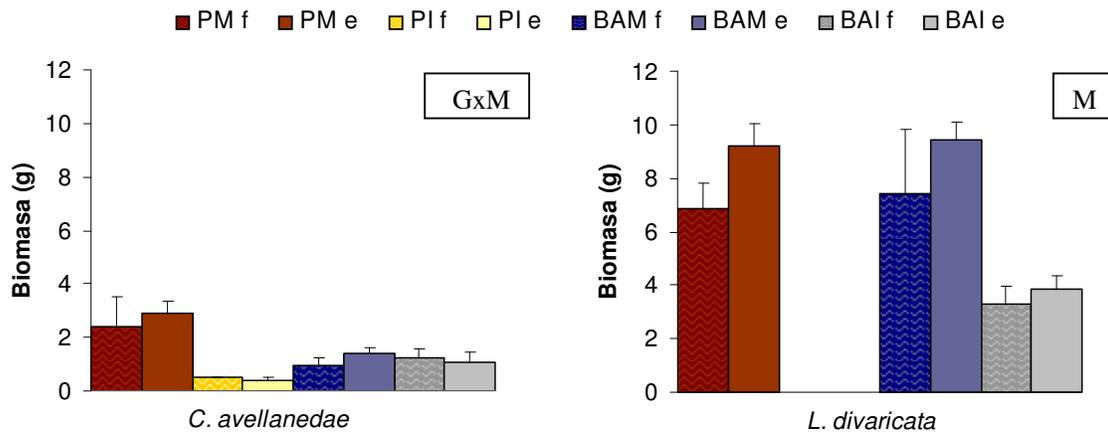


**Figura 3.6.** Supervivencia de juveniles en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo, f = régimen hídrico frecuente, e = régimen hídrico esporádico. En el recuadro se indican los factores y/o interacciones significativos. M = micrositio. El número sobre cada barra indica el número inicial de plántulas establecidas a las que se les asignó ese tratamiento.

La supervivencia de juveniles fue similar entre especies y geoformas, y fue mayor en los montículos respecto de los intermontículos ( $p<0,01$ ) (Fig. 3.6). La supervivencia de *L. divaricata* fue nula en los intermontículos de los paleocauces.

### 3.3.4. Variables biométricas en plantas creciendo en cada tipo de suelo y bajo distintos regímenes de suministro hídrico

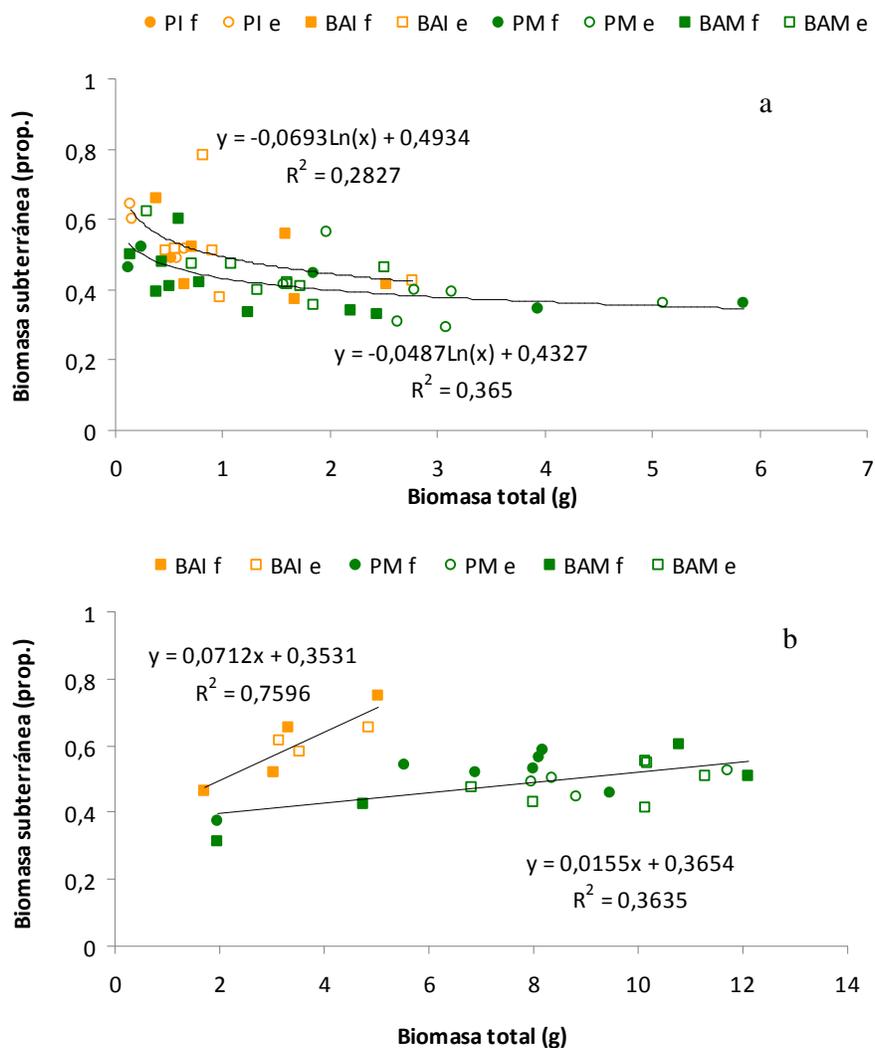
La biomasa alcanzada por *C. avellanadae* fue diferente entre micrositios para las dos geoformas ( $p<0,01$ ) alcanzando valores más altos en el suelo del montículo del paleocauce respecto del intermontículo; mientras que, los valores para los dos micrositios correspondientes a la barra son similares. Para *L. divaricata* la biomasa total fue mayor ( $p<0,01$ ) en los suelos pertenecientes a los montículos de ambas geoformas respecto del intermontículo de barra (Fig. 3.7). No existen valores para el intermontículo de paleocauce porque, tal como se mencionó en la sección anterior, ningún individuo sobrevivió en ese suelo (Fig. 3.6).



**Figura 3.7.** Valores medios ( $\pm$ error estándar) de biomasa total para cada especie en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo, f = régimen hídrico frecuente, e = régimen hídrico esporádico. En los recuadros se indican los factores y/o interacciones significativos. G = geoforma, M = micrositio.

La asignación de recursos a biomasa subterránea respecto de la biomasa total difirió entre micrositios en ambas especies. Las plantas de intermontículo presentaron una mayor proporción de biomasa subterránea respecto a las plantas de los montículos en ambas especies ( $F_{1, 44}=15,09$ , para *C. avellanadae* y  $F_{1, 24}= 20,39$ ,  $p<0,01$  para *L. divaricata*). Sin embargo,

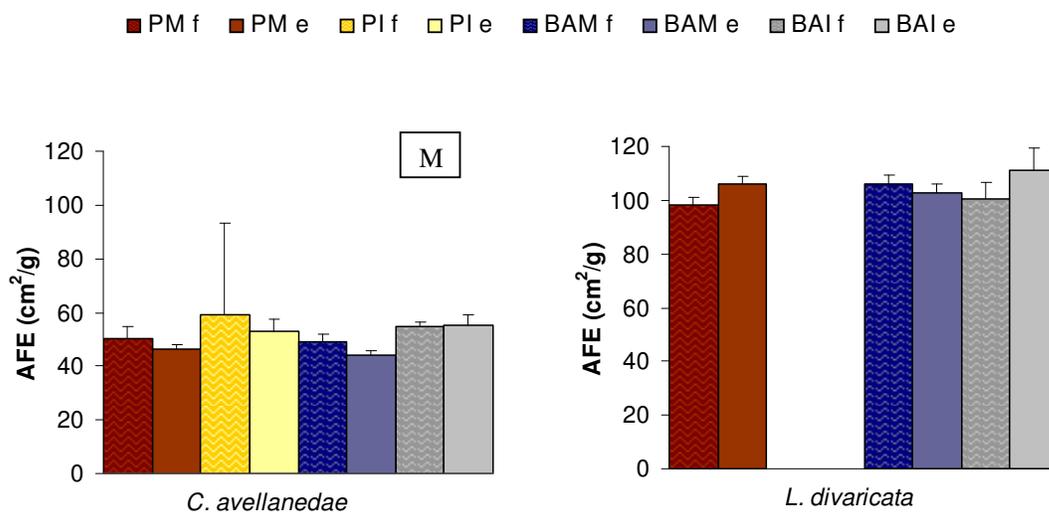
las relaciones fueron diferentes en ambas especies. En el caso de *C. avellanadae* el mejor ajuste fue hallado para una función logarítmica con coeficiente negativo, mientras que para *L. divaricata* el mejor ajuste fue lineal con pendiente positiva. A su vez, en *L. divaricata* la pendiente de las rectas difirió entre tratamientos ( $F_{1, 24} = 7,11, p < 0,05$ ), aumentando con el tamaño de la planta la diferencia en la proporción de biomasa subterránea entre microsítios (Fig. 3.8).



**Figura 3.8.** Relación alométrica entre la biomasa subterránea y la biomasa total de *C. avellanadae* (a) y *L. divaricata* (b) en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo, f = régimen hídrico frecuente, e = régimen hídrico esporádico.

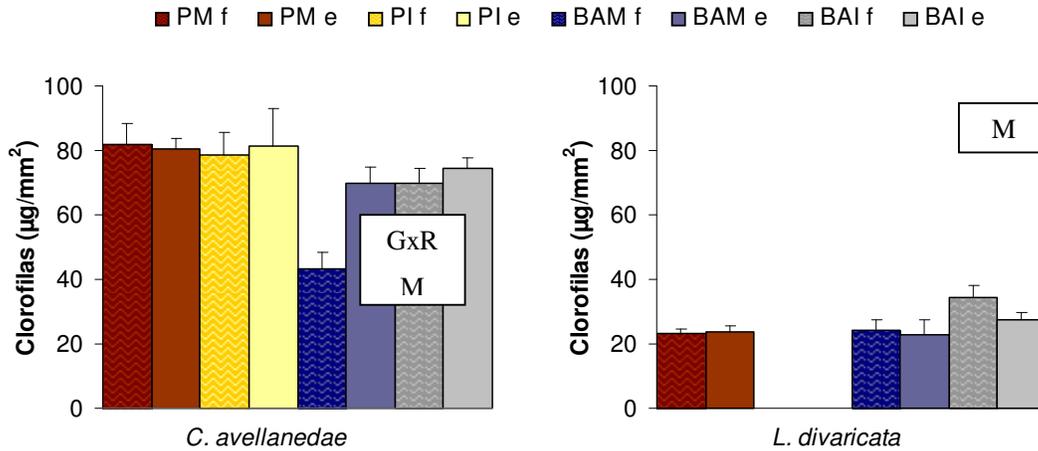
El AFE no fue significativamente diferente ( $p > 0,05$ ) entre los distintos tratamientos para *L. divaricata*; mientras que, para *C. avellanadae* sólo se encontraron diferencias entre

micrositios ( $F=17,05$ ,  $p<0,01$ ), presentando hojas de mayor área por unidad de masa en los intermontículos respecto de los montículos (Fig. 3.9).



**Figura 3.9.** a) Área foliar específica media (AFE) ( $\pm$ error estándar) para las especies consideradas en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo, f = régimen hídrico frecuente, s = régimen hídrico esporádico. En el recuadro se indican los factores y/o interacciones significativos. M = micrositio.

El contenido total de clorofila para *C. avellanedae* presentó interacción entre geoforma y régimen de suministro hídrico ( $F_{1,86}=4,20$ ,  $p<0,05$ ), la cual responde probablemente a la importante diferencia en la media del montículo de barra de riego frecuente (Fig. 3.10). Para poder interpretar la significancia de los factores en cada tratamiento de régimen de suministro hídrico se aplicaron ANOVAS para cada nivel de riego por separado. En el caso del tratamiento de suministro hídrico frecuente los valores fueron mayores en los paleocauces ( $F_{1,38}=16,08$ ,  $p<0,01$ ) y en los intermontículos ( $F_{1,38}=9,77$ ,  $p<0,01$ ); mientras que en el tratamiento de suministro hídrico esporádico no se registraron diferencias significativas. Para *L. divaricata* el contenido de clorofilas por unidad de área foliar fue menor en los montículos ( $F_{1,51}=8,83$ ,  $p<0,01$ ), independientemente del tratamiento hídrico (Fig. 3.10).



**Figura 3.10.** Concentración foliar media de clorofilas *a* + *b* ( $\pm$ error estándar) para las especies consideradas en cada tipo de suelo y régimen de suministro hídrico. P = paleocauce, BA = barra, M = montículo, I = intermontículo, f = régimen hídrico frecuente, s = régimen hídrico esporádico. En los recuadros se indican los factores y/o interacciones significativos. G = geoforma, M = micrositio, R = régimen de suministro hídrico.

### 3.4. Discusión

En general *C. avellaneda* pudo establecerse y crecer exitosamente en todos los suelos y tratamientos establecidos; mientras que, *L. divaricata* no logró sobrevivir en el intermontículo de paleocauce. A su vez, los montículos mostraron evidencias de ser micrositios más favorables para el establecimiento y crecimiento de ambas especies.

Algunos estudios realizados en otros ecosistemas áridos del mundo mostraron que la emergencia de las plántulas (García Fayos y col. 2000), el establecimiento de las plantas (Archer 1995, McAuliffe y col. 2007), su crecimiento (Cunningham y Burk 1973, Hamerlynck y col. 2002, Browning y col. 2008) y mortalidad (Swanson 1980, Hamerlynck y McAuliffe 2008, McAuliffe y Hamerlynck 2010) pueden diferir entre geoformas de un mismo paisaje y/o entre tipos de suelo de distintas geoformas. Coincidentemente, los resultados obtenidos mostraron que las diferencias en los suelos de distintas geoformas influenciaron, tanto directamente como indirectamente, a casi todas las variables. El suelo de las distintas geoformas, independientemente del micrositio, provocó diferencias en el establecimiento de *C. avellaneda*, mientras el efecto del micrositio fue diferente entre geoformas en el establecimiento de *L. divaricata* y en la biomasa promedio y el contenido de clorofilas por unidad de área alcanzadas por los individuos de *C. avellaneda*.

La influencia favorable de los montículos asociados a los parches de vegetación sobre el establecimiento y el crecimiento de las especies incluidas en este trabajo concuerdan con trabajos previos en zonas áridas y semiáridas. Distintos autores encontraron que los montículos son zonas de acumulación de semillas (Aguiar y Sala 1997, Caballero y col. 2007), que el establecimiento y la emergencia son mayores en esos micrositios tanto a campo (Bertiller y col. 2002, Bisigato y Bertiller 2004) como en invernáculo (Barritt y Facelli 2001, Bosco y col. 2015) y que las plantas crecen más en ellos (Sumway 2000). Los beneficios de los montículos sobre las plantas se han atribuido a múltiples factores como menor densidad aparente (Callaway 1995), menor tendencia a formar costras físicas (Morin y Winkel 1996, LeHouérou 1996, Pueyo y Alados 2007), mayor disponibilidad de nutrientes (Barritt y Facelli 2001, Pockman y Small 2010) y humedad (Fowler 1986, Rostagno y col. 1991, Danalatos y col. 1995), presencia de microbiota beneficiosa (Bever y col. 1997, Titus y col. 2002), menor temperatura (Facelli y col. 1999, Kitzberger y col. 2000), disminución de la radiación UV (García Chávez y col. 2014, Bosco y col. 2015), menor potencial de erosión hídrica y eólica (LeHouérou 1996, Schelsinger y col. 1996, Laity 2008) y menor pastoreo (Eckert y col. 1986, Pazos y Bertiller 2007, Rayburn y Monaco 2011). Aunque muchos de estos factores exceden el alcance de este experimento, a partir de los resultados observados en las variables edafológicas (Tabla 3.1) se esperaría que los montículos representen un ambiente más favorable para las distintas especies estudiadas. Sin embargo, debe mencionarse que otros trabajos mostraron que algunas especies no muestran preferencias entre micrositios (Schenk y Mahall 2002, García Chavez y col. 2014) o inclusive, se establecen mejor en los intermontículos que en los montículos (Boyd y Brum 1983, Allington y Valone 2010, Cipriotti y Aguiar 2015), lo cual difiere de los resultados obtenidos en este estudio. Por otro lado, los montículos son también micrositios donde las especies encuentran mayor competencia (Aguiar y col. 1992) y se ha propuesto que el balance entre competencia y facilitación en los montículos estaría determinado por las condiciones ambientales a lo largo del tiempo (Maestre y Cortina 2004, Cipriotti y Aguiar 2015) y que varía con la especie (Holmgren y col. 1996).

Ambas especies estudiadas asignaron una mayor proporción de recursos a raíces en los suelos correspondientes a intermontículos respecto de los montículos. De acuerdo a lo reportado por algunos autores (Shank 1945, Brouwer 1962, Sultan 2000, Shumway 2000), bajo condiciones limitantes de nutrientes las plantas responden con un aumento proporcional en su desarrollo radical. Lo hallado en este estudio coincide con esas observaciones, considerando la menor fertilidad asociada a los suelos de intermontículo en los sistemas

áridos (Moro y col. 1997, Schlesinger y Pilmanis 1998) y particularmente para los suelos estudiados en esta tesis (Tabla 3.1). En el caso de *C. avellanadae*, en ambos micrositios se encontró una relación logarítmica de coeficiente negativo entre biomasa de raíces y biomasa total. Las plantas más pequeñas mostraron proporcionalmente más raíces que las grandes. Esos resultados son similares a los hallados por Cella Pizarro y Bisigato (2010) para *C. erinacea* y son comunes en la literatura para especies herbáceas (Gedroc y col. 1996, Müller y col. 2000). Por el contrario, en el caso de *L. divaricata* se encontró una relación lineal con pendiente positiva, lo que indica que las plantas más grandes mostraron proporcionalmente más raíces que las pequeñas. Ese resultado también coincide con el reportado por Cella Pizarro y Bisigato (2010) para esta misma especie y con los de Shipley y Meziane (2002) para numerosas especies herbáceas. En general, para especies arbustivas, se observa una alta variabilidad en la asignación diferencial de biomasa en etapas tempranas (Poorter y col. 2012b). La diferencia entre las relaciones halladas para las especies estudiadas en este trabajo pueden reflejar diferentes estrategias de asignación de los fotoasimilados en etapas tempranas de la vida de los individuos, pero también podrían ser consecuencia de que los individuos de *L. divaricata* adquirieron biomasa mucho mayores (Fig. 3.8). A biomasa equivalente (biomasa total > 2 g), *C. avellanadae* también muestra una relación lineal entre la biomasa de raíces y la biomasa total, aunque la tendencia es opuesta a la de *L. divaricata*. Futuros trabajos deberían profundizar en el estudio de las causas de estas diferencias considerando un rango de biomasa más amplio, sobre todo en el caso de *L. divaricata* donde no se cuenta con datos de plantas pequeñas y donde sería interesante evaluar qué ocurre con plantas más grandes ya que la extrapolación de rectas con pendiente positiva a biomasa mayores conducen al absurdo de que llegaría un punto donde las plantas estarían formadas solo por raíces.

Como fue mencionado anteriormente y en consonancia con lo observado a campo (Capítulo 1), los intermontículos de los paleocauces son ambientes particularmente hostiles y excluyentes para *L. divaricata*. Si bien esta especie puede germinar en los montículos de los paleocauces, al superar las raíces la profundidad de la capa de acumulación de arena y mantillo (Bochet y col. 1999, Barritt y Facelli 2001) y alcanzar el suelo subyacente, análogo a los intermontículos, las plantas verían detenido su crecimiento, circunscribiendo su desarrollo radical a una pequeña capa superficial y podrían ser excluidas por competencia. Aunque con un alto porcentaje de mortalidad y alcanzando menor tamaño, *C. avellanadae* logra sobrevivir y crecer en este ambiente, distinguiéndose respecto de *L. divaricata*.

En general, la disponibilidad hídrica no afectó ninguna variable en ninguna de las especies estudiadas. Esta respuesta también hallada en individuos juveniles de especies

patagónicas por Cella Pizarro (2011), podría deberse a que las especies adaptadas a los ambientes con baja disponibilidad de nutrientes tienen baja plasticidad fenotípica en comparación con plantas de rápido crecimiento de hábitats con alta disponibilidad de nutrientes (Chapin 1980, Couso y Fernández 2012). Por otra parte, el pequeño tamaño de las plantas puede haber limitado su capacidad de respuesta ya que en algunas especies las plántulas exhiben menos plasticidad fenotípica que los individuos adultos (Schlichting 1986). El diseño experimental también pudo influenciar en la ausencia de diferencias entre los niveles de disponibilidad hídrica. Los experimentos en los que se evalúa el efecto de distintos niveles de disponibilidad hídrica en invernáculo, aunque logran un mayor control que los experimentos de campo, tienen como contraparte un menor realismo (Fernández 2010). Particularmente, el empleo de macetas limita el volumen de suelo disponible para las plantas (Poorter y col. 2012a), puede crear condiciones de anoxia (Passioura 2006) y puede hacer que el suelo se seque mucho más rápido que en condiciones de campo lo que impide que las plantas se aclimaten a la sequía (Fernández 2010). Sin embargo, a pesar de esas limitaciones, el empleo de macetas en condiciones controladas sigue siendo un modo aceptado de evaluar el efecto de la sequía en las plantas, sobre todo si no se emplean macetas muy pequeñas con respecto a las plantas, si no se agrega más agua que la necesaria para llevar las macetas a capacidad de campo y si se riega con agua a temperatura ambiente (Passioura 2006), como se hizo en los experimentos detallados en este capítulo.

En este trabajo se pudo determinar que la emergencia de *L. divaricata* fue mayor en los montículos, en oposición a lo encontrado por Bisigato y Bertiller (1999). La diferencia entre estos resultados en relación a la emergencia de plántulas podría asociarse a que el suelo de los montículos en el trabajo de Bisigato y Bertiller (1999) tuvo mayor conductividad eléctrica que el suelo desnudo, indicando una alta concentración de sales en ese micrositio. Estas diferencias estarían relacionadas a la alta cobertura de *Atriplex lampa* en el sitio donde se recolectó el suelo para ese estudio (Bisigato y Bertiller 1997). Esta especie acumula sales en la superficie de sus hojas (Fernández y col. 1999), las que se incorporan al suelo junto con la broza, provocando un aumento en la concentración de sales y, consecuentemente, en la conductividad.

A nivel de especie, *C. avellanadae* alcanzó proporciones mayores de emergencia y establecimiento de plántulas respecto de *L. divaricata* en todos los suelos. Ello podría deberse al mayor tamaño de las semillas de *C. avellanadae* ( $14,15 \pm 0,20$  mg.) comparadas con las de *L. divaricata* ( $2,57 \pm 0,13$  mg.). El tamaño de las semillas también ha sido relacionado con la supervivencia de las plántulas y con la capacidad de ambas para sobrevivir en distinto tipo de

ambientes (Westoby y col. 1996, Moles y Westoby 2004). A su vez, la variabilidad intraespecífica en el AFE ha sido relacionada a mayor amplitud de nicho (Sides y col. 2014). Estos resultados, semillas más grandes y mayor variabilidad en área foliar específica, concuerdan con la capacidad de *C. avellaneda* de crecer en todos los ambientes y microambientes considerados en este estudio. Por otro lado, los valores más bajos de AFE para *C. avellaneda* estarían relacionados a la mayor vida media de sus hojas (Campanella y Bertiller 2009).

La biomasa promedio por individuo, particularmente para *C. avellaneda*, tuvo valores mayores en los montículos de paleocauce. Sin embargo, a diferencia de lo ocurrido con *L. divaricata*, las plantas lograron sobrevivir en los intermontículos de esta geoforma. Por ello, las plantas de *C. avellaneda* establecidas en los montículos de los paleocauces sobrevivirían aún cuando sus raíces exploran al suelo subyacente al montículo equivalente al suelo de intermontículo. Por otro lado, las diferencias en biomasa entre montículos de las distintas geoformas indicaría la presencia en las barras de algún factor limitante, como el carbonato (Tabla 3.1), o por el contrario, podría existir en los paleocauces algún factor que estimule el crecimiento de *C. avellaneda*. Comparando entre especies se observa que las plantas de *L. divaricata* alcanzaron un tamaño promedio mayor que las de *C. avellaneda*. Este mayor crecimiento en *L. divaricata*, coherente con los valores más altos de AFE (García Chávez y col. 2014), podría desfavorecer competitivamente a *C. avellaneda* en las barras. En resumen, los resultados apoyan el mejor desempeño de *L. divaricata* en las barras y de *C. avellaneda* en los paleocauces.

Los resultados coinciden parcialmente con las predicciones planteadas. La emergencia, establecimiento y biomasa de *L. divaricata* fueron mayores en suelos arenosos, pero independientes de la disponibilidad hídrica. Por otro lado, para *C. avellaneda* las tendencias difirieron de las predicciones, registrando altos porcentajes de emergencia y establecimiento en todos los suelos y viéndose también limitada en los intermontículos de paleocauce, aunque en menor medida que *L. divaricata*. Estos resultados concuerdan con la distribución diferencial de las especies observada a campo (Capítulo 1) pero deberían ser complementados con ensayos de cultivo a campo, donde intervienen además las interacciones intra e interespecíficas y las condiciones climáticas y microclimáticas adquieren mayor complejidad.

## **Discusión integradora**

Los resultados obtenidos permitieron establecer relaciones entre la composición florística de las comunidades y las geofomas, la topografía y las características edáficas en el extremo sur del ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica. Así, la influencia de la geomorfología y del suelo sobre la distribución de las comunidades en el paisaje responde a diferencias en el origen del suelo, que se manifiestan en diferencias en propiedades como la textura, la sodicidad, el contenido de carbonatos, de yeso y de materia orgánica y en el potencial hídrico a diferentes profundidades. Las barras, topográficamente más altas en el terreno, son ocupadas por la comunidad dominada por *L. divaricata* (típica del Monte); mientras que, sobre los paleocauces, topográficamente más bajos y de textura más fina, se asienta la comunidad en la que domina *C. avellanadae* (característica de la Provincia Fitogeográfica Patagónica).

La estrecha asociación entre el suelo y la geomorfología tendría su origen en la importancia de esta última como factor formador de suelos. El paisaje en el área de estudio es definido por un complejo paleodrenaje del antiguo abanico aluvial del Río Chubut. Según Bouza (com. pers.), durante la evolución geomorfológica de este sistema las barras llegaron a estabilizarse mediante la instalación de la vegetación; mientras que, los canales siguieron activos. Los procesos dominantes en las barras fueron de calcificación o calcretización. Considerando que los materiales parentales (depósitos de gravas y arenas) están libres de carbonatos, éste habría sido aportado al suelo por influjo eólico (polvo eólico), como en otros sitios de evolución parecida (Bockheim y Douglass 2006). Procesos geomórficos superficiales, presumiblemente de edad holocena, habrían decapitado y depositado nuevos materiales parentales que evolucionaron a la secuencia de horizontes A-Ck. Estos suelos se habrían desarrollado con anterioridad al sector de los cauces por encontrarse éstos activos.

En la zona de canales, a medida que los cauces se fueron tornando inactivos, el material fino limo-arcilloso se depositó en los remansos. Con el tiempo, y una vez que el sistema fluvial dejó de estar activo, estos cauces cesaron de estar conectados y se comportaron como cuencas endorreicas alargadas siguiendo la morfología del hábito entrelazado (Fig. 1.1). En este sector de anegamiento temporario se siguió acumulando material por decantación, incluyendo partículas minerales (arcillas), sales solubles, yeso y carbonatos. Eventualmente, y favorecido por la instalación de arbustos en las zona de los paleocauces, se acumuló material

arenoso por acción eólica, que luego de edafizado formó intrincados parches de montículos de suelos.

Aunque algunos autores no encontraron relación entre los cambios en la topografía y/o el substrato y la vegetación en zonas de transición (Agnew y col. 1993), las asociaciones entre el suelo y la vegetación como las reportadas en esta tesis son frecuentes en los ecotonos (Kieft y col. 1998, Bestelmeyer y col. 2006, Buxbaum y Vanderbilt 2007) y también entre comunidades dentro de las Provincias Fitogeográficas del ecotono bajo estudio. Así, Cingolani y col. (2000) encontraron que los cambios en la vegetación en el ecotono entre Distritos de la Provincia Fitogeográfica Patagónica acompañan a los que ocurren en el paisaje en relación a la topografía y el suelo. A su vez, dentro de esta Provincia, Rueter y Bertolami (2010) observaron que las comunidades vegetales se ordenan a lo largo de un gradiente edáfico y topográfico y que, sobre relieves de pendientes suaves, *C. avellanadae* es más abundante cuando disminuye la altitud y aumentan los porcentajes de arcilla y la salinidad. Por otro lado, dentro del Monte, *L. divaricata* coloniza ambientes distintos dependiendo de la latitud. En la zona norte del Monte se comporta como especie ribereña (Ezcurra y col. 1991), en el Monte Central ocupa suelos arenosos o limosos y alcanza mayor altitud (Rundel y col. 2007); mientras que, en el Monte Austral domina las altiplanicies áridas y gravosas (Bertiller y col. 1981).

En la zona de estudio la diferente distribución de las especies es fruto de procesos que operan durante etapas tempranas de la vida de las plantas y no consecuencia de mortalidad diferencial luego de un establecimiento homogéneo. Estos resultados se desprenden de la coherencia entre la distribución de las especies a campo (Capítulo 1) y la emergencia, el establecimiento y el crecimiento de las dos especies observados bajo condiciones de invernadero en cada tipo de suelo (Capítulo 3), todos los cuales señalan tanto la ubicuidad de *C. avellanadae* y su dominancia sobre los paleocauces como las restricciones que *L. divaricata* encuentra en estos últimos. Las diferencias en las propiedades de los suelos de las muestras compuestas tomadas para cada sitio a campo (Tabla 2.4) y de las muestras tomadas de los suelos colectados para el experimento de invernadero (Tabla 3.1) se deberían a la metodología utilizada, ya que las muestras no correspondían exactamente a las mismas capas del suelo. Mientras que en el caso de las muestras compuestas se utilizó suelo de los primeros 10 cm, para el experimento de invernadero se colectó suelo hasta 20 cm de profundidad. En este último caso podrían verse diluidos elementos que se concentran en superficie, como el carbono orgánico, desdibujando las diferencias entre los suelos que se encontraron cuando las muestras incluían los primeros 10 cm. Por otro lado, al realizar la

combinación para obtener cada muestra compuesta se mezclan las propiedades de los micrositos, amortiguando las diferencias entre geoformas. De todos modos, los resultados son congruentes y señalan las mismas tendencias en textura y en la concentración de carbonatos. Concretamente, las barras presentan suelos de granulometría más gruesa (Tablas 2.1 y 3.1) y mayor concentración de carbonatos

El mayor contenido de arenas en el suelo de las barras (Tabla 2.1) disminuiría la retención de agua en las capas superficiales favoreciendo la percolación (Fernández y Trillo 2005). En esta geoforma la menor concentración de carbono orgánico actuaría en el mismo sentido. Por el contrario, la mayor concentración de carbonatos interferiría en el movimiento descendente del agua, lo que sumado a la posición relativa en el relieve desencadenaría procesos de escorrentía hacia zonas topográficamente más bajas (Bestelmeyer y col. 2006). La prevalencia de una u otra (percolación o escorrentía) dependerá de otros factores tales como la intensidad de la lluvia y el contenido hídrico de la capa superficial del suelo al momento de producirse la lluvia por su efecto sobre la tasa de infiltración (Reynolds y col. 2000). Los paleocauces a su vez serían los receptores del agua de escorrentía. Durante los meses fríos la menor demanda atmosférica permite que los horizontes superficiales se mantengan húmedos, facilitando los procesos de escorrentía. En los paleocauces, el desarrollo de horizontes argílicos subsuperficiales favorecería la conservación de la humedad hasta la llegada de la primavera y por períodos más largos (Buxbaum y Vanderbilt 2007). Estas tendencias se corresponden con la menor disponibilidad de agua en las barras respecto de los paleocauces medida a través de indicadores espectrales y de sensores de humedad de suelo.

A pesar de las diferencias halladas en la humedad del suelo, no se encontraron diferencias significativas entre regímenes de suministro hídrico en el establecimiento de las plantas ni en su crecimiento en el experimento de cultivo bajo condiciones de invernáculo. Es posible que la disparidad entre regímenes hídricos no haya sido lo suficientemente amplia como para provocar diferencias en el desempeño de las especies entre tratamientos, o que el empleo de macetas relativamente pequeñas (2 l) haya conducido a un rápido agotamiento del agua del suelo entre riegos, de un modo en el que no ocurre en la naturaleza, dificultando que las plantas se aclimaten fisiológica o morfológicamente (Fernández 2010, Poorter y col. 2012a). También podría ocurrir que las plántulas tengan menor plasticidad fenotípica que los adultos (Schlichting 1986).

La mayor disponibilidad de agua en los paleocauces puede explicar en parte la mayor cobertura que alcanza la comunidad de *C. avellanadae* respecto de la comunidad de *L. divaricata*, teniendo en cuenta que esta es la mayor limitante de la productividad primaria en

los sistemas áridos y semiáridos (Noy-Meir 1973). Estas diferencias en cobertura fueron detectadas tanto por los censos de vegetación como por los indicadores espectrales obtenidos a partir de imágenes satelitales de diferentes años y estaciones. Considerando que la intensidad de arbustos dominantes no cambia a lo largo del gradiente topográfico (Fig. 1.4), sino que existe un reemplazo parcial pero sustancial de los individuos de una especie por los de la otra, las causas de la mayor cobertura deberían buscarse por diferencias a nivel de individuo, a través de arbustos más grandes o con mayor cobertura interna en los paleocauces. Las diferencias en el diámetro de los individuos de ambas especies mapeados en las parcelas del Capítulo 1 (datos no mostrados,  $L_d = 105,6 \pm 2,8$  cm,  $C_a = 100,6 \pm 1,8$  cm) no alcanzan para explicar las diferencias en cobertura. Por el contrario, ambas especies difieren en su arquitectura (Fig. I3 e I4). *Chuquiraga avellanadae*, dominante en los paleocauces, presenta un índice de área foliar ( $1,05 \pm 0,14$ ) significativamente mayor al de *L. divaricata* ( $0,22 \pm 0,06$ ) (Campanella y Bertiller 2009), lo que contribuiría a explicar las diferencias en cobertura.

Por otro lado, la influencia del suelo sobre las plantas cambió tanto con la escala como con la comunidad bajo consideración, en coincidencia con lo encontrado por otros autores (Sebastiá 2004). En el sitio de estudio la influencia del micrositio es mucho más fuerte en los paleocauces que en las barras y lo es más para *L. divaricata* que para *C. avellanadae*. Ello, podría deberse a que las diferencias en propiedades edáficas entre micrositios dentro de una geoforma (Tabla 3.1) suelen ser mayores en los paleocauces que en las barras, especialmente en el caso de la textura.

Por sus propiedades intrínsecas, y de acuerdo a lo observado en este trabajo (Tabla 2.1), los horizontes argílicos subsuperficiales de los paleocauces se saturan con mayor frecuencia. Se sabe que *Larrea tridentata*, especie morfológica (Ezcurra y col. 1991) y fisiológicamente muy similar a *L. divaricata* con la que produce híbridos semiestériles (Yang y col. 1977) y de la cual ha sido separada taxonómicamente hace algunas décadas (Hunziker y col. 1972), es especialmente sensible a las condiciones de baja saturación de oxígeno (Lunt y col. 1973). Es de esperar que el intercambio gaseoso de las raíces se vea dificultado en suelos saturados. Esta situación fue observada por McAuliffe (1994) para *L. tridentata* en suelos con este tipo de horizontes en el Desierto de Sonora. A su vez, la mayor concentración de carbonatos en profundidad en las barras podría disminuir el estrés hídrico sufrido por *L. divaricata* en los períodos más secos (Cunningham y Burk 1973). Por otro lado, *C. avellanadae* presentaría menor abundancia en las barras como consecuencia de la competencia de *L. divaricata*, la que en el experimento de invernáculo mostró mayor crecimiento, a la vez que se encontraría desfavorecida en estas geoformas por factores

edáficos (posiblemente la mayor concentración de carbonatos) y eventualmente factores adicionales no detectados en los experimentos llevados a cabo en este trabajo.

En resumen, la mayoría de las predicciones se cumplieron. La distribución de las comunidades se asoció fuertemente a la geomorfología, dominando la comunidad de *L. divaricata*, característica de la Provincia Fitogeográfica del Monte, sobre las barras topográficamente más altas, que poseen suelos de textura más gruesa, con carbonatos y cuyas características determinan un menor potencial hídrico. Por su parte, la comunidad de *C. avellanadae* dominó sobre los paleocauces más bajos en la topografía, con suelos de textura más fina, mayor contenido de algunas sales pero mayores potenciales hídricos a lo largo de todo el año. Por otro lado, aunque el establecimiento de las especies coincidió con su distribución en el paisaje, no se encontraron diferencias en el establecimiento ni la biomasa de las especies en relación a la disponibilidad hídrica bajo condiciones de invernadero. De este modo, los resultados de este trabajo muestran la importancia de la incorporación de la variación en la geomorfología y su componente edafológica en los análisis de patrones de la vegetación a distintas escalas.

La conjunción de tendencias hacia una temperatura media anual mayor y precipitaciones menores aunque más intensas (Barros y col. 2015) configura un escenario incierto para *L. divaricata* en las barras. La distribución de las precipitaciones en pulsos más intensos favorecería la escorrentía, aumentando la redistribución del agua desde las barras hacia los paleocauces y promoviendo el crecimiento de *C. avellanadae* en esa geofoma. Un aumento en la cobertura de *C. avellanadae* en los paleocauces se acompañaría de una mayor deposición de materiales eólicos que favorecería, a su vez, su posterior colonización. La conjunción de estas tendencias edafogeomorfológicas y climáticas intensificaría el patrón observado a escala de paisaje.

## **Conclusión**

A escala de paisaje la geomorfología, los cambios en las propiedades edáficas asociados a ella y las variaciones en la humedad del suelo inducidas por las propiedades edáficas son importantes determinantes de la composición de la vegetación. Los resultados de este estudio sugieren que en el extremo sur del ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Monte y la Patagónica existe una relación entre la vegetación dominante y las características edafogeomorfológicas. La coexistencia en el espacio de horizontes no relacionados pedogenéticamente da lugar a suelos con distintas propiedades, las cuales controlan los patrones de vegetación. Esta heterogeneidad espacial en los atributos del suelo, el relieve y el concomitante comportamiento del agua en el terreno es la que da lugar a la coexistencia espacial de comunidades características de ambientes distintos en un mismo paisaje.

Al NE del Chubut la geomorfología, los cambios en las propiedades edáficas asociados a ella y las variaciones en la humedad del suelo inducidas por las propiedades edáficas son importantes determinantes de la composición de la vegetación restringiendo el establecimiento de las especies en diferentes ambientes y dando lugar a la existencia de una zona ecotonal entre el Monte Austral y la Provincia Fitogeográfica Patagónica.

## Bibliografía

- Abraham E, del Valle H, Roig F, Torres L, Ares J, Coronato F y Godagnone R. 2009. Overview of the geography of the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 73: 144–153.
- Acebes P, Traba J, Peco B, Reus ML, Giannoni SM y Malo JE. 2010. Abiotic gradients drive floristic composition and structure of plant communities in the Monte Desert. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 395-407.
- Adler PB, Raff DA y Lauenroth WK. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Agnew ADQ, Wilson JB y Sykes MT. 1993. A vegetation switch as the cause of a forest/mire ecotone in New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 4: 273-278.
- Aguiar MR, Soriano A y Sala OE. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology* 6: 66-70.
- Aguiar MR y Sala OE. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology* 78: 93-100.
- Aguiar MR y Sala OE. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 273–277.
- Aguilera MO y Lauenroth WK. 1995. Influence of gap disturbances and type of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* 83: 87-97.
- Allen CD y Breshears DD. 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 14839–14842.
- Allington GRH y Valone TJ. 2010. Reversal of desertification: the role of physical and chemical soil properties. *Journal of Arid Environments* 74: 973-977.
- Allison LE, Bernstein L, Bower CA, Brown JW, Fireman M, Hatcher JT, Hayward HE, Pearson GA, Reeve RC, Richards LA y Wilcox LV. 1954. Methods for soil characterization. En: Richards LA (Ed.). *Diagnosis and improvement of saline and alkali soils*. United States Department of Agriculture. Riverside. Pp. 83-126.
- Anic V, Hinojosa LF, Díaz-Forester J, Bustamante E, de la Fuente LM, Casale JF, de la Harpe JP, Montenegro G y Ginocchio R. 2010. Influence of soil chemical variables and altitude on the distribution of high-alpine plants: the case of the Andes of Central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42: 152-163.

- Archer S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2:83-99.
- Ares J, Beeskow AM, Bertiller M, Rostagno M, Irisarri M, Anchorena J, Defossé GE y Merino C. 1990. Structural and dynamic characteristics of overgrazed lands of northern Patagonia, Argentina. En: Breymer A. (Ed.) *Managed Grasslands*. Elsevier. Amsterdam. Pp. 149-175.
- Ares JO, del Valle H y Bisigato AJ. 2003. Detection of process-related changes in plant patterns at extended spatial scales during early dryland desertification. *Global Change Biology* 9:1643-1659.
- Baddeley A, Turner R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *J Statist Software* 12:1-42
- Barbour MG. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 50: 679-685.
- Bär Lamas MI, Larreguy C, Carrera AL, Bertiller MB. 2013. Changes in plantcover and functional traits induced by grazing in the arid Patagonian Monte. *Acta Oecologica* 51: 66-73.
- Barritt AR y Facelli JM. 2001. Effects of *Casuarina pauper* litter and grove soil on emergence and growth of understorey species in arid lands of South Australia. *Journal of Arid Environments* 49: 569-579.
- Barros V, Carlino H, Magnasco E y Magrin GO. 2015. Tercera comunicación nacional de la republica Argentina a la convención marco de las naciones unidas sobre el cambio climatico. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Pp 264.
- Batista WB y León RJ. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral* 2: 47-55.
- Bechtold JS y Naiman RJ. 2006. Soil texture and nitrogen mineralization potential across a riparian toposequence in a semi-arid savanna. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1325-1333.
- Beeskow AM, Beltramone C y Del Valle HF. 1982. Relevamiento fisiográfico expeditivo de la meseta de Somuncura. Subsecretaría de Estado de Ciencia y Técnica. CONICET. Centro Nacional Patagónico. Puerto Madryn, Chubut. 8pp.
- Beeskow AM, del Valle H y Rostagno CM. 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la provincia del Chubut, SECYT, Puerto Madryn. 143 pp.

- Beeskow AM, Elissalde NO y Rostagno CM. 1995. Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management* 48: 517-522.
- Bennie J, Brian H, Wiltshire A, Hill MO y Baxter R. 2008. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modeling* 216: 47-59.
- Bertiller MB, Beeskow AM y Irisarri P. 1981. Caracteres fisonómicos y florísticos de las unidades de vegetación del Chubut. IDIA. Suplemento 35.
- Bertiller MB. 1998. Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Science Research* 8: 39-45.
- Bertiller MB, Sain CL, Bisigato AJ, Coronato FR, Aries JO y Graff P. 2002. Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness. *Biodiversity & Conservation* 11: 69-84.
- Bertiller MB, Bisigato AJ, Carrera AL y del Valle HF. 2004. Estructura de la vegetación y funcionamiento de los ecosistemas del Monte Chubutense. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 39: 139-158.
- Bertolami MA, Mendos MG, Rueter BL, González LV y Benítez ME. 2010. Los geosistemas y el NDVI como referentes de la variación de la vegetación asociada a causas ambientales en Patagonia Central. RASADEP 1-Numero Especial. Cambios de uso de la tierra. Causas, consecuencias y mitigación. Pp 15-26. Asociación Argentina de Ecología de Paisajes.
- Bestelmeyer BT, Ward JP y Havstad KM. 2006. Soil-geomorphic heterogeneity governs patchy vegetation dynamics at an arid ecotone. *Ecology* 87: 963-973.
- Bever JD, Westover KM y Antonovics J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85: 561-573.
- Bird SB, Herrick JE, Wander MM y Murray L. 2007. Multi-scale variability in soil aggregate stability: implications for understanding and predicting semi-arid grassland degradation. *Geoderma* 140: 106-118.
- Bisigato AJ y Bertiller MB. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36: 639-653.
- Bisigato AJ y Bertiller MB. 1999. Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonian Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 335-342.

- Bisigato AJ y Bertiller MB. 2004. Temporal and micro-spatial patterning of seedling establishment. Consequences for patch dynamics in the southern Monte, Argentina. *Plant Ecology* 174: 235-246.
- Bisigato AJ y López Laphitz RM. 2009. Ecohydrological effects of grazing induced degradation in the Patagonian Monte, Argentina. *Austral Ecology* 34: 545-557.
- Bisigato AJ, López Laphitz R y Carrera A. 2008. Non-linear relationships between grazing pressure and conservation of soil resources in Patagonian Monte shrublands. *Journal of Arid Environments* 72: 1464-1475.
- Bisigato AJ, Bertiller MB, Ares JO y Pazos GE. 2005. Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography* 28: 561-572.
- Bisigato AJ, Villagra P, Ares JO y Rossi B. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multiscale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73: 182-191.
- Bivand R y Lewin-Koh N. 2015. *mapproj: Tools for Reading and Handling Spatial Objects*. R package version 0.8-34. <http://CRAN.R-project.org/package=mapproj>
- Blake BR. 1965. Bulk density. En: Black CA (Ed.). *Methods of Soil Analysis*. Part 1. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. Pp. 374-390.
- Bliss LC y Cox GW. 1964. Plant community and soil variation within a northern Indiana prairie. *American Midland Naturalist* 115-128.
- Bochet E, Rubio JL y Poesen J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena* 38: 23-44.
- Bockheim JG y Douglass DC. 2006. Origin and significance of calcium carbonate in soils of southwestern Patagonia. *Geoderma* 136:751-762.
- Boelcke O. 1957. Comunidades herbáceas del norte de la Patagonia y sus relaciones con la ganadería. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 11: 5-98.
- Borcard D, Legendre P y Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 76: 2176-2183.
- Bosco T, Bertiller MB y Carrera AL. 2015. Micro-environmental conditions affect grass and shrub seedling emergence in denuded areas of the arid Patagonian Monte, Argentina. *Flora* 210: 66-71.
- Bouyoucos GH. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal* 54:464-465.
- Bouza P. 2012. Génesis de las acumulaciones de carbonatos en aridisoles nordpatagónicos: su significado paleopedológico. *Rev. de la Asociación Geológica Argentina* 69: 300-315.

- Bouza PJ, del Valle HF e Imbellone PA. 1993. Micromorphological, physical, and chemical characteristics of soil crust types of the central Patagonia region, Argentina. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 7: 355-368.
- Bouza P, Simon M, Aguilar J, del Valle H y Rostagno M. 2007. Fibrous-clay mineral formation and soil evolution in Aridisols of northeastern Patagonia, Argentina. *Geoderma* 139: 38-50.
- Boyd RS y Brum GD. 1983. Postdispersal reproductive biology of a Mojave Desert population of *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae). *American Midland Naturalist* 110: 25-36.
- Bran D, Ayesa J, Cecchi G, Marcolín A, López C y Moraga H. 1988. Principales tipos de campos y forrajeras naturales del Noreste de la provincia de Río Negro. Estación Experimental Agropecuaria Valle Inferior. Convenio provincia de Río Negro. Manual de especies silvestres del Monte rionegrino. INTA. 176-180.
- Breshears DD y Barnes FJ. 1999. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology* 14: 465-478.
- Brouwer R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Journal of Agriculture Science* 10: 399-408.
- Browning DM, Archer SR, Asner GP, McClaran MP y Wessman CA. 2008. Woody plants in grasslands: post-encroachment stand dynamics. *Ecological Applications* 18: 928-944.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC y Arce ME. 2009. Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia* 160: 631-641.
- Buis E, Temme A, Veldkamp A, Boeken B, Jongmans AG, van Breemen N y Schoorl JM. 2010. Shrub mound formation and stability on semi-arid slopes in the Northern Negev Desert of Israel: A field and simulation study. *Geoderma* 156: 363-371.
- Burgos JJ y Vidal AL. 1951. Los climas de la República Argentina, según la nueva clasificación de Thornthwaite. *Meteoros* 1: 3-32.
- Buxbaum CAZ y Vanderbilt K. 2007. Soil heterogeneity and the distribution of desert and steppe plant species across a desert-grassland ecotone. *Journal of Arid Environments* 69: 617-632.
- Caballero I, Olano JM, Escudero A y Loidi J. 2008. Seed bank spatial structure in semi-arid environments: beyond the patch-bare area dichotomy. *Plant Ecology* 195: 215-223.

- Cabrera AL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, 2nd edn. ACME. Buenos Aires. Pp 85.
- Cabrera AL. 1978. La vegetación de Patagonia y su relación con la vegetación altoandina y puneña. En Troll C. y Lauer W (Eds.) Geological relationships between the southern temperate zone with the tropical mountains. *Erdwissenschaftlicher Forschung*, XI. Franz Seiner Verlag, Wiesbaden. Pp. 329-343
- Cadenasso ML, Pickett ST, Weathers KC, Bell SS, Benning TL, Carreiro MM y Dawson TE. 2003. An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *Bioscience* 53:717-722.
- Callaway RM. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Camarero JJ, Gutiérrez E y Fortín MJ. 2000. Spatial pattern of subalpine forest alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 134: 1-16.
- Campanella MV y Bertiller MB. 2009. Leafing patterns and leaf traits of four evergreen shrubs in the Patagonian Monte, Argentina. *Acta Oecologica* 35: 831-837.
- Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A y Lázaro R. 2004. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena* 55: 341-365.
- Carrera AL, Mazzarino MJ, Bertiller MB, del Valle HF y Carretero EM. 2009. Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73: 192-201.
- Cecchi GA, Distel RA y Kröpfl AI. 2001. Islas de vegetación en el monte austral: formaciones naturales o consecuencia del pastoreo? XXª Reunión Argentina de Ecología, Bariloche.
- Cella Pizarro L. 2011. Defensas antiherbivoría: Variaciones inter e intraespecíficas en la producción de defensas químicas y estructurales y en la expresión de la tolerancia. Tesis de doctorado en ciencias biológicas. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Cella Pizarro L y Bisigato AJ. 2009. Allocation of biomass and photoassimilates in juvenile plants of six Patagonian species in response to five water supply regimes. *Annals of Botany* 106: 297-307.
- Chaneton EJ. 2005. Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. En: Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM y Paruelo JM

- (Eds.). La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando JC León. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. Pp. 19-42.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Chartier MP y Rostagno CM. 2006. Soil erosion thresholds and alternative states in northeastern Patagonian rangelands. *Rangeland Ecology & Management* 59: 616-624.
- Cipriotti PA y Aguiar MR. 2015. Is the balance between competition and facilitation a driver of the patch dynamics in arid vegetation mosaics? *Oikos* 124: 139-149.
- Cingolani AM, Donaldo B, Lopez Carlos y Ayesa Javier. 2000. Comunidades vegetales y ambiente en el ecotono boreal entre los distritos patagónicos Central y Occidental (Río Negro, Argentina). *Ecología Austral* 10: 47-60.
- Coleman JS, McConnaughay KD y Ackerly DD. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 187-191.
- Corwin DL y Lesch SM. 2005. Apparent soil electrical conductivity measurements in agriculture. *Computers and Electronics in Agriculture* 46: 11-43.
- Couso LL y Fernández RJ. 2012. Phenotypic plasticity as an index of drought tolerance in three Patagonian steppe grasses. *Annals of botany* 110: 849-857.
- Cunningham GL y Burke JH. 1973. The effect of carbonate deposition layers ('caliche') on the water status of *Larrea divaricata*. *American Midland Naturalist* 90: 474-480.
- Danalatos NG, Kosmas CS, Moustakas NC y Yassoglou N. 1995. Rock fragments. II. Their impact on soil physical properties and biomass production under Mediterranean conditions. *Soil Use Management* 11: 121-126.
- Davies KW, Bates JD y Miller RF. 2007. Environmental and vegetation relationships of the *Artemisia tridentata* spp. wyomingensis alliance. *Journal of Arid Environments* 70: 478-494.
- Dhillon SS. 1999. Environmental heterogeneity, animal disturbances, microsite characteristics, and seedling establishment in a *Quercus havardii* community. *Restoration Ecology* 7: 399-406.
- Dufrêne M y Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-36.
- Duncan RP, Diez JM, Sullivan JJ, Wangen S y Miller AL. 2009. Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90: 2129-2138.

- Eckert Jr, RE, Peterson FF, Meurisse MS y Stephens JL. 1986. Effects of soil-surface morphology on emergence and survival of seedlings in big sagebrush communities. *Journal of Range Management* 39: 414-420.
- Ehrlén J y Eriksson O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667–1674.
- Eriksson O y Ehrlén J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360– 364.
- Ezcurra E, Montaña C y Arizaga S. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology* 72: 23-34.
- Facelli JM, Williams R, Fricker S y Ladd B. 1999. Establishment and growth of seedlings of *Eucalyptus obliqua*: interactive effects of litter, water, and pathogens. *Australian Journal of Ecology* 24: 484-494.
- Fernández RJ. 2007. On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. *Journal of Arid Environments* 68: 688-691.
- Fernández RJ. 2010. Control versus realismo en estudios ecofisiológicos. Opciones de diseño y procedimientos en experimentos de sequía. En Fernández ME y Gyenge JE. (Eds.). *Técnicas de medición en ecofisiología vegetal. Conceptos y procedimientos*. INTA. Pp. 13 -23
- Fernández RJ y Trillo N. 2005. La textura del suelo como fuente de heterogeneidad; sus efectos sobre la oferta de agua para las plantas. En: Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM y Paruelo JM (Eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J.C. León*. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Pp. 171-192.
- Fernández SS, Padilla AP y Mucciarelli S. 1999. Protein extraction from *Atriplex lampa* leaves: Potential use as forage for animals used for human diets. *Plant Foods for Human Nutrition* 54: 251-259.
- Florinsky IV y Kuryakova GA. 1996. Influence of topography on some vegetation cover properties. *Catena* 27: 123–141.
- Fowler N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 115: 89-110.
- Fowler NL. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947-961.

- Franco - Pizaña JG, Fulbright TE, Gardiner DT y Tipton AR. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *Journal of Vegetation Science* 7: 257-264.
- Franco-Vizcaíno E. 1994. Water regime in soils and plants along an aridity gradient in central Baja California, Mexico. *Journal of Arid Environments* 27: 309-323.
- Gao BC. 1996. NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment* 58: 257-266.
- García - Chávez JH, Montaña C, Perroni Y, Sosa VJ y García - Licona JB. 2014. The relative importance of solar radiation and soil origin in cactus seedling survivorship at two spatial scales: plant association and microhabitat. *Journal of Vegetation Science* 25: 668-680.
- García - Fayos P, García - Ventoso B y Cerdà A. 2000. Limitations to plant establishment on eroded slopes in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 11: 77-86.
- Garner W y Steinberger Y. 1989. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Islands" in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments* 16: 257-262.
- Gedroc JJ, McConnaughay KDM y Coleman JS. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both?. *Functional Ecology* 10: 44-50.
- Gee GW y Bauder JW. 1986. Particle-size analysis. En: Klute A (Ed.) *Methods of Soil Analysis, Part 1. Physical and Mineralogical Methods*, 2nd Agronomy 9. Soil Science Society of America. Madison. Pp. 383-411
- Gibbens RP y Lenz JM. 2001. Root systems of some Chihuahuan desert plants. *Journal of Arid Environments* 49: 221–263.
- Gómez Rubio V y López Quílez A. 2013. de la Cruz M y Maestre FT (Eds). *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados*. Mósteles. Pp. 125-146.
- Golluscio RA y Oesterheld M. 2007. Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia*, 154: 207-217.
- González-Díaz EF y Di Tommaso I. 2011. Evolución geomorfológica y cronología relativa de los niveles aterrazados del área adyacente a la desembocadura del Río Chubut al Atlántico (Provincia del Chubut). *Revista Argentina de la Asociación Geológica Argentina* 68: 507–525.

- Grellier S, Florsch N, Janeau JL, Podwojewski P, Camerlynck C, Barot S, Ward D y Lorentz S. 2014. Soil clay influences Acacia encroachment in a South African grassland. *Ecohydrology* 7: 1474-1484.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* 52: 107-145.
- Gu Y, Hunt E, Wardlow B, Basara JB, Brown JF y Verdin JP. 2008. Evaluation of MODIS NDVI and NDWI for vegetation drought monitoring using Oklahoma Mesonet soil moisture data. *Geophysical Research Letters* 35: pp. L22401-L22401
- Guo Q, Rundel PW y Goodall DW. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments* 38: 465-478.
- Gutierrez-Jurado HA, Vivoni ER, Harrison JBJ y Guan H. 2006. Ecohydrology of root zone water fluxes and soil development in complex semiarid rangelands. *Hydrological Processes* 20: 3289-3316.
- Haller M, Monti A y Meister C. 2000. Hoja Geológica 4363-1. Península Valdés, Provincia del Chubut. Boletín N° 266. Secretaría de Energía y Minería, Servicio Geológico Minero Argentino. Buenos Aires. 34p.
- Hamerlynck EP, McAuliffe JR y Smith SD. 2000. Effects of surface and subsurface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush). *Functional Ecology* 14: 596-606.
- Hamerlynck EP y McAuliffe JR. 2008. Soil-dependent canopy die-back and plant mortality in two Mojave Desert shrubs. *Journal of Arid Environments* 72: 1793-1802.
- Hamerlynck EP, McAuliffe JR, McDonald EV y Smith SD. 2002. Ecological responses of two Mojave Desert shrubs to soil horizon development and soil water dynamics. *Ecology* 83: 768-779.
- Hamerlynck EP, Huxman TE, McAuliffe JR y Smith SD. 2004. Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of *Larrea tridentata* (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils. *Oecologia* 138: 210-215.
- Hansen AJ, di Castri F y Naiman RJ. 1988. Ecotones: what and why? *Biology International special issue* 17. A new look at ecotones: Emerging international projects on landscape boundaries. Pp 9-46.
- Hardtke LA, Bisigato AJ, del Valle HF, Bouza PJ y Rostagno CM. 2010. Heterogeneidad de la vegetación a escala regional en el Monte Austral: principales comunidades y factores climáticos y geomorfológicos asociados. IV Reunión Binacional de Ecología, Bs. As. 8 al 13 de agosto de 2010.

- Harper JL, Clatworthy J, McNaughton IH y Sagar GR. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.
- He MZ, Zheng JG, Li XR y Qian YL. 2007. Environmental factors affecting vegetation composition in the Alxa Plateau, China. *Journal of arid environments* 69: 473-489.
- Hijmans Robert J. 2013. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.3-40. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Holland MM, Risser PG, Naiman RJ. 1991. Ecotones: the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments. Chapman and Hall, New York.
- Holmgren M, Scheffer M y Huston MA. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Hosseini M y Saradjian MR. 2011. Multi-index-based soil moisture estimation using MODIS images. *International Journal of Remote Sensing* 32: 6799-6809.
- Houser PR, HoshinVG y Shuttleworth WJ. 2001. Multiobjective calibration and sensitivity of a distributed land surface water and energy balance model. *Journal of Geophysical Research* 106: 33-433.
- Hunziker JH, Palacios RA, De Valesi AG y Poggio L. 1972. Species disjunctions in *Larrea*: evidence from morphology, cytogenetics, phenolic compounds, and seed albumins. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 224-233.
- Jones CA. 1983. Effect of soil texture on critical bulk densities for root growth. *Soil Science Society of America Journal* 47: 1208-1211.
- Kieft TL, White CS, Loftin SR, Aguilar R, Craig JA y Skaar DA. 1998. Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland-shrubland ecotone. *Ecology* 79: 671-683.
- Kitzberger T, Steinaker DF y Veblen TT. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- Laity JJ. 2008. *Deserts and desert environments* (Vol. 3). John Wiley & Sons.
- Le Houérou HN. 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments* 34: 133-185.
- León RJ, Bran D, Collantes M, Paruelo JM y Soriano A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- Lezama F, Altosor A, León RJ y Paruelo JM. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología austral* 16: 167-182.

- Lichtenthaler HK. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148: 350–382.
- Liebold AM y Gurevitch J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* 25: 553-557.
- Lu T, Ma KM, Zhang WH y Fu BJ. 2006. Differential responses of shrubs and herbs present at the Upper Minjiang River basin (Tibetan Plateau) to several soil variables. *Journal of Arid Environments* 67: 373-390.
- Lunt OR, Letey J y Clark SB. 1973. Oxygen requirements for root growth in three species of desert shrubs. *Ecology* 54: 1356-1362.
- Lorenz G. 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutric Regosol bajo bosque en el Chaco Semiárido, Argentina. *Quebracho* 3: 13-23.
- Losos E. 1995. Habitat specificity of 2 palm species –experimental transplantation in Amazonian successional forests. *Ecology* 76: 2595–2606.
- Luoto M y Seppälä M. 2002. Modelling the distribution of palsas in Finnish Lapland with logistic regression and GIS. *Permafrost and Periglacial Processes* 13: 17–28.
- Maestre FT, Cortina J, Bautista S, Bellot J y Vallejo R. 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* 6: 630-643.
- Maestre FT y Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271: S331-S333.
- Maestre F, Escudero A y Bonet A. 2008. *Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*. Editorial Dykinson, SL. Madrid. Pp. 847
- Malanson GP, Xiao N y Alftine KJ. 2001. A simulation test of the resource - averaging hypothesis of ecotone formation. *Journal of Vegetation Science*, 12: 743-748.
- Mazzarino MJ, Bertiller MB, Sain CL, Laos F y Coronato FR. 1996. Spatial Patterns of Nitrogen Availability, Mineralization and Immobilization in Northern Patagonia, Argentina. *Arid Soil Research Rehabilitation* 10: 295-309.
- Mazzarino, M.J., Bertiller, M.B., Sain, C., Satti, P. & Coronato, F. 1998. Soil nitrogen dynamics in northeastern Patagonia steppe under different precipitation regimes. *Plant Soil* 202: 125-131.

- McAuliffe JR. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert bajadas. *Ecological Monographs* 64: 111-148.
- McAuliffe JR, Hamerlynck EP y Eppes MC. 2007. Landscape dynamics fostering the development and persistence of long-lived creosotebush (*Larrea tridentata*) clones in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 69: 96-126.
- McAuliffe JR y Hamerlynck EP. 2010. Perennial plant mortality in the Sonoran and Mojave deserts in response to severe, multi-year drought. *Journal of Arid Environments* 74: 885-896.
- McAuliffe JR, McFadden LD, Roberts LM, Wawrzyniec TF, Scuderi LA, Meyer GA y King MP. 2014. Non-equilibrium hillslope dynamics and irreversible landscape changes at a shifting pinyon–juniper woodland ecotone. *Global and Planetary Change* 122: 1-13.
- Meyer SE, García - Moya E y Lagunes - Espinoza LDC. 1992. Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 3: 429-438.
- Miller J y Franklin J. 2002. Modeling the distribution of four vegetation alliances using generalized linear models and classification trees with spatial dependence. *Ecological Modelling* 157: 227-247.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK y Relyea RA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 685-692.
- Moles AT y Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Montaña C, Cavagnaro B y Briones O. 1995. Soil water use by co-existing shrubs and grasses in the southern Chihuahuan desert, Mexico. *Journal of Arid Environments* 31: 1–13.
- Moeslund JE, Arge L, Bøcher PK, Dalgaard T y Svenning JC. 2013. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany* 31: 129-144.
- Morello J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana II, Tucumán.
- Morin J y Van Winkel J. 1996. The effect of raindrop impact and sheet erosion on infiltration rate and crust formation. *Soil Science Society of America Journal* 60: 1223-1227.
- Moro MJ, Pugnaire FI, Haase P y Puigdefábregas J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.

- Mueller-Dombois D y Ellenberg H. 1974. Community Sampling: The Relevé Method. En: Mueller-Dombois D y Ellenberg H. (Eds.). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley y sons. New York. Pp. 45-66.
- Mukherjee S, Garg RD, Bhardwaj A y Raju PLN. 2013. Evaluation of topographic index in relation to terrain roughness and DEM grid spacing. *Journal of Earth System Science* 122: 869-886.
- Müller I, Schmid B y Weiner J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 115-127.
- Münzbergová Z. 2004. Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854-867.
- Nathan RAN y Casagrandi R. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92: 733-746.
- Neilson RP. 1993. Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological Applications* 3: 385-395
- Nelson DW y Sommers LE. 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. En: Page AL, Miller RH, Keeney DR (Eds.). *Methods of Soil Analysis-Chemical and Microbial Properties, Serie Agronomy No. 9. Wisconsin*. Pp. 539-579.
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-51.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH y Wagner H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package* (v. 2.0-7). – Available online at: <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan> (Accessed on May 4th, 2013).
- Owens MK, Wallace RB y Archer SR. 1995. Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos* 74: 493-502.
- Page AL, Miller RH y Keeney DR. 1982. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*. American Society of Botany. Madison. Pp. 1159.
- Palacio RG, Bisigato AJ y Bouza PJ. 2014. Soil erosion in three grazed plant communities in northeastern Patagonia. *Land Degradation & Development* 25: 594-603.
- Parker KC. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography* 18: 151-163.
- Paruelo JM, Beltrán A, Jobbágy E, Sala OE y Golluscio RA. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.

- Passioura JB. 2006. Viewpoint: the perils of pot experiments. *Functional Plant Biology* 33: 1075-1079.
- Pazos GE y Bertiller MB. 2008. Spatial patterns of the germinable soil seed bank of coexisting perennial-grass species in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Plant Ecology* 198: 111-120.
- Peco B, Ortega M y Levassor C. 1998. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science* 9: 815-828.
- Peña J, Bonet A, Pastor E, Terrones B y Constan-Nava S. 2008. Los Sistemas de Información Geográfica y la Ecología Espacial. In *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*. Pp. 495-540. Servicio de Publicaciones.
- Peláez DV, Distel RA, Bóo RM, Elia OR y Mayor MD. 1994. Water relations between shrubs and grasses in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 27: 71-78.
- Peter G, Funk FA, Loydi A, Casalini AI y Leder CV. 2012. Variación de la composición y cobertura específicas del pastizal bajo diferentes presiones de pastoreo en el Monte Rionegrino. *Phyton* 81; 233-237.
- Peters DPC, Bestelmeyer BT, Herrick JE, Fredrickson EL, Monger HC y Havstad KM. 2006. Disentangling Complex Landscapes: New Insights into Arid and Semiarid System Dynamics. *BioScience* 56: 491-501.
- Pisani JM y Distel RA. 1998. Inter- and intraespecific variations in production of spines and phenols in *Prosopis caldenia* and *Prosopis flexuosa*. *Journal of Chemical Ecology* 24: 23-36.
- Pockman WT y Small EE. 2010. The influence of spatial patterns of soil moisture on the grass and shrub responses to a summer rainstorm in a Chihuahuan Desert ecotone. *Ecosystems* 13: 511-525.
- Pocock T, Król M y Huner NPA. 2004. The Determination and Quantification of Photosynthetic Pigments by Reverse Phase High-Performance Liquid Chromatography, Thin-Layer Chromatography, and Spectrophotometry. [Photosynthesis Research Protocols Methods In Molecular Biology](#) 274: 137-148.
- Ponce ME, González V, Brandín J y Ponce M. 1994. Análisis de la vegetación asociada a una toposecuencia de los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 7: 11-22.

- Poorter H, Bühler J, van Dusschoten D, Climent J y Postma JA. 2012a. Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology* 39: 839-850.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P y Mommer L. 2012b. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193: 30-50.
- Pueyo Y y Alados CL. 2007. Abiotic factors determining vegetation patterns in a semi-arid Mediterranean landscape: different responses on gypsum and non-gypsum substrates. *Journal of Arid Environments* 69: 490-505.
- Rayburn AP y Monaco TA. 2011. Linking plant spatial patterns and ecological processes in grazed Great Basin plant communities. *Rangeland Ecology & Management* 64: 276-282.
- Reed DN, Anderson TM, Dempewolf J, Metzger K y Serneels S. 2009. The spatial distribution of vegetation types in the Serengeti ecosystem: the influence of rainfall and topographic relief on vegetation patch characteristics. *Journal of Biogeography* 36: 770-782.
- Reynolds JF y Wu J. 1999. Do landscape structural and functional units exist?. En: Tenhunen JD, Kabat P (Eds.). *Integrating hydrology, ecosystem dynamics, and biogeochemistry in complex landscapes*. John Wiley y Sons. Pp. 273-296.
- Reynolds JF, Kemp PR y Tenhunen JD. 2000. Effects of long-term rainfall variability on evapotranspiration and soil water distribution in the Chihuahuan Desert: a modeling analysis. *Plant Ecology* 150: 145-59.
- Ribeiro PJ Jr y Diggle PJ. 2001. geoR: a package for geostatistical analysis. *R-NEWS* 1:15-18.
- Ribichich AM. 2002. El modelo clásico de la fitogeografía de Argentina: un análisis crítico. *Interciencia* 27: 669-675.
- Richards LA. 1974. *Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos*. Limusa, México.
- Ricklef RE. 1998. *Invitación a la Ecología. La Economía de la Naturaleza*. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires. 692 pp.
- Roberts DW. 2013. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.6-1.
- Robinson DA, Abdu H, Jones SB, Seyfried M, Lebron I y Knight R. 2008. Eco-geophysical imaging of watershed-scale soil patterns links with plant community spatial patterns. *Vadose Zone Journal* 7: 1132-1138.

- Roig FA, Rossi BE. 2001. Flora y vegetación. In: Claver, S., Roig-Juñent, S.A. (Eds.), El desierto del Monte: la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. IADIZA–MAB–UNESCO, Mendoza. Pp. 41–70
- Rossi BE. 2004. Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. 155pp.
- Rostagno CM, Defossé GE y del Valle HF. 2006. Postfire vegetation dynamics in three rangelands of Northeastern Patagonia, Argentina. *Rangeland Ecology & Management* 59: 163-170.
- Rostagno CM y del Valle HF. 1988. Mounds associated with shrubs in aridic soils of northeastern Patagonia: Characteristics and probable genesis. *Catena* 15: 347-359.
- Rostagno CM, del Valle HF y Videla L. 1991. The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 20: 179-188.
- Rueter B y Bertolami M. 2010. Comunidades vegetales y factores ambientales en los cañadones costeros de Patagonia. *Ecología austral* 20: 19-32.
- Rundel PW, Villagra PE, Dillon MO, Roig-Juñent S y Debandi G. 2007. Arid and Semi-Arid Ecosystems. En: Veblen TT, Young KR y Orme AR (Eds.) *The Physical Geography of South America*. Capítulo 10. Pp. 158-183.
- Schenk JH y Mahall BE. 2002. Positive and negative plant interactions contribute to a north-south-patterned association between two desert shrub species. *Oecologia*, 132: 402-410.
- Schlesinger WH y Pilmanis AM. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry* 42: 169-187.
- Schlesinger WH, Raikes JA, Hartley AE y Cross AF. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364–374.
- Schlichting CD. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Schoeneberger PJ, Wysocki DA, Benham EC y Broderson WD. 2002. Field book for describing and sampling soils, Version 2.0. Natural Resources Conservation Service, National Soil Survey Center. Lincoln. 226p.
- Schwinning S, Starr BI y Ehleringer JR. 2005. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) part I: effects on soil water and plant water uptake. *Journal of Arid Environments* 60: 547-566.

- Sebastiá MT. 2004. Role of topography and soils in grassland structuring at the landscape and community scales. *Basic and Applied Ecology* 5: 331–346.
- Shank DB. 1945. Effects of phosphorus, nitrogen and soil moisture on top-root ratios of inbred and hybrid maize. *Journal of Agricultural Research* 70: 365-377.
- Shipley B y Meziane D. 2002. The balanced - growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* 16: 326-331.
- Shumway SW. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124: 138-148.
- Sides CB, Enquist BJ, Ebersole JJ, Smith MN, Henderson AN y Sloat LL. 2014. Revisiting Darwin's hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species' ecological breadth?. *American journal of botany* 101: 56-62.
- Sims DA y Gamon JA. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81: 337– 354.
- Soil Survey Staff. 1999. *Soil Taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys; 2nd edition.* Agricultural Handbook 436. Natural Resources Conservation Service. USDA. Washington. 869p.
- Solon J, Degorski M y Roo-Zielinska E. 2007. Vegetation response to a topographical soil gradient. *Catena* 71: 309–320.
- Soriano A. 1950. La vegetación del Chubut. *Revista Argentina de Agronomía* 17:30–66.
- Sperry JS y Hacke U. G. 2002. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology* 16: 367-378.
- Sperry JS, Hacke UG, Oren R y Comstock JP. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell and Environment* 25: 251–263.
- Sugihara S, Funakawa S, Kilasara M y Kosaki T. 2010. Effect of land management and soil texture on seasonal variations in soil microbial biomass in dry tropical agroecosystems in Tanzania. *Applied Soil Ecology* 44: 80-88.
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.
- Swanson FJ. 1980. *Geomorphology and ecosystems. Forests: Fresh Perspectives from Ecosystem Analysis Proceedings of the 40th Annual Biology Colloquium Oregon State University Press. Corvallis, OR. Pp. 159-170.*
- Tiedemann AR y Klemmedson JO. 1973. Effect of mesquite on physical and chemical properties of the soil. *Journal of Range Management* 26: 27-29.

- Titus JH, Nowak RS y Smith SD. 2002. Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 52: 269-292.
- U.S. Salinity Laboratory Staff 1954. *Diagnosis and Improvement of Saline and Alkali Soils*, Hand-book 60. U.S. Department of Agriculture, 159p., Washington DC.
- Villagra PE, Defossé GE, del Valle HF, Tabeni S, Rostagno M, Cesca E y Abraham E. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73: 202-211.
- Walkley y Black IA. 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37: 29-37
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of ecology* 35: 1-22.
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 207-215.
- Weng E y Luo Y. 2008. Soil hydrological properties regulate grassland ecosystem responses to multifactor global change: A modeling analysis. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 113: 1-16
- Westoby M, Leishman MR y Lord JM. 1996. Comparative ecology of seed size and seed dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 351: 1309-1318.
- Whittaker RH y Niering WA. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46: 429-452.
- Wondzell SM, Cunningham GL y Bachelet D. 1996. Relationships between landforms, geomorphic processes, and plant communities on a watershed in the northern Chihuahuan Desert. *Landscape Ecology* 11: 351-362.
- Wu J. 1999. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing* 25: 367-380.
- Wu S, Li J y Huang GH. 2008. A study on DEM-derived primary topographic attributes for hydrologic applications: Sensitivity to elevation data resolution. *Applied Geography* 28: 210-223.
- Wysocki DA, Schoeneberger PJ, Hirmas DR y LaGarry HE. 2011. Geomorphology of soil landscapes. *Handbook of soil science*. Capítulo 29. 23 pp.
- Xu XL, Ma KM, Fu BJ, Song CJ y Liu W. 2008. Relationships between vegetation and soil and topography in a dry warm river valley, SW China. *Catena* 75: 138-145.

- Yang HL, Huang ZY, Ye YZ, Zhu XW, Dong M y Weng HB. 2010. Effects of soil moisture profile on seedling establishment in the psammophyte *Hedysarum laeve* in the semiarid Otindag Sandland, China. *Journal of Arid Environments* 74: 350-354.
- Yeaton RI y Cody ML. 1979. The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mohave deserts. *The Journal of Ecology* 67: 529-541.
- Zare S, Jafari M, Tavili A, Abbasi H y Rostampour M. 2011. Relationship between environmental factors and plant distribution in arid and semiarid area (Case Study: Shahriyar Rangelands, Iran). *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science* 10: 97-105.
- Zeballos SR, Tecco PA, Cabido M y Gurvich DE. 2014. Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de Argentina: su relación con factores ambientales locales. *Revista de Biología Tropical* 62: 1673-1681.